



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 85, номер 5, 2024

(воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Биосоциальные эффекты окситоцина у позвоночных животных: от гормональных репродуктивных функций до пароксиального альтруизма <i>А. М. Хрущова, Н. Ю. Васильева, К. А. Роговин</i>	345
Поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении <i>И. В. Ермолаев</i>	372
Роль абиотических и биотических факторов в динамике численности чешуекрылых-минёров <i>И. В. Ермолаев</i>	386
Протяженные перемещения частиц в столонах колониальных гидроидов семейства Campanulariidae <i>В. С. Дементьев, Н. Н. Марфенин, Е. В. Николаев</i>	404

CONTENTS

Vol. 85, No. 5, 2024

(Indexed in “Current Contents”)

Biosocial effects of oxytocin in vertebrates: From hormonal reproductive functions to parochial altruism <i>A. M. Khrushchova, N. Yu. Vasilieva, K. A. Rogovin</i>	345
The behaviour of lepidopteran miners while feeding and dispersing <i>I. V. Ermolaev</i>	372
The role of abiotic and biotic factors in population dynamics of lepidopteran miners <i>I. V. Ermolaev</i>	386
Extended movements of particles in stolons of colonial hydroids of the family Campanulariidae <i>V. S. Dementyev, N. N. Marfenin, E. V. Nikolayev</i>	404

УДК 57.02; 57.021; 57.024

БИОСОЦИАЛЬНЫЕ ЭФФЕКТЫ ОКСИТОЦИНА У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ: ОТ ГОРМОНАЛЬНЫХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ФУНКЦИЙ ДО ПАРОХИАЛЬНОГО АЛЬТРУИЗМА

© 2024 г. А. М. Хрущова, Н. Ю. Васильева, К. А. Роговин*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия*

**E-mail: krogovin@yandex.ru*

Поступила в редакцию 01.02.2024 г.

После доработки 11.08.2024 г.

Принята в печать 15.09.2024 г.

Окситоцин — древний нейропептид с широким спектром функциональных связей в организме позвоночных животных. На протяжении сотен миллионов лет эволюции функциональная роль окситоцина и его гомологов расширялась от первоначально обеспечивающей эффективную репродукцию до консолидации отношений партнеров в моногамных парах и семейных группах у кооперативно размножающихся видов и сложных кооперативных отношений в пределах социума с чертами парохимального альтруизма. В разных классах позвоночных животных расширение сферы действия окситоцина могло происходить параллельно, однако на сегодня наиболее полно спектр функциональных связей окситоцина прослежен у млекопитающих. Обзор посвящен краткому анализу функциональной роли окситоцина и его гомологов у позвоночных животных на основе современных исследований с акцентом на его биосоциальные эффекты.

DOI: 10.31857/S0044459624050014, EDN: UGTOSW

Вот уже полвека как нейропептид окситоцин остается едва ли не самым популярным предметом исследований физиологов разных профилей, нейробиологов, специалистов в области поведения животных, психологии и психических болезней. Число исследований, публикуемых каждый год, в названиях которых присутствует “окситоцин”, исчисляется сотнями, а общий тренд нарастания числа таких публикаций имеет вид геометрической прогрессии (рис. 1). В XXI в. пристальное внимание к окситоцину связано с его участием в регуляции социального поведения.

Окситоцин (ОТ)¹ — это простой нейропептид из девяти аминокислот (нонапептид). Пептид сходного строения известен уже у нематод, кольчатых червей, насекомых и моллюсков (Чернышева, 2006; Gruber, 2014). У позвоночных

появление ОТ и родственного ему нонапептида вазопрессина (аргинин-вазопрессина, ВП) связывают с дубликацией общего предкового гена, предположительно произошедшего у бесчелюстных около 500 млн лет назад (Stoop, 2012). У большинства исследованных плацентарных млекопитающих аминокислотный состав ОТ постоянен (так называемый Leu⁸-окситоцин). Однако у обезьян Нового Света описаны пять вариантов ОТ с заменами одной-двух аминокислот (Ren et al., 2015). ОТ одинакового с плацентарными млекопитающими строения найден у яйцекладущих млекопитающих (утконос), но у них он возник, по-видимому, независимо: кодон лейцина у утконоса иной (ТТА), чем у большинства плацентарных (СТГ) (Yamashita, Kitano, 2013)². Для двоякодышащих рыб, амфибий, рептилий и птиц характерен гомолог ОТ — мезотоцин, отличающийся от Leu⁸-окситоцина большинства плацентарных

¹ Далее по тексту мы используем аббревиатуры: ОТ — окситоцин, ОTR — рецептор ОТ, ВП — вазопрессин (аргинин-вазопрессин), ВПР — рецепторы ВП (V1a, V1b, V2).

² У авторов статьи вместо лейцина ошибочно указан лизин.

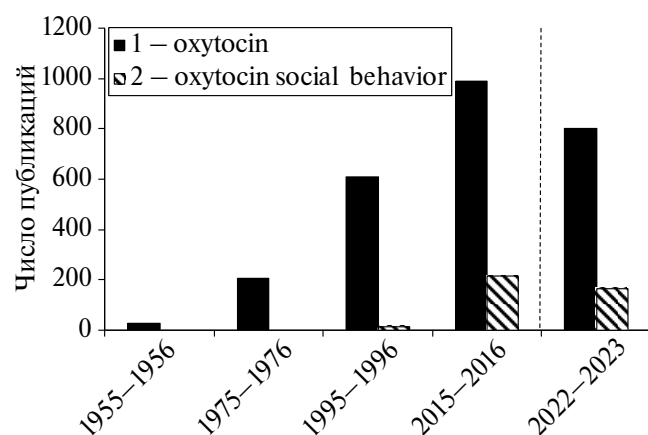


Рис. 1. Результат поиска по ключевым словам “oxytocin” и “oxytocin and social behavior” в названиях статей в Google Scholar, отражающий рост интереса к окситоцину с середины прошлого века.

только одной аминокислотной заменой (Stoop, 2012). Мезотоцин известен также у сумчатых млекопитающих (Bathgate et al., 1995). Для костистых рыб характерен гомологичный Leu⁸-окситоцину пептид изотоцин с двумя отличающимися его аминокислотными заменами (Acher et al., 1968). Сохранение и дублирование гомологов ОТ на протяжении сотен миллионов лет эволюции — свидетельство его важных, базовых функций в организме (Stoop, 2012; Gruber, 2014).

У всех позвоночных ОТ и его гомологи синтезируются главным образом магнотеллюлярными и парвотеллюлярными нейронами гипоталамуса. Однако фактическое число вариантов окситоцинэргических нейронов может быть большим. Новейшие исследования морфо-электрических свойств вырабатывающих ОТ нейронов в паравентрикулярном ядре гипоталамуса у мыши выявили шесть подтипов, что предполагает возможность дифференцированной активации их в разных условиях (Chen et al., 2022).

ОТ может выделяться продуцирующими его нейросекреторными клетками непосредственно в ЦНС, а также по аксонам передаваться в заднюю долю гипофиза, откуда он поступает в кровоток. При высвобождении в ЦНС у низших позвоночных (рыбы и амфибии) гомологи ОТ в основном выделяются непосредственно в спинномозговую жидкость; у амниот ОТ и его гомологи высвобождаются из окончаний коллатералей окситоцинэргических нейронов в различных отделах переднего мозга, ствола и спинного мозга и могут контролировать функции, специфически связанные с конкретной областью (Knobloch

et al., 2012; Knobloch, Grinevich, 2014). Выброс ОТ в ЦНС происходит не только в синапсах из терминалей аксонов, но также ОТ может поступать в межклеточное пространство и доставляться к удаленным рецепторам путем диффузии (Leng et al., 2015; Higashida, 2016). Высвобождение ОТ может происходить согласованно с родственным ему вазопрессином (Stoop, 2012).

У костистых рыб и земноводных парвотеллюлярные и магнотеллюлярные нейроны гипоталамуса расположены в преоптической области и переднем отделе гипоталамуса. У рептилий, птиц и млекопитающих окситоцинэргические нейроны в основном сосредоточены в паравентрикулярном и супраоптическом ядрах гипоталамуса (Knobloch, Grinevich, 2014). У млекопитающих, высвобождаясь из сомы, аксонов и дендритов нейрона, ОТ оказывает разнообразные действия в головном мозге, взаимодействуя со специфическим для окситоцина рецептором (ОТР), связанным с G-белком. ОТР имеются в самых разных областях мозга (Stoop, 2012; Jurek, Neumann, 2018). При высокой локальной концентрации и/или в областях, где ОТР не экспрессированы, ОТ способен связываться с рецепторами своего древнего гомолога, вазопрессина (ВПР), которых у ВП три (V1a, V1b и V2) и которые, таким образом, могут представлять собой альтернативные, хотя и менее эффективные мишени (Grinevich et al., 2016).

Связывание ОТ с ОТР (отчасти с ВПР) в мозге позвоночных вызывает каскады сигналов, модулирующих активность структурно и функционально схожих сетей нейронов. Центры этих сетей находятся в ядрах мозга, играющих важнейшую роль в регуляции родительского поведения, агрессии, аффилиативного поведения, признания принадлежности к группе, реакции на социальные стрессоры и т.п. (Goodson, 2005; O’Connell, Hofmann, 2011; Rilling, Young, 2014; Grinevich et al., 2016; Dreu et al., 2020; Oliveira et al., 2021, и др.). Кроме функций, связанных с регуляцией социального поведения, ОТ в мозге участвует в регуляции циркадных и цирканнуальных ритмов, в снижении болевых ощущений при воспалении, в регуляции пищевого поведения и чувства голода. ОТ также влияет на механизмы памяти (табл. 1).

Если в мозге ОТ действует как мощный нейромодулятор, то вне мозга он обладает широким спектром периферических гормональных эффектов. Помимо широко известных эффектов сокращения матки при родах и выброса молока при

Таблица 1. Функции окситоцина и его гомологов в организме позвоночных животных

Функция	Млекопитающие	Птицы	Пресмыкающиеся	Земноводные	Костистые рыбы	Источник*
Периферические эффекты						
1. Рефлекс выброса молока	+					Leng et al., 2015
2. Сокращение матки при родах у млекопитающих, индукция откладывания яиц у птиц, нерестовых реакций у амфибий и рыб	+	+	+	+	+	Tanaka, Nakajo, 1962; Rzasa, Ewy, 1970; Heller, 1972; Feldman, 2007; Leng et al., 2015; Vu, Trudeau, 2016; Priyadarshi et al., 2021
3. Обеспечение эффективности полового акта	+					Ferguson, 1941; Corona et al., 2012
4. Гомеостаз электролитов (натрийурез у млекопитающих, осморегуляция у амфибий и костистых рыб)	+				+	Antunes-Rodrigues et al., 1997; Stiffler et al., 1984; Kulczykowska, 2007
5. Гомеостаз глюкозы	+					Leng, Sabatier, 2017
6. Регуляция перистальтики желудка	+					Qin et al., 2009
7. Пролиферация и дифференцировка стволовых клеток (развитие, поддержание, восстановление костной, жировой ткани, сердечной и скелетных мышц)	+				+	Elabd et al., 2008, 2014; Benedetto et al., 2014; Jankowski et al., 2020; Deb et al., 2023
8. Регуляция иммунных функций**	+					Li et al., 2017
9. Регуляция активности аденогипофиза**	+					Windle et al., 2004; Parker et al., 2005; Morhenn et al., 2012; Takayanagi, Onaka, 2021
Эффекты, замкнутые на структуры мозга						
1. Обезболивающее действие***	+					Eliava et al., 2016
2. Участие в регуляции циркадных и циркануальных ритмов	+	+	+		+	Magnone et al., 2003; Gozdowska et al., 2006; Santoso et al., 2018; Sokołowska et al., 2020; Koop, Oster, 2022
3. Пищевое поведение (поиск, выбор), регуляция чувства голода	+					Leng, Sabatier, 2017
4. Материнская забота, связь “мать—потомок” ↑	+					Pedersen et al., 1982; Insel, Young, 2001; Neumann, 2009; Ross, Young, 2009; Rilling, Young, 2014
5. Защита потомства (материнская агрессия) ↑	+					Bosch, 2013
6. Просоциальное поведение (любое аффилиативное поведение, включая предкопуляционное и спаривание) ↑	+	+	+		+	Thompson, Walton, 2004; Donaldson, Young, 2008; Goodson et al., 2009; Kleszczyńska et al., 2012; Kabelik, Magruder, 2014
7. Формирование и усиление парных (внутригрупповых) связей ↑	+	+			+	Insel, Young, 2001; Oldfield, Hofmann, 2011; Kleszczyńska et al., 2012; Pedersen, Tomaszewski, 2012; Klatt, Goodson, 2013b; O'Connor et al., 2016

Таблица 1. Окончание

Функция	Млекопитающие	Птицы	Пресмыкающиеся	Земноводные	Костистые рыбы	Источник*
Эффекты, замкнутые на структуры мозга						
8. Внутригрупповая кооперация ↑	+				+	Donaldson, Young, 2008; Cardoso et al., 2015; Samuni et al., 2017
9. Антагонизм в отношении чужаков, внешней группы ↑	+				+	Kleszczyńska et al., 2012; Samuni et al., 2017; Oliveira et al., 2021
10. Антистрессовые эффекты (подавление страха, тревожности, толерантность к стрессорам) ↑	+					Carter et al., 2008; Beery, Kaufer, 2015; Takayanagi, Onaka, 2021
11. Механизмы памяти: долговременная память на социально значимые стимулы ↑	+					Ferguson et al., 2000; Savaskan et al., 2008; Crespi, 2016; Oetl, Kelsch, 2017
долговременная пространственная память ↑	+					Tomizawa et al., 2003
рабочая память, способность к обучению ↓	+					Wirth, 2014
12. Участие в программировании профиля поведения взрослого в неонатальный период ↑	+					Rilling, Young, 2014; Feldman, Bakermans-Kranenburg, 2017; Bosch, Young, 2018

Примечание. * — Для случаев, когда подтверждающих эффект публикаций много, приведены лишь примеры; ** — с участием центральных механизмов; *** — обезболивание при воспалении параллельно с периферическим действием; ↑ — усиление, ↓ — ослабление. Отсутствие знака + означает отсутствие публикаций по теме или неподтвержденный эффект (см. в тексте).

кормлении детенышей у млекопитающих, ОТ и его гомологи обеспечивают эффективность полового акта, индуцируют откладывание яиц птицами, нерестовые реакции у амфибий и рыб, обеспечивают гомеостаз электролитов и глюкозы, участвуют в регуляции перистальтики желудка, обеспечивают пролиферацию и дифференцировку стволовых клеток, участвуют в регуляции иммунных функций, регулируют, наряду с центральным действием, активность аденогипофиза (табл. 1). Известны также и места синтеза ОТ вне мозга — семенники, придатки семенников, предстательная железа, желтые тела яичников, матка, яйцеводы, плацента, надпочечники (Assad et al., 2016).

В предлагаемом обзоре мы акцентируем внимание на обсуждении социально ориентированных поведенческих эффектов окситоцина и его гомологов у позвоночных животных, а именно — их роли в стимулировании привязанности и установлении парных и групповых связей, кооперативного поведения в отсутствии и при наличии внешней угрозы и антагонистического поведения в отношении чужаков (конкурирующих

групп). У млекопитающих эти поведенческие эффекты ОТ, по-видимому, генетически связаны с его гормональными эффектами при рождении потомства, выкармливании, установлении связи “мать—потомок”. Очевидно, что в чрезвычайно широко обсуждаемом влиянии ОТ на социальное (в широком смысле) поведение этот нейропептид не одинок. ОТ действует в тесном взаимодействии с близким ему вазопрессином (Stoop, 2012), половыми стероидами (Yang et al., 2021), гормонами стресса (Beery, Kaufer, 2015). Действие ОТ тесно связано в мозге позвоночных с дофаминергической системой вознаграждения (Love, 2014; Rilling, Young, 2014; Loth, Donaldson, 2021). Кроме того, социальные эффекты окситоцина зависят от специфики таксона, от внешнего контекста и индивидуальных особенностей организма (Triki et al., 2022).

Эти и другие факторы служат причиной большой вариативности результатов экспериментальных исследований эффектов экзогенного ОТ, в особенности у людей, что вызывает в последние годы определенный скепсис по отношению

к окситоцину как средству коррекции дефицита социальности (Leng et al., 2022). Тем не менее основное направление эволюции окситоцинэргической системы и регуляции социального поведения, по крайней мере у млекопитающих, к настоящему времени вырисовывается достаточно отчетливо.

Ограниченные допустимым объемом статьи, мы почти не будем касаться результатов исследования социальных эффектов ОТ у людей, хотя многочисленные работы в этой области с использованием неинвазивных методов доставки ОТ и психологических игр при тестировании поведенческих эффектов в целом подтверждают результаты, полученные на животных; мы отсылаем читателя к соответствующим обзорам (Heinrichs et al., 2009; Dreu et al., 2010; Bartz et al., 2011; Dreu, 2012; Feldman, 2012; Shamay-Tsoory, Abu-Akel, 2016; Hurlmann, Marsh, 2017; Barchi-Ferreira, Osório, 2021).

ОКСИТОЦИН И РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Самки млекопитающих. Связь окситоцина с другими гормонами

Влияние ОТ на родительское поведение матери неразрывно связано с его периферическими эффектами в системе гормональной регуляции размножения. У млекопитающих прогестерон подготавливают матку к имплантации эмбриона и развитию плаценты. Пролактин стимулирует выработку молока, в то время как окситоцин инициирует схватки и вызывает выброс молока млечными железами. Эти же гормоны в мозге, взаимодействуя с дофамином, активируют нервные центры, вызывая мотивацию матери к заботе о новорожденных (возникновение и поддержание связи с потомком, уход, защиту). Родительское поведение как самок, так и самцов у бипарентальных видов тесно связано с системой вазопрессина, причем ВП может действовать независимо и совместно с ОТ (Bosch, Neumann, 2012). Экспериментальные манипуляции с ключевыми гормонами изменяют или устраняют материнскую заботу (Rosenblatt, 2003; Rilling, Young, 2014; Lonstein et al., 2015; Feldman, 2016). Высокая активность центральной оси стресса в раннем возрасте (Bosch et al., 2007) или во время беременности (Hillerer et al., 2011) также влияет на материнское поведение. Влияние может оказывать и врожденный уровень тревожности матери (Neumann et al., 2005; Bosch, 2011).

Роль окситоцина в инициации материнской заботы у млекопитающих

Окситоцину, наряду с пролактином, принадлежит ведущая роль в инициации материнского поведения (Pedersen, Prange, 1985; Mann, Bridges, 2001). У многих млекопитающих роды обуславливают переключение безразличия или отворачивания к раздражителям, исходящим от детенышей, к непреодолимому к ним влечению (Dulac et al., 2014; Numan, 2014). Так, нерожавшие самки крыс избегают детенышей или нападают на них, и начинают проявлять материнское поведение только после родов, когда на фоне снижения уровня прогестерона в конце беременности и роста уровня эстрадиола резко возрастает чувствительность мозга к окситоцину и пролактину за счет увеличения количества их рецепторов (Rilling, Young, 2014). Одновременно в ядрах гипоталамуса резко возрастает продукция ОТ. Инъекция ОТ девственным самкам крыс ведет к появлению всех необходимых черт материнского поведения, включая постройку гнезда и принятие позы кормящей матери (Pedersen et al., 1982; Fahrbach et al., 1984).

Подобно крысам, овцы проявляют материнское поведение только после родов. Это же может быть достигнуто экспериментально повышением уровня ОТ (Keverne, Kendrick, 1992). В отличие от родивших крыс, заботящихся о любом детеныше, овца после окота заботится только о своем ягненке, которого отличает от других по запаху. При этом овца проявляет антагонизм и даже агрессию по отношению к чужим ягнятам. Если же основная обонятельная луковица инактивирована, овца начинает ухаживать за любым ягненком, не формируя избирательного поведения (Kendrick et al., 1997). Искусственная вагиноцервикальная стимуляция, имитирующая отторжение плода и сопровождающаяся высвобождением ОТ, и без инактивации основной обонятельной луковицы способна изменить обонятельное предпочтение овцы в отношении чужого ягненка (Dulac et al., 2014).

После родов ОТ усиливает восприятие информации, поступающей и по другим сенсорным каналам, например, способствует успеху поиска детеныша самкой домового мыши, усиливая слуховые реакции коры головного мозга на писк мышонка (Marlin et al., 2015).

Американские серые полевки с разным образом жизни (системами размножения) предоставляют уникальную возможность для исследования

роли ОТ в родительском поведении. Прерийные полевки (*Microtus ochrogaster*) социально моногамны, оба родителя заботятся о детенышах, в то время как для луговой (*M. pennsylvanicus*) и горной (*M. montanus*) полевок характерен промискуитет и отсутствие устойчивых парных связей и родительской заботы со стороны самца. Моногамные и полигамные полевки отличаются не столько плотностью ОТР в мозге, сколько разным их распределением. У прерийных полевок самцы и самки имеют большую плотность ОТР в прилежащем ядре (*nucleus accumbens*, NAcc) и в базолатеральной части миндалины (*amygdala basali-lateralis*); горные полевки имеют большую плотность ОТР в боковой перегородке (*septum laterale*). Аналогичные отличия видов существуют и по распределению ВПР. При этом одинаковые уровни нейропептидов могут по-разному регулировать родительское поведение у разных видов полевок (Numan, 2014).

Многочисленные свидетельства выраженной связи уровня ОТ с материнским поведением в экспериментах с экзогенным ОТ, однако, не всегда подтверждаются результатами исследований на животных с генетически обусловленным дефицитом ОТ или ОТР (Yoshihara et al., 2017). Важно отметить, что у нокаутных по ОТ или ОТР самок мышей роды протекали нормально (что говорит о наличии компенсирующих механизмов их регуляции, в частности, при участии простагландинов), но лактация не наступала, и детеныши погибали в течение суток после рождения. При этом у нокаутных по ОТ или ОТР самок мышей наблюдается дефицит родительского поведения (перетаскивания, кормления, согревания детенышей), более ярко выраженный у животных с отсутствием генов ОТР, что может свидетельствовать о дублирующей роли ВП и его рецепторов, компенсирующих отсутствие ОТ (Ross, Young, 2009; Schorscher-Petcu et al., 2010). Роль ОТ в регуляции материнского поведения показана и в экспериментах с самками мышей с нокаутом CD38, у которых снижена также и секреция ОТ. Животные демонстрируют дефицит заботы о детенышах, который устраняется подкожной инъекцией окситоцина (Ross, Young, 2009). Выводы более поздних работ с генетически модифицированными мышами свидетельствуют о том, что ОТ способствует возникновению родительского поведения в стрессовых условиях, но не обязателен для поддержания поведения в условиях низкого стресса (Numan, 2014; Yoshihara et al., 2017). Однако недавнее исследование модельных линий

мышей с тройным нокаутом рецепторов как окситоцина, так и вазопрессина (ОТР, V1a и V1b), а также нокаутом по четырем позициям (ОТР, V1a и V1b и тиреотропин-релизинг-гормону) показало, что в условиях низкого стресса и самки-матери, и самцы-отцы демонстрировали нормальное родительское поведение, а нерожавшие самки и сексуально наивные самцы не отличались по отношению к детенышам от контрольных животных. Нарушения возникали лишь при сильной стрессовой нагрузке (Tsuneoka et al., 2022).

Связь выделяемого ОТ с родительским поведением, как матерей, так и отцов, хорошо известна и у людей. Экзогенный ОТ положительно влияет на поведение родителей в отношении ребенка. В свою очередь, тактильный контакт с ребенком увеличивает продукцию ОТ как у родителей, так и у ребенка, укрепляя взаимную связь (Feldman, Bakermans-Kranenburg, 2017). Необходимость материнской/родительской заботы в раннем возрасте для формирования нормального репродуктивного и родительского поведения во взрослой жизни обсуждалась неоднократно (напр., Weaver et al., 2004; Cameron et al., 2008; Linnér, Almgren, 2020).

ОТ и ВП играют важную роль в постнатальном программировании мозга (Rilling, Young, 2014). У моногамных прерийных полевок вызывание (груминг) детенышей самкой и самцом стимулирует высвобождение ОТ у потомков, что при условии высокой плотности ОТР в прилежащем ядре мезолимбического тракта укрепляет нейронные цепи, важные для формирования социальной привязанности (прочной связи в паре) во взрослой жизни (Bosch, Young, 2018). Если подвергнутым социальной изоляции детенышам полевок вводят стимулятор системы ОТ — меланотан 2, во взрослом возрасте у них формируются нормальные социальные привязанности (Barrett et al., 2015).

В инициации материнской заботы у млекопитающих, в ее поддержании и тонкой регуляции участвует также и вазопрессинэргическая система мозга (Bosch, Neumann, 2012). ВП, наряду с тестостероном, играет важную роль в формировании поведения заботы у самцов моногамных видов грызунов (Rilling, Young, 2014).

Окситоцин и защита потомства у млекопитающих

Защита потомства является важной составляющей заботы о детенышах. И области мозга, которые вовлечены в материнскую заботу

и материнскую агрессию, значительно перекрываются, хотя и не обязательно идентичны (Bosch, Neumann, 2012). Важная роль в регуляции поведения защиты детенышей принадлежит ОТ. Так, лактирующие крысы с нокаутом по ОТ, а также те, которые получали антагонист ОТ, воздерживаются от агрессии по отношению к чужаку (Bosch, 2013; Oliveira et al., 2021). Внутривенная инфузия антагониста ОТ уменьшает количество атак на нарушителя у высокоагрессивных тревожных крыс, полученных в результате отбора на высокую (HAB) и низкую (LAB) тревожность. Эти результаты указывают на то, что между линиями HAB и LAB могут существовать линейно зависимые различия в доступности эндогенного ОТ, которые способствуют различиям в материнской агрессии (Bosch, Neumann, 2012). В инициации материнской агрессии участвует не только ОТ, но и ВП; соответствующие рецепторы активируются в центральной миндалине и ядре ложа конечной полоски (*bed nucleus of stria terminalis*, BNST) лимбической системы мозга (Bosch, Neumann, 2012).

Двунаправленность связи “мать—потомок” у млекопитающих

В установлении и упрочении связи между матерью и потомком поведение новорожденного так же важно, как и поведение матери. У млекопитающих еще до родов ОТ из плаценты самки достигает головного мозга плода и индуцирует в коре переключение действия нейромедиатора ГАМК (гамма-аминомасляной кислоты) с возбуждающего на тормозящее. Это делает мозг плода на период родов нечувствительным к гипоксическому повреждению (Tuzio et al., 2006). Когда первоначальный контакт с новорожденным установлен, сосательные движения новорожденного дополнительно стимулируют выделение ОТ и лактацию у матери (Fraser, 1980; Matthiesen et al., 2001). Дальнейший тактильный контакт и кормление усиливают связь матери с потомком при активном участии дофаминергической системы вознаграждения (Rilling, Young, 2014). Уровень ОТ у детеныша также повышается, когда мать его кормит. Так, уровень ОТ в плазме крови молочных телят значительно выше, когда они сосут вымя матери, нежели когда они пьют то же молоко из ведра (Lupoli et al., 2001).

Устойчивая материнская (родительская) забота оказывает долгосрочное воздействие на потомков, эпигенетически формируя системы нервных связей, ответственные за родительское

поведение (привязанность, стиль поведения) (Bosch, Young, 2018). Один из ярких примеров этому дают моногамные прерийные полевки. ОТ облегчает у них формирование связи самки с самцом через взаимодействие с мезолимбической дофаминовой системой. Однако врожденная изменчивость плотности рецепторов ОТ в полосатом теле (*corpus striatum*) предопределяет восприимчивость к недостатку заботы со стороны матери и влияет на способность к формированию пары во взрослом возрасте. Показательно, что значительное ухудшение способности к формированию устойчивых связей в паре между взрослыми полемками после социальной депривации в раннем возрасте было характерно именно для самок (Barrett et al., 2015). Стимулирование эндогенного высвобождения ОТ с помощью агонистов меланокортина во время неонатальной изоляции от родителей устраняло нарушения социальных связей во взрослом возрасте (Bosch, Young, 2018). Те самки, у которых от природы была высокая плотность ОТР в прилежащем ядре, были устойчивы к нарушениям родительской заботы в раннем возрасте и, как правило, формировали типичное предпочтение партнера во взрослом возрасте. Однако самки с низкой плотностью ОТР, которые также ранее испытывали недостаток родительской заботы, не могли сформировать устойчивого предпочтения партнера (Barrett et al., 2015).

Исследования с применением корреляционного анализа у людей показывают связь продукции ОТ при контакте с ребенком, как у родителей, так и у ребенка (Feldman, Bakermans-Kranenburg, 2017). У людей контакт ребенка с родителями (в первую очередь с матерью) с самого раннего возраста имеет решающее значение не только для правильного формирования социальной связи по линии “родитель—потомок”, но и для траектории развития младенца. Наличие или отсутствие этих ранних переживаний влияет на развитие нервной системы у младенцев. ОТ играет в этом исключительно важную роль (Weber et al., 2018; Scatliffe et al., 2019).

Родительская забота в других классах позвоночных

Изменение отношения к детенышам, связанное со спариванием и рождением потомства, характерно не только для млекопитающих. Это явление известно у костистых рыб и птиц (Elwood, 1994). Роль гомолога ОТ — изотоцина, в отцовской заботе о молоди показана у моногамной

цихлиды *Amatitlania nigrofasciata* (O'Connell et al., 2012). У проявляющих заботу о потомстве африканских цихлид *Neolamprologus caudopunctatus* уровни изотоцина не различались между полами. Однако уровни гомолога ВП — вазотоцина, были выше у самок, чем у самцов, причем самыми высокими они были в тех случаях, когда необходимость защиты молоди была наибольшей. Размножающиеся пары, в которых связь партнеров была наиболее выражена, демонстрировали и наибольшую частоту паттернов заботы о гнезде, и самые высокие уровни вазотоцина. Особи, которые проводили мало времени рядом со своим партнером по размножению, проявляли по отношению к нему агрессию, плохо заботились о гнезде и имели более низкие уровни вазотоцина в мозге (Cunha-Saraiva, 2019). У самцов трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), заботящихся о кладке и молоди, уровни вазотоцина и изотоцина в головном мозге связаны с репродуктивной стадией и вовлеченностью самцов в заботу о кладке/молоди, защиту территории и ухаживание за самкой (Kleszczyńska et al., 2012). В этом, как и в других случаях у рыб, отделить заботу о потомстве от территориальной агрессии и ухаживания за самкой не удастся (Sokołowska et al., 2020). Перекрытие эффектов изотоцина и вазотоцина в отношении поведения заботы о потомстве у рыб, по-видимому, связано со значительной кросс-реактивностью их рецепторов к обоим пептидам.

У большинства видов птиц о потомстве заботятся оба родителя. Предполагается, что пролактин и прогестерон усиливают заботу, в то время как тестостерон и кортикостерон, как правило, препятствуют отцовской заботе. Включение родительского поведения у птиц связано как с гомологом ОТ мезотоцином, так и с гомологом ВП вазотоцином. Как и у костистых рыб, нонапептидные рецепторы птиц не сильно специализированы в отношении связывания мезотоцина и вазотоцина (Leung et al., 2009; Klatt, Goodson, 2013a). В отношении этих пептидов в головном мозге существует сезонно усиливающийся половой диморфизм (Goodson, 2013; Kelly, Goodson, 2014). Сезонное, связанное с размножением снижение агрессии самцов птиц и усиление их affiliативного поведения сопряжены с повышенной активностью контура пептидной системы вазотоцин/мезотоцин, которая, по-видимому, является и медиатором родительского поведения самцов (Goodson, 2013). Так, например, у зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) периферическое

использование антагониста ОТР редуцировало гнездовое поведение самок, но не влияло на такое у самцов. Однако периферические инъекции антагонистом ВПР (V1a) вели к значительной редукции гнездового поведения у особей обоих полов (Klatt, Goodson, 2013a).

Резюмируя сказанное выше о роли ОТ (и родственного ему ВП) в материнской (родительской) заботе, подчеркнем важную для дальнейшего изложения неразрывную связь поведенческих эффектов ОТ с его гормональными репродуктивными функциями. В системе отношений “мать (родитель) — потомок” ОТ активизирует родительское поведение, укрепляет связь матери с потомком, участвует, наряду с ВП, в формировании поведения защиты потомства от внешней угрозы, участвует в формировании у молодых профиля поведения взрослого животного. Все эти функциональные особенности ОТ и его гомологов легко могут быть распространены на его широко обсуждаемую роль как нейромодулятора социального, кооперативного поведения у позвоночных животных.

ОКСИТОЦИН И ПРОСОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ В УЗКОМ ПОНИМАНИИ

Просоциальное поведение — это поведение, приносящее пользу другому индивиду (Lindenberg, 2006). Применительно к животным, в широком понимании, сюда входят самые разные формы позитивной социальной активности, включая и родительскую заботу, и разного рода групповое поведение, и сексуально мотивированное поведение потенциальных половых партнеров у строго одиночных видов, обеспечивающее контакт и спаривание. Связь просоциальности с ОТ исследуется главным образом нейробиологами в ключе изучения механизмов действия ОТ в мозге. В этом контексте исследуются сравнительно простые поведенческие маркеры (просоциальность в узком понимании), такие как приближение/избегание, т.е. поведенческое проявление мотивации к установлению/предотвращению контакта (тест “социального приближения—избегания”; Berton et al., 2006) и его модификации (Lukas et al., 2011), или “скучивание” в условиях угрозы, высокого уровня воздействия внешнего стрессора (Yamasue et al., 2012) и т.п. Литература, посвященная нейробиологии просоциальности, огромна. Общими выводами из нее является признание того, что просоциальность глубоко укоренена в нейроэндокринной

архитектуре мозга, и что в реализации ее механизмов велика модулирующая роль ОТ (Marsh et al., 2021). Функционирование нейронных цепей ОТ при обработке мультимодальных компонентов просоциального поведения глубоко исследовано на модельных видах грызунов, в первую очередь на мышах и крысах, и включает в себя обнаружение/распознавание социальных сигналов через обонятельную луковицу и обонятельную кору, оценку социальных особенностей партнера через нейронные сети, в которых участвуют паравентрикулярное ядро гипоталамуса, медиальная миндалина, контуры вентральной области покрышки (*area tegmentalis ventralis*) и прилежащее ядро мезолимбического пути дофаминергической системы мозга (Aragawa, 2021). Помимо мультимодальных эффектов, усиливающих общительность, ОТ в мозге функционирует как эндогенный анксиолитический нейропептид как у самок (Neumann et al., 1999; Neumann, 2002), так и у самцов (Waldherr, Neumann, 2007). Острое или хроническое введение синтетического ОТ снижает связанное с тревогой поведение у грызунов (Windle et al., 1997; Ring et al., 2006; Blume et al., 2008; Slattey, Neumann, 2010).

Двойственный эффект ОТ (повышение социального предпочтения и снижение социальной тревожности) проявляется как в репродуктивном, так и в нерепродуктивном контекстах (Thompson et al., 2007; Lukas et al., 2011). У прерийных полевок экзогенный ОТ в условиях стресса способствует социальной сплоченности, тормозя расселение. В острых стрессовых ситуациях, например при имитации затопления убежища, ОТ способствует сплочению (когезивности) и повышенной аффилиативности взаимодействующих особей (Yamasue et al., 2012). Систематическая предварительная обработка окситоцином перед воздействием острого стрессора (затопление клетки) вызывала увеличение времени, проводимого животными в тесном социальном контакте после возвращения в домашнюю клетку. У полевок, получавших экзогенный ОТ, концентрация ОТ в плазме крови была повышена через 95 мин после первоначальной инъекции, что свидетельствует о положительной обратной связи, усиливающей высвобождение ОТ в условиях стресса, аналогично тому, как это наблюдается при родах (Russell et al., 2003; Yamasue et al., 2012).

ОТ способствует проявлению просоциального поведения и связанным с ним нейронным реакциям в постнатальный период развития нервной

системы, когда пластичность мозга наиболее высока. Изучение влияния экзогенного ОТ на нейронные и поведенческие реакции во время наблюдения за мимическими жестами у детенышей макаков (*Macaca mulatta*), воспитывавшихся в условиях частичной социальной депривации (в яслях, без родителей), показало, что ОТ с самого раннего возраста влияет на способность к сопоставлению себя с другими и на кортикальные сети внимания, участвующие в социальном восприятии. Под действием ОТ у младенцев макаков облегчается выработка соответствующих мимических жестов и усиливается внимание к наиболее социально значимым мимическим стимулам, которые подавляются ранней социальной депривацией. Малыши с повышенным уровнем кортизола (стрессированность) демонстрировали значительные улучшения в просоциальном поведении после введения ОТ (Festante et al., 2021).

ОКСИТОЦИН И ФОРМИРОВАНИЕ ПАРНЫХ ВНУТРИГРУППОВЫХ СВЯЗЕЙ

Корреляционные и экспериментальные исследования убедительно показывают важную роль ОТ и его гомологов в установлении и поддержании репродуктивной связи в парах социально моногамных видов в разных классах позвоночных: например, у цихлидовых рыб (Oldfield, Hofmann, 2011), среди птиц — у зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) (Klatt, Goodson, 2013b), среди млекопитающих — у мармозеток (*Callithrix jacchus*) (Finkenwirth et al., 2015) и др.

Наиболее подробно роль ОТ в установлении брачных связей исследована у прерийных полевок (итоговые статьи: McGraw et al., 2010; Bosch, Young, 2018). Первоначально считалось, что у этого социально моногамного вида (Ophir et al., 2008) ОТ играет основную роль в заботе о детенышах, в установлении и поддержании прочной социальной связи с партнером у самок, в то время как ВП выполняет ту же функцию у самцов; при этом оба нейропептида присутствуют в мозге особей обоих полов (McGraw et al., 2010). Однако позднее было показано, что активация системы ОТ в мозге также важна для проявления аффилиативного поведения и у самцов. Эндогенная сигнализация, обусловленная активацией ОTR, играет важную роль в координации нейронной активности между областями мозга, участвующими в обработке социальной информации и вознаграждении (Bosch, Young, 2018). Например, центральное введение антагониста

ОТР блокирует у самцов формирование предпочтения партнера (Johnson et al., 2016). У взрослых полевок потеря партнера приводит к множественным сбоям в передаче сигналов ОТ, включая снижение высвобождения ОТ в полосатом теле, что связано с активацией центральной оси стресса в мозге, а именно кортикотропин-рилизинг гормона. Драматическим поведенческим последствием потери партнера является устойчивое и усиливающееся депрессивное поведение (Bosch, Young, 2018).

Вариации в экспрессии рецепторов окситоцина и вазопрессина обуславливают индивидуальные различия в социальном поведении как самок, так и самцов прерийной полевки. Хотя активность ОТ и ВП неодинакова в разных областях мозга, оба нейропептида действуют в пределах одной и той же нейронной цепи, изменяя ее чувствительность (McGraw et al., 2010). Замечено, что экспериментальное изменение экспрессии ВПР (V1a) на генетическом уровне у самцов прерийной полевки ведет к изменению стиля родительского поведения и характера связи в паре (Lim et al., 2004; Hammock, Young, 2005; McGraw et al., 2010). В более поздних исследованиях было показано, что у самцов формирование предпочтения партнера определяется естественным генетическим полиморфизмом гена ОТР (*Oxtr*), определяющим плотность ОТР в прилежащем ядре (NAcc) (King et al., 2016). Высокая плотность ОТР в NAcc отмечена не только у лабораторных, но и у свободно живущих самцов прерийных полевок (Ophir et al., 2012), что согласуется с результатами исследований, проведенных на самках, и подчеркивает важный вклад активности ОТ в NAcc в формирование парных связей у этого моногамного вида независимо от пола (Bosch, Young, 2018).

Нейробиологические и поведенческие исследования, выполненные на прерийной полевке, убедительно показали, что механизмы, которые модулируют материнскую заботу о потомстве, и механизмы, определяющие связь между половыми партнерами, в значительной степени совпадают. Области мозга, участвующие в процессе формирования пары и материнской заботы, являются важнейшими компонентами схем вознаграждения и подкрепления. Это говорит о том, что связь в паре у социально моногамных видов могла развиваться благодаря изменению нейрохимии и нейронных схем, которые эволюционировали для поддержания отношений между матерью и детенышем у всех видов млекопитающих

(McGraw et al., 2010; Bosch, Young, 2018). Действительно, значительное сходство нейрональных механизмов, обеспечивающих связи между самцом и самкой у моногамной прерийной полевки, отмечено и для связи между матерью и потомком у полигамных серых крыс. В обоих вариантах задействованы миндалевидное тело, а также комплекс прилежащего ядра — вентрального паллидума (*nucleus accumbens* — *ventral pallidum*); действие дофамина и окситоцина в прилежащем ядре способствует синаптической пластичности, которая позволяет стимулам от детеныша или полового партнера постоянно активировать цепи в прилежащем ядре и вентральном паллидуме, обеспечивая устойчивость социального влечения (Numan, Young, 2016).

Различия в распределении рецепторов окситоцина и вазопрессина обуславливают также и видовую специфику в устойчивости связи между половыми партнерами. Так, социально моногамные самцы прерийных полевок, в отличие от полигамных горных полевок, имеют высокую плотность V1a в вентральном паллидуме (Insel et al., 1994). Такие же различия в распределении ВПР характерны для социально моногамного калифорнийского хомячка (*Peromyscus californicus*) и полигамного хомячка *P. leucopus* (Bester-Meredith et al., 1999), для социально моногамных обезьян мармозеток (*Callithrix jacchus*) и макаки-резуса, для которого характерна жесткая мультисамцовая социальная структура (*Macaca mulatta*; Young et al., 1999).

Однако описанные выше закономерности не носят универсального характера и могут различаться у представителей разных таксономических групп. Например, автораддиографический анализ распределения рецепторов ОТ и ВП в мозге, проведенный на двух видах южноамериканских грызунов туко-туко, отличающихся полярными типами социальной организации, показал существенные межвидовые различия (Beery et al., 2008). Оба вида близкородственны и экологически сходны, но патагонский туко-туко (*Ctenomys haigi*) ведет одиночный образ жизни, в то время как колониальный туко-туко (*C. sociabilis*) живет семейными группами из самца и нескольких самок. Было показано, что при этом паттерны экспрессии ОТР и V1a в разных областях мозга у колониальных туко-туко сильно отличались от описанных у моногамного представителя *Microtinae*, прерийной полевки (Beery et al., 2008), что делает необходимым проведение дальнейших

сравнительных исследований на представителях разных таксономических групп.

Голые землекопы (*Heterocephalus glaber*) живут колониями, в которых размножаются только самка-царица и несколько связанных с ней самцов; большинство членов семейной группы остаются неспособными размножаться на протяжении всей жизни и функционируют в качестве помощников. Напротив, капские землекопы (*Georchus capensis*) за исключением короткого сезона, когда происходит спаривание, одиночны и строго территориальны. Резкие различия в уровне социальности двух видов могут быть связаны с выраженной спецификой в распределении ОТР в отделах мозга. *H. glaber* демонстрирует более высокую концентрацию ОТР в прилежащем ядре, сером покрове, центральном, медиальном и кортикальном ядрах миндалины, ядре ложа конечной полоски и в СА1 области гиппокампа. Напротив, обилие ОТР у *G. capensis* хорошо выражено только в грушевидной коре (*area piriformis*) (Kalamatianos et al., 2010). Правда, однако, и то, что различие в распределении ОТР может быть связано не столько с особенностями социальной организации, сколько с не очень близким родством (разные роды).

Другим примером сравнительного анализа роли ОТ как гормона, влияющего на социальное поведение, является исследование, проведенное на близких видах вьюрковых ткачиков сем. Estrildidae. Все виды вьюрковых ткачиков моногамны, но среди них есть живущие территориальными парами и гнездящиеся колониями разных размеров, насчитывающими десятки и сотни пар (Goodwin, 1982). Анализ распределения рецепторов мезотоцина у пяти видов ткачиков с разной плотностью гнездования пар показал, что типичный для вида размер гнездовой колонии положительно коррелирует с обилием рецепторов мезотоцина в боковой перегородке. У самок зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*), относящихся к этому же семейству, общительность снижалась при введении в боковую перегородку антагонистов ОТ. Блокада нонапептидных рецепторов антагонистом ОТ значительно сокращала время, проводимое в контакте с группой и знакомыми социальными партнерами, независимо от продолжительности предшествовавшего социального контакта (Goodson et al., 2009).

Сравнительное исследование, проведенное на двух видах цихлид с разным уровнем социальности показало, что экспрессия гена изотоцина в мозге во время формирования пары в целом

была выше у социальной *Neolamprologus pulcher*, по сравнению с несоциальной *Telmatochromis temporalis*, и коррелировала с дистанцией между особями, подчинением и аффилиацией, но только у социального вида (O'Connor et al., 2016). В более раннем исследовании, однако, было показано, что уровень изотоцина, циркулирующего в мозге *N. pulcher*, отрицательно коррелировал с уровнем аффилиативного поведения, а уровень вазотоцина был выше у подчиненных, а не у доминирующих рыб (Reddon et al., 2015). Авторы объясняют расхождение в результатах тем, что показатели экспрессии генов не всегда могут непосредственно соответствовать показателям конечных концентраций биоактивных веществ. Кроме того, различия в экспрессии генов отражают различия в продукции нонапептидов, тогда как уровни измеряемых пептидов могут отражать различия в их хранении.

Позитивные взаимодействия с близкими социальными партнерами связаны с изменениями уровней ОТ и вне зависимости от прямого репродуктивного интереса. Яркие примеры этому дают собаки (*Canis familiaris*) (Odendaal, Meintjes, 2003; Romero et al., 2014, 2019), обезьяны мармозетки (*Callithrix jacchus*) (Finkenwirth et al., 2015), шимпанзе (*Pan troglodytes*) (Crockford et al., 2013; Wittig et al., 2014) и даже летучие мыши-вампиры (*Desmodus rotundus*) (Carter, Wilkinson, 2015).

Экзогенный ОТ способствует позитивному социальному поведению домашней собаки не только по отношению к сородичам, но и к хозяину. В частности, при интраназальном введении ОТ собаки демонстрировали повышенную социальную ориентацию и привязанность к своим владельцам, а также более высокую привязанность к партнерам-собакам, по сравнению с введением плацебо. Кроме того, обмен социопозитивным поведением с собаками-партнерами вызывал выброс эндогенного ОТ, подчеркивая участие ОТ в процессе развития социальной связи (Romero et al., 2014). Весьма показательно, что обмен взглядами между собакой и ее хозяином, связанный с положительным эмоциональным состоянием, вызывает повышение концентрации ОТ в моче и у собаки, и у ее хозяина (Nagasawa et al., 2015). Выделение ОТ во время контакта собаки с человеком также обусловлено жизненным опытом общения (Wirobski et al., 2021). ОТ, по-видимому, играл важную роль в процессе одомашнивания предка собаки, причем на ранних этапах ОТ выполнял функцию фактора, снижающего стресс, в то время как

на более поздних этапах одомашнивания наиболее важными функциями окситоцина были те, которые связаны с ассоциативным социальным поведением, вовлеченностью собаки во взаимодействие с человеком (Herbeck et al., 2022). Повышенная концентрация эндогенного ОТ при взаимодействии с человеком известна и у других домашних животных — овец и коров (Гербек и др., 2016).

Диадные связи с признаками кооперативного поведения вне репродуктивного контекста широко известны у приматов. У обыкновенных мармозеток естественные группы состоят из доминирующей размножающейся пары, нескольких взрослых помощников и незрелых особей. Отношения между размножающимися партнерами социально моногамные. Отношения между всеми членами группы в основном мирные и кооперативные. Измерение уровня окситоцина в моче в течение шести недель и анализ связи ОТ с межиндивидуальными отношениями в группе показали, что в диадах с устойчивыми социальными связями наблюдались колебания уровня ОТ, синхронизированные во времени. Это может свидетельствовать о важной роли ОТ в поддержании неслучайных социальных связей внутри группы (Finkenwirth et al., 2015).

У шимпанзе прочные и долговременные парные социальные связи в естественных группах устанавливаются в процессе аффилиативных взаимодействий. К их числу относится взаимный груминг и совместное употребление и разделение пищи (Jaeggi, Schaik, 2011). После таких контактов у обезьян в дикой природе наблюдается подъем уровня ОТ в моче, но только у социально взаимосвязанных особей (Crockford et al., 2013; Wittig et al., 2014). У шимпанзе уровень ОТ в моче после совместного употребления пищи был даже выше, чем после аллогруминга. Авторы исследования считают, что разделение пищи может играть ключевую роль в установлении социальных связей под влиянием ОТ (Wittig et al., 2014).

Интересно, что интраназальный экзогенный ОТ оказывал сходный эффект в диадах летучих мышей-вампилов, увеличивал у них число актов аллогруминга и размер отрываемых порций пищи при обмене кормом, хотя и не влиял на их частоту (Carter, Wilkinson, 2015).

ОТ, ассоциированный с аллогрумингом и совместным использованием добычи (корма), выступает как компонент активности в мозге мезолимбического пути награды и служит важным фактором поддержания и укрепления

социальных связей у млекопитающих (Wittig et al., 2014; Carter, Wilkinson, 2015). Сведения такого рода по птицам отсутствуют. Однако у рыб чистильщиков из семейства губановых (*Labroides dimidiatus*) отмечена более высокая концентрация изотоцина в переднем мозге после визуального знакомства с рыбой-клиентом другого вида по сравнению с тестами, в которых губан-чистильщика знакомили с конспецифичной особью. В природе губаны-чистильщики сталкиваются со сложными ситуациями, возникающими из-за разноречивых требований социальной среды, которая включает в себя как конкурентные, так и мутуалистические отношения. Стимуляция ОТ-путей в переднем мозге, вероятно, связана с визуальным распознаванием потенциальных клиентов рыбой-губаном (Abreu et al., 2018).

Интересно, что у домовых мышей — полигамного вида, способного формировать относительно устойчивые системы иерархических отношений, аллогруминг наблюдается в отношении побежденных, потерпевших поражение в драке сородичей. При этом у самок мышей, которые чистили социально побежденного партнера, процент нейронов, экспрессирующих рецептор окситоцина, был значительно увеличен в переднем обонятельном ядре (*nucleus olfactorius anterior*), поясной коре (*cortex cingularis*), островковой коре (*cortex insularis*), боковой перегородке и медиальной миндалине (*nucleus medialis amygdalae*) (Matsumoto et al., 2021).

ОКСИТОЦИН, СЛОЖНЫЕ ФОРМЫ КООПЕРАЦИИ И МЕСТНИЧЕСТВО

Сложные формы кооперации наблюдаются у высокосоциальных млекопитающих при совместной охоте, при защите от хищника или от посягательств конкурентов (чужаков, других групп). У шимпанзе окситоцин, вероятно, играет положительную роль в социальных взаимодействиях во время поиска добычи, при совместных охотах (Samuni et al., 2018).

Различного рода выражения приоритета, выказываемого связанным культурной традицией или генетическим родством представителям социума относительно других его членов или чужаков, называют местническим или парохимальным альтруизмом (Pisor, Ross, 2023). Сюда же обычно относят и случаи внутригрупповой консолидации при угрозе или при агрессии со стороны чужаков, конкурирующей группы сородичей. Усиление окситоцином или его

гомологами взаимосвязи (сплочения) членов группы при межгрупповых конфликтах сопряжено с ростом антагонизма к чужакам (отдельным особям или группам). Это явление характерно и для животных (Kavaliers, Choleris, 2017; Triki et al., 2022), и для людей (Dreu et al., 2010, 2020). Например, активация окситоцинэргической системы у шимпанзе происходит у обоих полов как непосредственно перед и во время антагонистических межгрупповых взаимодействий, так и во время пограничного патрулирования (Samuni et al., 2017). Как ожидание межгруппового конфликта при патрулировании границ, так и участие в конфликте сопровождаются у отдельных особей высоким уровнем окситоцина в моче, независимо от силы внутригрупповых связей или степени угрозы со стороны соперников. Как реакция, упреждающая опасность со стороны группы чужаков, выделение ОТ способствует координации усилий, направленных против конкурентов, и, предположительно, предотвращает возможное во время конфликта дезертирство (Samuni et al., 2017). Усиленное окситоцином взаимодействие с родственниками или неродственными партнерами по группе во время межгрупповых столкновений у шимпанзе одновременно понижает уровень обусловленного конфликтом стресса (Wittig et al., 2016). Антистрессовый эффект ОТ (Smith, Wang, 2014; McQuaid et al., 2016) может быть сам по себе важнейшим компонентом сплочения членов группы при внешней угрозе.

Фактические и потенциальные угрозы, исходящие от чужаков, включают риск заражения патогенами, угрозу ресурсам, территории, потомству. Этим объясняется поведение, направленное на снижение рисков от взаимодействия с чужаками у животных с самыми разными социальными системами (Kavaliers, Choleris, 2017). У социально моногамных видов и видов с семейно-групповым образом жизни необходимость эффективного решения этой задачи предполагает отбор на усиление внутригрупповых связей и консолидацию действий в отношении внешней угрозы (Radford et al., 2016). Связь консолидирующего группу поведения с активностью системы ОТ прослеживается у разных видов позвоночных (Kavaliers, Choleris, 2017; Triki et al., 2022).

Сотрудничество между членами социума у млекопитающих не обязательно означает сотрудничество только родственных особей. Это хорошо показано у шимпанзе (Lemoine et al., 2022), у которых взаимная поддержка внутри

социума имеет все черты сходства с сотрудничеством в коллективах людей, поводом для которого являются взаимные интересы (Glowacki, Lew-Levy, 2022). Связь окситоцинэргической системы с парохиальным сотрудничеством у шимпанзе и людей, очевидно, имеет общие корни, что привело к значительно более широкомасштабному сотрудничеству людей, в котором также велика роль ОТ (Dreu et al., 2010). Необходимо отметить, однако, что помимо гипотезы внешней угрозы как причины парохиализма, в качестве эволюционных основ внутригруппового сотрудничества выдвигались и другие гипотезы — совместного поиска пищи и кооперативного размножения, в которых активность окситоцинэргической системы также могла играть важную роль (Lemoine et al., 2022).

Модели парохиального альтруизма с межгрупповыми конфликтами предполагают существование противоречия между групповым и эгоистическим поведением, направленным на неучастие в конфликте (Majolo, Aureli, 2016).

Поскольку участие в конфликте сопряжено с возможностью травм и даже гибели, предполагается, что решение об участии, принимаемое отдельными особями, является результатом “взвешивания” потерь и выгод от коллективных действий (Radford et al., 2016; Rusch, Gavrillets, 2020). По мнению Трики с соавт. (Triki et al., 2022), у позвоночных животных участия индивида в конфликте можно ожидать, поскольку окситоцин или его гомологи (1) поддерживает внутригрупповой интерес (in-group concern) и сплочение, и/или (2) создает негативную мотивацию к поддержке членов другой группы (negative out-group concern), и/или (3) усиливает восприятие внешней угрозы, и/или (4) увеличивает ожидание взаимности, “репутационных выгод” от участия в конфликте со стороны своих. Авторы этой статьи рассматривают социальные эффекты ОТ/его гомологов у представителей разных классов позвоночных применительно к каждому из этих предположений и делают вывод, что три из четырех предположений выполняются: ОТ усиливает заботу о генетически и традиционно (культурно) связанных членах своей группы (1), подготавливает членов социума к внешней угрозе, обостряя ее восприятие (3), способствует поддержанию (усилению) репутационных качеств (отказ от партнеров, которые ранее не сотрудничали) за счет синхронизации поведения и ориентации на лидера (4). Эти предположения проще проверить на людях при тех возможностях, которые

предоставляют психологические игровые тесты (“дилемма заключенного”, игра в доверие, в ультиматум и др.), в которых отдельные личности оплачивают реальные издержки, чтобы обеспечить выгоду тому или другому участнику игры или группе (Camerer, 2003; Stallen, Sanfey, 2013; Rand, 2016, и др.). Однако вызывает сомнение, позволяют ли осуществить однозначно проверку этих предположений ныне существующие результаты исследований на животных. Проблема также в том, что эти предположения не независимы. Так, первое и четвертое в статье Трики с соавт. (Triki et al., 2022) положительно взаимосвязаны и являются результатом укрепления социальных связей под действием ОТ. Авторы статьи в конечном счете соглашаются, что убедительные доказательства влияния ОТ на репутацию и соблюдение групповых норм поведения, по-видимому, относятся только к людям. Предположения 2 и 3 являются оборотной стороной 1 и 4. В качестве независимого от внутригруппового контекста влияния ОТ на поведение, защищающее от угрозы со стороны чужаков или хищников, Трики с соавторами приводят ориентировочное, настороженное поведение сурикат (*Suricata suricatta*, сем. Herpestidae). Когда диким сурикатам внутривенно вводили окситоцин, они (в отличие от тех, кому вводили плацебо) более чем в 2 раза дольше стояли в позе столбиком — поведение, как принято считать, подвергающее особь опасности, но помогающее защитить группу от хищника и враждебных сородичей (Madden, Clutton-Brock, 2011). Однако это же поведение можно трактовать и как прямое следствие усиления ОТ внутригрупповой сплоченности, поскольку ОТ обостряет внимание и способность воспринимать любые, в том числе и внутригрупповые сигналы. Насколько серьезной опасности подвергает себя стоящий на чеку сурикат — также большой вопрос. Другой пример. У ткачиков-астрильд *Uraeginthus granatina*, образующих пары в течение всего года, самец и самка агрессивно защищают свою территорию от незваных гостей. Такая агрессивная защита значительно снижается после блокады рецепторов мезотоцина в головном мозге птицы (Goodson et al., 2015). Однако при этом, вполне вероятно, падает и привязанность птиц в паре. У социальной цихлиды *Neolamprologus pulcher* получавшие экзогенный изотокцин особи дрались с ожесточением, пропорциональным размерам своего противника, в то время как контрольные рыбы дрались в соответствии с присущей им

агрессивной склонностью. Получавшие изотокцин рыбы, в свою очередь, были более чувствительны к агрессивным выпадам противника, демонстрируя признаки покорности (Reddon et al., 2012). То же может происходить и с трехиглой колюшкой (*Gasterosteus aculeatus*), у которой агрессивная защита гнезда и территории ассоциирована с более высоким уровнем изотоцина в мозге (Kleszczyńska et al., 2012). В этих и других исследованиях антагонистические (агрессивные) реакции, модулируемые ОТ, рассматриваются вне связи с особенностями социального поведения, которое могло бы свидетельствовать об усилении сплоченности и взаимной поддержки в паре.

ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Изучение эффектов ОТ и его гомологов на разных уровнях организации биосистем — внутрииндивидуальном, внутри- и межвидовом — позволило сформировать достаточно отчетливую картину расширения спектра функций этих гормонов в процессе эволюции. Первоначальные функции, связанные с обеспечением эффективной репродукции, по-видимому, включали как гормональные, чисто физиологические, так и поведенческие эффекты, направленные на установление контакта половых партнеров с последующим расширением спектра социально ориентированных поведенческих функций. В разных классах позвоночных естественный отбор формировал разнообразие социальных систем и систем спаривания на основе весьма консервативных нейроэндокринных механизмов и в тесном взаимодействии с ними (Ziegler, Crockford, 2017). У костистых рыб, птиц, млекопитающих прослеживаются сходные тенденции, причем эволюционное преобразование поведенческих функций ОТ и его гомологов в разных классах позвоночных животных происходило, по-видимому, независимо (Quintana, Guastella, 2020; Triki et al., 2022). При этом специфика крупных таксонов накладывала свои ограничения, но эти особенности мало исследованы. Функции и механизмы действия ОТ наиболее детально изучены у млекопитающих, и существующая на сегодня картина функциональной эволюции окситоцинэргической системы основывается на результатах нейрофизиологических и поведенческих исследований ограниченного числа представителей именно этого класса позвоночных. Эта картина функциональных связей, с учетом специфики млекопитающих,

включает гормональные эффекты ОТ, способствующие зачатию, его роль в родах и лактации; далее, на уровне центральных механизмов, его влияние на материнское поведение, формирование и поддержание реципрокной связи “мать—потомок” (“родитель—потомок” у бипарентальных видов), положительное влияние на парные репродуктивные, внутрисемейные, внутригрупповые связи, кооперацию и парохиальные отношения. У человека, млекопитающего с наиболее сложной системой социальных отношений, ОТ участвует в формировании и поддержании социальной консолидации и привязанности в пяти гомологичных, функционально сходных контекстах: в отношениях матери с ребенком, женщины и мужчины в сексуальной паре, в отношениях группы родственников с их генетически обусловленными интересами, неродственных друг другу людей на основе взаимных интересов и, наконец, людей, сотрудничающих и конкурирующих в обществе, обусловленном культурной традицией (Crespi, 2016). В других классах позвоночных такой, как у млекопитающих, функционально-эволюционный ряд выстроить не удастся. Сказывается гораздо меньшая изменчивость эффектов гомологов ОТ.

Изучение функциональных связей ОТ и его гомологов с просоциальностью, кооперацией и парохиализмом сталкивается с рядом проблем, которые накладывают ограничения на возможности обобщения получаемых в частных исследованиях результатов. В самых общих чертах эти проблемы можно сгруппировать следующим образом.

1. Существует небольшое число видов животных (модельных видов или их групп), на которых были выполнены разносторонние исследования нейрональной активности окситоцинэргической системы мозга и модулированного ОТ и его гомологами поведения (американские серые полёвки, лабораторные домовые мыши, серые крысы, игрунковые обезьяны мармозетки, некоторые виды макак, шимпанзе, зебровые амадины, некоторые виды цихлидовых рыб). Исследование поведенческих эффектов ОТ/гомологов ОТ у других видов во многих случаях проведено либо путем измерений эндогенного гормона, либо экспериментально, с использованием периферической или центральной доставки экзогенного гормона или его антагонистов в мозг. Принимая во внимание значительную видовую специфику действия ОТ, узкий набор модельных видов ограничивает возможности обобщения полученных результатов.

2. Многие эффекты ОТ и его гомологов, в том числе связанные с социальностью и парохиализмом, ориентированы по полу (Dumais, Veenema, 2016; Luo et al., 2017; Caldwell, 2018; Ma et al., 2018; Ross et al., 2019; Shi et al., 2020, и др.). Это определяет необходимость исследования эффектов ОТ как у самок, так и у самцов.

3. Необходимо учитывать, что просоциальность, кооперация и парохиализм регулируются не только ОТ. Проявления кооперативной активности и парохиального альтруизма в разных классах позвоночных не означают их обязательную связь с окситоцином или его гомологами. Например, у пчел, с их ярко выраженным парохиализмом с агрессивной охраной семьи (Cunningham et al., 2014), ОТ/ВП рецепторы и их лиганды вообще отсутствуют (Stafflinger et al., 2008). В регуляции предрасположенности к знакомым особям и антагонизма к чужакам ОТ взаимодействует с другими нейромодуляторами (Soares et al., 2010). Среди них, в первую очередь, генетически близкий к ОТ вазопрессин (Goodson, 2008; Veenema, Neumann, 2008; Young, 2009; Albers, 2012; Dumais, Veenema, 2016, и др.). В модуляции кооперации и агрессивного поведения при межгрупповых конфликтах участвует также тестостерон (Reimers, Diekhof, 2015; Dreu et al., 2020). Недавно проведенный метаанализ влияния ОТ, ВП и тестостерона на кооперативное поведение людей показал наличие умеренного положительного эффекта интраназального введения ОТ, выраженный отрицательный эффект интраназального введения ВП и статистически незначимое влияние введения тестостерона (Yang et al., 2021). ОТ также смягчает стрессовое напряжение, обеспечивая буферизацию центральной оси стресса, что также способствует сплочению особей (Smith, Wang, 2014; McQuaid et al., 2016). Было показано, что ОТ способствует восстановлению и поддержанию гомеостаза; он активно участвует в адаптации (аллостазис) к изменяющейся среде и способствует восстановлению нормы поведения (Takayanagi, Onaka, 2021). Гормоны стресса — глюкокортикоиды — опосредуют реакцию бегства/нападения (“fight or flight” response) в острой стрессовой ситуации при угрозе жизни (Samuni et al., 2017) и этим тоже влияют на формирование поведенческого ответа при внешней угрозе.

4. Эффекты ОТ и его гомологов в разных таксонах могут проявляться специфически, и, по-видимому, в таксонах высокого ранга механизмы могут эволюционировать независимо

(Goodson, Thompson, 2010). Поскольку распределение окситоциновых рецепторов в мозге проецируется на широкий спектр поведенческих признаков, которые часто взаимосвязаны или слишком общи и неконкретны, это неизбежно ведет к перекрыванию функциональных интерпретаций эффектов окситоцина. Существует проблема выбора критериев сравнения эффектов ОТ/его гомологов у представителей разных таксонов. Если на уровне простых поведенческих реакций (приближение/избегание) консенсус существует, то с определением критериев оценки социальности в разных группах млекопитающих, птиц, рыб или при сравнении представителей из разных классов позвоночных проблема остается. Социально моногамные виды и виды с семейно-групповым образом жизни у млекопитающих, или колониально или отдельными парами гнездящиеся социально моногамные виды птиц, или охраняющие территорию с кладкой пары цихлид — это примеры “социальных” видов с очень разными системами социальных отношений, которые непросто поддаются категоризации (Панов, 2001).

5. Разнокачественность индивидов по чувствительности к ОТ влияет на структуру и устойчивость социальных связей в паре, группе, и на возможности их изменения при внешней угрозе (Hammock, Young, 2005; King et al., 2016; Bosch, Young, 2018). Изучение внутривидовой изменчивости по уровню ОТ и чувствительности к нему может помочь глубже понять механизмы социодемографического структурирования популяции и межиндивидуальных взаимодействий.

6. Помимо индивидуальных особенностей, на поведенческие эффекты ОТ сильно влияет контекст. Многочисленные свидетельства этому существуют у животных (Zarei et al., 2019; Yamagishi et al., 2020; Lemoine et al., 2022; Triki et al., 2022, и др.) и у людей (Bartz et al., 2011; Shamay-Tsoory, Abu-Akel, 2016; Hurlemann, Marsh, 2017, и др.). Накапливающиеся данные свидетельствуют о том, что окситоцин не всегда способствует сотрудничеству, но также вызывает защитные или даже оборонительно-агрессивные реакции в определенных социальных контекстах (Beery, 2015; Hurlemann, Marsh, 2017; Leng et al., 2022). Продукция ОТ и чувствительность к нему варьируют в зависимости от сезонных факторов и стадии жизненного цикла (Fink et al., 2005; Vaidyanathan, Hammock, 2017; Zhang et al., 2017; Yuan et al., 2020; Stocker et al., 2021), что хорошо

согласуется с “гипотезой вызова” (“challenge hypothesis”) Вингфилда с соавт. (Wingfield et al., 1990), высказанной в отношении тестостерона и постулирующей контекстную зависимость его выделения и эффектов.

7. С учетом ограниченного числа моделей, на которых всесторонне исследуется связь ОТ и его гомологов с социально ориентированным поведением, и с учетом специфики таксонов высокоактуальным остается исследование близкородственных видов с разными социодемографическими системами в разных филетических линиях в разных классах позвоночных. Паттерны экспрессии ОТР и ВПР отличаются у исследованных филогенетически близких видов с разными социальными системами (Insel et al., 1991, 1994; Young, 1999; Lim et al., 2004; Beery et al., 2008; Turner et al., 2010, и др.). Интерес представляет и изучение эффектов и механизмов действия ОТ у неродственных видов со сходными социодемографическими системами (Beery et al., 2008). О важности расширения числа модельных групп видов для изучения эффектов и механизмов действия ОТ говорят недавно полученные предварительные результаты изучения моногамных и немоногамных лемуров из р. *Eulemur* (Grebe et al., 2023). Было показано, что введение антагониста ОТ одному из половых партнеров в паре моногамного вида не вело к сокращению времени контакта, или времени, затрачиваемого на груминг, а также к уменьшению интереса к запахам потенциального репродуктивного конкурента. По показателям аффилиативности моногамные *Eulemur* не отличаются от немоногамных, что противоречит данным по обезьянам и моногамным полевым (Grebe et al., 2023).

8. На индивидуальном уровне ОТ регулирует широкий спектр физиологических процессов в жизненных циклах особей. Краткосрочные индивидуальные эффекты ОТ влияют на социальные взаимодействия во время обмена пищей, охоты и межгрупповых встреч, или на вероятность сотрудничества, победы или поражения в конфликте. На внутривидовом уровне существует значительная вариация межиндивидуальной нормы концентрации ОТ и чувствительности к нему, обеспечивающая наряду с другими нейроэндокринными регуляторами индивидуальную разнокачественность поведения и видовую специфику социальных систем. Чтобы понять эти высокодинамичные процессы, необходимо распространение исследований не только на животных в лабораторных условиях,

но и на диких, живущих в их естественной среде обитания.

В этой связи большую роль могут играть неинвазивные методы определения эндогенного ОТ (в экскретах животных) в разных условиях. Число таких исследований невелико, как и список исследуемых видов. Использование неинвазивного отбора проб в повседневной жизни диких животных в природе дает возможность оценить влияние гормонов и контекста на социальное поведение и нейроэндокринные системы (Ziegler, Crockford, 2017).

Поведение животного находится под контролем центрального ОТ, вырабатываемого в головном мозге. Однако измерение ОТ в мозге, как и любые инъекции в его структуры, весьма травматично и ограничивает возможность регистрации ненарушенного поведения. Такие измерения трудоемки и возможны лишь в условиях лаборатории. Большое внимание на протяжении последнего десятилетия привлекает возможность неинвазивного интраназального введения ОТ или его антагонистов. В ряде исследований было показано, что ОТ может проникать в мозг, минуя гематоэнцефалический барьер вдоль волокон обонятельного и тройничного нервов (Thorne et al., 1995; Li et al., 2005; Dal Monte et al., 2014; Lee et al., 2018; Smith et al., 2019). Несмотря на критику (напр., Evans et al., 2014), интраназальное введение ОТ остается актуальным и перспективным методом экспериментального моделирования (Marsh et al., 2021; Winterton et al., 2021).

Одновременно с этим продолжают дебаты по поводу надежности измерения периферического ОТ (в том числе ОТ в экскретах) для характеристики изменчивости поведения (MacDonald, Feifel, 2013; Crockford et al., 2014; Leng, Sabatier, 2016; Torner et al., 2017). Ряд исследований продемонстрировал предсказуемые поведенческие реакции, связанные с повышенным уровнем периферического ОТ (см. обзор Crockford et al., 2014). Высвобождение ОТ в ЦНС так или иначе отражается на его уровне как в плазме крови, так и в моче (Francis et al., 2016; Ziegler, Crockford, 2017). Неинвазивный отбор проб в природе при естественных социальных взаимодействиях позволяет избежать (понижить вероятность) контекстуальных ошибок, возникающих в лабораторных условиях (Brown et al., 2016), и возможен в ситуациях, которые трудно воспроизвести в неволе, таких как межгрупповые встречи, охота и т.п. (Wittig et al., 2016; Samuni et al., 2017). Проблема, однако, состоит в том, что процедура

валидации правомочности периферической оценки уровня ОТ для характеристики особенностей поведения трудоемка и далеко не всегда возможна. Поэтому появляющиеся в публикациях данные, подтверждающие связь периферического ОТ с поведением, воспринимаются как положительные свидетельства, в то время как отсутствие связи ни о чем не говорит. Поэтому актуальность исследования скоординированности периферического и центрального высвобождения ОТ для каждого конкретного вида и контекста сохраняется.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На протяжении сотен миллионов лет эволюции функциональная роль ОТ расширялась от первоначально обеспечивающей эффективную репродукцию до консолидации отношений партнеров в моногамных парах и группах у кооперативно размножающихся видов, и сложных кооперативных отношений в пределах социума с чертами парохильного альтруизма. В разных классах позвоночных животных расширение сферы действия ОТ/его гомологов могло происходить параллельно, однако на сегодня наиболее полно спектр функциональных связей ОТ прослежен у млекопитающих.

Следует помнить о том, что представленность окситоциновых рецепторов в мозге млекопитающих определяет широкий спектр поведенческих переменных, которые часто взаимосвязаны или слишком общи и неконкретны. Это неизбежно ведет к перекрыванию функциональных интерпретаций эффектов окситоцина. Поведенческие эффекты, относимые на счет окситоцина, могут быть обусловлены также действием его древнего гомолога — вазопрессина, кортиколиберина, глюкোকортикоидов и тестостерона в мозге. Действие ОТ нельзя рассматривать с позиции простых представлений о линейном дозозависимом действии, поскольку он является гормональным нейромодулятором, на который воздействуют многие факторы. Его эффективность ограничена конкретными контекстами. Большое значение имеет видовая специфика действия регулирующих поведение механизмов в мозге. В этой связи высоко перспективным становится сравнительное изучение близких видов, отличающихся по тем или иным особенностям поведения, в регуляции которых участвует ОТ. Поиск таких моделей и проведение исследований на представителях разных таксонах высокого

уровня представляются высокоперспективными. Необходима дальнейшая работа по изучению как проявлений, так и нейрогормональных основ социального поведения и парохиализма в разных филетических линиях в разных классах позвоночных животных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 075-00440-24-03 ИПЭЭ РАН, тема 1022040700480-01.6.15. “Поведение позвоночных животных и биокommunikация” (FFER-2024-0013).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Описываемые исследования проводились с соблюдением принятых международных законов и этических стандартов работы с лабораторными животными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гербек Ю.Э., Гулевич Р.Г., Шепелева Д.В., Гриневич В.В., 2016. Окситоцин: коэволюция человека и domesticiрованных животных // Вавиловский журн. генетики и селекции. Т. 20. № 2. С. 220–227. <https://doi.org/10.18699/VJ16.145>
- Панов Е.Н., 2001. Бегство от одиночества. М.: Лазурь. 323 с.
- Чернышева М.П., 2006. Гормоны животных. Введение в физиологическую эндокринологию. М.: Глаголь. 296 с.
- Abreu M.S., Kulczykowska E., Cardoso S.C., André G.I., Morais M., et al., 2018. Nonapeptide levels in male cleaner fish brains during interactions with unfamiliar intra and interspecific partners // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 72. P. 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2537-z>
- Acher R., Chauvet J., Chauvet M., Crepy D., 1968. Molecular evolution of neurohypophysial hormones: Comparison of the active principles of three bony fishes // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 11. P. 535–538.
- Albers H.E., 2012. The regulation of social recognition, social communication and aggression: Vasopressin in the social behavior neural network // *Horm. Behav.* V. 61. № 3. P. 283–292. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.10.007>
- Antunes-Rodrigues J., Favaretto A.L., Gutkowska J., McCann S.M., 1997. The neuroendocrine control of atrial natriuretic peptide release // *Mol. Psychiatry.* V. 2. P. 359–367. <https://doi.org/10.1038/sj.mp.4000308>
- Arakawa H., 2021. Dynamic regulation of oxytocin neuronal circuits in the sequential processes of prosocial behavior in rodent models // *Curr. Res. Neurobiol.* V. 2. Art. 100011. <https://doi.org/10.1016/j.crneur.2021.100011>
- Assad N.I., Pandey A.K., Sharma L.M., 2016. Oxytocin, functions, uses and abuses: A brief review // *Theriogenol. Insight.* V. 6. № 1. P. 1–17. <https://doi.org/10.5958/2277-3371.2016.00001.2>
- Barchi-Ferreira A.M., Osório F.L., 2021. Associations between oxytocin and empathy in humans: A systematic literature review // *Psychoneuroendocrinology.* V. 129. Art. 105268. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2021.105268>
- Barrett C.E., Arambula S.E., Young L.J., 2015. The oxytocin system promotes resilience to the effects of neonatal isolation on adult social attachment in female prairie voles // *Transl. Psychiatry.* V. 5. Art. e606. <https://doi.org/10.1038/tp.2015.73>
- Bartz J.A., Zaki J., Bolger N., Ochsner K.N., 2011. Social effects of oxytocin in humans: Context and person matter // *Trends Cogn. Sci.* V. 15. № 7. P. 301–309. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.05.002>
- Bathgate R.A., Parry L.J., Fletcher T.P., Shaw G., Renfree M.B., et al., 1995. Comparative aspects of oxytocin-like hormones in marsupials // *Adv. Exp. Med. Biol.* V. 395. P. 639–655.
- Beery A.K., 2015. Antisocial oxytocin: Complex effects on social behavior // *Curr. Opin. Behav. Sci.* V. 6. P. 174–182. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.11.006>
- Beery A.K., Kaufer D., 2015. Stress, social behavior, and resilience: Insights from rodents // *Neurobiol. Stress.* V. 1. P. 116–127. <https://doi.org/10.1016/j.ynstr.2014.10.004>
- Beery A.K., Lacey E.A., Francis D.D., 2008. Oxytocin and vasopressin receptor distributions in a solitary and a social species of tuco-tuco (*Ctenomys haigi* and *Ctenomys sociabilis*) // *J. Comp. Neurol.* V. 507. № 6. P. 1847–1859. <https://doi.org/10.1002/cne.21638>
- Benedetto A., di, Sun L., Zamboni C.G., Tamma R., Nico B., et al., 2014. Osteoblast regulation via ligand-activated nuclear trafficking of the oxytocin receptor // *PNAS.* V. 111. P. 16502–16507. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419349111>
- Berton O., McClung C.A., DiLeone R.J., Krishnan V., Renthal W., et al., 2006. Essential role of BDNF in the mesolimbic dopamine pathway in social defeat stress // *Science.* V. 311. P. 864–868. <https://doi.org/10.1126/science.1120972>
- Bester-Meredith J.K., Young L.J., Marler C.A., 1999. Species differences in paternal behavior and aggression in Peromyscus and their associations with vasopressin immunoreactivity and receptors // *Horm. Behav.* V. 36. P. 25–38. <https://doi.org/10.1006/hbeh.1999.1522>
- Blume A., Bosch O.J., Miklos S., Torner L., Wales L., et al., 2008. Oxytocin reduces anxiety via ERK1/2 activation:

- Local effect within the rat hypothalamic paraventricular nucleus // *Eur. J. Neurosci.* V. 27. P. 1947–1956.
<https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06184.x>
- Bosch O.J.*, 2011. Maternal nurturing is dependent on her innate anxiety: The behavioral roles of brain oxytocin and vasopressin // *Horm. Behav.* V. 59. P. 202–212.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.11.012>
- Bosch O.J.*, 2013. Maternal aggression in rodents: Brain oxytocin and vasopressin mediate pup defense // *Philos. Trans. R. Soc. B.* V. 368. Art. 20130085.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0085>
- Bosch O.J.*, *Musch W.*, *Bredewold R.*, *Slaterry D.A.*, *Neumann I.D.*, 2007. Prenatal stress increases HPA axis activity and impairs maternal care in lactating female offspring: Implications for postpartum mood disorder // *Psychoneuroendocrinology.* V. 32. P. 267–278.
<https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2006.12.012>
- Bosch O.J.*, *Neumann I.D.*, 2012. Both oxytocin and vasopressin are mediators of maternal care and aggression in rodents: From central release to sites of action // *Horm. Behav.* V. 61. № 3. P. 293–303.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.11.002>
- Bosch O.J.*, *Young L.J.*, 2018. Oxytocin and social relationships: From attachment to bond disruption // *Curr. Top. Behav. Neurosci.* V. 35. P. 97–117.
https://doi.org/10.1007/7854_2017_10
- Brown C.A.*, *Cardoso C.*, *Ellenbogen M.A.*, 2016. A meta-analytic review of the correlation between peripheral oxytocin and cortisol concentrations // *Front. Neuroendocrinol.* V. 43. P. 19–27.
<https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2016.11.001>
- Caldwell H.K.*, 2018. Oxytocin and sex differences in behavior // *Curr. Opin. Behav. Sci.* V. 23. P. 13–20.
<https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2018.02.002>
- Camerer C.F.*, 2003. *Behavioral Game Theory*. Princeton: Princeton Univ. Press. 568 p.
- Cameron N.M.*, *Shahrokh D.*, *Del Corpo A.*, *Dhir S.K.*, *Szyf M.*, *et al.*, 2008. Epigenetic programming of phenotypic variations in reproductive strategies in the rat through maternal care // *J. Neuroendocrinol.* V. 20. № 6. P. 795–801.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2008.01725.x>
- Cardoso S.C.*, *Grutter A.S.*, *Paula J.R.*, *Andre G.I.*, *Mesias J.P.*, *et al.*, 2015. Forebrain neuropeptide regulation of pair association and behavior in cooperating cleaner fish // *Physiol. Behav.* V. 145. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.03.024>
- Carter G.G.*, *Wilkinson G.S.*, 2015. Intranasal oxytocin increases social grooming and food sharing in the common vampire bat *Desmodus rotundus* // *Horm. Behav.* V. 75. P. 150–153.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.10.006>
- Carter C.S.*, *Grippe A.J.*, *Pournajafi-Nazarloo H.*, *Ruscio M.G.*, *Porges S.W.*, 2008. Oxytocin, vasopressin and sociality // *Progr. Brain Res.* V. 170. P. 331–336.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)00427-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)00427-5)
- Chen S.*, *Xu H.*, *Dong S.*, *Xiao L.*, 2022. Morpho-electric properties and diversity of oxytocin neurons in paraventricular nucleus of hypothalamus in female and male mice // *J. Neurosci.* V. 42. № 14. P. 2885–2904.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2494-21.2022>
- Corona G.*, *Jannini E.A.*, *Vignozzi L.*, *Rastrelli G.*, *Maggi M.*, 2012. The hormonal control of ejaculation // *Nat. Rev. Urol.* V. 9. P. 508–519.
<https://doi.org/10.1038/nrurol.2012.147>
- Crespi B.J.*, 2016. Oxytocin, testosterone, and human social cognition // *Biol. Rev.* V. 91. № 2. P. 390–408.
<https://doi.org/10.1111/brev.12175>
- Crockford C.*, *Deschner T.*, *Ziegler T.E.*, *Wittig R.M.*, 2014. Endogenous peripheral oxytocin measures can give insight into the dynamics of social relationships: A review // *Front. Behav. Neurosci.* V. 8. Art. 68.
<https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00068>
- Crockford C.*, *Wittig R.M.*, *Langergraber K.*, *Ziegler T.E.*, *Zuberbühler K.*, *Deschner T.*, 2013. Urinary oxytocin and social bonding in related and unrelated wild chimpanzees // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 280. № 1755. Art. 20122765.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2765>
- Cunha-Saraiva F.*, *Balshine S.*, *Gozdowska M.*, *Kulczykowska E.*, *Wagner R.H.*, *Schaedelin F.C.*, 2019. Parental care and neuropeptide dynamics in a cichlid fish *Neolamprologus caudopunctatus* // *Horm. Behav.* V. 116. Art. 104576.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2019.104576>
- Cunningham J.P.*, *Hereward J.P.*, *Heard T.A.*, *Barro P.J.*, *de West S.A.*, 2014. Bees at war: Interspecific battles and nest usurpation in stingless bees // *Am. Nat.* V. 184. P. 777–786.
<https://doi.org/10.1086/678399>
- Dal Monte O.*, *Noble P.L.*, *Turchi J.*, *Cummins A.*, *Averbeck B.B.*, 2014. CSF and blood oxytocin concentration changes following intranasal delivery in macaque // *PLoS One.* V. 9. Art. e103677.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103677>
- Deb S.*, *Kashyap S.*, *Lal J.*, 2023. Neuroendocrine regulation on fish reproduction // *Emerging Trends in the Aquaculture Sector* / Eds Neeraj Pathak, Mogalekar H.S. Delhi: Narendra Publishing House. P. 227–237.
- Donaldson Z.R.*, *Young L.J.*, 2008. Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality // *Science.* V. 322. № 5903. P. 900–904.
<https://doi.org/10.1126/science.1158668>
- Dreu C.K.W.*, *de*, 2012. Oxytocin modulates cooperation within and competition between groups: An integrative review and research agenda // *Horm. Behav.* V. 61. № 3. P. 419–428.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.12.009>
- Dreu C.K.*, *de*, *Greer L.L.*, *Handgraaf M.J.*, *Shalvi S.*, *Kleef G.A.*, *van*, *et al.*, 2010. The neuropeptide oxytocin regulates parochial altruism in intergroup conflict among humans // *Science.* V. 328. P. 1408–1411.
<https://doi.org/10.1126/science.1189047>

- Dreu C.K.W., de, Gross J., Fariña A., Ma Y.*, 2020. Group co-operation, carrying-capacity stress, and intergroup conflict // *Trends Cogn. Sci.* V. 24. P. 760–776. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.06.005>
- Dulac C., O'Connell L.A., Wu Z.*, 2014. Neural control of maternal and paternal behaviors // *Science*. V. 345. № 6198. P. 765–770. <https://doi.org/10.1126/science.1253291>
- Dumais K.M., Veenema A.H.*, 2016. Vasopressin and oxytocin receptor systems in the brain: Sex differences and sex-specific regulation of social behavior // *Front. Neuroendocrinol.* V. 40. P. 1–23. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2015.04.003>
- Elabd C., Basillais A., Beaupied H., Breuil V., Wagner N., et al.*, 2008. Oxytocin controls differentiation of human mesenchymal stem cells and reverses osteoporosis // *Stem Cells*. V. 26. № 9. P. 2399–2407. <https://doi.org/10.1634/stemcells.2008-0127>
- Elabd C., Cousin W., Upadhyayula P., Chen R.Y., Chooljian M.S., et al.*, 2014. Oxytocin is an age-specific circulating hormone that is necessary for muscle maintenance and regeneration // *Nat. Commun.* V. 5. № 1. Art. 4082. <https://doi.org/10.1038/ncomms5082>
- Eliava M., Melchior M., Knobloch-Bollmann H.S., Wahis J., Silva Gouveia M., da, et al.*, 2016. A new population of parvocellular oxytocin neurons controlling magnocellular neuron activity and inflammatory pain processing // *Neuron*. V. 89. № 6. P. 1291–1304. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.01.041>
- Elwood R.W.*, 1994. Temporal-based kinship recognition: A switch in time saves mine // *Behav. Processes*. V. 33. № 1–2. P. 15–24. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(94\)90057-4](https://doi.org/10.1016/0376-6357(94)90057-4)
- Evans S.L., Dal Monte O., Noble P., Averbeck B.B.*, 2014. Intranasal oxytocin effects on social cognition: A critique // *Brain Res.* V. 1580. P. 69–77. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2013.11.008>
- Fahrbach S.E., Morrell J.I., Pfaff D.W.*, 1984. Oxytocin induction of shortlatency maternal behavior in nulliparous, estrogen-primed female rats // *Horm. Behav.* V. 18. P. 267–286. [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(84\)90016-3](https://doi.org/10.1016/0018-506X(84)90016-3)
- Feldman M.L.*, 2007. Some options to induce oviposition in turtles // *Chelonian Conserv. Biol.* V. 6. № 2. P. 313–320. [https://doi.org/10.2744/1071-8443\(2007\)6\[313:SOTI OI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2744/1071-8443(2007)6[313:SOTI OI]2.0.CO;2)
- Feldman R.*, 2012. Oxytocin and social affiliation in humans // *Horm. Behav.* V. 61. № 3. P. 380–391. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.01.008>
- Feldman R.*, 2016. The neurobiology of mammalian parenting and the biosocial context of human caregiving // *Horm. Behav.* V. 77. P. 3–17. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.10.001>
- Feldman R., Bakermans-Kranenburg M.J.*, 2017. Oxytocin: A parenting hormone // *Curr. Opin. Psychol.* V. 15. P. 13–18. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.02.011>
- Ferguson J.K.W.*, 1941. A study of the motility of the intact uterus at term // *Surg. Gynecol. Obstet.* V. 73. P. 359–366.
- Ferguson J.N., Young L.J., Hearn E.F., Matzuk M.M., Insel T.R., Winslow J.T.*, 2000. Social amnesia in mice lacking the oxytocin gene // *Nat. Genet.* V. 25. № 3. P. 284–288. <https://doi.org/10.1038/77040>
- Festante F., Rayson H., Paukner A., Kaburu S.S., Toschi G., et al.*, 2021. Oxytocin promotes prosocial behavior and related neural responses in infant macaques at-risk for compromised social development // *Dev. Cogn. Neurosci.* V. 48. Art. 100950. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2021.100950>
- Fink J.W., McLeod B.J., Assinder S.J., Parry L.J., Nicholson H.D.*, 2005. Seasonal changes in mesotocin and localization of its receptor in the prostate of the brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*) // *Biol. Reprod.* V. 72. № 2. P. 470–478. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.035006>
- Finkenwirth C., Schaik C., van, Ziegler T.E., Burkart J.M.*, 2015. Strongly bonded family members in common marmosets show synchronized fluctuations in oxytocin // *Physiol. Behav.* V. 151. P. 246–251. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.07.034>
- Francis S.M., Kirkpatrick M.G., Witt H., de, Jacob S.*, 2016. Urinary and plasma oxytocin changes in response to MDMA or intranasal oxytocin administration // *Psychoneuroendocrinology*. V. 74. P. 92–100. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2016.08.011>
- Fraser D.*, 1980. A review of the behavioural mechanism of milk ejection of the domestic pig // *Appl. Anim. Ethol.* V. 6. № 3. P. 247–255. [https://doi.org/10.1016/0304-3762\(80\)90026-7](https://doi.org/10.1016/0304-3762(80)90026-7)
- Glowacki L., Lew-Levy S.*, 2022. How small-scale societies achieve large-scale cooperation // *Curr. Opin. Psychol.* V. 44. P. 44–48. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2021.08.026>
- Goodson J.L.*, 2005. The vertebrate social behavior network: Evolutionary themes and variations // *Horm. Behav.* V. 48. P. 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.02.003>
- Goodson J.L.*, 2008. Nonapeptides and the evolutionary patterning of sociality // *Progress in Brain Research* / Eds Neumann I.D., Landgraf R. Amsterdam: Elsevier. P. 3–15.
- Goodson J.L.*, 2013. Deconstructing sociality, social evolution and relevant nonapeptide functions // *Psychoneuroendocrinology*. V. 38. P. 465–478. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2012.12.005>
- Goodson J.L., Schrock S.E., Kingsbury M.A.*, 2015. Oxytocin mechanisms of stress response and aggression in a territorial finch // *Physiol. Behav.* V. 141. P. 154–163. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.01.016>
- Goodson J.L., Schrock S.E., Klatt J.D., Kabelik D., Kingsbury M.A.*, 2009. Mesotocin and nonapeptide receptors promote estrildid flocking behavior // *Science*. V. 325. № 5942. P. 862–866.

- <https://doi.org/10.1126/science.1174929>
- Goodson J.L., Thompson R.R., 2010. Nonapeptide mechanisms of social cognition, behavior and species-specific social systems // *Curr. Opin. Neurobiol.* V. 20. № 6. P. 784–794.
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.020>
- Goodwin D., 1982. *Estrildid Finches of the World*. Ithaca, N.-Y.: Cornell Univ. Press. 328 p.
- Gozdowska M., Kleszczyńska A., Sokołowska E., Kulczykowska E., 2006. Arginine vasotocin (AVT) and isotocin (IT) in fish brain: Diurnal and seasonal variations // *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* V. 143. P. 330–334.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.12.004>
- Grebe N.M., Sheikh A., Ohannessian L., Drea C.M., 2023. Effects of oxytocin receptor blockade on dyadic social behavior in monogamous and non-monogamous *Eulemur* // *Psychoneuroendocrinology*. V. 150. Art. 106044.
<https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2023.106044>
- Grinevich V., Knobloch-Bollmann H.S., Eliava M., Busneli M., Chini B., 2016. Assembling the puzzle: Pathways of oxytocin signaling in the brain // *Biol. Psychiatry*. V. 79. № 3. P. 155–164.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2015.04.013>
- Gruber C.W., 2014. Physiology of invertebrate oxytocin and vasopressin neuropeptides // *Exp. Physiol.* V. 99. № 1. P. 55–61.
<https://doi.org/10.1113/expphysiol.2013.072561>
- Hammock E.A.D., Young L.J., 2005. Microsatellite instability generates diversity in brain and sociobehavioral traits // *Science*. V. 308. P. 1630–1634.
<https://doi.org/10.1126/science.1111427>
- Heinrichs M., Dawans B., von, Domes G., 2009. Oxytocin, vasopressin, and human social behavior // *Front. Neuroendocrinol.* V. 30. № 4. P. 548–557.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.12.009>
- Heller H., 1972. The effect of neurohypophyseal hormones on the female reproductive tract of lower vertebrates // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 3. P. 703–714.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(72\)90200-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(72)90200-6)
- Herbeck Y.E., Eliava M., Grinevich V., MacLean E.L., 2022. Fear, love, and the origins of canid domestication: An oxytocin hypothesis // *Compr. Psychoneuroendocrinol.* V. 9. Art. 100100.
<https://doi.org/10.1016/j.cpnec.2021.100100>
- Higashida H., 2016. Somato-axodendritic release of oxytocin into the brain due to calcium amplification is essential for social memory // *J. Physiol. Sci.* V. 66. P. 275–282.
<https://doi.org/10.1007/s12576-015-0425-0>
- Hillner K.M., Rebe S.O., Neuman I.D., Slatter D.A., 2011. Exposure to chronic pregnancy stress reverses peripartum-associated adaptations: implications for postpartum anxiety and mood disorders // *Endocrinology*. V. 152. P. 3930–3940.
<https://doi.org/10.1210/en.2011-1091>
- Hurlemann R., Marsh N., 2017. Deciphering the modulatory role of oxytocin in human altruism // *Rev. Neurosci.* V. 28. № 4. P. 335–342.
<https://doi.org/10.1515/revneuro-2016-0061>
- Insel T.R., Gelhard R., Shapiro L.E., 1991. The comparative distribution of forebrain receptors for neurohypophyseal peptides in monogamous and polygamous mice // *Neuroscience*. V. 43. P. 623–630.
[https://doi.org/10.1016/0306-4522\(91\)90321-E](https://doi.org/10.1016/0306-4522(91)90321-E)
- Insel T.R., Wang Z., Ferris C.F., 1994. Patterns of vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents // *J. Neurosci.* V. 14. P. 5381–5392.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-09-05381.1994>
- Insel T.R., Young L.J., 2001. The neurobiology of attachment // *Nat. Rev. Neurosci.* V. 2. № 2. P. 129–136.
<https://doi.org/10.1038/35053579>
- Jaeggi A.V., Schaik C.P., van, 2011. The evolution of food sharing in primates // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 65. P. 2125–2140.
<https://doi.org/10.1007/s00265-011-1221-3>
- Jankowski M., Broderick T.L., Gutkowska J., 2020. The role of oxytocin in cardiovascular protection // *Front. Psychol.* V. 11. Art. 2139.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.02139>
- Johnson Z.V., Walum H., Jamal Y.A., Xiao Y., Keebaugh A.C., et al., 2016. Central oxytocin receptors mediate mating-induced partner preferences and enhance correlated activation across forebrain nuclei in male prairie voles // *Horm. Behav.* V. 79. P. 8–17.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.11.011>
- Jurek B., Neumann I.D., 2018. The oxytocin receptor: From intracellular signaling to behavior // *Physiol. Rev.* V. 98. P. 1805–1908.
<https://doi.org/10.1152/physrev.00031.20179>
- Kabelik D., Magruder D.S., 2014. Involvement of different mesotocin (oxytocin homologue) populations in sexual and aggressive behaviours of the brown anole // *Biol. Lett.* V. 10. Art. 20140566.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0566>
- Kalamatianos T., Faulkes C.G., Oosthuizen M.K., Poorun R., Bennett N.C., Coen C.W., 2010. Telencephalic binding sites for oxytocin and social organization: A comparative study of eusocial naked mole-rats and solitary cape mole-rats // *J. Comp. Neurol.* V. 518. № 10. P. 1792–1813.
<https://doi.org/10.1002/cne.22302>
- Kavaliers M., Choleris E., 2017. Out-group threat responses, in-group bias, and nonapeptide involvement are conserved across vertebrates: (A comment on Bruintjes et al., “Out-group threat promotes within-group affiliation in a cooperative fish”) // *Am. Nat.* V. 189. P. 453–458.
<https://doi.org/10.1086/690838>
- Kelly A.M., Goodson J.L., 2014. Social functions of individual vasopressin–oxytocin cell groups in vertebrates: What do we really know? // *Front. Neuroendocrinol.* V. 35. P. 512–529.
<https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2014.04.005>

- Kendrick K.M., Da Costa A.P., Broad K.D., Ohkura S., Guevara R., et al.*, 1997. Neural control of maternal behaviour and olfactory recognition of offspring // *Brain Res. Bull.* V. 44. № 4. P. 383–395.
[https://doi.org/10.1016/S0361-9230\(97\)00218-9](https://doi.org/10.1016/S0361-9230(97)00218-9)
- Keverne E.B., Kendrick K.M.*, 1992. Oxytocin facilitation of maternal behavior in sheep // *Oxytocin in Maternal, Sexual, and Social Behaviors* / Eds Pedersen C.A., Caldwell J.D., Jirikowski G.F., Insel T.R. N.-Y.: New York Academy of Sciences. P. 83–101.
- King L.B., Walum H., Inoue K., Eyrich N.W., Young L.J.*, 2016. Variation in the oxytocin receptor gene predicts brain region-specific expression and social attachment // *Biol. Psychiatry.* V. 80. P. 160–169.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2015.12.008>
- Klatt J.D., Goodson J.L.*, 2013a. Sex-specific activity and function of hypothalamic nonapeptide neurons during nest-building in zebra finches // *Horm. Behav.* V. 64. P. 818–824.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.10.001>
- Klatt J.D., Goodson J.L.*, 2013b. Oxytocin-like receptors mediate pair bonding in a socially monogamous songbird // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 280. № 1750. Art. 20122396.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2396>
- Kleszczyńska A., Sokołowska E., Kulczykowska E.*, 2012. Variation in brain arginine vasotocin (AVT) and isotocin (IT) levels with reproductive stage and social status in males of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 175. P. 290–296.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.11.022>
- Knobloch H.S., Charlet A., Hoffmann L.C., Eliava M., Khrulev S., et al.*, 2012. Evoked axonal oxytocin release in the central amygdala attenuates fear response // *Neuron.* V. 73. P. 553–566.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.11.030>
- Knobloch H.S., Grinevich V.*, 2014. Evolution of oxytocin pathways in the brain of vertebrates // *Front. Behav. Neurosci.* V. 8. Art. 31.
<https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00031>
- Koop S., Oster H.*, 2022. Eat, sleep, repeat – endocrine regulation of behavioural circadian rhythms // *FEBS J.* V. 289. № 21. P. 6543–6558.
<https://doi.org/10.1111/febs.16109>
- Kulczykowska E.*, 2007. Arginine vasotocin and isotocin: towards their role in fish osmoregulation // *Fish Osmoregulation* / Eds Boldisserato B., Moncera J.M., Kapoor B.G. Boca Raton: CRC Press. P. 151–176.
- Lee M.R., Scheidweile K.B., Diao X.X., Akhlaghi F., Cummins A., et al.*, 2018. Oxytocin by intranasal and intravenous routes reaches the cerebrospinal fluid in rhesus macaques: Determination using a novel oxytocin assay // *Mol. Psychiatry.* V. 23. № 1. P. 115–122.
<https://doi.org/10.1038/mp.2017.27>
- Lemoine S., Samuni L., Crockford C., Wittig R.*, 2022. Parochial cooperation in wild chimpanzees: A model to explain the evolution of parochial altruism // *Philos. Trans. R. Soc. B.* V. 377. Art. 20210149.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0149>
- Leng G., Leng R.I., Ludwig M.*, 2022. Oxytocin – a social peptide? Deconstructing the evidence // *Philos. Trans. R. Soc. B.* V. 377. Art. 20210055.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0055>
- Leng G., Pineda R., Sabatier N., Ludwig M.*, 2015. 60 Years of neuroendocrinology: The posterior pituitary, from Geoffrey Harris to our present understanding // *J. Endocrinol.* V. 226. № 2. P. 173–185.
<https://doi.org/10.1530/JOE-15-0087>
- Leng G., Sabatier N.*, 2016. Measuring oxytocin and vasopressin: bioassays, immunoassays and random numbers // *J. Neuroendocrinol.* V. 28. P. 2–13.
<https://doi.org/10.1111/jne.12413>
- Leng G., Sabatier N.*, 2017. Oxytocin – the sweet hormone? // *Trends Endocrinol. Metabolism.* V. 28. № 5. P. 365–376.
<https://doi.org/10.1016/j.tem.2017.02.007>
- Leung C.H., Goode C.T., Young L.J., Maney D.L.*, 2009. Neural distribution of nonapeptide binding sites in two species of songbird // *J. Comp. Neurol.* V. 513. P. 197–208.
<https://doi.org/10.1002/cne.21947>
- Li T., Wang P., Wang S.C., Wang Y.F.*, 2017. Approaches mediating oxytocin regulation of the immune system // *Front. Immunol.* V. 7. Art. 693.
<https://doi.org/10.3389/fimmu.2016.00693>
- Li Y., Field P.M., Raisman G.*, 2005. Olfactory ensheathing cells and olfactory nerve fibroblasts maintain continuous open channels for regrowth of olfactory nerve fibres // *Glia.* V. 52. P. 245–251.
<https://doi.org/10.1002/glia.20241>
- Lim M.M., Wang Z., Olazabal D.E., Ren X., Terwillger E.F., Young L.J.*, 2004. Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene // *Nature.* V. 429. P. 754–757.
<https://doi.org/10.1038/nature02539>
- Lindenberg S.*, 2006. Prosocial behavior, solidarity, and framing processes // *Solidarity and Prosocial Behavior: An Integration of Sociological and Psychological Perspectives.* Boston: Springer US. P. 23–44.
- Linnér A., Almgren M.*, 2020. Epigenetic programming – The important first 1000 days // *Acta Paediatrica.* V. 109. № 3. P. 443–452.
<https://doi.org/10.1111/apa.15050>
- Lonstein J.S., Lévy F., Fleming A.S.*, 2015. Common and divergent psychobiological mechanisms underlying maternal behaviors in non-human and human mammals // *Horm. Behav.* V. 73. P. 156–185.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.06.011>
- Loth M.K., Donaldson Z.R.*, 2021. Oxytocin, dopamine, and opioid interactions underlying pair bonding: Highlighting a potential role for microglia // *Endocrinology.* V. 162. № 2. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1210/endocr/bqaa223>

- Love T.M., 2014. Oxytocin, motivation and the role of dopamine // *Pharmacol. Biochem. Behavior*. V. 119. P. 49–60. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2013.06.011>
- Lukas M., Toth I., Reber S.O., Slaterry D.A., Veenema A.H., Neumann I.D., 2011. The neuropeptide oxytocin facilitates pro-social behavior and prevents social avoidance in rats and mice // *Neuropsychopharmacology*. V. 36. № 11. P. 2159–2168. <https://doi.org/10.1038/npp.2011.95>
- Luo L., Becker B., Geng Y., Zhao Z., Gao S., et al., 2017. Sex-dependent neural effect of oxytocin during subliminal processing of negative emotion faces // *Neuroimage*. V. 162. P. 127–137. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.08.079>
- Lupoli B., Johansson B., Uvnäs-Moberg K., Svennersten-Sjaunja K., 2001. Effect of suckling on the release of oxytocin, prolactin, cortisol, gastrin, cholecystokinin, somatostatin and insulin in dairy cows and their calves // *J. Dairy Res.* V. 68. № 2. P. 175–187. <https://doi.org/10.1017/S0022029901004721>
- Ma X., Zhao W., Luo R., Zhou F., Geng Y., et al., 2018. Sex- and context-dependent effects of oxytocin on social sharing // *Neuroimage*. V. 183. P. 62–72. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.08.004>
- MacDonald K., Feifel D., 2013. Helping oxytocin deliver: considerations in the development of oxytocin-based therapeutics for brain disorders // *Front. Neurosci.* V. 7. P. 42–44. <https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00035>
- Madden J.R., Clutton-Brock T.H., 2011. Experimental peripheral administration of oxytocin elevates a suite of cooperative behaviours in a wild social mammal // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 278. P. 1189–1194. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1675>
- Magnone M.C., Bertolucci C., Piazza F., Foà A., 2003. Daily and circadian rhythms of neurotransmitters and related compounds in the hypothalamic suprachiasmatic nuclei of a diurnal vertebrate // *Brain Res.* V. 973. № 1. P. 115–121. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(03\)02567-8](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(03)02567-8)
- Majolo B., Aureli F., 2016. Within-group behavioural consequences of between-group conflict: A prospective review // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 283. Art. 20161567. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1567>
- Mann P.E., Bridges R.S., 2001. Lactogenic hormone regulation of maternal behavior // *Prog. Brain Res.* V. 133. P. 251–262. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(01\)33019-4](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(01)33019-4)
- Marlin B.J., Mitre M., D'amour J.A., Chao M.V., Froemke R.C., 2015. Oxytocin enables maternal behaviour by balancing cortical inhibition // *Nature*. V. 520. № 7548. P. 499–504. <https://doi.org/10.1038/nature14402>
- Marsh N., Marsh A.A., Lee M.R., Hurlemann R., 2021. Oxytocin and the neurobiology of prosocial behavior // *Neuroscientist*. V. 27. № 6. P. 604–619. <https://doi.org/10.1177/10738584209601>
- Matsumoto M., Yoshida M., Jayatilake B.W., Inutsuka A., Nishimori K., et al., 2021. Indispensable role of the oxytocin receptor for allogrooming toward socially distressed cage mates in female mice // *J. Neuroendocrinol.* V. 33. № 6. Art. e12980. <https://doi.org/10.1111/jne.12980>
- Matthiesen A.S., Ransjö-Arvidson A.B., Nissen E., Uvnäs-Moberg K., 2001. Postpartum maternal oxytocin release by newborns: Effects of infant hand massage and sucking // *Birth*. V. 28. № 1. P. 13–19. <https://doi.org/10.1046/j.1523-536x.2001.00013.x>
- McGraw L., Székely T., Young L.J., 2010. Pair bonds and parental behaviour // *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution* / Eds Székely T., Moore A.J., Komdeur J. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 271–301.
- McQuaid R.J., McInnis O.A., Paric A., Al-Yawer F., Matheson K., Anisman H., 2016. Relations between plasma oxytocin and cortisol: The stress buffering role of social support // *Neurobiol. Stress*. V. 3. P. 52–60. <https://doi.org/10.1016/j.ynstr.2016.01.001>
- Morhenn V., Beavin L.E., Zak P.J., 2012. Massage increases oxytocin and reduces adrenocorticotropin hormone in humans // *Altern. Ther. Health Med.* V. 18. № 6. P. 11–18.
- Nagasawa M., Mitsui S., En S., Ohtani N., Ohta M., et al., 2015. Social evolution. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds // *Science*. V. 348. P. 333–336. <https://doi.org/10.1126/science.1261022>
- Neumann I.D., 2002. Involvement of the brain oxytocin system in stress coping: Interactions with the hypothalamo-pituitary-adrenal axis // *Prog. Brain Res.* V. 139. P. 147–162. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(02\)39014-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(02)39014-9)
- Neumann I.D., 2009. The advantage of social living: Brain neuropeptides mediate the beneficial consequences of sex and motherhood // *Front. Neuroendocrinol.* V. 30. P. 483–496. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2009.04.012>
- Neumann I.D., Kromer S.A., Bosch O.J., 2005. Effects of psycho-social stress during pregnancy on neuroendocrine and behavioural parameters in lactation depend on the genetically determined stress vulnerability // *Psychoneuroendocrinology*. V. 30. P. 791–806. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2005.03.008>
- Neumann I.D., Torner L., Wigger A., 1999. Brain oxytocin: Differential inhibition of neuroendocrine stress responses and anxiety-related behaviour in virgin, pregnant and lactating rats // *Neuroscience*. V. 95. P. 567–575. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(99\)00433-9](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(99)00433-9)
- Numan M., 2014. Neurobiology of Social Behavior: Toward an Understanding of the Prosocial and Antisocial Brain. L.; N.-Y.: Academic Press. 341p.
- Numan M., Young L.J., 2016. Neural mechanisms of mother–infant bonding and pair bonding: Similarities, differences, and broader implications // *Horm. Behav.* V. 77. P. 98–112. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.05.01>

- O'Connell L.A., Hofmann H.A., 2011. The vertebrate mesolimbic reward system and social behavior network: A comparative synthesis // *J. Comp. Neurol.* V. 519. P. 3599–3639.
<https://doi.org/10.1002/cne.22735>
- O'Connell L.A., Matthews B.J., Hofmann H.A., 2012. Isotocin regulates paternal care in a monogamous cichlid fish // *Horm. Behav.* V. 61. № 5. P. 725–733.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.009>
- O'Connor C.M., Marsh-Rollo S.E., Aubin-Horth N., Balshine S., 2016. Species-specific patterns of nonapeptide brain gene expression relative to pair-bonding behavior in grouping and non-grouping cichlids // *Horm. Behav.* V. 80. P. 30–38.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.10.015>
- Odendaal J.S., Meintjes R.A., 2003. Neurophysiological correlates of affiliative behaviour between humans and dogs // *Vet. J.* V. 165. № 3. P. 296–301.
[https://doi.org/10.1016/S1090-0233\(02\)00237-X](https://doi.org/10.1016/S1090-0233(02)00237-X)
- Oettl L.L., Kelsch W., 2017. Oxytocin and Olfaction // *Behavioral Pharmacology of Neuropeptides: Oxytocin. Current Topics in Behavioral Neurosciences* / Eds Hurlmann R., Grinevich V.V. Cham: Springer. P. 55–75.
https://doi.org/10.1007/7854_2017_8
- Oldfield R.G., Hofmann H.A., 2011. Neuropeptide regulation of social behavior in a monogamous cichlid fish // *Physiol. Behav.* V. 102. № 3–4. P. 296–303.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2010.11.022>
- Oliveira V.E.D.M., Lukas M., Wolf H.N., Durante E., Lorenz A., et al., 2021. Oxytocin and vasopressin within the ventral and dorsal lateral septum modulate aggression in female rats // *Nat. Commun.* V. 12. № 1. Art. 2900.
<https://doi.org/10.1038/s41467-021-23064-5>
- Ophir A.G., Gessel A., Zheng D.J., Phelps S.M., 2012. Oxytocin receptor density is associated with male mating tactics and social monogamy // *Horm. Behav.* V. 61. № 3. P. 445–453.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.01.007>
- Ophir A.G., Phelps S.M., Sorin A.B., Wolff J.O., 2008. Social but not genetic monogamy is associated with greater breeding success in prairie voles // *Anim. Behaviour.* V. 75. № 3. P. 1143–1154.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.022>
- Parker K.J., Buckmaster C.L., Schatzberg A.F., Lyons D.M., 2005. Intranasal oxytocin administration attenuates the ACTH stress response in monkeys // *Psychoneuroendocrinology.* V. 30. P. 924–929.
<https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2005.04.002>
- Pedersen A., Tomaszycki M.L., 2012. Oxytocin antagonist treatments alter the formation of pair relationships in zebra finches of both sexes // *Horm. Behav.* V. 62. P. 113–119.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.05.009>
- Pedersen C.A., Ascher J.A., Monroe Y.L., Prange A.J., 1982. Oxytocin induces maternal behavior in virgin female rats // *Science.* V. 216. P. 648–650.
<https://doi.org/10.1126/science.7071605>
- Pedersen C.A., Prange A.J., 1985. Oxytocin and mothering behavior in the rat // *Pharmacol. Ther.* V. 28. P. 287–302.
[https://doi.org/10.1016/0163-7258\(85\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0163-7258(85)90056-7)
- Pisor A.C., Ross C.T., 2023. Parochial altruism: What it is and why it varies // *Evol. Hum. Behav.* V. 45. № 1. P. 2–12.
<https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2023.06.005>
- Priyadarshi H., Das R., Singh A.A., Patel A.B., Pandey P.K., 2021. Hormone manipulation to overcome a major barrier in male catfish spawning: The role of oxytocin augmentation in inducing voluntary captive spawning // *Aquac. Res.* V. 52. № 1. P. 51–64.
<https://doi.org/10.1111/are.14869>
- Qin J., Feng M., Wang C., Ye Y., Wang P.S., Liu C., 2009. Oxytocin receptor expressed on the smooth muscle mediates the excitatory effect of oxytocin on gastric motility in rats // *Neurogastroenterol. Motil.* V. 21. P. 430–438.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2982.2009.01282.x>
- Quintana D.S., Guastella A.J., 2020. An allostatic theory of oxytocin // *Trends Cogn. Sci.* V. 24. P. 515–528.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.03.008>
- Radford A.N., Majolo B., Aureli F., 2016. Within-group behavioural consequences of between-group conflict: A prospective review // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 283. Art. 20161567.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1567>
- Rand D.G., 2016. Cooperation, fast and slow meta-analytic evidence for a theory of social heuristics and self-interested deliberation // *Psychol. Sci.* V. 27. P. 1192–1206.
<https://doi.org/10.1177/0956797616654455>
- Reddon A.R., O'Connor C.M., Marsh-Rollo S.E., Balshine S., 2012. Effects of isotocin on social responses in a cooperatively breeding fish // *Anim. Behav.* V. 84. P. 753–760.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.021>
- Reddon A.R., O'Connor C.M., Marsh-Rollo S.E., Balshine S., Gozdowska M., Kulczykowska E., 2015. Brain nonapeptide levels are related to social status and affiliative behaviour in a cooperatively breeding cichlid fish // *R. Soc. Open Sci.* V. 2. Art. 140072.
<https://doi.org/10.1098/rsos.140072>
- Reimers L., Diekhof E.K., 2015. Testosterone is associated with cooperation during intergroup competition by enhancing parochial altruism // *Front. Neurosci.* V. 9. Art. 183.
<https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00183>
- Ren D., Lu G., Moriyama H., Mustoe A.C., Harrison E.B., French J.A., 2015. Genetic diversity in oxytocin ligand and receptors in new world monkeys // *PLoS One.* V. 10. Art. e0125775.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125775>
- Rilling J.K., Young L.J., 2014. The biology of mammalian parenting and its effect on offspring social development // *Science.* V. 345. P. 771–776.
<https://doi.org/10.1126/science.1252723>
- Ring R.H., Malberg J.E., Potestio L., Ping J., Boikess S., et al., 2006. Anxiolytic-like activity of oxytocin in male mice: Behavioral and autonomic evidence, therapeutic

- implications // *Psychopharmacology* (Berl). V. 185. P. 218–225.
<https://doi.org/10.1007/s00213-005-0293-z>
- Romero T., Konno A., Nagasawa M., Hasegawa T., 2019. Oxytocin modulates responses to inequity in dogs // *Physiol. Behav.* V. 201. P. 104–110.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2018.12.023>
- Romero T., Nagasawa M., Mogi K., Hasegawa T., Kikusui T., 2014. Oxytocin promotes social bonding in dogs // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 111. № 25. P. 9085–9090.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1322868111>
- Rosenblatt J.S., 2003. Outline of the evolution of behavioral and nonbehavioral patterns of parental care among the vertebrates: Critical characteristics of mammalian and avian parental behavior // *Scand. J. Psychol.* V. 44. P. 265–271.
<https://doi.org/10.1111/1467-9450.00344>
- Ross A.P., McCann K.E., Larkin T.E., Song Z., Grieb Z.A., et al., 2019. Sex-dependent effects of social isolation on the regulation of arginine-vasopressin (AVP) V1a, oxytocin (OT) and serotonin (5HT) 1a receptor binding and aggression // *Horm. Behav.* V. 116. Art. 104578.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2019.104578>
- Ross H.E., Young L.J., 2009. Oxytocin and the neural mechanisms regulating social cognition and affiliative behavior // *Front. Neuroendocrinol.* V. 30. № 4. P. 534–547.
<https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2009.05.004>
- Rusch H., Gavrilets S., 2020. The logic of animal intergroup conflict: A review // *J. Econ. Behav. Organ.* V. 178. P. 1014–1030.
<https://doi.org/10.1016/j.jebo.2017.05.004>
- Russell J.A., Leng G., Douglas A.J., 2003. The magnocellular oxytocin system, the fount of maternity: adaptation in pregnancy // *Front. Neuroendocrinol.* V. 24. P. 27–61.
[https://doi.org/10.1016/s0091-3022\(02\)00104-8](https://doi.org/10.1016/s0091-3022(02)00104-8)
- Rzasa J., Ewy Z., 1970. Effect of vasotocin and oxytocin on oviposition in the hen // *J. Reprod. Fertil.* V. 21. P. 549–550.
<https://doi.org/10.1530/jrf.0.0210549>
- Samuni L., Preis A., Deschner T., Crockford C., Wittig R.M., 2018. Reward of labor coordination and hunting success in wild chimpanzees // *Commun. Biol.* V. 1. P. 1–9.
<https://doi.org/10.1038/s42003-018-0142-3>
- Samuni L., Preis A., Mundry R., Deschner T., Crockford C., Wittig R.M., 2017. Oxytocin reactivity during intergroup conflict in wild chimpanzees // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* V. 114. P. 268–273.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1616812114>
- Santoso P., Nakata M., Ueta Y., Yada T., 2018. Suprachiasmatic vasopressin to paraventricular oxytocin neurocircuit in the hypothalamus relays light reception to inhibit feeding behavior // *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* V. 315. № 4. P. E478–E488.
<https://doi.org/10.1152/ajpendo.00338.2016>
- Savaskan E., Ehrhardt R., Schulz A., Walter M., Schächinger H., 2008. Post-learning intranasal oxytocin modulates human memory for facial identity // *Psychoneuroendocrinology.* V. 33. № 3. P. 368–374.
<https://doi.org/10.1016/j.psychneuen.2007.12.004>
- Scatliffe N., Casavant S., Vittner D., Cong X., 2019. Oxytocin and early parent-infant interactions: A systematic review // *Int. J. Nurs. Sci.* V. 6. № 4. P. 445–453.
<https://doi.org/10.1016/j.ijnss.2019.09.009>
- Schorscher-Petcu A., Sotocinal S., Ciura S., Dupré A., Ritchie J., et al., 2010. Oxytocin-induced analgesia and scratching are mediated by the vasopressin-1A receptor in the mouse // *J. Neurosci.* V. 30. № 24. P. 8274–8284.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1594-10.2010>
- Shamay-Tsoory S.G., Abu-Akel A., 2016. The social salience hypothesis of oxytocin // *Biol. Psychiatry.* V. 79. № 3. P. 194–202.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2015.07.020>
- Shi Y., Liu J., Hu Z., Gao S., 2020. Opposing sex-dependent effects of oxytocin on the perception of gaze direction // *Psychopharmacology.* V. 237. P. 869–876.
<https://doi.org/10.1007/s00213-019-05423-9>
- Slattery D.A., Neumann I.D., 2010. Chronic icv oxytocin attenuates the pathological high anxiety state of selectively bred Wistar rats // *Neuropharmacology.* V. 58. P. 56–61.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2009.06.038>
- Smith A.S., Korgan A.C., Young W.S., 2019. Oxytocin delivered nasally or intraperitoneally reaches the brain and plasma of normal and oxytocin knockout mice // *Pharmacol. Res.* V. 146. Art. 104324.
<https://doi.org/10.1016/j.phrs.2019.104324>
- Smith A.S., Wang Z., 2014. Hypothalamic oxytocin mediates social buffering of the stress response // *Biol. Psychiatry.* V. 76. № 4. P. 281–288.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2013.09.017>
- Soares M.C., Bshary R., Fusani L., Goymann W., Hau M., et al., 2010. Hormonal mechanisms of cooperative behaviour // *Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* V. 365. № 1553. P. 2737–2750.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0151>
- Sokołowska E., Gozdowska M., Kulczykowska E., 2020. Nonapeptides arginine vasotocin and isotocin in fishes: Advantage of bioactive molecules measurement // *Front. Marine Sci.* V. 7. Art. 610.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00610>
- Stafflinger E., Hansen K.K., Hauser F., Schneider M., Cazzamali G., et al., 2008. Cloning and identification of an oxytocin/vasopressin-like receptor and its ligand from insects // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* V. 105. P. 3262–3267.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0710897105>
- Stallen M., Sanfey A.G., 2013. The cooperative brain // *Neuroscientist.* V. 19. P. 292–303.
<https://doi.org/10.1177/1073858412469728>
- Stiffler D.F., Roach S.C., Pruett S.J., 1984. A comparison of the responses of the amphibian kidney to mesotocin, isotocin, and oxytocin // *Physiol. Zool.* V. 57. № 1. P. 63–69.
<https://doi.org/10.1086/physzool.57.1.30155969>
- Stocker M., Prosl J., Vanhooland L.C., Horn L., Bugnyar T., et al., 2021. Measuring salivary mesotocin in

- birds – Seasonal differences in ravens' peripheral mesotocin levels // *Horm. Behav.* V. 134. Art. 105015. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2021.105015>
- Stoop R., 2012. Neuromodulation by oxytocin and vasopressin // *Neuron*. V. 76. № 1. P. 142–159. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.09.025>
- Takayanagi Y., Onaka T., 2021. Roles of oxytocin in stress responses, allostasis and resilience // *Int. J. Mol. Sci.* V. 23. № 1. Art. 150. <https://doi.org/10.3390/ijms23010150>
- Tanaka K., Nakajo S., 1962. Participation of neurohypophyseal hormones in oviposition in the hen // *Endocrinology*. V. 70. P. 453–458. <https://doi.org/10.1210/endo-70-4-453>
- Thompson M.R., Callaghan P.D., Hunt G.E., Cornish J.L., McGregor I.S., 2007. A role for oxytocin and 5-HT1A receptors in the prosocial effects of 3,4 methylenedioxymethamphetamine ('ecstasy') // *Neuroscience*. V. 146. P. 509–514. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2007.02.032>
- Thompson R.R., Walton J.C., 2004. Peptide effects on social behavior: Effects of vasotocin and isotocin on social approach behavior in male goldfish (*Carassius auratus*) // *Behav. Neurosci.* V. 118. P. 620–626. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.3.620>
- Thorne R.G., Emory C.R., Ala T.A., Frey W.H. II, 1995. Quantitative analysis of the olfactory pathway for drug delivery to the brain // *Brain Res.* V. 692. P. 278–282. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(95\)00637-6](https://doi.org/10.1016/0006-8993(95)00637-6)
- Tomizawa K., Iga N., Lu Y.F., Moriwaki A., Matsushita M., et al., 2003. Oxytocin improves long-lasting spatial memory during motherhood through MAP kinase cascade // *Nat. Neurosci.* V. 6. № 4. P. 384–390. <https://doi.org/10.1038/nn1023>
- Torner L., Plotsky P.M., Neumann I.D., Jong T.R., de, 2017. Forced swimming-induced oxytocin release into blood and brain: Effects of adrenalectomy and corticosterone treatment // *Psychoneuroendocrinology*. V. 77. P. 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2016.12.006>
- Triki Z., Daughters K., Dreu C.K., de, 2022. Oxytocin has 'tend-and-defend' functionality in group conflict across social vertebrates // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 377. № 1851. Art. 20210137. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0137>
- Tsuneoka Y., Yoshihara C., Ohnishi R., Yoshida S., Miyazawa E., et al., 2022. Oxytocin facilitates allomaternal behavior under stress in laboratory mice // *eNeuro*. V. 9. № 1. P. 1–22. <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0405-21.2022>
- Turner L.M., Young A.R., Rompler H., Schoneberg T., Phelps S.M., Hoekstra H.E., 2010. Monogamy evolves through multiple mechanisms: Evidence from V1aR in deer mice // *Mol. Biol. Evol.* V. 27. P. 1269–1278. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq013>
- Tyzio R., Cossart R., Khalilov I., Minlebaev M., Hübner C.A., et al., 2006. Maternal Oxytocin triggers a transient inhibitory switch in GABA signaling in the fetal brain during delivery // *Science*. V. 314. № 5806. P. 1788–1792. <https://doi.org/10.1126/science.1133212>
- Vaidyanathan R., Hammock E.A., 2017. Oxytocin receptor dynamics in the brain across development and species // *Dev. Neurobiol.* V. 77. № 2. P. 143–157. <https://doi.org/10.1002/dneu.22403>
- Veenema A.H., Neumann I.D., 2008. Central vasopressin and oxytocin release: Regulation of complex social behaviours // *Progr. Brain Res.* V. 170. P. 261–276. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)00422-6](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)00422-6)
- Vu M., Trudeau V.L., 2016. Neuroendocrine control of spawning in amphibians and its practical applications // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 234. P. 28–39. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.03.024>
- Waldherr M., Neumann I.D., 2007. Centrally released oxytocin mediates mating-induced anxiolysis in male rats // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 104. P. 16681–16684. <https://doi.org/10.1073/pnas.070586010>
- Weaver I.C., Cervoni N., Champagne F.A., D'Alessio A.C., Sharma S., et al., 2004. Epigenetic programming by maternal behavior // *Nat. Neurosci.* V. 7. № 8. P. 847–854. <https://doi.org/10.1038/nn1276>
- Weber A.M., Harrison T.M., Steward D.K., 2018. Expanding regulation theory with oxytocin: A psychoneurobiological model for infant development // *Nurs. Res.* V. 67. № 2. P. 133–145. <https://doi.org/10.1097/NNR.0000000000000261>
- Windle R.J., Kershaw Y.M., Shanks N., Wood S.A., Lightman S.L., Ingram C.D., 2004. Oxytocin attenuates stress-induced c-fos mRNA expression in specific forebrain regions associated with modulation of hypothalamo–pituitary–adrenal activity // *J. Neurosci.* V. 24. № 12. P. 2974–2982. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3432-03.2004>
- Windle R.J., Shanks N., Lightman S.L., Ingram C.D., 1997. Central oxytocin administration reduces stress-induced corticosterone release and anxiety behavior in rats // *Endocrinology*. V. 138. P. 2829–2834. <https://doi.org/10.1210/endo.138.7.5255>
- Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty A.M., Ball G.F., 1990. The "challenge hypothesis": Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // *Am. Nat.* V. 136. P. 829–846. <https://doi.org/10.1086/285134>
- Winterton A., Westlye L.T., Steen N.E., Andreassen O.A., Quintana D.S., 2021. Improving the precision of intranasal oxytocin research // *Nat. Hum. Behav.* V. 5. № 1. P. 9–18. <https://doi.org/10.1038/s41562-020-00996-4>
- Wirobski G., Range F., Schaeb F.S., Palme R., Deschner T., Marshall-Pescini S., 2021. Life experience rather than domestication accounts for dogs' increased oxytocin release during social contact with humans // *Sci. Rep.* V. 11. № 1. Art. 14423. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93922-1>

- Wirth M.M., 2014. Hormones, stress, and cognition: The effects of glucocorticoids and oxytocin on memory // *Adapt. Human Behav. Physiol.* V. 1. № 2. P. 177–201.
https://doi.org/10.1007/s40750-014-0010-4
- Wittig R.M., Crockford C., Deschner T., Langergraber K.E., Ziegler T.E., Zuberbühler K., 2014. Food sharing is linked to urinary oxytocin levels and bonding in related and unrelated wild chimpanzees // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 281. № 1778. Art. 20133096.
https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3096
- Wittig R.M., Crockford C., Weltring A., Langergraber K.E., Deschner T., Zuberbühler K., 2016. Social support reduces stress hormone levels in wild chimpanzees across stressful events and everyday affiliations // *Nat. Commun.* V. 7. Art. 13361.
https://doi.org/10.1038/ncomms13361
- Yamagishi A., Okada M., Masuda M., Sato N., 2020. Oxytocin administration modulates rats' helping behavior depending on social context // *Neurosci. Res.* V. 153. P. 56–61.
https://doi.org/10.1016/j.neures.2019.04.001
- Yamashita K., Kitano T., 2013. Molecular evolution of the oxytocin–oxytocin receptor system in eutherians // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 67. № 2. P. 520–528.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.017
- Yamasue H., Yee J.R., Hurlmann R., Rilling J.K., Chen F.S., et al., 2012. Integrative approaches utilizing oxytocin to enhance prosocial behavior: From animal and human social behavior to autistic social dysfunction // *J. Neurosci.* V. 32. № 41. P. 14109–14117.
https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3327-12.2012
- Yang X., Wang W., Wang X.T., Wang Y.W., 2021. A meta-analysis of hormone administration effects on cooperative behaviours: Oxytocin, vasopressin, and testosterone // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 126. P. 430–443.
https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.03.033
- Yoshihara C., Numan M., Kuroda K.O., 2017. Oxytocin and parental behaviors // *Behavioral Pharmacology of Neuropeptides Oxytocin* / Eds Hurlmann R., Grinevich V. Cham: Springer. P. 119–153.
https://doi.org/10.1007/7854_2017_11
- Young L.J., 1999. Oxytocin and vasopressin receptors and species-typical social behaviors // *Horm. Behav.* V. 36. P. 212–221.
https://doi.org/10.1006/hbeh.1999.1548
- Young L.J., 2009. The neuroendocrinology of the social brain // *Front. Neuroendocrinol.* V. 30. № 4. P. 425–428.
https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2009.06.002
- Young L.J., Wang Z., Insel T.R., 1999. Neuroendocrine bases of monogamy // *Trends Neurosci.* V. 21. P. 71–75.
https://doi.org/10.1016/S0166-2236(97)01167-3
- Yuan Z., Wang Y., Yu W., Xie W., Zhang Z., et al., 2020. Seasonal expressions of oxytocin and oxytocin receptor in the epididymides in the wild ground squirrels (*Citellus dauricus* Brandt) // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 289. Art. 113391.
https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113391
- Zarei S.A., Sheibani V., Tomaz C., Mansouri F.A., 2019. The effects of oxytocin on primates' working memory depend on the emotional valence of contextual factors // *Behav. Brain Res.* V. 362. P. 82–89.
https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.12.050
- Zhang F., Liu Q., Wang Z., Xie W., Sheng X., et al., 2017. Seasonal expression of oxytocin and oxytocin receptor in the scented gland of male muskrat (*Ondatra zibethicus*) // *Sci. Rep.* V. 7. № 1. Art. 16627.
https://doi.org/10.1038/s41598-017-16973-3
- Ziegler T.E., Crockford C., 2017. Neuroendocrine control in social relationships in non-human primates: Field based evidence // *Horm. Behav.* V. 91. P. 107–121.
https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.03.004

Biosocial effects of oxytocin in vertebrates: From hormonal reproductive functions to parochial altruism

A. M. Khrushchova, N. Yu. Vasilieva, K. A. Rogovin*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS

Leninsky Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia

**E-mail: krogovin@yandex.ru*

Oxytocin is an ancient neuropeptide with a wide range of functions. Over hundreds of millions years of evolution, the functional role of oxytocin and its homologues expanded from initially providing effective reproduction to consolidating partner relationships in monogamous species, family groups of cooperatively breeding species and diverse complex relationships within social groups characterized by parochial altruism traits. In different classes of vertebrates, the expansion of the scope of oxytocin actions could evolve independently, and today the most complete spectrum of functional effects of oxytocin is studied in mammals. The review gives a brief analysis of the functional role of oxytocin and its homologues in vertebrates based on modern research with an emphasis on its effects on social behavior.

УДК 595.78

ПОВЕДЕНИЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ ПРИ ПИТАНИИ И РАССЕЛЕНИИ

© 2024 г. И. В. Ермолаев

*Ботанический сад УрО РАН
ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620130 Россия
E-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

Поступила в редакцию 19.01.2024 г.

После доработки 01.07.2024 г.

Принята к публикации 06.08.2024 г.

Трофическая специализация чешуекрылых-минёров связана с жизненной формой (деревяно—куст—трава) и местом минирования (верхняя или нижняя сторона листа) кормового растения. Узкая специализация на уровне родов растений определяет высокую эффективность потребления пищи. Малые размеры чешуекрылых-минёров ограничивают потенциальную плодовитость видов (по сравнению с другими чешуекрылыми) и самостоятельную миграционную активность имаго. Преобладает яйцекладка по одному яйцу. Такое поведение самок обеспечивает максимальное распределение потомства в пространстве и снижает внутривидовую конкуренцию гусениц.

DOI: 10.31857/S0044459624050028, EDN: UGRGRI

ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ-МИНЁРЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГРУППА

Общей чертой насекомых, объединенных в экологическую группу минёров, является питание личинок внутри хлорофиллоносных растительных тканей, по крайней мере на протяжении нескольких возрастов. В качестве пищевого объекта минёры могут использовать листья, хвою, стебли или плоды растений.

Минирование растительной ткани как способ питания насекомых-фитофагов возникло в ходе конвергентной эволюции в четырех отрядах насекомых: Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera (Needham et al., 1928; Hering, 1951, 1957; Hespeneide, 1991; Chen et al., 2022). Современная фауна минёров включает представителей из 51 семейства насекомых и составляет приблизительно 10000 видов (Faeth, 1991b). Больше всего минёров известно среди Lepidoptera. Эти виды принадлежат к 34 семействам (Needham et al., 1928; Hering, 1951, 1957; Connor, Taverner, 1997; Chen et al., 2022).

Согласно экспертным оценкам (Rozefelds, Sobbe, 1987; Rozefelds, 1988; Labandeira, 2002), минирование возникло в триасовом периоде

мезозойской эры (248–206 млн лет назад). Принято считать, что этот тип повреждения листьев возник позже других форм повреждения, таких как скелетирование (260 млн лет), образование галлов (300 млн лет), скручивание (310 млн лет) и прокалывание (400 млн лет) (Labandeira, 2002).

Большинство минёров малы. Обычно длина тела не превышает 6–8 мм (Connor, Taverner, 1997). Различают облигатных и факультативных минёров (Hering, 1951; Герасимов, 1952). К первой группе относят насекомых, полное личиночное развитие которых проходит внутри ткани растения. Ко второй — насекомых, развивающихся в минах лишь на протяжении первых личиночных возрастов. Вторая группа минёров, по всей вероятности, сформировалась из представителей с относительно большими (чем облигатные минёры) размерами тела, что и привело к необходимости смены пищевого поведения для завершения развития личиночных стадий (Gaston et al., 1991).

Выделяют три гипотезы, объясняющие возникновение минирования (Connor, Taverner, 1997; Sinclair, Hughes, 2010): 1) избегание врагов; 2) регуляция окружающей средой; 3) избегание

защиты растения-хозяина. Согласно первой, мина защищает её обитателя от паразитоидов, хищников и патогенов (Needham et al., 1928; Hering, 1951). Согласно второй, мина является убежищем минёра от неблагоприятных эффектов действия ультрафиолета и высыхания (Connor, Taverner, 1997). Подтверждением этого тезиса является тот факт, что минёры активно восстанавливают поврежденную мину. Так, при повреждении мины дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae) гусеница стягивает края образованного отверстия нитью паутины (Санина, 1949). Через 5–7 мин сеть уплотняется и отверстие затягивается. Особенности строения мины влияют на микроклимат в ней (Pincebourde, Casas, 2006a, b). Считается, что влажность воздуха в мине относительно стабильна, и тем самым снижается риск гибели личинок от высыхания (Strong et al., 1984). Кроме того, температура в мине отличается от температуры вне листа. Исследование *Cameraria hamadryadella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) на дубах *Quercus alba* и *Q. macrocarpa* (Connor, Taverner, 1997) показало, что температура внутри мины более чем на 1°C ниже, чем на ее поверхности. Таким образом, мина обеспечивает экологический буфер для проявления экстремальных температур на поверхности листа. Авторы предположили, что подобный механизм может создавать своего рода “парниковый эффект” для видов, развивающихся осенью. Кроме того, минёры защищены от прямого и косвенного влияния ультрафиолета. Экспериментальные исследования показали, что более 95% всех волн ультрафиолетового спектра поглощается эпидермисом мины (Connor, Taverner, 1997). Согласно третьей гипотезе, минёры питаются только определенным типом ткани и тем самым могут избегать как внешних (трихомы, воск), так и внутренних защит в виде вторичных компонентов растения-хозяина (Feeny, 1970; Cornell, 1989).

Согласно мнению экспертов (Герасимов, 1932; Hering, 1951; Connor, Taverner, 1997), минирующие насекомые, по сравнению со свободноживущими филлофагами, имеют ряд преимуществ: 1) более короткие жизненные циклы; 2) микроклиматические условия, спасающие от высыхания; 3) защита от прямого и косвенного влияния ультрафиолета; 4) избегание защиты растения-хозяина вследствие высокой эффективности питания; 5) низкая степень поражения инфекционными заболеваниями. Недостатками

такого образа жизни являются: 1) небольшие размеры тела и низкая плодовитость; 2) низкая мобильность и, как следствие, высокая смертность от паразитов; 3) высокая смертность при преждевременном опадании листьев.

Вспышки массового размножения чешуекрылых-минёров могут оказывать негативное влияние на рост и генеративные характеристики кормового растения (Liu et al., 2015) и даже убивать его (Boyd et al., 2021). Многие виды минёров являются экономически значимыми видами (Батияшвили, 1965; Холченков, 1973; Goane et al., 2008; Dantas et al., 2021). В большинстве случаев экологические механизмы вспышек массового размножения чешуекрылых-минёров остаются неисследованными.

Динамика численности чешуекрылого-минёра, как и любого другого биологического объекта, может быть рассмотрена как результат реализации биотического потенциала его популяций в условиях конкретных биоценозов. У минирующих чешуекрылых известны колебания плотности заселения более чем в 5000 раз. Например, перепады плотности минёра *Cameraria hamadryadella* составляют от 0.004 до 22.8 мин на лист (Connor, Beck, 1993).

Цель обзора — исследовать поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ ПРИ ПИТАНИИ

Большинство чешуекрылых-минёров — высокоспециализированные фитофаги. Так, значительное число представителей р. *Phyllonorycter* Hübner, 1822 (Gracillariidae) являются узкими специалистами одного рода или даже одного вида растений (Lopez-Vaamonde et al., 2003). Специализация видов идет и по жизненной форме (дерево—куст—трава) и месту минирования (верхняя или нижняя сторона листа). Например, нижнесторонняя минирующая яблонная моль *Ph. pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) может откладывать яйца на листья вишни, сливы и груши, но при этом все гусеницы, развивающиеся не на яблоне, погибают (Верещагина и др., 1968). Самки *Paraclemensia acerifoliella* (Fitch, 1854) (Incurvariidae) могут откладывать яйца на листья *Acer nigrum*, *A. saccharum* и *A. rubrum* (Ross, 1962). Развитие гусеницы до имаго известно только на первых двух видах кленов. Дубовая одноцветная моль *Tischeria ekeblasella* (Bjerkander, 1795)

(Tischeriidae) на Кавказе предпочитает заселять восточный дуб (*Quercus macranthera*), значительно реже грузинский (*Q. petraea* subsp. *iberica*) и крайне редко — араксинский дуб (*Q. robur* var. *araxina*) (Мирзоян, 1977). Представители *Eriocrania* spp. (Eriocraniidae) предпочитают березу *Betula pubescens*, тогда как *Coleophora serratella* (Linnaeus, 1761) (Coleophoridae) — *B. pendula* (Valladares, Hartley, 1994).

В некоторых случаях по комплексу минёров можно определить даже вид растения. Так, два доминирующих и филогенетически близких вида дуба из Японии *Quercus crispula* и *Q. dentata*, а также их гибриды легко идентифицируются как по морфологическим особенностям, так и по комплексу представителей р. *Phyllonorycter* (Ishida et al., 2003).

Химические особенности растения-хозяина оказывают влияние на основные качественные характеристики минёра. Так, вес куколок самцов сиреневой моли *Gracillaria syringella* (Fabricius, 1794) (Gracillariidae), гусеницы которых проходили питание на растениях р. *Fraxinus*, был заметно меньше куколок самцов, гусеницы которых проходили развитие на растениях родов *Syringa* или *Ligustrum* (Kiziroglu, 1976). Скорость роста гусениц моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schaffer, 1855) была выше на *Populus grandidentata*, чем на *P. tremuloides* и *P. balsamifera* (Auerbach, Alberts, 1992). При этом куколки самцов были достоверно тяжелее самок при питании минёра на *P. grandidentata* и *P. tremuloides*, но не на *P. balsamifera*.

В зависимости от расположения мин на разных органах растения-хозяина различают листовых, стеблевых и плодовых минёров. Подавляющее число минёров повреждают листья цветковых растений. Небольшое число видов минируют хвою голосеменных растений. Например, в Неарктике 28 видов Lepidoptera питается на хвойных растениях: *Picea* spp., *Abies* spp., *Tsuga canadensis*, *Larix* spp., *Juniperus* spp., *Thuja occidentalis* (Freeman, 1967). По характеру повреждения тканей листа выделяют четыре типа мин: двусторонние, верхнесторонние, нижнесторонние и эпидермальные (Hering, 1951; Герасимов, 1952). К первому типу относят мины с полностью съеденной паренхимой листа и ограниченные нетронутым верхним и нижним эпидермисом. В случае выборочного повреждения палисадной или губчатой паренхимы мины классифицируют, соответственно, как верхне- или нижнесторонние. При повреждении только эпидермиса листа мину относят к эпидермальным. Стеблевые и плодовые

мины редки. Первые известны по находкам на черешках листьев и стеблях травянистых растений. Вторые — на частях плодов растений, содержащих хлорофилл. Например, гусеницы *Argyresthia loricella* Kearfott, 1908 (Argyresthiidae) минируют зеленые ауксисласты лиственниц Северной Америки (Eidt, Sippell, 1961). Гусеницы *Spulerina corticicola* Kumata, 1964 (Gracillariidae) образуют мину длиной от 15 до 30 см под эпидермисом молодых побегов *Abies sachalinensis*, *Pinus strobus*, *P. parviflora* и *Larix leptolepis* (Pinaceae) (Kumata, 1964). Моль-малютка *Ectoedemia sericopeza* (Zeller, 1839) (Nepticulidae) минирует крылатки плодов клена (Гусев, 1984).

Размер мины и плотность заселения листа связаны с характеристиками кормового растения. На примере *Eriocrania semipurpurella* Stephens, 1835 (Eriocraniidae) показано, что площадь мины положительно и достоверно связана с площадью листа березы (Белов, Белова, 2003). Количество мин платановой моли *Phyllonorycter platani* на листе *Platanus orientalis* может достигать 170 шт. (Авакян, 1953), а моли-малютки *Stigmella malella* (Stainton, 1854) на листе яблони — до 200 шт. (Холченков, 1973). Форма мины одного и того же вида чешуекрылого минёра зависит от особенностей жилкования листа, расположения мины на листе, а также от наличия мин по соседству (Жижилашвили, 1952).

Заметность мин на растении делает минёров уязвимыми для паразитоидов и хищников (Hawkins et al., 1997). Существует и противоположное мнение: сложные рисунки мин в виде множественных разветвлений, перекрещивания и развороты могут затруднять работу паразитоидов (Katô, 1985; Ayabe et al., 2008; Aoyama, Ohshima, 2019).

Трофические предпочтения гусениц чешуекрылых-минёров из семейств Gracillariidae, Epipyropidae и Phyllocnistidae могут меняться с возрастом. Это связано с наличием у этих видов гиперметаморфоза (Герасимов, 1952). Для гусениц младших возрастов характерно плоское тело с развитыми сегментами груди без грудных и брюшных ног, прогнатический тип постановки головы. Гусеницы старших возрастов имеют цилиндрическую форму тела с грудными и брюшными ногами и гипогнатической головой. Морфологические адаптации гусениц связаны с разными стратегиями питания: если гусеницы младших возрастов сосут сок растения (plasmophaga), то гусеницы старших возрастов питаются тканями листа (histophaga) (Герасимов, 1952). Предполагается, что гиперметаморфоз позволяет гусеницам занимать различные пищевые ниши и оптимизировать их пищевые потребности (Body et al., 2015). Если гусеницы

младших возрастов большинства видов формируют нитевидные эпидермальные мины, то питание гусениц старших возрастов охватывает разные слои паренхимы внутри листа. Так, гусеница *Acrocercops transecta* Meyrick, 1931 (Gracillariidae) первых двух возрастов делает узкую линейную мину в верхнем эпидермисе, гусеница третьего возраста формирует в верхнем эпидермисе плоскую мину в виде пятна, гусеница четвертого и пятого возраста выедает столбчатую и губчатую паренхиму и формирует широкую пятнообразную мину (Aoyama, Ohshima, 2019).

Филогения каждой группы минёров связана с определенной морфологией мины (Lopez-Vaamonde et al., 2003). Четкая приуроченность минирующих насекомых к определенным тканям конкретного вида растения-хозяина, видовая специфичность формы проделанной мины и положение в ней экскрементов насекомого часто дают точные диагностические признаки для определения видовой принадлежности владельца мины (Довнар-Запольский, 1969).

В целом развитие минирующих насекомых проходит значительно быстрее, чем у свободноживущих филлофагов, поскольку минёры не используют в пищу трудно перевариваемые ткани листа (Герасимов, 1932, 1952). Так, большинство минёров избегает питаться жилками листа (Scheirs et al., 2001; Almeida-Cortez, Melo-de-Pinna, 2006), а поедает его высококачественные ткани (Yamazaki, 2010). Так, гусеницы многих видов чешуекрылых-минёров сначала предпочитают питаться в губчатой, а затем в столбчатой паренхиме (Reavey, Gaston, 1991). Например, гусеницы минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966 (Yponomeutidae) выедают всю внутреннюю часть хвоинки сосны, оставляя лишь гиподерму и эпидермис. Нетронутыми остаются и смоляные каналы. В случае перегрызания смоляных каналов мина заливается смолой, и гусеница погибает (Позмогова, 1969).

По всей вероятности, эффективность питания гусениц минёров высока. Так, эффективность использования потребленного корма на прирост тела у гусениц трех минёров *Tischeria quercitella* Clemens, 1863, *T. purinosella* Chambers, 1875, *T. badiella* Chambers, 1875 (Tischeriidae), питающихся на дубе *Quercus alba*, была в 2 раза выше, чем у шести видов свободноживущих чешуекрылых, выкармливаемых на этих же листьях: 24% против 10% (Connor, Tavener, 1997).

Следует отметить, что у отдельных видов минёров развитие гусениц может быть весьма продолжительным. Так, гусеница моновольгильного

эндемика Израиля *Phyllonorycter uercus* (Amsel & Hering, 1931) (Gracillariidae) может развиваться в листьях дуба *Quercus calliprinos* до 10.5 мес. (Auerbach, Simberloff, 1989). Гусеница доминантного однолетнего монофага *Q. emoryi* в Центральной Аризоне — *Cameraria* sp. — развивается также около 11 мес. (Faeth, 1990). Развитие гусеницы *Coptotriche japoniella* Puplesis & Diškus, 2003 (Tischeriidae) на листьях вечнозеленого дерева *Eurya japonica* (Theaceae) продолжается (включая диапаузу) около 9 мес. (Oishi, Sato, 2007). Кроме того, развитие одного из поколений минёра в течение сезона может существенно отличаться от предыдущих. Моль-пестрянка *Ph. crataegella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) в Коннектикуте дает три генерации в год (Maier, 1984). При этом если на полное развитие первого и второго поколения моли требовалось от 1.25 до 2 мес., то развитие третьего поколения, включая зимовку, продолжается 9 мес.

Насекомые-минёры питаются специфичными тканями и тем самым избегают защитных механизмов растений (Feeny 1970; Cornell, 1989). Так, минёр *Perthida glyphopa* Common, 1969 (Incurvariidae) ограничивает свое питание тканями листа с низким содержанием защитных веществ (Mazanec, 1983). Только 1 из 18 видов листовых минёров на дубах Северной Флориды избегал питаться тканями листа, содержащими танин (Faeth et al., 1981). Анализ растений семейства миртовые (Myrtaceae) из Юго-Восточной Австралии показал, что виды, имеющие в своей консорции минёров, обладают достоверно более высокой концентрацией фенолов в листьях, чем виды растений, экологически не связанные с минёрами (Sinclair, Hughes, 2008). Авторы предположили, что минёры, выбирая растения, богатые фенолом, могут защищаться от ультрафиолета и/или снижать конкуренцию со стороны других фитофагов.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ ПРИ РАССЕЛЕНИИ

У большинства видов чешуекрылых-минёров бабочки не нуждаются в дополнительном питании. При этом вся жизнь имаго происходит за счет пластических компонентов жирового тела, накопленных на стадии гусеницы. Так, 30 бабочек обоих полов *Acrocercops amurensis* Kuznetsov, 1960 (Gracillariidae) изолировали в бязевом мешке на ветке дуба (Кузнецов, 1960). Спустя месяц все особи оказались живы.

Вследствие малых размеров чешуекрылых-минёров их самостоятельная лётная активность не высока и ограничена сотнями метров. Так, бабочки южной можжевельной моли *Gelechia senticetella* (Staudinger, 1859) (Gelechiidae) хорошо отлавливаются на световые ловушки на расстоянии до 100 м от мест обитания (Корнилов, 1990).

По сравнению со свободноживущими филлофагами, минёры имеют небольшой размер тела и невысокую плодовитость (Connor, Taverner, 1997). Например, количество яиц у *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Gracillariidae) может составлять до 152 шт. (Trimble, 1986). Самка *Paraclemensia acerifoliella* с длиной тела 6.5 мм имела в яйчниках 123 яйца, самка с длиной тела всего 4.7 мм — только 90 яиц (Ross, 1962).

Минирующие, как и большинство свободноживущих чешуекрылых, имеют растянутые периоды лёта и откладки яиц. Например, периоды яйцекладки краевой кармашковой моли *Callisto denticulella* (Thunberg, 1794) (Gracillariidae) и моли-пестрянки *Phyllonorycter blancardella* могут продолжаться до 40 и более дней (Болотникова и др., 1979). Столько же летают бабочки широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Завада, 1987). Лёт бабочек осиновой моли-пестрянки *Ph. apparella* (Кривошукская, 1962) и *Eriocrania* spp. (Кутенкова, 1999) длится до месяца. Благодаря длительному периоду лёта яйцо и затем гусеница минёра попадают в больший диапазон сочетаний абиотических и биотических условий. В целом такая стратегия оказывает положительное влияние на общую выживаемость новой генерации.

Особенности распределения гусениц чешуекрылых-минёров определяются поведением яйцекладущих самок (Hespenheide, 1991; Faeth, 1991a, b; Sinclair, Hughes, 2010). Самки последовательно выбирают сначала биотоп, затем растение-хозяина, отдельный лист и только потом место на листе. Такое поведение обеспечивает неслучайное распределение минёров в пространстве (Cornelissen, Stiling, 2008). В большинстве случаев поведение минирующих чешуекрылых при яйцекладке можно охарактеризовать как форму заботы о потомстве. Выбор самками чешуекрылых-минёров растения-хозяина и его состояние напрямую определяют выживаемость и плодовитость потомства (Faeth, 1991b).

Особенности распределения в биотопе

Структура и характеристики насаждения оказывают значительное влияние на распределение чешуекрылого-минёра в биотопе. Так, амурская минирующая моль *Acrocercops amurensis* встречается в 10 ботанических ассоциациях с участием дуба монгольского *Quercus mongolica* (Кузнецов, 1960). При этом максимальные плотности минёра наблюдали в вейниково-разнотравных дубравных лиственничниках с полнотой 0.5–0.7, а минимальные — в дубравно-редкотравных сосновых борах с полнотой 0.2–0.3. Более поздние исследования этого вида минёра (Малахова, Умнова, 1980) показали, что процент поврежденных молью листьев в леспедцевом дубняке был в 2.5 раза выше, чем в лещинном. Несмотря на то, что моль-пестрянка *Parornix ermolaevi* Kuznetsov, 1979 (Gracillariidae) биологически связана с разными представителями семейства березовые (Betulaceae), на юге Дальнего Востока вид предпочитает питаться лещиной разнolistной (*Corylus heterophylla*) в разреженных лещинно-леспедцевых дубняках (Ермолаев, 1981). Моль-пестрянка *Cameraria nipponica* Kumata, 1963 (Gracillariidae) повреждает листья клена *Acer pseudosieboldianum* преимущественно в дубово-широколиственных лесах (Ермолаев, 1979a).

Распределение минёра в биотопе может зависеть и от особенностей ландшафта. Так, анализ распределения дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* в заповеднике “Лес на Ворскле” показал, что в массе мины встречались в низких, защищенных от ветра местах (Санина, 1949). В 2008 г. повреждение дуба *A. brongniardella* в нагорных лесах Теллермановского лесного массива составила до 25–30%, а в пойменных — до 50% (Жиренко, 2010).

Особенность структуры древостоя может оказывать влияние на место выбора зимовки. Так, мины весенней генерации *Phyllonorycter messaniella* (Zeller, 1846) (Gracillariidae) в Южной Европе на каштанах *Castanea* spp. и дубах *Quercus* spp. находили только, если дерево-хозяина окружали хвойные деревья, на которых моль предпочитала зимовать (Delucchi, 1958). Бабочки осиновой моли-пестрянки *Ph. apparella* предпочитают зимовать под корой *Pinus resinosa* и других хвойных деревьев (Auerbach, 1991; Auerbach et al., 1995).

Ряд видов минёров предпочитает заселять опушечные деревья. Например, минёры *Phyllonorycter japonica* (Kumata, 1963) и *Caloptilia monticola* (Kumata, 1966) (Gracillariidae)

размножаются в массе на опушках дубовых (Ермолаев, 1979а) и кленовых лесов (Ермолаев, 1979б) соответственно.

*Особенности распределения
на растении-хозяине*

Выбор самки чешуекрылого-минёра при яйцекладке зависит от истории взаимоотношений и уровня адаптаций к кормовому растению. При наличии альтернативы самки предпочитают растения, на которых выживаемость новой генерации будет максимальной. Так, при выборе из десяти альтернативных растений сем. Solanaceae (шесть видов культурных и четыре диких вида) самки томатной минирующей моли *Tuta absoluta* (Meurick, 1917) (Gelechiidae) предпочитали откладывать яйца на томат *Solanum lycopersicum* (Silva et al., 2021). При этом смертность генерации минёра на этом растении была одной из самых низких.

При поиске кормового объекта минёры, как и многие другие насекомые, ориентируются на определенные инфохемики (Vet, Dicke, 1992), выделяемые растением-хозяином. Исследования, проведенные в штате Виргиния (США), показали, что минёр *Cameraria hamadryadella* более обилен на видах дубов подрода *Lepidobalanus* (например, *Quercus alba* и *Q. robur*), чем на дубах подрода *Erythrobalanus* (например, *Q. rubra*). Самки избегали откладывать яйца на представителей второго подрода, несмотря на то, что гусеницы успешно проходят развитие на всех вышеперечисленных видах дубов (Connor, 1991).

Выбор растения-хозяина при яйцекладке одним видом минёра может варьировать в разных частях его ареала. Так, в Северо-Западной Аргентине степень заселения цитрусовым минёром *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Gracillariidae) деревьев лимона (*Citrus limon*), апельсина (*C. × sinensis*) и грейпфрута (*C. × paradisi*) не имеет достоверных различий (Goane et al., 2008). В то же время в Йемене моль явно отдает предпочтение *C. paradisi* (var. grape fruit) (Ba-Angood, 1978). На этом дереве плотности моли на порядок выше, чем на других, например, *C. aurantium* (var. sour orange).

Распределение мин чешуекрылого-минёра по ветвям дерева-хозяина не носит случайный характер. Это доказано на примерах минёра *Stilbosis quadricustatella* (Simberloff, Stiling, 1987), а также минёра *Cameraria* sp. (Faeth, 1991a, b).

Древесные растения обладают индивидуальной изменчивостью. Например, листья дуба

Quercus acutissima (Oishi et al., 2006) в верхней части кроны имеют достоверно меньшую площадь, большую толщину, большую сухую массу на единицу площади, меньшее содержание воды, большее содержание азота и более высокий индекс азота/углерода, чем листья с нижней части кроны. Дуб *Q. dentata* на севере Японии (Kitamura et al., 2007) имеет широкую изменчивость по площади листьев, плотности трихом, времени выхода листьев из почек, а также в содержании общих фенолов, конденсированных танинов и азота. При этом выявлена значительная индивидуальная изменчивость деревьев в потере площади листьев при питании минёров *Phyllonorycter* spp. и *Stigmella* spp.

Самка чешуекрылого-минёра при откладке яиц имеет свои видоспецифичные предпочтения внутри кроны дерева-хозяина. Так, чехлоноски *Coleophora serratella* предпочитает повреждать верхнюю часть кроны березы *Betula papyrifera* (Bryant, Raske, 1975). Плотность минёра *Phyllonorycter pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) (Gracillariidae) на яблоне увеличивается в направлении с верхнего яруса кроны к нижнему (Опаренко, 1975). Исследование распределения минёра *Coleotechnites* sp. (Gelechiidae) по кроне сосны *Pinus jeffreyi* показало, что самки для откладки предпочитают верхний ярус дерева (Unruh, Luck, 1982). Анализ очагов *Epinotia meritana* Heinrich, 1923 (Tortricidae) в штате Калифорния в 1965 г. выявил, что наибольшие повреждения минёр наносит в центральной и нижней части крон пихт *Abies magnifica* и *A. concolor* (Struble, 1968). Осинковая моль-пестрянка *Phyllonorycter apparella* в лесах Западной Сибири предпочитает откладывать яйца в средней части кроны дерева-хозяина (Криволицкая, 1962). Моль *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (Gracillariidae) преимущественно заселяет нижнюю часть кроны *Populus tremuloides* (Condrashoff, 1964). Одноцветная моль *Tischeria ekebladella* (Bjerkander, 1795) предпочитает нижний ярус подроста дуба (Санина, 1949; Баганич, 1964; Евстафьев, 1981). В большинстве случаев фактор, определяющий особенности распределения минёра по кроне дерева, остается неизвестным.

Специальные исследования показали, что выбор яйцекладущей самкой определенной части кроны дерева зависит от двух групп факторов.

Во-первых, поведение бабочек может быть связано с влиянием абиотических факторов. Так, роль освещенности можно показать на примере двух молей-пестрянок дуба монгольского *Quercus*

mongolica. Если *Acrocercops amurensis* предпочитает листья с верхней части кроны, то *Phyllonorycter cretata* (Kumata, 1957) (Gracillariidae) повреждает преимущественно подрост и листья из нижнего яруса (Ермолаев, 1977). Высокие плотности ильмовой кривоусой моли *Bucculatrix ulmicola* Kuznetsov, 1962 (Bucculatricidae) отмечены с восточной и южной экспозиции дерева-хозяина (Мирзоян, 1977). Минёр *Ph. japonica* откладывает яйца преимущественно на затененные листья лещины, особенно у подножья гор (Ермолаев, 1979a). Освещенность верхних и средних частей дерева-хозяина определяет их предпочтение яйцекладущими самками восточной кленовой моли *Caloptilia monticola* (Ермолаев, 1979b). Самки сиреневой моли *Gracillaria syringella* выбирают для откладки яиц затененные листья (Лазарева и др., 1985; Коричева, 1990).

Распределение яиц по кроне дерева может зависеть от наличия ветра в период яйцекладки минёра. Например, серебристая моль *Callisto denticulella* предпочитает заселять центральные участки кроны кормовых растений, защищенные от ветра (Кузнецов, 1999). Постоянный сильный ветер в верхнем ярусе растения-хозяина определяет яйцекладку платановой моли *Ph. platani* на листьях в среднем и нижнем ярусе дерева (Мирзоян, Саркисян, 1967).

Во-вторых, поведение бабочек может зависеть от возраста листьев растения-хозяина. Так, самки *Caloptilia pulverea* Kumata, 1966 (Gracillariidae) отдают предпочтение верхушечным молодым листьям подроста ольхи японской *Alnus japonica* (Ермолаев, 1979a). Среди 18 видов минёров, встречающихся на дубах *Quercus falcata*, *Q. nigra* и *Q. hemisphaerica* в штате Флорида США, 4 вида питаются только на молодых листьях (Faeth et al., 1981). При этом *Eriocraniella* sp. и *Dyseriocrania* sp. (Eriocraniidae) встречаются только на растущих весенних листьях. Ореховая моль-пестрянка *Phyllonorycter juglandicola* (Kuznetsov, 1975) (Gracillariidae) повреждает нижний ярус леса, особенно молодые деревья (Шерниязова, 1984). Самки *Coptodisca negligens* Braun, 1920 (Heliozelidae) предпочитают откладывать яйца на нижнюю сторону молодых листьев клюквы *Vaccinium macrocarpon* (Maier, 1988). Самки *Ph. apparella* в США предпочитают откладывать яйца на подрост (до 5 м) *Populus tremuloides* (Auerbach et al., 1995). Сиреневая моль *Gracillaria syringella* интенсивнее заселяла молодые деревья ясеня (*Fraxinus* sp.), чем старые (Kiziroglu, 1976). Два бивольтинных вида минёров *Acrocercops*

sp. и *Neurobathra strigifinitella* (Clemens, 1860) (Gracillariidae) питаются только молодыми вторичными листьями дуба *Q. nigra* (Auerbach, Simberloff, 1984). При этом плотность первого поколения молей положительно и достоверно коррелировала с вторичной продукцией листьев. Распределение мин липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kimura, 1963) (Gracillariidae) на листьях порослевых побегов липового пня имело достоверные отличия от аналогичного распределения на листьях дерева (Kozlov, Koricheva, 1991).

Известны случаи, когда выбор яйцекладущей самки определялся индивидуальными особенностями листьев. Так, минёр *Phyllonorycter* sp. предпочитает откладывать яйца на листья более длинных побегов *Salix lasiolepis* (Preszler, Price, 1995). Платановая моль *Ph. platani* избегает откладывать яйца на высохшие листья и листья с хлорозом (Авакян, 1953).

Особенности распределения на листе

При выходе из яйца гусеницы чешуекрылых минёров не выходят на поверхность листа, а вгрызаются в него, пробуравливая основание яйца (Герасимов, 1952), поэтому поведение яйцекладущих самок определяет пространственное положение их будущего потомства на растении-хозяине. Большинство минёров откладывают по одному яйцу на лист, что снижает вероятность конкуренции гусениц одного вида за кормовой ресурс. Такое поведение известно, например, для *Paraclemensia acerifoliella* (Ross, 1962), *Caloptilia monticola* (Ермолаев, 1979b), *Phyllonorycter apparella* (Auerbach, 1991), *Stilbosis quadricustatella* и *Cameraria hamadryadella* (Auerbach et al., 1995). У небольшого числа групповых минёров гусеницы расходятся в mine в разные стороны. Так, моль *Eriocrania cicatricella* (Zetterstedt, 1839) (Eriocraniidae) предпочитает одновременно откладывать на лист по два-три яйца (Кутенкова, 1999). При этом гусеницы младших возрастов проделывают общую мину, задевая друг друга боками, среднего — располагаются веером, касаясь только задними концами тела, старшего — расходятся по всей mine и живут самостоятельно. Другой вариант взаимодействий между гусеницами, живущими в одной mine, известен у *Acrocercops brongniardella*. Здесь гусеница первого возраста индивидуально выедает мину, затем ходы гусениц (от 2 до 9 шт. на одном листе) объединяются в общую узкую камеру, из которой каждая гусеница делает свой самостоятельный ход (Санина, 1949).

Положение яйца минёра на поверхности листа видоспецифично и не носит случайный характер (Stiling et al., 1987; Auerbach, Simberloff, 1989; Shibata et al., 2001). Так, одноцветная моль *Tischeria ekebladella* образует верхнесторонние мины (Куропатова, 1964). Самки *Acrocercops brongniardella* откладывают яйца на верхней стороне молодого листа, вдоль основной жилки (Санина, 1949). Яйцо *Cameraria macrocarpa* Freeman, 1970 (Gracillariidae) расположено преимущественно с верхней стороны близ центральной жилки листа дуба *Quercus macrocarpa* (Still, Wong, 1973). Сиреневая моль *Gracilaria syringella* откладывает яйца на нижней стороне листа, обычно в верхней его трети или сбоку, на некотором расстоянии от середины, располагая их в ряд вдоль боковых жилок или у верхней части центральной жилки (Строков, 1956). Самки *Chrysopeleia ostryaella* Chambers, 1874 (Cosmopterygidae) при яйцекладке предпочитают нижнюю сторону листа хмелеграба виргинского *Ostrya virginiana* рядом со средней жилкой (Lindquist, Bowser, 1966). *Stilbosis quadricustatella* откладывает яйцо на главную или латеральную жилку верхней стороны листа *Quercus* sp. (Morper et al., 1984). Яйцо *Phyllonorycter crataegella* чаще всего встречается в нижней трети листа растения-хозяина в середине между средней жилкой и краем листа (Green, Prokopy, 1991). Самки *Ph. quercus* предпочитают для откладки яиц нижнюю сторону и дистальную часть листа дуба *Q. calliprinos* (Auerbach, Simberloff, 1989). Самки *Cameraria hamadryadella* откладывают яйца на среднюю жилку верхней поверхности листа *Q. alba* (Auerbach et al., 1995), а бабочки *Eriocrania sparrmannella* (Bosc, 1791) (Eriocraniidae) — близ средней жилки в базальной половине листа березы (Козлов, 1988). Минёр Фризе *Ocnerostoma friesei* откладывает яйца на вершине хвои сосны чаще по одному, иногда по 3–6 шт. (Позмогова, 1971). Самки *Epinotia meritana* предпочитают откладывать одиночные яйца на вогнутую часть хвоинки пихты *Abies concolor* близ ее основания (Yarger, Brewer, 1977). При этом в 65% случаев яйца были отложены на 3–5-летнюю хвою.

Точный механизм выбора при яйцекладке определенного листа неизвестен и, вероятно, включает в себя как химические, так и тактильные сигналы (Faeth, Simberloff, 1981). На место яйцекладки и выживаемость чешуекрылых-минёров могут оказывать влияние три аспекта: 1) структура поверхности листа; 2) особенности

кутикулы и эпидермиса; 3) внутренняя структура листа (Reavey, Gaston, 1991).

Лист любого растения экологически неоднороден. Например, верхняя и нижняя поверхность листа может различаться формой кутикулы (Juniper, Jeffree, 1983), ее толщиной (Metcalf, Chalk, 1979), наличием эпикутикулярного воска (Juniper, Jeffree, 1983) и химическим составом (Stránský et al., 1967). При этом кутикула обычно толще на верхней поверхности, на нижней больше воска (Metcalf, Chalk, 1979; Juniper, Jeffree, 1983). Кроме того, нижняя поверхность листьев более влажная и холодная (Willmer, 1982, 1986), поскольку в большинстве случаев на ней находятся клетки устьиц.

Особенности строения верхней и нижней поверхности листа растения-хозяина оказывают влияние на предпочтение самок чешуекрылых-минёров при яйцекладке. Так, из 227 видов чешуекрылых-минёров Англии (представители 12 семейств с преобладанием Nepticulidae (88 видов), Gracillariidae (85 видов) и Coleophoridae (21 вид)) 21% откладывают яйца только на верхней поверхности листа, 73% — только на нижней, 6% — на обеих сторонах (Reavey, Gaston, 1991). При этом на нижнюю сторону листьев достоверно чаще откладывают яйца виды, питающиеся на деревьях, чем виды, питающиеся на траве. Следует отметить, что с изменением плотности заселения растения-хозяина предпочтения минёра к верхней или нижней стороне листа могут меняться. Например, при высоких плотностях платановая моль *Phyllonorycter platani* начинает откладывать яйца с верхней стороны листа (Авакян, 1953).

Толщина кутикулы может определять для самок возможность яйцекладки чешуекрылого-минёра. Так, самки *Acrocercops brongniardella* могут откладывать яйца только на молодые несформированные листья дуба (Завада, 1987). То же отмечено для представителей р. *Eiocrania* Zeller, 1851 (Кутенкова, 1999). Это связано с необходимостью подготовки будущего места яйцекладки: самка делает полость для яйца, утрамбовывая ткани листа стилетом.

Особую роль в распределении яиц минёра может играть опушенность листьев. Самка яблонной моли-малютки *Stigmella malella* предпочитает откладывать яйца на сорта яблонь с умеренно опушенными листьями (Холченков, 1973). Обнаружена достоверная положительная связь между плотностью трихом на листе дуба *Quercus dentata* и плотностью чешуекрылых-минёров (Kitamura et al., 2007).

Выбор листа при яйцекладке может зависеть от его размеров. Так, на всех ветвях дуба *Quercus emoryi* листья, минированные *Cameraria* sp., были достоверно больше, чем неминированные (Faeth, 1991a, b). Положительная и достоверная связь между площадью листа и количеством отложенных на него яиц была показана на примерах *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Полежаев, 1934, 1939a), *Ph. quercus* (Auerbach, Simberloff, 1989), *Gracilaria syringella* (Полежаев, 1939б), *Stilbosis quadricustatella* (Mopper et al., 1984). Известны и противоположные примеры. Так, плотность мин *Phyllonorycter* spp. была выше на маленьких и тонких листьях дуба *Q. dentata* (Shibata et al., 2001). При этом выживаемость гусениц младших возрастов не зависела от размеров листа.

Самка чешуекрылого-минёра избегает откладывать яйца на уже заселенные этим видом листья. По всей вероятности, это обеспечивается маркировкой яиц специфичным инфохемиком. О существовании такого механизма свидетельствуют особенности распределения на одном листе двух и более мин одного чешуекрылого. Так, при наличии отложенного яйца на листе дуба *Quercus calliprinos* самки *Phyllonorycter quercus* достоверно предпочитают откладывать яйца на противоположной по отношению к центральной жилке стороне листа (Auerbach, Simberloff, 1989). В большинстве случаев две мины *Stilbosis quadricustatella* на листьях дубов *Q. geminata* и *Q. nigra* в Северной Флориде разделены центральной жилкой (Stiling et al., 1987). При наличии трех и более мин на лист также доминирует распределение, когда одна (или несколько) мин находятся относительно центральной жилки в противоположных участках листа. Такое поведение самок при яйцекладке снижает внутривидовую конкуренцию гусениц и обеспечивает большую выживаемость минёров, поскольку такие листья реже преждевременно опадают (Stiling et al., 1987). На поведение яйцекладущих самок оказывает влияние инфохемические сигналы видов конкурентов. Так, специальное исследование показало, что один лист может быть использован самками разных видов р. *Eriocrania* (Кутенкова, 1999).

Выбор самкой при яйцекладке уже поврежденного или неповрежденного листа, по-видимому, видоспецифичен. Так, самки *Stilbosis juvantis* (Hodges, 1964) (Cosmopterigidae) предпочитают откладывать яйца на неповрежденные листья *Quercus emoryi* (Faeth, 1985). В кроне дуба *Q. emoryi* самки

минёров предпочитали неповрежденные листья искусственно подрезанным (Faeth, 1986). Известны случаи предпочтения минёром уже поврежденных свободноживущими филофагами участков ассимиляционного аппарата. Так, гусеницы младших возрастов *Pulicalvaria piceaella* (Kearfott, 1903) (Gelechiidae) предпочитают минировать хвою в местах питания свободноживущих филофагов (McLeod, 1966): *Zeiraphera* sp., *Epinotia nanana* (Treitschke, 1835), *Griselda radicana* (Heinrich, 1923), *Choristoneura fumiferana* (Clemens, 1865) и *Dioryctria albitella* (Denis & Schiffermuller, 1775). При этом мины появляются либо близ поврежденного места, либо в частично поврежденной хвое, отмечены также отдельные случаи питания в мертвой хвое.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзоре исследовано поведение чешуекрылых-минёров при питании и расселении.

Трофическая специализация чешуекрылых-минёров связана с жизненной формой (дерево—куст—трава) и местом минирования (верхняя или нижняя сторона листа) кормового растения. Узкая специализация на уровне родов растений определяет высокую эффективность потребления пищи.

Малые размеры бабочек ограничивают потенциальную плодовитость видов (по сравнению с другими чешуекрылыми) и самостоятельную миграционную активность имаго.

Среди минёров преобладает яйцекладка по одному яйцу. Такое поведение самок обеспечивает максимальное распределение потомства в пространстве и потенциально снижает внутривидовую конкуренцию гусениц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А. В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее выполнения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит экспериментальных исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян Г.Д., 1953. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr.), как новый вредитель в условиях Армении // Изв. АН Арм. ССР. Биол. и сельхоз. науки. Т. VI. № 1. С. 89–94.
- Баганич М.И., 1964. Экологические особенности распространения дубовой одноцветной моли (*Tischeria complanella* Hb.) в дубравах Закарпатья // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат. Ужгород: Закарпат. филиал Всесоюз. энтомол. об-ва. С. 6–7.
- Батиашвили И.Д., 1965. Вредители континентальных и субтропических плодовых культур. Тбилиси: Изд-во “Ганатлеба”. 334 с.
- Белов Д.А., Белова Н.К., 2003. Некоторые биологические особенности малоизвестных насекомых-минёров в условиях города // Лесн. вестн. № 2. С. 101–105.
- Болотникова В.В., Курбыко Л.М., Юшкевич Р.К., 1979. К биологии и экологии минирующих молей, повреждающих плодовые насаждения в Белоруссии // Фауна и экология насекомых Белоруссии. Минск: Наука и техника. С. 13–22.
- Верещагина В.В., Верещагин Б.В., Савов Д.И., 1968. Минирующие моли *Lithocolletis corylifoliella* Haw. и *L. pyrifoliella* Grsm. (Lepidoptera, Gracillariidae), вредящие плодовым культурам в Молдавии // Зоол. журн. Т. 47. № 3. С. 387–394.
- Герасимов А.М., 1932. Моли-минёры. I. Средне-Азиатские *Lithocolletis*. (С введением по биологии молей-минёров вообще) // Извест. Ленингр. ин-та борьбы с вредителями в сельск. и лесн. хоз-ве. Вып. 3. С. 197–248.
- Герасимов А.М., 1952. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. Т. I. Вып. 2. Ч. I. Л.: ЗИН АН СССР. 339 с.
- Гусев В.И., 1984. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть. 472 с.
- Довнар-Запольский Д.П., 1969. Минирующие насекомые на растениях Киргизии и сопредельных территорий. Фрунзе: Илим. 149 с.
- Евстафьев И.Л., 1981. К эколого-фаунистической характеристике листогрызущих насекомых лесов горного Крыма // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними. М.: ВНИИЛМ. С. 65–66.
- Ермолаев В.П., 1977. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) Южного Приморья // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 70. Фауна насекомых Дальнего Востока (сб. статей). Л.: ЗИН АН СССР. С. 98–116.
- Ермолаев В.П., 1979а. К изучению молей-минёров семейства Gracillariidae (Lepidoptera) юга Дальнего Востока // Наземные членистоногие Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточ. научн. центр АН СССР. С. 23–27.
- Ермолаев В.П., 1979б. *Caloptilia monticola* Kum. (Lepidoptera, Gracillariidae) — новый вредитель клена (*Acer*) на юге Приморского края // Наземные членистоногие Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточ. научн. центр АН СССР. С. 28–31.
- Ермолаев В.П., 1981. К фауне минирующих молей-пестрянок Lepidoptera, Gracillariidae юга Дальнего Востока // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. Владивосток: Дальневосточ. научн. центр АН СССР. С. 37–41.
- Жижиллашвили Т.И., 1952. Материалы к биологии платановой моли *Lithocolletis platani* Stgr. // Сообщ. АН Грузин. ССР. Т. 13. № 8. С. 469–476.
- Жиренко Н.Г., 2010. Использование параметров листового опада в исследованиях, связанных с вредоносностью некоторых листогрызущих чешуекрылых (Lepidoptera) // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых. Борисоглебск: Борисоглеб. гос. пед. ин-т. С. 126–127.
- Завада Н.М., 1987. Широкоминирующая моль-пестрянка — опасный вредитель дубовых насаждений // Защита агролесомелиоративных насаждений и степных лесов от вредителей и болезней. Сб. науч. тр. Вып. 3. № 92. Волгоград: ВНИИ агролесомелиорации. С. 115–121.
- Козлов М.В., 1988. Биология *Eriocrania sparrmannella* Bosc. (Lepidoptera, Eriocraniidae) // Вестн. зоологии. № 4. С. 86.
- Коричева Ю.Г., 1990. Роль освещенности в выборе самкой сиреневой моли *Caloptilia syringella* (Lepidoptera, Gracillariidae) места для откладки яиц // Зоол. журн. Т. 69. № 9. С. 151–154.
- Корнилов В.П., 1990. К биологии южной можжевельной моли // Успехи энтомологии в СССР: лесная энтомология. Мат-лы X съезда ВЭО. 11–15 сентября 1989 г. Л.: ЗИН АН СССР. С. 61–63.
- Криволицкая Г.О., 1962. Осиновая минирующая моль (*Lithocolletis apparella* H. — S.) в лесах Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. Вып. 8. С. 180–188.
- Кузнецов В.И., 1960. Биология и стацальное распределение амурской минирующей моли — *Acrocercops amurensis* Vl. Kuznetsov sp.n. (Lepidoptera, Lithocolletidae) — серьезного вредителя монгольского дуба // Зоол. журн. Т. 39. № 6. С. 858–865.
- Кузнецов В.И., 1999. Семейство Gracillariidae (Lithocolletidae) — моли-пестрянки // Насекомые и клещи. Вредители сельскохозяйственных культур. Т. III. Чешуекрылые. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 9–45.
- Куропатова М.С., 1964. О массовом размножении дубовой одноцветной моли (*Tischeria complanella* Hb.)

- в лесах Закарпатья // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных советских Карпат. Ужгород: Закарпат. филиал Рос. энтомол. об-ва. С. 47–48.
- Кутенкова Н.Н., 1999. Биология и экология березовых минирующих молей сем. Eriocraniidae (Lepidoptera) // Энтомол. обозр. Т. 78. № 1. С. 132–137.
- Лазарева А.И., Огородникова В.И., Трусевич А.Г., 1985. Биология сиреневой моли в городских зеленых насаждениях Урала // Передовые приемы агротехники городов. М.: Академ. коммун. хоз-ва им. К.Д. Памфилова. С. 37–42.
- Малахова В.П., Умнова З.В., 1980. Амурская минирующая моль (*Acrocercops amurensis* Vl. Kuznetsov sp.n.) – вредитель дуба монгольского в условиях юга Приморского края // Защита растений в сельском и лесном хозяйствах Дальнего Востока. Уссурийск: Приморск. сельскохоз. ин-т. С. 67–69.
- Мирзоян С.А., 1977. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван: Айастан. 453 с.
- Мирзоян С.А., Саркисян Р.А., 1967. Платановая моль (*Lithocolletis platani* Stgr., Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с ней в Армянской ССР // Мат-лы сессии Закавказск. совета науч.-иссл. работ по защите растений. Ереван: НИИ защиты растений. С. 308–310.
- Опаренко В.И., 1975. Яблонная нижнесторонняя минирующая моль и меры борьбы с ней в Донецкой области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков: Харьков. сельскохоз. ин-т. 16 с.
- Позмогова З.Н., 1969. Забайкальский минёр Фризе – *Ocnerostoma fresei transbaicalensis* Pozmogova, ssp. n. (Lepidoptera, Hyponomeutidae) // Главные вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья. Улан-Удэ: Бурят. ин-та естеств. наук БФ СО АН СССР. С. 53–147.
- Позмогова З.Н., 1971. Минёр Фризе – массовый вредитель сосны в Забайкалье // Проблемы защиты таежных лесов. Красноярск: Красноярский рабочий. С. 111–113.
- Полежаев В.Г., 1934. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) // Зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 485–505.
- Полежаев В.Г., 1939а. Новые данные по экологии тополевой моли *Lithocolletis populifoliella* Fabr. // Вопр. экологии и биоценологии. Вып. 4. С. 281–289.
- Полежаев В.Г., 1939б. Соотношение кладки яиц и размера листа у сиреневой моли (*Gracilaria syringella* Fabr.) // Вопр. экологии и биоценологии. Вып. 4. С. 289–295.
- Санина З.М., 1949. Минирующие насекомые древесных пород в заповеднике “Лес на Ворскле” // Учен. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. Биол. наук. № 92. Вып. 17. С. 116–133.
- Строков В.В., 1956. Сиреневая моль *Gracilaria syringella* F. (Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с ней // Энтомол. обозр. Т. 35. № 4. С. 789–798.
- Холченков В.А., 1973. Минирующие моли и меры борьбы с ними в садах Крыма (методические рекомендации). Ялта: Никитский бот. сад. 21 с.
- Шерниязова Р.М., 1984. Моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae), обитающие на древесно-кустарниковых растениях на южном склоне Гиссарского хребта и Гиссарской долины // Изв. АН Таджикск. ССР. Отд. биол. наук. № 4. С. 33–37.
- Almeida-Cortez J.S., Melo-de-Pinna G.F.A., 2006. Morphology and anatomy of a leaf mine in *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae) in a fragment of Brazilian Atlantic Forest // Brazilian J. Biol. V. 66. P. 759–763.
- Aoyama H., Ohshima I., 2019. Changing leaf geometry provides a refuge from a parasitoid for a leaf miner // Zool. Sci. V. 36. P. 31–37.
- Auerbach M.J., 1991. Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak // Ecology. V. 72. P. 1599–1608.
- Auerbach M., Alberts J.D., 1992. Occurrence and performance of the aspen blotch miner, *Phyllonorycter salicifoliella*, on three host-tree species // Oecologia. V. 89. P. 1–9.
- Auerbach M.J., Connor E.F., Mopper S., 1995. Minor miners and major miners: Population dynamics of leaf-mining insects // Population Dynamics. New Approaches and Synthesis / Eds Cappuccino N., Price P. N.-Y.: Academic Press. P. 83–110.
- Auerbach M., Simberloff D., 1984. Responses of leaf miners to atypical leaf production // Ecol. Entomol. V. 9. P. 361–367.
- Auerbach M., Simberloff D., 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth // Ecol. Entomol. V. 14. P. 131–140.
- Ayabe Y., Tuda M., Mochizuki A., 2008. Benefits of repeated mine trackings by a parasitoid when the host leaf-miner has a fortuitous feeding pattern // Anim. Behav. V. 76. P. 1795–1803.
- Ba-Angood S.A.S., 1978. On the biology and food preference of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Gracillariidae, Lepidoptera) in PDR of Yemen // Z. Angew. Entomol. Bd. 86. S. 53–57.
- Body M., Burlat V., Giron D., 2015. Hypermetamorphosis in a leaf-miner allows insects to cope with a confined nutritional space // Arthropod–Plant Interact. V. 9. P. 75–84.
- Boyd M.A., Berner L.T., Foster A.C., Goetz S.J., Rogers B.M., et al., 2021. Historic declines in growth portend trembling aspen death during a contemporary leaf miner outbreak in Alaska // Ecosphere. V. 12. № 6. Art. E03569.
- Bryant D.G., Raske A.G., 1975. Defoliation of white birch by the birch casebearer, *Coleophora fuscedinella*

- (Lepidoptera: Coleophoridae) // Can. Entomol. V. 107. P. 217–223.
- Chen T., Dai X., Eisen C., 2022. A checklist of gymnosperm-feeding leafminers (Arthropoda, Insecta) in North America and Europe // Biodivers. Data J. V. 10. Art. E91313.
- Condrashoff S.F., 1964. Bionomics of the aspen leaf miner, *Phyllocnistis populiella* Cham. (Lepidoptera: Gracillariidae) // Can. Entomol. V. 96. № 6. P. 857–874.
- Connor E.F., 1991. Colonization, survival, and causes of mortality of *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on four species of host plants // Ecol. Entomol. V. 16. P. 315–322.
- Connor E.F., Beck M.W., 1993. Density-related mortality in *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) at epidemic and endemic densities // Oikos. V. 66. P. 515–525.
- Connor E.F., Taverner M.P., 1997. The evolution and adaptive significance of leaf-mining habit // Oikos. V. 79. P. 6–25.
- Cornelissen T., Stiling P., 2008. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants // Basic Appl. Ecol. V. 9. P. 67–77.
- Cornell H.V., 1989. Endophage–ectophage rations and plant defense // Evol. Ecol. V. 3. P. 64–76.
- Dantas J., Motta I.O., Vidal L.A., Nascimento E.F.M.B., Bilio J., et al., 2021. A comprehensive review of the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) – A major pest for the coffee crop in Brazil and others neotropical countries // Insects. V. 12. Art. 1130.
- Delucchi V.L., 1958. *Lithocolletis messaniella* Zeller (Lep. Gracillariidae): Analysis of some mortality factors with particular reference to its parasite complex // Entomophaga. V. 3. P. 203–270.
- Eidt D.C., Sippell W.L., 1961. The life history, parasites, and economic status of the larch shoot moth, *Argyresthia laricella* Kft. (Lepidoptera, Yponomeutidae), and comparisons with *A. laevigatella* H.-S. // Can. Entomol. V. 93. P. 7–24.
- Faeth S.H., 1985. Host leaf selection by leaf miners: Interactions among three trophic levels // Ecology. V. 66. № 3. P. 870–875.
- Faeth S.H., 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant // Ecology. V. 67. № 2. P. 479–494.
- Faeth S.H., 1990. Structural damage to oak leaves alters natural attack on a leafminer // Entomol. Exp. et Appl. V. 57. P. 57–63.
- Faeth S.H., 1991a. Effect of oak leaf size on abundance, dispersion, and survival of the leafminer *Cameraria* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae) // Environ. Entomol. V. 20. № 1. P. 196–204.
- Faeth S.H., 1991b. Novel aspects of host tree resistance to leafminers // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. Gen. Tech. Rep. NE-153. Radnor: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. P. 219–239.
- Faeth S.H., Mopper S., Simberloff D., 1981. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: Effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves // Oikos. V. 37. P. 238–251.
- Faeth S.H., Simberloff D., 1981. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities // Ecology. V. 62. № 3. P. 620–624.
- Feeny P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. V. 51. P. 565–581.
- Freeman T.N., 1967. Annotated keys to some Nearctic leaf-mining Lepidoptera on conifers // Can. Entomol. V. 99. P. 419–435.
- Gaston K.J., Reavey D., Valladares G.R., 1991. Changes in feeding habit as caterpillars grow // Ecol. Entomol. V. 16. P. 339–344.
- Goane L., Valladares G., Willink E., 2008. Preference and performance of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) on three citrus hosts: laboratory and field assessment // Environ. Entomol. V. 37. № 4. P. 1025–1034.
- Green T.A., Prokopy R.J., 1991. Oviposition behavior of the apple blotch leafminer, *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae) // J. New York Entomol. Soc. V. 99. № 4. P. 654–663.
- Hawkins B.A., Cornell H.V., Hochberg M.E., 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations // Ecology. V. 78. P. 2145–2152.
- Hering E.M., 1951. Biology of the Leaf Miners. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 520 p.
- Hering E.M., 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. The Hague: W. Junk. 1185 p.
- Hespenheide H.A., 1991. Bionomics of leaf-mining insects // Ann. Rev. Entomol. V. 36. P. 535–560.
- Ishida T.A., Hattori K., Sato H., Kimura M.T., 2003. Differentiation and hybridization between *Quercus crispula* and *Q. dentata* (Fagaceae): Insights from morphological traits, amplified fragment length polymorphism markers, and leafminer composition // Am. J. Bot. V. 90. № 5. P. 769–776.
- Juniper B.E., Jeffree C.E., 1983. Plant Surfaces. L.: Edward Arnold. 93 p.
- Katô M., 1985. The adaptive significance of leaf-mining pattern as an anti-parasitoid strategy: A theoretical study // Res. Popul. Ecol. V. 27. P. 265–275.
- Kitamura M., Nakamura T., Hattori K., Ishida T.A., Shibata S., et al., 2007. Among-thee variation in leaf traits and herbivore attacks in a deciduous oak, *Quercus dentata* // Scand. J. For. Res. V. 22. P. 211–218.
- Kiziroglu I., 1976. Zur Kenntnis der Fliedermotte, *Gracilaria syringella* (F.) (Lepid., Gracillariidae). 3. Ökologia,

- Gradologie und Bekämpfung // Z. Angew. Entomol. Bd. 81. S. 163–187.
- Kozlov M.V., Koricheva Y.G., 1991. The within-tree distribution of caterpillar mines // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. Gen. Tech. Rep. NE-153. Radnor: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. P. 240–255.
- Kumata T., 1964. Description of a new stem-miner of coniferous trees from Japan (Lepidoptera: Gracillariidae) // Insecta Matsumurana. V. 27. P. 31–34.
- Labandeira C.C., 2002. The history of associations between plants and animals // Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach / Eds Herrera C.M., Pellmyr O. Oxford: Blackwell Science. P. 26–74.
- Lindquist O.H., Bowser R.L., 1966. A biological study of the leaf miner, *Chrysopeleia ostryaella* Chambers (Lepidoptera: Cosmopterigidae), on ironwood in Ontario // Can. Entomol. V. 98. P. 252–258.
- Liu W.-H., Dai X.-H., Xu J.-S., 2015. Influence of leaf-mining insects on their host plants: A review // Collectanea Botanica. V. 34. Art. e005.
- Lopez-Vaamonde C., Godfray C.J., Cook J.M., 2003. Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths // Evolution. V. 57. № 8. P. 1804–1821.
- Maier C.T., 1984. Seasonal development and flight activity of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Connecticut // Can. Entomol. V. 116. P. 435–441.
- Maier C.T., 1988. Life cycle of *Coptodisca negligens* (Lepidoptera: Heliozelidae) on cranberry // J. Econom. Entomol. V. 81. № 2. P. 497–500.
- Mazanec Z., 1983. The immature stages and life history of the jarrah leaf miner (*Perthida glyphoba*) Common (Lepidoptera: Incurvariidae) // J. Austral. Entomol. Soc. V. 22. P. 101–108.
- McLeod J.M., 1966. Notes on the biology of a spruce needle-miner, *Pulicalvaria piceaella* (Kearfott) (Lepidoptera: Gelechiidae) // Can. Entomol. V. 98. P. 225–236.
- Metcalfe C.R., Chalk L., 1979. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject // Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed. V. 1. Oxford: Oxford Univ. Press. 276 p.
- Mopper S., Faeth S.H., Boecklen W.J., Simberloff D.S., 1984. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: Effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae) // Ecol. Entomol. V. 9. P. 169–177.
- Needham J.G., Frost S.W., Tothill B.H., 1928. Leaf-Mining Insects. Baltimore: Williams & Wilkins. 351 p.
- Oishi M., Sato H., 2007. Inhibition of premature leaf abscission by a leafminer and adaptive significance // Environ. Entomol. V. 36. № 6. P. 1504–1511.
- Oishi M., Yokota T., Teramoto N., Sato H., 2006. Japanese oak silkmoth feeding preference for and performance on upper-crown and lower-crown leaves // Entomol. Sci. V. 9. P. 161–169.
- Pincebourde S., Casas J., 2006a. Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction // Ecol. Monogr. V. 76. P. 175–194.
- Pincebourde S., Casas J., 2006b. Leaf miner-induced changes in leaf transmittance cause variations in insect respiration rates // J. Insect Physiol. V. 52. P. 194–201.
- Preszler R.W., Price P.W., 1995. A test plant-vigor, plant-stress, and plant-genotype effects on leaf-miner oviposition and performance // Oikos. V. 74. P. 485–492.
- Reavey D., Gaston K.J., 1991. The importance of leaf structure in oviposition by leaf-mining microlepidoptera // Oikos. V. 61. P. 19–28.
- Ross D.A., 1962. Bionomics of the maple leaf cutter, *Paraclemensia acerifoliella* (Fitch), (Lepidoptera: Incurvariidae) // Can. Entomol. V. 94. P. 1053–1063.
- Rozefelds A.C., 1988. Insect leaf miners from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia // Alcheringa. V. 12. P. 1–6.
- Rozefelds A.C., Sobbe I., 1987. Problematic insect leaf mines from the Upper Triassic Ipswich coal measures of southeastern Queensland, Australia // Alcheringa. V. 11. P. 51–57.
- Scheirs J., Bruyn L., de, Verhagen R., 2001. Nutritional benefits of the leaf-mining behaviour of two grass miners: Test of the selective feeding hypothesis // Ecol. Entomol. V. 26. P. 509–516.
- Shibata S., Ishida T.A., Soeya F., Morino N., Yoshida K., et al., 2001. Within-tree variation in density and survival of leaf miners on oak *Quercus dentata* // Ecol. Res. V. 16. P. 135–143.
- Silva G.A., Queiroz E.A., Arcanjo L.P., Lopes M.C., Araújo T.A., et al., 2021. Biological performance and oviposition preference of tomato pinworm *Tuta absoluta* when offered a range of Solanaceous host plant // Sci. Rep. V. 11. Art. 1153.
- Simberloff D.S., Stiling P., 1987. Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth // Ecology. V. 68. P. 1647–1657.
- Sinclair R.J., Hughes L., 2008. Leaf-mining in the Myrtaceae // Ecol. Entomol. V. 33. P. 623–630.
- Sinclair R.J., Hughes L., 2010. Leaf miners: the hidden herbivores // Austral. Ecol. V. 35. P. 300–313.
- Stiling P.D., Simberloff D., Anderson L.C., 1987. Non-random distribution patterns of leaf miners on oak trees // Oecologia. V. 73. P. 116–119.
- Still G.N., Wong H.R., 1973. Life history and habits of a leaf miner, *Cameraria macrocarpae*, on bud oak in Monitoba (Lepidoptera, Gracillariidae) // Can. Entomol. V. 105. P. 239–244.
- Stránský K., Streibl M., Herout V., 1967. On natural waxes. VI. Distributions of wax hydrocarbons in plants at different evolutionary levels // Collect. Czech. Chem. Commun. V. 32. P. 3213–3220.

- Strong D.R., Lawton J.H., Soutwood T.R.E.*, 1984. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Cambridge: Harvard Univ. Press. 313 p.
- Struble G.R.*, 1968. Infestations and biology of the white-fir needle miner in California red fir // *J. Econom. Entomol.* V. 61. № 4. P. 1093–1097.
- Trimble R.M.*, 1986. Effect of temperature on oviposition and egg development in the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // *Can. Entomol.* V. 118. P. 781–787.
- Unruh T.R., Luck R.F.*, 1982. Comparison of two sampling methods for the jefferey pine needle miner, *Coleotechnites* sp. (Lepidoptera: Gelechiidae) in Southern California // *Can. Entomol.* V. 114. P. 605–615.
- Valladares G.R., Hartley S.E.*, 1994. Effects of scale on detecting interactions between *Coleophora* and *Eriocrania* leaf-miners // *Ecol. Entomol.* V. 19. P. 257–262.
- Vet L.E.M., Dicke M.*, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context // *Ann. Rev. Entomol.* V. 37. P. 141–172.
- Willmer P.G.*, 1982. Microclimate and the environmental physiology of insects // *Adv. Insect Physiol.* V. 16. P. 1–57.
- Willmer P.G.*, 1986. Microclimatic effects on insects at the plant surface // *Insects and the Plant Surface* / Eds Juniper B.E., Southwood T.R.E. L.: Edward Arnold. P. 65–80.
- Yamazaki K.*, 2010. Leaf mines as visual defensive signals to herbivores // *Oikos*. V. 119. P. 796–801.
- Yarger L.C., Brewer J.W.*, 1977. Biology and habits of the white fir needle miner, *Epinotia meritana* (Lepidoptera: Olethreutidae), in Colorado // *Can. Entomol.* V. 109. P. 849–854.

The behaviour of lepidopteran miners while feeding and dispersing

I. V. Ermolaev

*Botanic Garden Institute, Ural Branch of RAS
March 8 st., 202a, Ekaterinburg, 620130 Russia
E-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

The trophic specialization of lepidopteran miners is associated with the life form (tree–bush–grass) and place of mining (upper or lower side of the leaf) of the host plant. Narrow specialization of miners at the level of plant genera determines the high efficiency of food consumption. The small size of miners limits the potential fertility of the species (compared to other lepidopterans) and the independent migratory activity of adults. The oviposition of one egg predominates. This behaviour of females ensures maximum distribution of offspring in space and reduces intraspecific competition of caterpillars.

УДК 595.78

РОЛЬ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ

© 2024 г. И. В. Ермолаев

Ботанический сад УрО РАН
ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620130 Россия
E-mail: ermolaev-i@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.01.2024 г.

После доработки 01.07.2024 г.

Принята к публикации 06.08.2024 г.

Индивидуальное развитие большинства видов чешуекрылых-минёров связано с одним экземпляром кормового растения. Развитие всех постоянных минёров ограничено одним листом, большинства факультативных минёров — одной кроной. В отличие от свободноживущего филлофага, гусеница минёра не может поменять кормовое растение, например, при нехватке корма при перенаселении. Это определяет существование факторов смертности, зависящих от плотности заселения: как через внутривидовую конкуренцию гусениц, так и через физиологическое состояние кормового растения-хозяина. Среди представителей третьего трофического уровня наибольшее значение для динамики численности минирующих чешуекрылых имеют паразитоиды. Видовое разнообразие комплексов паразитоидов минёров среди насекомых-фитофагов является наиболее высоким. Функционирование комплекса паразитоидов связано со структурными и функциональными трансформациями во времени. Смертность гусениц от патогенов низка.

DOI: 10.31857/S0044459624050033, EDN: UGMHUD

В большинстве случаев колебания численности в популяциях чешуекрылых-минёров не привлекают внимание специалистов. При этом плотность заселения кормового растения минёром невысока, а влияние насекомого на растение минимально. Например, четырехлетнее исследование сезонной динамики повреждения листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) в долине р. Сива (Удмуртия) показало, что в течение вегетации доля листьев, минированных восемью аборигенными видами, не превышала 5% (Ермолаев, Васильев, 2022). При этом площадь изъятия листовой пластинки редко достигала 25%.

Несмотря на это, существует ряд видов чешуекрылых-минёров, способных давать вспышки массового размножения и реализовывать эруптивные (более 1 мины на лист; Auerbach et al., 1995) плотности заселения кормового растения на протяжении значительного промежутка времени (до 10 и даже более лет). Например, хронические очаги дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Gracillariidae) существовали на территории

Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В.М. Пескова в течение 14 лет (1997–2010 гг.) (Ермолаев, Мартынов, 2022). В течение XX в. хронические очаги тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Gracillariidae) функционировали в Москве на протяжении как минимум 30–40 лет (Ермолаев, 2019). За 25 лет (1999–2023 гг.) существования популяций инвазионного вида липовой моли-пестрянки *Ph. issikii* (Kumata, 1963) под Ижевском эруптивная плотность минёра на постоянной пробной площади была отмечена нами в течение 18 лет (наши данные).

Биотические факторы, ограничивающие численность минирующих насекомых, можно условно разделить на действующие внутри трофического уровня филлофагов и оказывающие влияние со стороны первого и третьего трофических уровней. Среди первых можно отметить внутривидовую конкуренцию и влияние конкурирующих фитотрофных консортов. Среди вторых — влияние растения-хозяина, патогенных

микроорганизмов, хищников и паразитов. Особое значение для динамики популяций минёров имеют абиотические факторы.

Индивидуальное развитие большинства видов чешуекрылых-минёров связано с одним экземпляром кормового растения. Развитие всех постоянных минёров ограничено одним листом, большинства факультативных минёров — одной кроной. Последнее доказано экспериментально: чехлики 1000 свободноживущих активных гусениц третьего возраста факультативного минёра *Protocryptis laricella* (Hübner, 1817) (Coleophoridae) маркировали. Затем гусениц поместили в 20–30 см от ствола трехметровой лиственницы. За девять дней только четырем гусеницам с маркированным чехликом удалось подняться на дерево (Eidmann, 1965). Среди минёров смена кормового растения известна лишь у некоторых представителей р. *Incurvaria* Haworth, 1828 (Герасимов, 1952). Таким образом, в отличие от свободноживущего филлофага, гусеница минёра не может поменять кормовое растение, например, при нехватке корма при перенаселении. Это обстоятельство создает условие для существования зависимых от плотности механизмов регуляции численности минёров: через внутривидовую конкуренцию и физиологическое состояние кормового растения.

Выживаемость генерации аборигенного чешуекрылого-минёра может значительно варьировать в зависимости от проявления различных факторов смертности. Выживаемость *Phyllonorycter pyrifoliella* (Gerasimov, 1933) (Gracillariidae) в садах Воронежской и Липецкой областей составляет от 1 до 6% (Рябчинская, Харченко, 2006). Выживаемость минёра *Cameraria hamadryadella* (Clemens, 1859) (Gracillariidae) в 1984 г. (год высокой плотности заселения) составила 0.6%, а в 1990 г. (год с низкой плотностью) — 6.3% (Connor, Beck, 1993). При этом в 1984 г. смертность генерации минёра от паразитоидов составила 21.2%, хищников — 24.7%, “от других причин” — 53.5%. В 1990 г. смертность моли от паразитоидов была 17.9%, хищников — 38.1%, “от других причин” — 37.9%.

Реализация эруптивной плотности чешуекрылого-минёра может приводить к значительным экологическим и экономическим потерям. Так, функционирование очага минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* Svensson, 1966 (Yponomeutidae) в Заиграевском лесхозе Бурятии на протяжении семи лет обеспечило снижение общего прироста древесины сосновых насаждений

в объеме 3.5 тыс. м³ (Позмогова, 1972). Вспышки массового размножения минирующих молей в яблоневых садах Куба-Хачмасского массива Азербайджана (более 30 тыс. га) носили хронический характер с 1962 по 1975 г. и приводили к значительному экономическому ущербу (Минирующие моли..., 1975). Для того чтобы понять экологические механизмы, лежащие в основе вспышки массового размножения чешуекрылого-минёра, необходимо представлять специфику действия факторов, ограничивающих его численность.

Цель обзора — исследовать роль абиотических и биотических факторов в динамике численности чешуекрылых-минёров.

АБИОТИЧЕСКИЕ И СЛУЧАЙНЫЕ ФАКТОРЫ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ-МИНЁРОВ

Абиотические факторы

Прямое действие абиотических факторов на динамику минёров оценивается редко. Однако именно эти факторы могут оказывать кардинальное влияние как в сторону резкого повышения, так и снижения численности минёра.

Повышение температуры окружающей среды ускоряет прохождение стадий развития и увеличивает количество генераций чешуекрылых-минёров в течение вегетации. Так, увеличение температуры с 20 до 35°C приводило к сокращению эмбрионального периода цитрусового минёра *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Gracillariidae) в 2.7 раза, периода личиночного развития — в 1.8 раза, а периода куколки — в 2.1 раза (Ba-Angood, 1978). Теплая зима и весна 1991 г. ускорили развития генераций минёра *Cameraria hamadryadella* и привели к образованию третьего факультативного поколения моли впервые за 10 лет наблюдений (Connor et al., 1994).

Низкие температуры могут значительно снижать численность популяций чешуекрылых-минёров. Так, заморозки вызывали гибель 24% куколок *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781) (Gracillariidae), зимующих в опавших листьях яблони (Pottinger, LeRoux, 1971). Низкие весенние температуры вызывали гибель имаго и яиц тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* в Москве и Подмосковье (Белова, 1985). Внезапные сильные холода во второй декаде декабря 1968 г. в Крыму привели к массовой гибели не успевших окуклиться

гусениц нижнесторонней минирующей яблонной моли *Ph. pyrifoliella* (Холченков, 1973). При отсутствии снежного покрова и минимальных температурах воздуха (-25.8°C) в Донецкой области смертность гусениц и куколок *Ph. pyrifoliella* составляла 48.3% (Опаренко, 1975). Тот же эффект наблюдали после резкого снижения температуры после оттепели или после раннего заморозка. Так, ранний заморозок (-3.0°C) 24 сентября 1973 г. привел к 100% смертности гусениц третьего и 96.5% смертности четвертого возраста третьего поколения моли (Опаренко, 1975).

Согласно экспертным оценкам (Staley et al., 2006), засуха в 20% случаев оказывает положительное, а в 80% — отрицательное влияние на обилие минёров. Так, засуха в Забайкалье в 1963–1965 гг. привела к снижению устойчивости сосновых насаждений и создала благоприятные условия для массовых размножений минёра Фризе (Позмогова, 1969, 1972). С другой стороны, засуха способна негативно влиять на выживаемость отдельных стадий развития и особенно яиц минёра. Исследование популяции сиреневой моли *Gracilaria syringella* (Fabricius, 1794) (Gracillariidae) в 1973 г. в Баварии (Kiziroglu, 1976) показало, что от 25 до 33% яиц минёра погибло по этой причине. Засуха может приводить к преждевременному опадению листьев и тем самым снижать выживаемость гусениц, например, у *Phyllonorycter apparella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Gracillariidae) (Auerbach, 1991).

Роль разной степени освещенности листьев на выживаемость минёра убедительно доказана в опытах Коннора (Connor, 2006). Горшечные растения дуба *Quercus alba* с одинаковой плотностью *Cameraria hamadryadella* поместили на солнце и в тени. Смертность гусениц от “неизвестного фактора” была достоверно выше у растений, растущих на солнце. По мнению автора, этот эффект может быть вызван или прямым влиянием на минёра яркого солнечного света, или опосредовано через фотохимические индуцированные изменения в качестве листьев (Connor, 2006).

Атмосферные осадки также могут влиять на численность популяций минёра. Результаты девятилетнего исследования популяций минёров, обитающих в Северной Японии на дубе *Quercus dentata*, показали, что высокий уровень атмосферных осадков снижал смертность гусениц *Phyllonorycter* spp. (Nakamura et al., 2008). Интересно отметить, что влияние атмосферных осадков на плотность минёра зависит от морфологических особенностей растения-хозяина. Так, гибель гусениц и куколок

Ph. messaniella (Zeller, 1846) (Gracillariidae) вследствие ветра и сильного дождя (без града) на каштанах *Castanea* spp. была значительно выше (от 52.1 до 90%), чем на дубах *Quercus* spp. (от 32.2 до 62%) (Delucchi, 1958). Сочетание осадков с низкой температурой резко снижает летную активность имаго. Этот факт отмечен на примере популяций *Ph. blancardella* (Maier, 1984).

Проявление экстремальных абиотических факторов может влиять на синхронизацию времени яйцекладки и пригодность молодых листьев растения-хозяина. Так, засуха 1988 г. и необычно холодная весна 1989 г. в Миннесоте (США) привели к экстремально позднему распусканию листьев на *Populus tremuloides* (Auerbach, 1991). В результате плотности *Phyllonorycter apparella* были снижены до фоновых.

Абиотические факторы могут косвенно влиять на выживаемость минёра, воздействуя на синхронизацию определенной стадии с отдельными биотическими факторами. Так, в год с относительно теплой весной бабочки *Phyllonorycter blancardella* выходят из листьев яблони, лежащих на земле, до того, как листья будут уничтожены дождевым червем *Lumbricus terrestris* (Laing et al., 1986). В год с холодной весной время выхода бабочки из куколки затягивается и почти все листья уничтожаются червем вместе с минёром и его паразитоидами.

Случайные влияния

Снижение численности минёра может быть связано с качеством отложенных яиц. Так, исследования популяции *Phyllonorycter apparella* в штате Миннесота показали, что неоплодотворенные яйца минёра составляли менее 10% от их общего количества (Auerbach, 1991).

Неудача гусениц при выходе из яйца также может существенно снижать численность минёра. Так, в популяциях *Phyllonorycter quercus* (Amsel & Hering, 1931) (Gracillariidae) по этой причине погибло в среднем 22.8% особей (Auerbach, Simberloff, 1989).

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ДЕЙСТВУЮЩИЕ ВНУТРИ ТРОФИЧЕСКОГО УРОВНЯ

Внутривидовая конкуренция

Кормовая база чешуекрылого-минёра ограничена объемом листовой массы индивидуального растения-хозяина. Увеличение плотности заселения приводит к обострению внутривидовой конкуренции.

конкуренции (Auerbach, Simberloff, 1989; Auerbach, 1991). В связи с этим существует порог плотности заселения минёром растения-хозяина, ниже которого внутривидовая конкуренция не проявляется. Так, минёры, имеющие на листе одну мину, имели достоверно большую выживаемость, чем минёры с двумя или тремя минами (Cornelissen, Stiling, 2008). Исследование популяции *Cameraria* sp. при плотностях заселения дуба *Quercus emoryi* менее одной мины на лист показало отсутствие регулирующего влияния со стороны внутривидовой конкуренции (Faeth, 1991a, b). Смертность гусениц *C. hamadryadella* вследствие внутривидовой конкуренции была зависима от плотности при значениях более одной мины на лист (Auerbach et al., 1995).

Внутривидовая конкуренция может оказывать негативное влияние на качественные характеристики популяции чешуекрылого-минёра. Так, куколка *Cameraria* sp. с листа дуба *Quercus emoryi*, имеющего на себе две отдельные мины, весила больше, чем с листа, имеющего две слившиеся мины (Bultman, Faeth, 1986b). Самки листовичной чехлоноски *Protocryptis laricella*, развивавшиеся на листовниках при высокой плотности заселения, имеют меньшее количество яиц, чем самки, развивавшиеся при низких плотностях (Schwenke, 1958). Однако известен и противоположный пример. Масса куколок *Stilbosis quadricustatella* (Chambers, 1880) (Cosmopterigidae) имела слабую, но достоверную положительную корреляцию с плотностью минёра внутри дерева (Mopper, Simberloff, 1995).

Крайней формой взаимодействия конкурирующих личинок минёра является каннибализм (Condrashoff, 1964; Позмогова, 1969; Murai, 1974; Auerbach, Simberloff, 1989). Так, если две мины *Phyllonorycter apparella* объединяются, одна гусеница атакует и убивает другую. При объединении до четырех мин выживает только одна гусеница. В редких случаях погибают все. Конкуренция гусениц происходит только в первых трех личиночных возрастах. Одна из гусениц нападает и образует отверстие в центральной части брюшка второй гусеницы. При этом первая питается жидкими тканями второй (Martin, 1956; Auerbach, 1991). При объединении двух или более мин *Ph. blancardella* одна гусеница атакует другую и убивает ее проколом тела в грудные или брюшные сегменты (Pottinger, LeRoux, 1971). Это явление было названо конкурентным каннибализмом, поскольку победитель питается гемолимфой побежденного.

Смертность от каннибализма прямо связана с плотностью заселения растения минёром. Это показано на примерах *Ocnerostoma friesei* (Позмогова, 1969), *Phyllonorycter populifoliella* (Полежаев, 1934; Мирзоян, 1977; Белова, 1985), *Ph. ringoniella* (Matsumura, 1931) (Sekita, Yamada, 1979), *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (Condrashoff, 1964), *Cameraria hamadryadella* (Connor, Beck, 1993), *Stilbosis quadricustatella* (Auerbach et al., 1995). Часто смерть от каннибализма — единственный фактор смертности, зависимый от плотности популяции (Sekita, Yamada, 1979; Auerbach, Simberloff, 1989). Влияние внутривидовой конкуренции на численность минёра может быть значительной. Так, средняя смертность гусениц тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* от каннибализма за 1979–1981 гг. на трех пробных площадях составила 35.1% (Белова, 1985). Общая смертность от каннибализма у *Phyllonorycter apparella* на американской осине *Populus tremuloides* и *Ph. ringoniella* на яблоне *Malus* sp. достигала 53% (Martin, 1956) и 50% (Sekita, Yamada, 1979) соответственно.

Максимальное перенаселение кормового объекта может приводить также к гибели минёра не только вследствие обострения внутривидовой конкуренции, но и вследствие полного уничтожения паренхимы растения до окончания развития личинок. Этот факт описан на примере взаимодействия минёра *Perthida glyphopa* Common, 1969 (Incurvariidae) с эвкалиптом (Wallace, 1970). Другим примером является моль-малютка *Stigmella malella* (Stainton, 1854) (Nepticulidae), дающая в Крыму четыре поколения (Холченков, 1973). По окончании развития первого поколения моли на 100 листьев яблони сорта Ренет Шампанский наблюдали в среднем 98 мин, после второго и третьего — до 1800 и 3000 (в некоторых случаях до 6000) мин соответственно. При этом число одновременно питающихся на одном листе гусениц достигало 200 шт. В результате большинство гусениц минёра погибало вследствие недостатка пищи.

Межвидовая конкуренция

Прямая межвидовая конкуренция между минёрами — явление крайне редкое. В связи с этим межвидовая конкуренция играет незначительную роль в регуляции размеров популяций минёров при их фоновых плотностях (Faeth, Simberloff, 1981a). Существование пищевых, пространственных и временных различий в утилизации листьев растения-хозяина обеспечивает минимизацию

конкурентных отношений между разными видами. Это убедительно показано на примере комплекса минёров дуба *Quercus dentata* в Хоккайдо (Sato, 1991). Гусеницы *Eriocrania* spp. и *Coleophora serratella* (Linnaeus, 1761) (Coleophoridae) встречаются на одних и тех же листьях березы реже, чем это могло быть случайно (Valladares, Hartley, 1994). При этом *Eriocrania* spp. предпочитают березу *Betula pubescens*, а березовая коричневая чехлоножка *C. serratella* — *B. pendula*. Существует мнение (Yamazaki, 2010), что видимые на листе повреждения минёра могут быть сигналом для других фитофагов избегать питания минированным листом.

Межвидовая конкуренция между минёрами и свободноживущими филлофагами — явление обычное. При этом гибель яиц и личинок минёра может происходить как вследствие случайного поедания, так и при повреждении целостности мины. По мнению экспертов (Auerbach, 1991; Connor, Beck, 1993), от 3 до 8% смертности некоторых видов минёров связано с питанием более крупных свободноживущих филлофагов. Этот фактор смертности, вероятно, напрямую зависит от плотности свободноживущих филлофагов (Auerbach, 1991). Например, повышение численности пяденицы *Epirrita autumnata* (Borkhausen, 1794) (Geometridae) на березе *Betula pubescens* в течение 1955–1957 гг. привело к снижению плотности *Eriocrania* spp. на этих же деревьях до нуля (Bylund, Tenow, 1994). Так, минёр *Stigmella* sp., развивающийся на дубе *Quercus gilva* в Центральной Японии, успешно завершает свое развитие даже в преждевременно опавших листьях (Yamazaki, Sugiura, 2008). Однако пятнистый олень (*Cervus nippon centralis*) может поедать как опавшие листья, так и находящиеся на дереве (со скоростью 8.6 ± 1.9 листьев в минуту), и тем самым сокращает выживаемость генерации минёра.

Свободноживущие филлофаги могут влиять на минёров через изменение качества растения-хозяина. Так, повреждение свободноживущими филлофагами листьев дуба *Quercus dentata* положительно влияло на выживаемость *Phyllonorycter* spp. (Shibata et al., 2001). Тем не менее существует ряд работ, убедительно доказывающих, что плотность и выживаемость минёра выше на интактных листьях (Morper et al., 1984; Auerbach, Simberloff, 1989).

Минёры также могут оказывать влияние на свободноживущих филлофагов. Так, поврежденная хвоя лиственниц в хроническом очаге чехлоноски *Protocryptis sibiricella* Falkovitsh, 1972 (Coleophoridae)

содержит на 20% больше фенольных соединений и в 2.5 раза больше эфирных масел, чем хвоя контрольных деревьев. В результате гусеницы непарного шелкопряда *Lymantria dispar* при питании хвоей, поврежденной минёром, растут в 2 раза медленнее (Баранчиков и др., 1991).

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ДЕЙСТВУЮЩИЕ МЕЖДУ ТРОФИЧЕСКИМИ УРОВНЯМИ

Растение-хозяин

Предполагается, что минёры, в отличие от свободноживущих филлофагов, менее зависимы от биохимических особенностей растения-хозяина по трем причинам (Faeth, 1991b).

Во-первых, минёры высоко специализированы и имеют более совершенные физиологические и поведенческие адаптации к пище. Так, в течение сезона количество воды и белка в листьях дуба *Quercus robur* снижается, а количество танина растёт (Feeny, 1970). При этом большинство видов минёров развивается на дубе именно в период высоких концентраций танина в листьях растения. Исследование в Северной Флориде (Morper et al., 1984) показало, что минёр *Stilbosis quadricustatella* имеет высокую плотность заселения на дубе *Q. geminata* и низкую — на *Q. nigra*. И это несмотря на то, что средняя площадь листа, а также среднее количество азота в нем у дуба *Q. geminata* были ниже, чем у *Q. nigra*. При этом средняя продолжительность развития гусениц минёра на *Q. geminata* была выше, чем у гусениц, развивающихся на *Q. nigra* (Morper et al., 1984).

Во-вторых, личинки минёров питаются только определенными тканями (Needham et al., 1928; Hering, 1951, 1957), с меньшим содержанием волокон и вторичных компонентов.

В-третьих, морфологические и фенологические особенности пищи для минёров часто играют более важную роль (Faeth, 1991b). Так, количество видов сем. Gracillariidae на растении *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) с гладкими листьями было выше, чем на растении с опушенными (Ezcurra et al., 1987). Например, изменчивость растения-хозяина при распускании почек может напрямую оказывать влияние на встречаемость минёров через пригодность листьев для яйцекладки. Известно, что некоторые дубы *Quercus geminata* в Северной Флориде имеют постоянно высокую плотность минёра *Stibosis quadricustatella*, а некоторые — постоянно низкую

(Morper, Simderloff, 1995). Исследование показало, что слабо заселяемые минёром деревья раскрывают листья раньше и продуцируют достоверно меньшие по площади листья, чем деревья с высокой плотностью заселения моли. Анализ данных показал, что фенология листа объясняет 61% вариации плотностей минёра, площадь листа — 13% (Morper, Simderloff, 1995). Так, минёр *Cameraria* sp. в норме развивается на зрелых листьях дуба *Quercus emoryi*, но может откладывать яйца и на молодые вторичные листья (Faeth, 1987). При этом выживаемость минёра на молодых листьях выше из-за меньшей вероятности опадения. Например, яйцекладка на молодые весенние листья минёром, откладывающим в норме на зрелые, привела к снижению его выживаемости вследствие конкуренции со свободноживущими филлофагами (West, 1985).

Известно, что повреждение растительной ткани фитофагом вызывает в организме растения индуцированные реакции. Такие реакции проявляются в изменении содержания основных и вторичных метаболитов и обычно носят неспецифичный характер. Насекомые-минёры, подобно свободноживущим филлофагам, вызывают изменения в химических характеристиках растения-хозяина. Так, минированные листья имеют меньшее содержание воды, чем неповрежденные (Hartley, Lawton, 1987). Плотности минёров листьев трех дубов *Quercus falcata*, *Q. nigra* и *Q. hemisphaerica* имели негативную и достоверную связь с содержанием азота в листьях деревьев (Faeth et al., 1981b). Листья березы, минированные *Eriocrania* spp., имеют в среднем на 10.3% больше фенолов, чем неповрежденные листья (Valladares, Hartley, 1994). Повреждение листьев мангрового дерева *Avicennia marina* минёром *Phyllocnistis citrella* приводило к снижению содержания хлорофилла, углеродных и азотных компонентов (Chen et al., 2022).

Индукцированные реакции растения-хозяина могут оказывать негативное влияние на характеристики чешуекрылых-минёров. Так, гусеницы чехлоноски *Coleophora serratella*, выращенные на березе с механически поврежденными листьями, развивались в среднем на три дня дольше контроля (Bergelson et al., 1986). Удаление 25% площади листа дуба, содержащего *Phyllonorycter* spp., показало увеличение смертности гусениц на 50–100% (West, 1985). Особое значение в индуцированных реакциях имеют вторичные метаболиты растения. Например, искусственное нанесение на листья дуба *Quercus emoryi* раствора

танинов достоверно снижало массу куколок *Cameraria* sp. (Faeth, Bultman, 1986).

Растение-хозяин может влиять на численность минёра путем индукции преждевременного сбрасывания минированных листьев. Такая реакция растения-хозяина возникает при взаимодействии с рядом эндофагов: не только минёров (Faeth, 1991b; Hespeneheide, 1991), но и кокцид (Hill, 1980) и галлообразующих тлей (Williams, Whitham, 1986).

Существование индукции опадения листьев растения-хозяина может приводить к отбору черт насекомых, уменьшающих смертность от этого фактора. Например, увеличение мобильности и сокращение сроков развития у кокцид, питающихся листвой в противоположность проходящим питание на стеблях растения (Hill, 1980); чередование растения-хозяина у галлообразующих тлей (Williams, Whitham, 1986); ускорение личиночного развития минёров листьев (Герасимов, 1952; Auerbach, Simberloff, 1989). Кроме того, минёры при заселении могут выбирать листья растения, не предрасположенные к раннему опадению (Faeth, 1990; Stiling et al., 1991).

В ходе эволюции чешуекрылые-минёры выработали механизм, задерживающий преждевременное опадение листьев. На примере отдельных представителей Nepticulidae и Gracillariidae известно, что благодаря повышению содержания цитокинина минёры могут задерживать созревание мезофилла листа и тем самым продлевают его использование как ресурса (Engelbrecht et al., 1969). Существуют три гипотезы относительно источника цитокинина (Giron et al., 2007). Согласно первой, высокий уровень цитокинина в минированных листьях является результатом работы генов растения, которые продуцируют цитокинин в зоне повреждения. Согласно второй, цитокинин в минированных тканях — результат аккумуляционных процессов. Известно, что питание минёров меняет биофизические характеристики листа и влияет на его дыхательные и транспирационные характеристики (Pincebourde, Casas, 2006a, b; Pincebourde et al., 2006). Такие процессы изменяют транспорт веществ внутри листа и могут потенциально привести к аккумуляции цитокинина в минированных тканях. Согласно третьей, минёры сами могут синтезировать цитокинин (Giron et al., 2007). Известно, что цитокинин обладает притягивающим питательные вещества действием. Эта важная особенность может оказать влияние на белковый и углеводный обмен поврежденных

минёром листьев. Так, в течение жизни листа яблони уровень белков и углеводов уменьшается, но листья, минированные *Phyllonorycter blancardella*, имеют уровень протеинов и углеводов, схожий с нестарым неповрежденным зеленым листом (Giron et al., 2007).

Задержка преждевременного опадения листа имеет особое значение для чешуекрылых-минёров с длительным периодом развития стадии гусеницы. Так, минёр *Coptotriche japoniella* Puplesis & Diškus, 2003 (Tischeriidae) развивается в листьях вечнозеленого дерева-хозяина *Eurya japonica* около девяти месяцев и, по всей вероятности, может ингибировать преждевременное опадение листьев (Oishi, Sato, 2007). Тем самым минёр повышает выживаемость гусениц.

Совпадение периода преждевременного опадения листьев кормового растения с фазой развития гусениц младших возрастов определяет степень негативного влияния растения на популяцию чешуекрылого-минёра.

До недавнего времени исследователи не исключали, что преждевременное опадение листьев растения-хозяина может быть индуцировано не их повреждением, а существованием некоторых физиологических особенностей листьев, выбранных самками во время яйцекладки (Simberloff, Stiling, 1987). Этот вопрос был решен в работе Преслера и Прайса (Preszler, Price, 1993). С листьев ивы *Salix lasiolepis*, выбранных при откладке яиц самками *Phyllonorycter* spp., удалили яйца филлофага и сравнили интенсивность их преждевременного опадения с таковой минированных и неминированных листьев. Оказалось, что листья с удаленными яйцами минёра и неминированные листья сбрасывались деревом менее интенсивно, чем листья с минами.

Механизм, осуществляющий преждевременное опадение листьев растения, не известен. Однако исследователи сходятся во мнении, что данная реакция растения является скорее общим ответом на повреждение листа, чем специфической реакцией против насекомого-фитофага (Pritchard, James, 1984; Stiling, Simberloff, 1989).

Вероятность преждевременного опадения минированных листьев положительно и достоверно связана с плотностью минёра. Эта зависимость была показана на примере *Stilbosis quadricustatella* и *Quercus geminata* (Simberloff, Stiling, 1987), *Phyllonorycter quercus* и *Q. calliprinos* (Auerbach, Simberloff, 1989), *Cameraria hamadryadella* (Gracillariidae) и *Q. alba* (Connor, Beck, 1993).

Интенсивность преждевременного опадения листа растения варьирует между деревьями (Auerbach, Simberloff, 1989) и напрямую зависит от фенологического времени нанесения повреждения (Pritchard, James, 1984). Так, механическое повреждение листьев ивы *Salix lasiolepis*, равное по размерам минам *Phyllonorycter* sp., сделанное 26 июня 1991 г., вызывало их раннее опадение, в то время как аналогичные повреждения в более поздние сроки не приводили к увеличению опадения листьев (Preszler, Price, 1993). Преждевременное опадение листьев выше у листьев, находящихся на солнце, чем в тени (Bultman, Faeth, 1986a). Интересно отметить, что листья с двумя минами опадают раньше, чем листья с одной (Maier, 1989). А вот вероятность преждевременного опадения листа с двумя или тремя минами не имеет достоверных различий (Auerbach, Simberloff, 1989).

Как правило, гусеницы в преждевременно опавших листьях погибают. Преждевременное опадение листьев *Quercus calliprinos* было доминирующим источником смертности гусениц *Phyllonorycter quercus*, она составила в среднем 42.7% (Auerbach, Simberloff, 1989). Для сравнения смертность от внутривидовой конкуренции достигла 6.1%, от паразитоидов — 5.2%, от неизвестных причин — 19.4%. Смертность минёра *Stilbosis quadricustatella* от преждевременного опадения листа *Q. geminata* составила не менее 55% (Simberloff, Stiling, 1987). До 34% минёров *Tischeria citrinipenella* (Clemens, 1859) (Tischeriidae) погибали от преждевременного опадения листьев дуба *Q. virginiana* (Faeth et al., 1981a). Повреждения *Phyllonorycter* sp. вызывали преждевременное опадение листьев ивы *Salix lasiolepis* (в 1990 г. — 34.4%, в 1991 г. — 24.5%) и значительно снижали выживаемость минёра в упавших листьях (Preszler, Price, 1993).

Однако существует и ряд примеров, демонстрирующих слабое влияние преждевременного опадения минированного листа на численность минёра. Выживаемость минёра в опавших листьях может быть относительно высокой, если в минах находятся личинки старших возрастов и лист быстро не усыхает из-за относительно высокой влажности почвы (Kahn, Cornell, 1983; Pritchard, James, 1984; Stiling, Simberloff, 1989). Исследование видов *Phyllonorycter* spp., развивающихся на *Fagus sylvatica* и *Quercus ilex*, показало, что смертность минёров от преждевременного опадения листьев составляет не более 2.8% от общей смертности (Pritchard, James, 1984).

Смертность минёра *Cameraria hamadryadella* в 1984 г. (год высокой плотности заселения) от преждевременного опадения листьев составила лишь 0.5% (Connor, Beck, 1993). Минёр *Stigmella* sp., развивающийся на дубе *Q. gilva* в Центральной Японии, успешно завершает свое развитие даже в преждевременно опавших листьях (Yamazaki, Sugiura, 2008). Сравнение показателей выхода минёра на опавших листьях с листьями, оставшимися на дереве, показало отсутствие достоверных различий между ними. Исследование взаимоотношений минёров с дубом *Q. nigra* в Северной Флориде показало, что опадение листьев обычно происходит или после успешного выхода хозяина, или после его гибели от других факторов смертности (Stiling, Simberloff, 1989). Около 90% гусениц *Coptodisca negligens* Braun, 1920 (Heliozelidae) в опавших листьях черники *Vaccinium macrocarpon* выживали и окукливались (Maier, 1989). Высокая выживаемость минёра связана с тем, что листья опадали с гусеницами четвертого возраста. По мнению некоторых авторов (Kahn, Cornell, 1983), преждевременное опадение листьев может быть даже полезно в некоторых случаях, поскольку минёры в подстилке могут избегать влияния паразитоидов.

Видовая принадлежность растения-хозяина определяет формирование факторов, ограничивающих численность минёра. Так, основными факторами смертности моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella*, развивающейся на *Populus tremuloides* и *P. balsamifera*, были прежде всего паразитоиды и смерть от неизвестных причин. В то время как на *P. grandidentata* доминировала смерть от неизвестных причин, затем смертность от хищников и только потом от паразитоидов (Auerbach, Alberts, 1992).

Патогенные микроорганизмы

Высокая влажность и относительная стабильность температурного режима внутри мины создают предпосылки для успешного заражения ее обитателя патогенными грибами и бактериями. Тем не менее такие случаи редки. Эмпирический анализ статей из 11 журналов за период 1981–1991 гг., содержащих анализ факторов смертности (Connor, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных насекомым-минёрам, только в 2.6% выделяется смертность от патогенов. В то время как для свободноживущих филофагов смертность от патогенов указана в 22% из 2537 статей.

Наибольшее значение для минёров имеют энтомопатогенные грибы из семейств Cordycipitaceae и Clavicipitaceae. Так, исследование в популяциях *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Gracillariidae) в Литве позволило выявить восемь видов энтомопатогенных грибов минёра (Nedveckytė et al., 2021): *Akanthomyces lecanii* (Zimm.) Spatafora et al., 2017, *Beauveria bassiana* (Bals. – Criv.) Vuill., 1912, *Cordyceps fumosorosea* (Wize) Kepler et al., 2017, *C. farinose* Kepler et al., 2017, *C. tenuipes* Kepler et al., 2017, *Lecanicillium aphanocladii* Zare & Gams, 2001, *L. psalliotae* (Treschew) Zare & Gams, 2001 (Cordycipitaceae), *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin, 1883 (Clavicipitaceae). При этом стадию гусеницы поражали только два вида: *B. bassiana* и *L. aphanocladii*. Стадию куколки — все восемь патогенов (Nedveckytė et al., 2021). Известны случаи, когда патогены у минёра не были выявлены даже при проведении специального микробиологического исследования (Позмогова, 1969).

Относительно низкую смертность от патогенов можно связать с этологическими особенностями минёров. При выходе из яйца гусеница сразу попадает в лист через нижнюю стенку хориона. В результате входное отверстие всегда скрыто под оболочкой и изолировано от попадания грибных спор и бактерий.

Заражение гусениц и куколок патогеном происходит вне мины тремя способами: 1) на стадии выхода из яйца, как у минёра кофе *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville, 1842) (Lyonetiidae) (Villacorta, 1983); 2) на стадии открыто живущих гусениц старших возрастов, как у минёра хлопка *Bucculatrix thurberiella* Busck, 1914 (Bucculatricidae) (Bell, Romine, 1982); 3) при окукливании в земле, как у минёров из р. *Epinotia* Hubner, 1793 (Tortricidae) (Munster-Swendsen, 1991).

Заражению чешуекрылых-минёров патогенными грибами способствует высокая влажность воздуха. Так, дождливое и теплое лето 1933 г. привело к гибели гусениц тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* от микоза (Полежаев, 1934). Сырая зима и дождливое лето в Азербайджане вызывали массовую гибель куколок моли-малютки *Stigmella malella* от патогенных грибов (Минирующие моли..., 1975). При этом для *S. malella* известно четыре вида энтомофторовых грибов: *Cephalosporium lecanii*, *Trichothecium roseum*, *Cladosporium* sp. и *Fusarium* sp. (Чагелишвили, 1972).

Слабое влияние патогенов в регуляции численности популяций чешуекрылых-минёров

обусловлено двумя причинами. С одной стороны, гусеница, образуя мину в тканях растения-хозяина, содержащих хлорофилл, изолирует себя от патогенов, используя естественную защиту самого растения. Кроме того, некоторые минирующие насекомые не дают повода для развития патогенов, удаляя из мин экскременты, как это делают, например, гусеницы *Coleophora* spp., *Tischeria* spp. (Санина, 1949) и *Cosmopteryx* spp. (Герасимов, 1952). С другой стороны, повреждение растительной ткани может индуцировать повышение содержания в ней танинов и других фенолов, обладающих бактерицидными и фунгицидными свойствами (Rhoades, 1978; Swain, 1979). Так, искусственное нанесение на листья дуба *Quercus emoryi* раствора танинов достоверно повышало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов и снижало от других факторов (Faeth, Bultman, 1986). Последнее обстоятельство авторы связывают с бактерицидными и фунгицидными свойствами танинов (Swain, 1979). Тот же эффект дала искусственная подрезка листьев дуба *Q. emoryi* (Faeth, 1986).

Минирование, по всей вероятности, может создавать условия для проникновения и колонизации на листьях растения-хозяина эндофитных грибов. Например, повреждение хвои сосны *Pinus contorta* гусеницами младших возрастов *Eucordylea canusella* (Freeman, 1965) (Gelechiidae) создает условия проникновения в растение гриба *Aureobasidium pullulans* (McLeod, 1969). Патоген приводит к гибели хвоинки, и дальнейшее развитие минёра происходит в ее мертвой ткани. Так, встречаемость мин *Cameraria* sp. была связана с высоким уровнем заражения листьев дуба *Quercus emoryi* эндофитными грибами (*Ophiognomosa cryptica*, *Plectophomella* sp., *Asteromella* sp.) (Faeth, Hammon, 1997a). При этом в течение двух лет листья с живыми гусеницами имели большую степень заражения, чем неминированные листья. В один год степень заражения была выше на листьях с мертвыми гусеницами, чем с живыми. По мнению авторов (Faeth, Hammon, 1997a), повышение степени заражения листьев эндофитными грибами не связано с увеличением уровня смертности минёра. Подтверждение этого тезиса было получено в экспериментах с опрыскиванием листьев суспензией, содержащей споры *Asteromella* sp. (Faeth, Hammon, 1997b). Результаты исследования показали, что смертность и масса куколок минёра *Cameraria* sp. на обработанных ветвях не имели достоверных различий с контролем (Faeth, Hammon,

1997b). Тем не менее существует предположение (Hammon, Faeth, 1992), что эндофиты могут снижать численность минёра через преждевременное опадение листьев.

Хищники

Хищники являются обычным фактором динамики численности насекомых-минёров. Эмпирический анализ статей из 11 журналов за период 1981–1991 гг., содержащих анализ факторов смертности (Connor, Taverner, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных минёрам, в 9.6% выделяется смертность от хищников. В то время как для свободноживущих филлофагов смертность от хищников указана только в 6.4% из 2537 статей. По всей вероятности, минёры чаще становятся жертвами хищников, чем свободноживущие филлофаги из-за своих малых размеров.

Среди беспозвоночных минёрами наиболее активно питаются муравьи. В условиях лесопарка муравьи *Formica rufa* могут собирать практически всех куколок сиреневой моли *Gracilaria syringella* из подстилки глубиной до 2 см (Строков, 1956). Муравьи *F. uralensis* собирали гусениц минёра Фризе *Ocnerostoma friesei* в радиусе от муравейника до 60 м (Позмогова, 1969). При этом наиболее интенсивное питание муравьев минёром наблюдали на расстоянии до 23 м от муравейника. Гибель от хищников в популяции минёра *Eriocraniella* sp. на дубе *Quercus nigra* при исключении муравьев составила только 4%, тогда как на контрольных деревьях этот показатель достигал от 25 до 42% (Faeth, 1980). Смертность минёров *Phyllonorycter similis* Kumata, 1982 и *Ph. leucocorona* (Kumata, 1957) (Gracillariidae), обитающих на листьях дуба *Q. dentata*, в результате хищничества на деревьях, содержащих муравьев *F. yessensis*, составила в среднем 24.7%, на деревьях без муравьев (после обработки репеллентом) — только 12% (Sato, Higashi, 1987). При этом смертность от паразитоидов была выше на деревьях без муравьев (27.7%), чем на деревьях с муравьями (12.8%).

В некоторых случаях высокая смертность минёра связана с представителями семейства златоглазок (Chrysopidae). Так, смертность от хищника куколок второго поколения *Phyllonorycter blancardella* в яблоневых садах Висконсина составляла до 60% общей (Ridgway, Mahr, 1985). Значительная смертность от личинок *Chrysopa* sp. была отмечена для дубовой широкоминирующей моли-пестрянки *Acrocercops brongniardella* (Санина, 1949).

Наибольшее значение среди хищников чешуекрылых-минёров имеют насекомоядные птицы. Так, синицы р. *Parus* названы главными хищниками минёра *Cameraria hamadryadella* (Connor, Beck, 1993). То же было обнаружено при исследовании комплекса хищников во вторичном ареале *C. ohridella* (Grabenweger et al., 2005). При этом синицы уничтожали от 2 до 4% популяции минёра. Обыкновенный зяблик *Fringilla coelebs* и крапивник *Troglodytes troglodytes* охотно поедают гусениц ряда минёров плодовых культур Болгарии (Иванов, Славов, 1986). В Тбилиси отмечено летнее и зимнее питание воробьев гусеницами платановой моли *Phyllonorycter platani* Staudinger, 1870 (Gracillariidae) (Жижилашвили, 1952). В течение сентября–октября 1975 и 1976 гг. близ Оулу (Финляндия) синицы *Parus major* и *P. montanus* повреждали мины с куколками *Phyllonorycter froelichiella* (Zeller, 1839) и *Ph. strigulatella* (Lienig & Zeller, 1846) (Gracillariidae) в количестве 18.9 и 13.7% соответственно (Itämies, Ojanen, 1977).

Отсутствие птиц может приводить к значительному увеличению плотности заселения минёром растения-хозяина. Так, гусеницы и куколки *Cameraria hamadryadella* имели большую смертность от хищников на аборигенных видах дубов, чем на интродуцентах (Connor, 1991). Такой эффект, по всей вероятности, связан с избеганием основными хищниками — синицами (*Parus* spp.) — экзотических растений.

Высокая эффективность птиц связана с особенностями их пищевого поведения. Известно, что синицы могут ежедневно потреблять пищу, равную по массе их телу. Например, для москвичи *Parus ater* этот показатель равен 114% от их веса (Gibb, Betts, 1963). При таком потреблении переключение синиц на минирующих насекомых, обладающих сравнительно малыми размерами, может приводить к существенному снижению их численности. Теоретические расчеты демонстрируют, что при среднем весе, например, большой синицы, равном около 20 г, особь должна потреблять до 8–9 тыс. личинок и куколок минёров р. *Phyllonorycter* (Itämies, Ojanen, 1977). Интенсивность нападения синиц на минёров не зависит от степени опушенности листьев растения-хозяина (Hedges, Lawton, 1983).

Хищничество птиц на различных видах минёров ограничено определенными временными рамками, что, по всей вероятности, связано с периодическим появлением более предпочитаемого корма. Так, синицы охотятся на листовертку *Cydia conicolana* (Heylaerts, 1874) (Tortricidae)

в период с октября по январь (Gibb, 1958), а на виды р. *Phyllonorycter*, живущих на дубах, — только во время зимних месяцев (Szöcs, 1959).

Влияние птиц на численность минёра может значительно варьировать между годами и местообитаниями и зависит от плотности популяции фитофага. Нападение синиц *Parus major* и *P. montanus* на минёров *Phyllonorycter froelichiella* и *Ph. strigulatella* наблюдали лишь при наличии по крайней мере 10% минированных листьев (Itämies, Ojanen, 1977). При этом интенсивность нападения хищников росла с плотностью заселения минёрами листьев.

В целом хищники оказывают слабое регулирующее влияние на популяции чешуекрылых-минёров. Например, увеличение плотности поселения *Stilbosis quadricustatella* слабо влияло на интенсивность нападения его хищников (Stiling et al., 1991; Mopper, Simberloff, 1995). Общая смертность минёра *Cameraria hamadryadella* от хищников падала при увеличении плотности заселения минёром растения-хозяина (Connor, Beck, 1993).

Паразитоиды

По сравнению с другими экологическими группами, минёры обладают самым богатым в видовом отношении комплексом паразитоидов (Hawkins, Gross, 1992). Сравнение данных из работ по 470 видам свободноживущих и 200 видам минирующих филлофагов (Hawkins, 1994) показало, что среднее богатство видов паразитоидов на минёрах почти в 2 раза превышает таковое у свободноживущих насекомых. Эмпирический анализ статей из 11 журналов за период 1981–1991 гг., содержащих анализ факторов смертности (Connor, Tavener, 1997), показал, что из 303 статей, посвященных насекомым минёрам, в 40.3% выделяется смертность от паразитоидов. В то время как для свободноживущих филлофагов смертность от паразитоидов указана только в 18.8% из 2537 статей.

В состав комплекса паразитоидов входят как коинобионты, так и идиобионты (Askew, Shaw, 1986). К первой группе относят паразитоидов с высоким репродуктивным потенциалом и узким набором хозяев. При этом паразитоиды заражают ранние стадии хозяина, позволяя ему продолжить свое развитие. Большинство коинобионтов являются эндопаразитоидами (Тобиас, 2004; Harvey et al., 2013). Ко второй группе относят паразитоидов с низким репродуктивным потенциалом и широким набором хозяев. В этом

случае паразитоиды заражают поздние стадии развития минёра, сразу убивая хозяина. Согласно экспертным оценкам (Hawkins et al., 1990), до 82% фауны паразитоидов минёров составляют идиобионты, причем это значение схоже для разных территорий. Отношение между коино- и идиобионтами в отдельных родах минёров варьирует. Например, в комплексах паразитоидов р. *Phyllonorycter* среднее отношение между этими группами составляет 1 : 6 (Askew, 1980). Другими словами, 85.7% комплекса являются идиобионтами.

Видовая структура комплекса паразитоидов в популяции минёра может носить региональную специфику. В частности, на каждый вид минёра в Великобритании приходится в среднем по 10 видов паразитоидов (Askew, Shaw, 1974; Askew, 1980; Hawkins, Lawton, 1987). Так, исследование видовой структуры комплекса паразитоидов 12 видов р. *Phyllonorycter* Южной Англии (Rott, Godfray, 2000) показало, что с каждым видом минёра связано 10.8 ± 0.9 видов паразитоидов. При этом общий список паразитоидов составил всего 27 видов (Rott, Godfray, 2000). В результате сравнения комплексов паразитоидов *Phyllonorycter* на двух дубах *Quercus dentata* и *Q. mongolia* в Северной Японии с двумя дубами *Q. acutissima* и *Q. variabilis* в Центральной Японии (Sato, 1995) выявлено, что количество видов паразитоидов на один вид минёра для Японии (3.1) схоже с таковым для Великобритании (4.1). При этом количество идиобионтов превышает количество коинобионтов (62.5%). Полученные результаты позволили автору (Sato, 1995) сделать предположение о том, что организация комплекса паразитоидов является результатом межвидовой конкуренции.

Видовая структура комплекса паразитоидов разных генераций одного вида минёра также часто различна. Результаты исследования взаимоотношений в системах “виды *Phyllonorycter* дуба и березы — их паразитоиды” (Askew, Shaw, 1979a) показали, что у представителей первого поколения молей-пестрянок основную смертность давали экто-, а у второго — эндопаразитоиды. При этом хищничество паразитоидов в виде дополнительного питания происходит преимущественно на первых трех возрастах гусениц, эктопаразитоиды снижают численность главным образом двух последующих возрастов и куколок, эндопаразиты могут нападать на разные стадии, но убивают личинку только после четвертого возраста.

Видовая структура комплексов паразитоидов чешуекрылых-минёров связана с таксономической принадлежностью растения-хозяина. Например, комплексы паразитоидов р. *Phyllonorycter* более разнообразны на деревьях, чем на кустах или травянистых растениях (Askew, 1980). Паразитизм минёра *Stilbosis quadricustatella* на дубе *Quercus geminata* был достоверно выше, чем на дубе *Q. nigra* (Mopper et al., 1984).

Формирование трех трофических уровней — процесс эволюционный. При этом комплектование представителей третьего трофического уровня идет, по всей вероятности, медленнее, чем второго. Так, менее чем за 20 лет в Северной Флориде на деревьях-интродуцентах *Castanea crenata* и *Quercus acutissima* сформировался свой комплекс насекомых-минёров (Auerbach, Simberloff, 1988). При этом выживаемость минёров вследствие слабой регуляции со стороны паразитоидов была максимально высокой на *C. crenata*, средней на *Q. acutissima* и низкой на аборигенном дубе *Q. nigra*. Однако существуют и противоположные примеры. Так, гусеницы и куколки *Cameraria hamadryadella* имели большую зараженность паразитоидами на интродуцированных видах дубов, чем на аборигенных (Connor, 1991). По мнению автора, этот эффект, по-видимому, связан с более продолжительным развитием минёра на экзотических растениях.

По сравнению со свободноживущими филофагами, чешуекрылые-минёры имеют свои особенности в таксономической структуре комплекса паразитоидов. Эти особенности связаны с малыми размерами минёров. Большинство паразитоидов — представители надсемейства Chalcidoidea, а также семейств Braconidae и Ichneumonidae (Fulmek, 1962; Bouček, Askew, 1968; Askew, Shaw, 1974, 1979b; Hawkins, 1988; Hespeneide, 1991; Rott, Godfray, 2000; Oishi, Sato, 2008; Yefremova, Kravchenko, 2015; Dantas et al., 2021). При этом комплексы паразитоидов отдельных видов минёров часто сильно перекрываются (Askew, Shaw, 1986; Hawkins et al., 1990, 1992; Yefremova, Kravchenko, 2015).

Важной особенностью комплекса паразитоидов чешуекрылых-минёров является почти полное отсутствие яйцеедов. Исключения редки. Так, *Trichogramma minuta* заселяет яйца чехлоноски *Coleophora pruniella* Clemens, 1861 (Coleophoridae) (Doner, 1936). Около 1% яиц *Epinotia meritana* Heinrich, 1923 (Tortricidae), минирующей хвою пихты *Abies concolor* в штате Колорадо, было заражено яйцеедом *Trichogramma* sp. (Yarger, Brewer, 1977).

Кроме того, минёры крайне редко имеют паразитоидов из отряда Diptera. Исключения известны и здесь. Так, на чехлоноске *Coleophora multipulvella* Chambers, 1878 (Coleophoridae) паразитируют *Erynnia tortricis* (Tachinidae) и *Swammerdamella brevicornis* (Scatopsidae) (Beacher, 1947). На факультативном минёре *Dioryctria abietella* (Deins & Schiffermuller, 1775) (Pyrilidae) отмечены две тахины — *Phryxe pecosensis* и *Eumea caesar* (Tachinidae) (McLeod, Daviault, 1963). На минёре *Eucordylea canusella* паразитирует тахина *Elfia* sp. (McLeod, 1969).

Большинство паразитоидов минёров не являются высокоспециализированными видами (Askew, Shaw, 1974) и осуществляют поиск хозяев по филогенетически близким между собой растениям. При поиске хозяина паразиты могут использовать как химические (Hawkins, 1988), так и акустические сигналы (Sugimoto et al., 1988), исходящие от минёра. Кроме того, при обнаружении жертвы паразитоиды используют инфохемики, испускаемые поврежденным растением-хозяином. Так, искусственное повреждение листьев дуба *Quercus emoryi* достоверно повышало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов (Faeth, 1986). Нанесение на листья дуба *Q. emoryi* раствора танинов также достоверно увеличивало смертность *Cameraria* sp. от паразитоидов (Faeth, Bultman, 1986).

Эффективность работы паразитоидов зависит от разнообразия растений в биотопе. Паразитоиды используют нектар цветов растений в качестве источника дополнительного питания на стадии имаго. Кроме того, высокое разнообразие растений обеспечивает паразитоидов альтернативными хозяевами. Например, разнообразие цветущих растений в трех садах совхоза “Червоный молочар” Славянского района Донецкой области росло в ряду: третий, первый, второй (Опаренко, 1972). При этом зараженность паразитоидами особей моли-пестрянки *Phyllonorycter pyrifoliella* из этих садов составила 24.5, 37.0 и 73.8% соответственно.

Нарушение структуры эволюционно сложившегося ценоза приводит к снижению эффективности паразитоидов. Так, искусственная изоляция дубов в агроценоз приводила к достоверному снижению паразитизма минёров и повышала их выживаемость (Faeth, Simberloff, 1981b).

Паразитоиды — важнейший фактор смертности в популяциях минёров. Согласно экспертным оценкам (Hawkins, 1994), средняя зараженность паразитоидами в популяциях минёров

в среднем выше, чем в популяциях свободноживущих фитофагов вне зависимости от жизненной формы растения-хозяина. Так, средняя зараженность паразитоидами яблонной нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter pyrifoliella* в садах Воронежской и Липецкой областей варьировала по годам и агроценозам от 7 до 72% (Рябчинская, Харченко, 2006). Зараженность паразитоидами минёров р. *Eriocrania* на 13 пробных площадях близ медно-никелевого комбината в Харьявалте (Финляндия) колебалась в диапазоне от 0 до 55%, в среднем 17–20% (Koricheva, 1994). При этом роль паразитоидов в динамике численности чешуекрылого-минёра зависит от его происхождения (аборигенный или инвазионный вид) и от степени антропогенной трансформации исследуемой экосистемы.

При вспышке массового размножения аборигенного чешуекрылого-минёра происходит существенная структурная и функциональная трансформация комплекса его паразитоидов. Наше исследование хронического очага осиновой моли-пестрянки *Phyllonorycter apparella*, проведенное в течение 2014–2017 гг. близ Ижевска, показало, что развитие комплекса паразитоидов минёра было связано с ежегодным увеличением количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно) и сменой доминантных видов (Ермолаев и др., 2022). Ежегодный рост показателя зараженности паразитоидами (до 70%) привел к затуханию очага *Ph. apparella* в 2018 г. Структурные и функциональные изменения комплексов паразитоидов в очаге минёра основаны на мультитрофических взаимодействиях между видами. Усложнение структуры (за всю историю очага — до 26 видов) могло происходить как за счет усиления конкуренции за *Ph. apparella* первичных паразитоидов, так и за счет проявления новых случаев гиперпаразитизма (Ермолаев и др., 2022).

Гиперпаразитизм широко распространен как среди экто-, так и эндопаразитоидов. Например, при исследовании паразитоидов р. *Phyllonorycter*, развивающихся в 1974 г. на дубе и березе в графстве Чешир (Англия), в роле гиперпаразитоидов было выявлено 14 видов экто- и 10 видов эндопаразитоидов (Askew, Shaw, 1979b). Гиперпаразитоид может найти хозяина как по запаху, связанному с активностью микробиологических симбионтов (например, полидnavирусов у представителей ихневмонид и браконид), впрыснутых в тело фитофага первичным паразитоидом (Zhu et al., 2018), так и по средствам летучих

соединений, выделяемых растением при питании личинки фитофага (Poelman et al., 2012). При этом увеличение видового разнообразия первичных паразитоидов хозяина положительно связано с числом видов гиперпаразитоидов (Hawkins, 1994), общий уровень которого может достигать 90% (Holler et al., 1993).

Паразитоиды на стадии имаго могут снижать численность минёра при дополнительном питании (Askew, Shaw, 1979a; Connor, Beck, 1993). Влияние этого фактора обычно незначительно. Так, исследование популяции *Phyllonorycter apparella* показало, что только 0.34% всех минёров погибло по этой причине (Auerbach, 1991). Получить подобные данные крайне трудно и обычно этот фактор не учитывается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзоре рассмотрена роль факторов смертности в популяциях чешуекрылых-минёров.

Индивидуальное развитие большинства видов чешуекрылых-минёров связано с одним экземпляром кормового растения. Развитие всех постоянных минёров ограничено одним листом, большинства факультативных минёров — одной кроной. В отличие от свободноживущего филлофага, гусеница минёра не может поменять кормовое растение, например, при нехватке корма при перенаселении. Это определяет существование факторов смертности, зависящих от плотности заселения: как через внутривидовую конкуренцию гусениц, так и через физиологическое состояние кормового растения-хозяина.

Среди представителей третьего трофического уровня наибольшее значение для динамики численности минёров имеют паразитоиды. Видовое разнообразие комплексов паразитоидов минёров среди фитофагов является наиболее высоким. Функционирование комплекса паразитоидов связано со структурными и функциональными трансформациями во времени. Смертность гусениц от патогенов низка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А. В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее выполнения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит экспериментальных исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранчиков Ю.Н., Сафонова Л.В., Рыжкова Т.С., Кудашова Ф.Н., 1991. Баланс энергии и азота у гусениц непарного шелкопряда при питании хвоей лиственниц, поврежденных насекомыми-минёрами // Экология. № 6. С. 56–62.
- Белова Н.К., 1985. Факторы смертности тополевой моли-пестрянки // Экология и защита леса. Взаимодействие компонентов лесных экосистем. Л.: Ленингр. лесотехн. академия. С. 89–93.
- Герасимов А.М., 1952. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Гусеницы. Т. I. Вып. 2. Ч. I. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 339 с.
- Ермолаев И.В., 2019. Экологические механизмы непериодической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки — *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 451–476.
- Ермолаев И.В., Васильев А.А., 2022. Сезонная динамика повреждения насекомыми-филлофагами листьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала // Зоол. журн. Т. 101. № 5. С. 525–536.
- Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Куропаткина Ю.С., Егоренкова Е.Н., 2022. Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осинового моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоол. журн. Т. 101. № 4. С. 409–416.
- Ермолаев И.В., Мартынов А.Д., 2022. Динамика очагов дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798) (Lepidoptera: Gracillariidae) на примере Воронежского государственного природного биосферного заповедника // Тез. докл. XVI съезда Русск. энтомол. общ-ва. Москва, 22–26 августа 2022 г. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 129.
- Жижилашвили Т.И., 1952. Материалы к биологии платановой моли *Lithocolletis platani* Stgr. // Сообщ. АН Грузин. ССР. Т. 13. № 8. С. 469–476.
- Иванов С., Славов Н., 1981. Влияние паразитов на динамику численности минирующих молей на яблоне при интегрированной защите растений // Разработка интегрированных систем защиты растений в странах-членах ВПС / МОББ. Кишинев: Тип. Госкомцен МССР. С. 102–104.
- Минирующие моли в яблоневых садах Азербайджана и меры борьбы с ними, 1975. Баку. 31 с.
- Мирзоян С.А., 1977. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. Ереван: Айастан. 453 с.

- Опаренко В.И., 1972. Биологические особенности яблонной нижнесторонней минирующей моли-пестрянки в Донской и Харьковской областях // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. Харьков: Харьков. сельскохоз. ин-т. Т. 172. С. 43–47.
- Опаренко В.И., 1975. Яблонная нижнесторонняя минирующая моль и меры борьбы с ней в Донецкой области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков: Харьков. сельскохоз. ин-т. 16 с.
- Позмогова З.Н., 1969. Забайкальский минёр Фризе — *Ocnerosoma fresei transbaicalensis* Pozmogova, ssp. n. (Lepidoptera, Hyponomeutidae) // Главные вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья. Улан-Удэ: Бурят. ин-та естеств. наук БФ СО АН СССР. С. 53–147.
- Позмогова З.Н., 1972. О вредоносности минёра Фризе и о мерах борьбы с ним в Забайкалье // Зоол. пробл. Сибири. Мат-лы IV совещ. зоол. Сибири. Новосибирск: Наука. С. 167–168.
- Полежаев В.Г., 1934. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.) // Зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 485–505.
- Рябчинская Т.А., Харченко Г.Л., 2006. Паразиты яблонной нижнесторонней минирующей моли в ЦЧР // Пробл. энтомол. Северо-Кавказск. региона. Ставрополь: АГРУС. Вып. 2. С. 99–101.
- Санина З.М., 1949. Минирующие насекомые древесных пород в заповеднике “Лес на Ворскле” // Учен. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. Биол. наук. № 92. Вып. 17. С. 116–133.
- Строков В.В., 1956. Сиреневая моль *Gracilaria syringella* F. (Lepidoptera, Gracillariidae) и борьба с ней // Энтомол. обозр. Т. 35. № 4. С. 789–798.
- Тобиас В.И., 2004. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма. СПб.: ЗИН РАН. 149 с.
- Холченков В.А., 1973. Минирующие моли и меры борьбы с ними в садах Крыма (методические рекомендации). Ялта: Никитский бот. сад. 21 с.
- Чагелишвили Н.Д., 1972. Биология яблонной минирующей моли-малютки *Stigmella malella* Stt. (Lepidoptera, Nepticulidae) и ее вредная деятельность в Грузии // Энтомол. обозр. Т. 51. № 4. С. 721–726.
- Askew R.R., 1980. The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls // J. Anim. Ecol. V. 49. P. 817–829.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain // Biol. J. Linn. Soc. V. 6. P. 289–335.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1979a. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 1. Analysis of the mortality factors // Zool. J. Linn. Soc. V. 67. P. 31–49.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1979b. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 2. Biology of the parasite species // Zool. J. Linn. Soc. V. 67. P. 51–64.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1986. Parasitoid communities: their size, structure, and development // Insect Parasitoids / Eds Waage J., Greathead D. L.: Academic Press. P. 225–264.
- Auerbach M.J., 1991. Relative impact of interactions within and between trophic levels during an insect outbreak // Ecology. V. 72. P. 1599–1608.
- Auerbach M., Alberts J.D., 1992. Occurrence and performance of the aspen blotch miner, *Phyllonorycter salicifoliella*, on three host-tree species // Oecologia. V. 89. P. 1–9.
- Auerbach M.J., Connor E.F., Mopper S., 1995. Minor miners and major miners: Population dynamics of leaf-mining insects // Population Dynamics. New Approaches and Synthesis / Eds Cappuccino N., Price P. N.-Y.: Academic Press. P. 83–110.
- Auerbach M., Simberloff D., 1988. Rapid leaf-miner colonization of introduced trees and shifts in sources of herbivore mortality // Oikos. V. 52. P. 41–50.
- Auerbach M., Simberloff D., 1989. Oviposition site preference and larval mortality in a leaf-mining moth // Ecol. Entomol. V. 14. P. 131–140.
- Ba-Angood S.A.S., 1978. On the biology and food preference of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Gracillariidae, Lepidoptera) in PDR of Yemen // Z. Angew. Entomol. Bd. 86. S. 53–57.
- Beacher J.H., 1947. Studies of pistol case-bearer parasites // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 40. № 3. P. 530–544.
- Bell M.R., Romine C.L., 1982. Cotton leafperforator (Lepidoptera: Lyonetiidae): Effect of two microbial insecticides on field populations // J. Econom. Entomol. V. 75. P. 1140–1142.
- Bergelson J., Fowler S., Hartley S., 1986. The effects of foliage damage on casebearing moth larvae, *Coleophora serratella*, feeding on birch // Ecol. Entomol. V. 11. P. 241–250.
- Bouček Z., Askew R.R., 1968. Index of Palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae) // Index of Entomophagous Insects. V. 3. Paris: Le François. 260 p.
- Bultman T.L., Faeth S.H., 1986a. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation on abscission // Oecologia. V. 69. P. 117–120.
- Bultman T.L., Faeth S.H., 1986b. Effect of within-leaf density and leaf size on pupal weight of a leaf-miner, *Camreraria* (Lepidoptera: Gracillariidae) // Southwestern Naturalist. V. 31. P. 201–206.
- Bylund H., Tenow O., 1994. Long-term dynamics of leaf miners, *Eriocrania* spp., on mountain birch: Alternate year fluctuations and interaction with *Epirrita autumnata* // Ecol. Entomol. V. 19. P. 310–318.
- Chen T., Dai X., Eisen C., 2022. A checklist of gymnosperm-feeding leafminers (Arthropoda, Insecta) in North

- America and Europe // Biodivers. Data J. V. 10. Art. E91313.
- Condrashoff S.F., 1964. Bionomics of the aspen leaf miner, *Phyllocnistis populiella* Cham. (Lepidoptera: Gracillariidae) // Can. Entomol. V. 96. № 6. P. 857–874.
- Connor E.F., 1991. Colonization, survival, and causes of mortality of *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on four species of host plants // Ecol. Entomol. V. 16. P. 315–322.
- Connor E.F., 2006. Effects of the light environment on oviposition preference and survival of leaf-mining moth, *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae), on *Quercus alba* L. // Ecol. Entomol. V. 31. P. 179–184.
- Connor E.F., Adams-Manson R.H., Carr T.G., Beck M.W., 1994. The effects of host plant phenology on the demography and population dynamics of the leaf-mining moth, *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) // Ecol. Entomol. V. 19. P. 111–120.
- Connor E.F., Beck M.W., 1993. Density-related mortality in *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) at epidemic and endemic densities // Oikos. V. 66. P. 515–525.
- Connor E.F., Taverner M.P., 1997. The evolution and adaptive significance of leaf-mining habit // Oikos. V. 79. P. 6–25.
- Cornelissen T., Stiling P., 2008. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants // Basic Appl. Ecol. V. 9. P. 67–77.
- Dantas J., Motta I.O., Vidal L.A., Nascimento E.F.M.B., Bilio J., et al., 2021. A comprehensive review of the coffee leaf miner *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) – A major pest for the coffee crop in Brazil and others neotropical countries // Insects. V. 12. Art. 1130.
- Delucchi V.L., 1958. *Lithocolletis messaniella* Zeller (Lep. Gracillariidae): Analysis of some mortality factors with particular reference to its parasite complex // Entomophaga. V. 3. № 3. P. 203–270.
- Doner M.H., 1936. Hymenopterous parasites of *Coleophora pruniella* Cl., and parasites recorded from other species of *Coleophora* // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 29. № 2. P. 224–244.
- Eidmann H.H., 1965. Ökologische und physiologische Studien über die Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hbn. // Studia forestalia Suecica. № 32. Stockholm: Skogshögskolan. 226 s.
- Engelbrecht L., Orban U., Heese W., 1969. Leafminer caterpillars and cytokinins in the “green islands” of autumn leaves // Nature. V. 233. P. 319–321.
- Ezcurra E., Gomez J.C., Becerra J., 1987. Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) // Oecologia. V. 72. P. 479–480.
- Faeth S.H., 1980. Invertebrate predation of leaf-miners at low densities // Ecol. Entomol. V. 5. P. 111–114.
- Faeth S.H., 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant // Ecology. V. 67. № 2. P. 479–494.
- Faeth S.H., 1987. Community structure and folivorous insect outbreaks: The roles of vertical and horizontal interactions // Insect Outbreaks / Eds Barbosa P., Schultz J.C. N.-Y.: Academic Press. P. 135–171.
- Faeth S.H., 1990. Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): consequences and causes // J. Anim. Ecol. V. 59. P. 569–586.
- Faeth S.H., 1991a. Effect of oak leaf size on abundance, dispersion, and survival of the leafminer *Cameraria* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae) // Environ. Entomol. V. 20. № 1. P. 196–204.
- Faeth S.H., 1991b. Novel aspects of host tree resistance to leafminers // Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees. Gen. Tech. Rep. NE-153. Radnor: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. P. 219–239.
- Faeth S.H., Bultman T.L., 1986. Interacting effects of increased tannin levels on leaf-mining insects // Entomol. Exp. et Appl. V. 40. № 1–3. P. 297–301.
- Faeth S.H., Conner E.F., Simberloff D., 1981a. Early leaf abscission: A neglected source of mortality for folivores // Am. Nat. V. 117. P. 409–415.
- Faeth S.H., Hammon K.E., 1997a. Fungal endophytes in oak trees: Long-term patterns of abundance and associations with leafminers // Ecology. V. 78. № 3. P. 810–819.
- Faeth S.H., Hammon K.E., 1997b. Fungal endophytes in oak trees: Experimental analyses of interactions with leafminers // Ecology. V. 78. № 3. P. 820–827.
- Faeth S.H., Mopper S., Simberloff D., 1981b. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: Effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves // Oikos. V. 37. P. 238–251.
- Faeth S.H., Simberloff D., 1981a. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities // Ecology. V. 62. № 3. P. 620–624.
- Faeth S.H., Simberloff D., 1981b. Experimental isolation of oak host plants: Effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects // Ecology. V. 62. № 3. P. 625–635.
- Feeny P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. V. 51. P. 565–581.
- Fulmek L., 1962. Parasitinsekten der Blattminierer Europas. Den Haag: Dr. W. Junk. 203 s.
- Gibb J.A., 1958. Predation by tits and squirrels on the eucosmid *Ernarmonia conicolana* (Heyl.) // J. Anim. Ecol. V. 27. P. 375–396.
- Gibb J.A., Betts M.M., 1963. Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland Pine // J. Anim. Ecol. V. 32. P. 489–533.

- Giron D., Kaiser W., Imbault N., Casas J., 2007. Cytokinin-mediated leaf manipulation by a leafminer caterpillar // *Biol. Lett.* V. 3. P. 340–343.
- Grabenweger G., Kehrli P., Schlick-Steiner B., Stolz F., Bacher S., 2005. Predator complex of the horse chestnut leafminer *Cameraria ohridella*: Identification and impact assessment // *J. Appl. Entomol.* V. 129. № 7. P. 353–362.
- Hammon K.E., Faeth S.H., 1992. Ecology of plant–herbivore communities: A fungal component? // *Nat. Toxins.* V. 1. P. 197–208.
- Hartley S.E., Lawton J.H., 1987. Effects of different types of damage on the chemistry of birch foliage, and the responses of birch feeding insects // *Oecologia.* V. 74. P. 432–437.
- Harvey J.A., Poelman E.H., Tanaka T., 2013. Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps // *Ann. Rev. Entomol.* V. 58. P. 333–351.
- Hawkins B.A., 1988. Foliar damage, parasitoids and indirect competition: A test using herbivores of birch // *Ecol. Entomol.* V. 13. P. 301–308.
- Hawkins B.A., 1994. Pattern and Process in Host-Parasitoid Interactions. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 190 p.
- Hawkins B.A., Askew R.R., Shaw M.R., 1990. Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids // *Ecol. Entomol.* V. 15. P. 275–280.
- Hawkins B.A., Gross P., 1992. Species richness and population limitation in insect parasitoid-host systems // *Am. Nat.* V. 139. P. 417–423.
- Hawkins B.A., Lawton J.H., 1987. Species richness for parasitoides of British phytophagous insects // *Nature.* V. 326. P. 788–790.
- Hawkins B.A., Shaw M.R., Askew R.R., 1992. Relations among assemblage size, host specialization, and climatic variability in North American parasitoid communities // *Am. Nat.* V. 139. P. 58–79.
- Heads P.A., Lawton J.H., 1983. Tit predation on the holly leaf-miner: The effect of prickly leaves // *Oikos.* V. 41. P. 161–164.
- Hering E.M., 1951. Biology of the Leaf Miners. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 520 p.
- Hering E.M., 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. The Hague: Junk. 1185 p.
- Hespenheide H.A., 1991. Bionomics of leaf-mining insects // *Ann. Rev. Entomol.* V. 36. P. 535–560.
- Hill M.G., 1980. Susceptibility of *Scaevola taccada* (Gaertn.) Roxb. bushes to attack by the coccid *Icerya seychellarum* Westwood: The effects of leaf loss // *Ecol. Entomol.* V. 5. P. 345–352.
- Holler C., Borgemeister C.W., Haardt H., Powell W., 1993. The relationship between primary parasitoids and hyperparasitoids of cereal aphids: An analysis of field data // *J. Anim. Ecol.* V. 62. № 1. P. 12–21.
- Itäemies J., Ojanen M., 1977. Autumn predation of *Parus major* and *P. montanus* upon two leaf-mining species of *Lithocolletis* (Lepidoptera, Lithocolletidae) // *Ann. Zool. Fennici.* V. 14. P. 235–241.
- Kahn D., Cornell H.V., 1983. Early leaf abscission and folivores: Comments and considerations // *Am. Nat.* V. 122. P. 428–432.
- Kızıroğlu I., 1976. Zur Kenntnis der Fliedermotte, *Gracillaria syringella* (F.) (Lepid., Gracillariidae) 3. Ökologia, Gradologie und Bekämpfung // *Z. Angew. Entomol.* Bd. 81. S. 163–187.
- Koricheva J., 1994. Can parasitoids explain density patterns of *Eriocrania* (Lepidoptera: Eriocraniidae) miners in a polluted area? // *Acta Ecol.* V. 15. № 3. P. 365–378.
- Laing J.E., Heraty J.M., Corrigan J.E., 1986. Leaf burial by the earthworm, *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae), as a major factor in the population dynamics of *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its parasites // *Environ. Entomol.* V. 15. P. 321–326.
- Maier C.T., 1984. Seasonal development and flight activity of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Connecticut // *Can. Entomol.* V. 116. P. 435–441.
- Maier C.T., 1989. Accelerated abscission of cranberry leaves damaged by the leafminer, *Coptodisca negligens* (Lepidoptera: Heliozelidae) // *Environ. Entomol.* V. 18. P. 773–777.
- Martin J.L., 1956. The bionomics of the aspen blotch miner, *Lithocolletis salicifoliella* Cham. (Lepidoptera, Gracillariidae) // *Can. Entomol.* V. 88. P. 155–168.
- McLeod J.M., 1969. On the habits of a jack pine needleminer, *Eucordylea canusella* (Lepidoptera: Gelechiidae), with special reference to its association with a fungus, *Aureobasidium pullulans* (Maniliales (Deuteromycetes) Dematiaceae) // *Can. Entomol.* V. 101. P. 166–179.
- McLeod J.M., Daviault L., 1963. Notes on the life history and habits of the spruce cone worm, *Dioryctria reniculella* (Grt.) (Lepidoptera: Pyralidae) // *Can. Entomol.* V. 95. P. 309–316.
- Mopper S., Faeth S.H., Boecklen W.J., Simberloff D.S., 1984. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: Effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae) // *Ecol. Entomol.* V. 9. P. 169–177.
- Mopper S., Simberloff D., 1995. Differential herbivory in an oak population: The role of plant phenology and insect performance // *Ecology.* V. 76. P. 1233–1241.
- Munster-Swendsen M., 1991. The effect of sublethal neogregarine infections in the spruce needleminer, *Epinotia tedella* (Lepidoptera: Tortricidae) // *Ecol. Entomol.* V. 16. P. 211–219.
- Murai M., 1974. Studies on the interference among larvae of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) // *Res. Popul. Ecol.* V. 16. P. 80–111.

- Nakamura T., Hattori K., Ishida T.A., Sato H., Kimura M.T., 2008. Population dynamics of leafminers on a deciduous oak *Quercus dentata* // Acta Oecol. V. 34. P. 259–265.
- Nedveckytė I., Pečiulytė D., Būda V., 2021. Fungi associated with horse-chestnut leaf miner moth *Cameraria ohridella* Mortality // Forests. V. 12. Art. 58.
- Needham J.G., Frost S.W., Tothill B.H., 1928. Leaf-Mining Insects. Baltimore: Williams & Wilkins. 351 p.
- Oishi M., Sato H., 2007. Inhibition of premature leaf abscission by a leafminer and adaptive significance // Environ. Entomol. V. 36. № 6. P. 1504–1511.
- Oishi M., Sato H., 2008. Guild structure and coexistence mechanisms in the parasitoid assemblage associated with a leafminer, *Coptotriche japoniella* (Lepidoptera, Tischeriidae), on an evergreen tree, *Eurya japonica* (Theaceae) // Environ. Entomol. V. 37. № 5. P. 1231–1240.
- Pincebourde S., Casas J., 2006a. Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction // Ecol. Monogr. V. 76. P. 175–194.
- Pincebourde S., Casas J., 2006b. Leaf miner-induced changes in leaf transmittance cause variations in insect respiration rates // J. Insect Physiol. V. 52. P. 194–201.
- Pincebourde S., Frak E., Sinoquet H., Regnard J.-L., Casas J., 2006. Herbivory mitigation through increased water-use efficiency in a leaf-mining moth-apple tree relationship // Plant Cell Environ. V. 29. P. 2238–2247.
- Poelman E.H., Bruinsma M., Zhu F., Weldegergis B.T., Boursault A.E., et al., 2012. Hyperparasitoids use herbivore-induced plant volatiles to locate their parasitoid host // PLoS Biol. V. 10. № 11. P. 1–13.
- Pottinger R.P., LeRoux E.J., 1971. The biology and dynamics of *Lithocolletis blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 103. 437 p.
- Preszler R.W., Price P.W., 1993. The influence of *Salix* leaf abscission on leaf-miner and life history // Ecol. Entomol. V. 18. P. 150–154.
- Pritchard I.M., James R., 1984. Leaf fall as a source of leaf miner mortality // Oecologia. V. 64. P. 140–141.
- Rhoades M.J.C., 1978. Phenolic metabolism in wounded plant storage tissues // Biochemistry of Wounded Plant Tissues / Ed. Kahl G. N.-Y.: Walter de Gruyter & Co. P. 242–286.
- Ridgway N.M., Mahr D.L., 1985. Natural enemies of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in sprayed and unsprayed apple orchards in Wisconsin // Environ. Entomol. V. 14. P. 459–463.
- Rott A.S., Godfray H.C.J., 2000. The structure of a leafminer – parasitoid community // J. Anim. Ecol. V. 69. P. 274–289.
- Sato H., 1991. Differential resource utilization and co-occurrence of leaf miners on oak (*Quercus dentata*) // Ecol. Entomol. V. 16. P. 105–113.
- Sato H., 1995. Comparison of community composition of parasitoids that attack leaf-mining moth (Lepidoptera: Gracillariidae) // Environ. Entomol. V. 24. № 4. P. 879–888.
- Sato H., Higashi S., 1987. Bionomics of *Phyllonorycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) on *Quercus*. II. Effects of ants // Ecol. Res. V. 2. P. 53–60.
- Schwenke W., 1958. Über die Standortabhängigkeit des Massenwechsels der Lärcheaminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und der Ahorneule, *Acronycta aceris* L. // Beitr. Entomol. Bd. 8. S. 241–290.
- Sekita N., Yamada M., 1979. Studies on the population of the apple leaf miner *Phyllonorycter ringoniella* Matsumura (Lepidoptera: Lithocolletidae). III. Some analyses of the mortality operating upon the population // Appl. Entomol. Zool. V. 14. P. 137–148.
- Shibata S., Ishida T.A., Soeya F., Morino N., Yoshida K., et al., 2001. Within-tree variation in density and survival of leaf miners on oak *Quercus dentata* // Ecol. Res. V. 16. P. 135–143.
- Simberloff D.S., Stiling P., 1987. Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth // Ecology. V. 68. P. 1647–1657.
- Staley J.T., Mortimer S.R., Masters G.J., Morecroft M.D., Brown V.K., Taylor M.E., 2006. Drought stress differentially affect leaf-mining species // Ecol. Entomol. V. 31. P. 460–469.
- Stiling P., Simberloff D., 1989. Leaf abscission: Induced defense against pests or response to damage? // Oikos. V. 55. P. 43–49.
- Stiling P., Simberloff D., Bodbeck B.V., 1991. Variation in rates of leaf abscission between plants may affect the distribution patterns of sessile insects // Oecologia. V. 88. P. 367–370.
- Sugimoto T., Shimono Y., Hata Y., Nakai A., Yahara M., 1988. Foraging for patchily-distributed leaf-miners by the parasitoid, *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae). III. Visual and acoustic cues to close range patch-location // Appl. Entomol. Zool. V. 23. P. 113–121.
- Swain T., 1979. Tannins and lignins // Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites / Eds Rosenthal G.A., Janzen D.H. N.-Y.: Academic Press. P. 657–682.
- Szőcs J., 1959. The role of the mining moth in the nutrition of birds // Aquila. V. 65. P. 82–84.
- Valladares G.R., Hartley S.E., 1994. Effects of scale on detecting interactions between *Coleophora* and *Eriocrania* leaf-miners // Ecol. Entomol. V. 19. P. 257–262.
- Villacorta A., 1983. Ovicidal activity of *Metarhizium anisopliae* isolate CM-14 on the coffee leaf miner, *Perileucoptera coffeella* (Lep: Lyonetiidae) // Entomophaga. V. 28. № 2. P. 179–184.

- Wallace M.M., 1970. The biology of the jarrah leaf miner, *Perthida glyphopa* Common (Lepidoptera: Incurvariidae) // Aust. J. Zool. V. 18. P. 91–104.
- West C., 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak // Ecol. Entomol. V. 10. P. 111–120.
- Williams A.G., Whitham T.G., 1986. Premature leaf abscission: An induced plant defense against all aphids // Ecology. V. 67. P. 1619–1627.
- Yamazaki K., 2010. Leaf mines as visual defensive signals to herbivores // Oikos. V. 119. P. 796–801.
- Yamazaki K., Sugiura S., 2008. Deep predation on leaf miners via leaf abscission // Naturwissenschaften. V. 95. P. 263–268.
- Yarger L.C., Brewer J.W., 1977. Biology and habits of the white fir needle miner, *Epinotia meritana* (Lepidoptera: Olethreutidae), in Colorado // Can. Entomol. V. 109. P. 849–854.
- Yefremova Z.A., Kravchenko V.D., 2015. Interactions among host plant, Lepidoptera leaf miners and their parasitoids in the forest-steppe zone of Russia (Insecta: Lepidoptera, Hymenoptera) // SHILAP Revta. lepid. V. 43. № 170. P. 271–280.
- Zhu F., Cusumano A., Bloem J., Weldegergis B.T., Villela A., et al., 2018. Symbiotic polydnavirus and venom reveal parasitoid to its hyperparasitoids // PNAS. V. 115. № 20. P. 5205–5210.

The role of abiotic and biotic factors in population dynamics of lepidopteran miners

I. V. Ermolaev

*Botanic Garden Institute, Ural Branch of RAS
March 8 st., 202a, Ekaterinburg, 620130 Russia
E-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

The individual development of most species of lepidopteran miner caterpillars is associated with one plant specimen. The development of all permanent miners is limited to one leaf, most facultative miners – to one canopy. Unlike a free-living phyllophage, the leaf miner caterpillar cannot change the host plant, for example, if there is a shortage of food due to overpopulation. This determines the existence of mortality factors dependent on population density: both through intrapopulation competition of caterpillars and through the physiological state of the host plant. Among the representatives of the third trophic level, parasitoids are of greatest importance for the population dynamics of mining lepidopterans. The species diversity of miner parasitoid complexes among phytophagous insects is the highest. The functioning of the parasitoid complex is associated with structural and functional transformations over time. The mortality of caterpillars from pathogens is low.

УДК 593.714.2: 591.112.3: 573.7: 573.22

ПРОТЯЖЕННЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЧАСТИЦ В СТОЛОНАХ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ СЕМЕЙСТВА CAMPANULARIIDAE

© 2024 г. В. С. Дементьев, Н. Н. Марфенин*, Е. В. Николаев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных
Ленинские горы, Москва, 119991 Россия
*E-mail: marf47@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2024 г.

После доработки 20.06.2024 г.

Принята в печать 26.09.2024 г.

В статье на примере колониальных гидроидов показано, как в нецентрализованной биологической системе изредка возникают мощные процессы — перемещения внутриполостной жидкости (гидроплазмы) на расстояния, равные длине всей линейной колонии. Это открытие позволяет существенно дополнить представления о механизмах транспортировки пищи внутри колониального организма. На примере четырех видов колониальных гидроидов из семейства Campanulariidae (*Gonothyrea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*) изучена дальность перемещения пищевых частиц по распределительной системе в линейных колониях, включавших восемь модулей основного столона (и восемь побегов). Визуальное сканирование, т.е. отслеживание под микроскопом движения отдельных частиц или их скоплений вдоль гастроваскулярной полости столона, проводилось непрерывно в течение 90 мин для каждого из шести-семи сеансов регистрации у указанных выше видов гидроидов. В работе впервые установлены дальность и длительность перемещения отдельных частиц в полости столона у изученных видов между кормлениями, т.е. в состоянии трофической паузы (перерыва в питании), длившейся сутки. Распределительная система даже при голодании функционирует эффективно, что выражается в трансколонийных непрерывных переносах частиц от одного конца колонии к противоположному. Эти перемещения происходят редко: у *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata* непрерывные перемещения частиц через всю колонию к верхушке столона могут происходить несколько раз за 90 мин, а у *O. longissima* — в 3–4 раза чаще. На фоне изобилия коротких траекторий (более 200 за 90 мин) трансколонийные перемещения частиц могут быть упущены при недостаточно продолжительных регистрациях, на чем основывались ошибочные утверждения о хаотичности функционирования распределительной системы.

DOI: 10.31857/S0044459624050047, EDN: UGIONG

В статье представлены доказательства возможности быстрого транспорта частиц пищи по столонам через всю линейную колонию у гидроидов (Cnidaria, Hydrozoa) от одного его конца до противоположного. Организм колониальных гидроидов состоит из множества повторяющихся элементов — модулей, которые представляют совокупность пульсаторов, перемещающих жидкость в общей трубчатой разветвленной полости колониального организма. Интеграция выражается в перемещении полупереваренной пищи из мест поступления в организм к зонам роста. Особый интерес вызывает способность столь несовершенного организма транспортировать пищевые частицы в удаленные от зооидов зоны роста — к верхушкам столон.

Возможность переноса пищи через весь разветвленный колониальный организм была установлена уже давно несколькими методами. Показателен простой эксперимент, в котором кормили только половину колонии *Obelia commissularis* McCrady, 1856¹, но рост и состояние гидрантов были одинаковыми в сравниваемых половинках (Berrill, 1949). Аналогичный опыт был проведен на колониях *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) и *Laomedea flexuosa* Alder, 1857, в которых ограниченное количество корма получали только материнские побеги²,

¹ *Obelia dichotoma* (L., 1758).

² Материнский побег — первый, от которого сформировались столоны и “дочерные” побеги на них.

а рост сохранялся прежде всего у верхушки столона на противоположном конце колониального организма (Марфенин, 1993а). Методом ауторадиографического изучения перемещения пищевых частиц в колонии гидроида *Pennaria tiarella* (Ayres, 1854)³ было показано, что после кормления меченая изотопами пища уже через 30 мин была обнаружена вблизи верхушки столона (Rees et al., 1970). Перемещение пищи происходит посредством более или менее упорядоченных движений полостной жидкости (гидроплазмы) в виде гидроплазматических течений — ГПТ (Hammett, Padis, 1935; Hale, 1960; Fulton, 1963; Карлсен, Марфенин, 1976; Марфенин, 1985, 1993а; Harmata et al., 2013).

ГПТ обладают рядом количественных характеристик: скорость течения, объем перенесенной гидроплазмы, протяженность однонаправленного ГПТ, продолжительность его тока и т.п. (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019; Марфенин, Дементьев, 2020).

Важной характеристикой распределительной системы является дальность транспортировки переносимых частиц. Дальний транспорт необходим для ускоренного снабжения питательными веществами дистально расположенных, формирующихся частей колониального организма и, следовательно, для роста колонии.

Целью исследования является определение дальности и траекторий движения взвешенных в гидроплазме частиц у четырех видов гидроидов сем. Campanulariidae: *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859), *Laomedea flexuosa* Alder, 1857, *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *O. geniculata* (L., 1758). Конструкционные отличия в строении колониального организма существенно влияют на особенности биологии исследуемых видов (Марфенин, 1993б). Настоящее исследование позволяет установить, имеются ли у них различия в работе распределительной системы, связанные с дальностью транспорта пищи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, расположенной в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря. Колонии были собраны с Еремеевского порога (66°33.3' с.ш., 33°08' в.д.).

Исследовали четыре вида гидроидов: *Gonothyraea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*,

O. geniculata (Campanulariidae, Leptothecata, Hydrozoa). Это родственные виды, ранее относимые к одному роду *Obelia* (Наумов, 1960). Они обладают сходным строением и образом жизни. Обитают в одном биотопе, в зоне легкой доступности на границе литорали и сублиторали (приливно-отливная зона). Питаются мелким зоопланктоном, преимущественно личинками беспозвоночных. Побег гидроидов собирали во время отлива на границе нижней литорали и сублиторали: *G. loveni* и *L. flexuosa* — с талломов фукусов, *O. longissima* — с камней, а *O. geniculata* — с талломов ламинарий. Все колонии были вегетирующие, с растущими верхушками. В лаборатории побеги прикрепляли на предметные стекла: стекло обматывали ниткой несколько раз и подводили под натянутую нитку фрагмент (кусочек побега), ориентируя его плоскостью среза к стеклу. В процессе репаративной регенерации колония на месте среза прилипала к стеклу перисарком, выделяемым на верхушке роста. Затем стекла с колониями помещали в десятилитровые аквариумы с естественной морской водой и активной аэрацией. Воду в аквариумах обновляли полностью два раза в неделю. Перекладывали стекла с колониями в другой аквариум, первый аквариум сливали, протирали от бактериального налета, заполняли свежей водой. Ежедневно кормили в течение 1.5–2 ч свежевывупившимися науплиями *Artemia salina* (L., 1758) в отдельном аквариуме. Температура поддерживалась автоматически в пределах $15 \pm 1^\circ\text{C}$. Для этого аквариумы с гидроидами содержали в более крупной кювете (Евроконтейнер ЕС-8632.4, 800 × 600 × 320 мм), заполненной водой, постоянно прогоняемой помпой через проточный холодильник (“Resun” Mini-650 190 W), поддерживающий заданную температуру. Подробнее методика культивирования колониальных гидроидов для изучения работы распределительной системы описана ранее на примере *Dynamena pumila* (Марфенин, Дементьев, 2018а, б; Dementyev, Marfenin, 2021). *O. geniculata* поддается культивированию в лаборатории хуже, чем три других вида, поэтому для исследований брали в природе небольшие фрагменты талломов ламинарий с уже сформированными колониями.

Четыре вида гидроидов незначительно, но все же различаются между собой по строению колоний, оцениваемому обычно по особенностям перисарка (табл. 1). У *G. loveni* побеги часто ветвятся, а боковые веточки идентичны стволу по диаметру и длине модулей. У *O. longissima* ветвление побегов происходит так же часто, но модули ствола крупнее, чем у ветвей, а модули

³ *Pennaria disticha* Goldfuss, 1820.

столонов длиннее, чем у трех других видов. Побеги *O. longissima* намного крупнее побегов остальных трех видов. Ствол и ветви разных порядков различаются у *O. longissima* по длине и диаметру перисарка междоузлий, а гидротеки различаются незначительно. *L. flexuosa* по размерам побегов подобна *G. loveni*, но ветвление побегов значительно реже. У *O. geniculata* боковых веточек вообще нет, так как вскоре после образования их рост прекращается, а концевые фрагменты становятся фрустулами и отваливаются. Указанные виды различаются также размерами гидротек и гидрантов. Можно было ожидать, что и гидроплазматические течения различаются у этих видов по протяженности, что должно было бы сказаться на протяженности траекторий переносимых в гидроплазме частиц.

Дальность перемещения частиц по столону определяли по методике визуального сканирования (Дементьев, Марфенин, 2022), успешно апробированной ранее на примере колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758). Предметные стекла с колониями просматривали под микроскопом при увеличении $\times 100$ на просвет и наблюдали за перемещением частиц в столоне. Колонии *O. geniculata* росли на талломах ламинарии. Поскольку субстрат был непрозрачен, регистрацию перемещения частиц в столонах колоний проводили при верхнем освещении под биноклем при том же увеличении $\times 100$.

Траектории перемещения частиц наносили на схемы колоний последовательно по модулям столона в виде стрелочек (рис. 1). *Короткими* или локальными траекториями называли траектории протяженностью до трех модулей столона включительно, *длинными* или *протяженными* — четыре-пять модулей столона, *сверхпротяженными* — от шести до восьми (максимум) модулей.

Длина стрелочки соответствует пути, пройденному частицей. Сплошная стрелка маркирует направление (+)ГПТ к верхушке роста столона, пунктирная — обратное направление (–) ГПТ от верхушки столона. Протяженные ГПТ к верхушке столона называются *магистральными*, а от верхушки столона к материнскому побегу — *компенсаторными*. Кроме протяженных могут быть и локальные короткие ГПТ. Обозначения (+)ГПТ и (–)ГПТ относятся ко всем течениям гидроплазмы: как локальным, так и протяженным. При указании скоростей ГПТ мы использовали знак минуса для компенсаторных течений.

Если частицы переставали двигаться направленно и начинали вращаться на месте, то подобное состояние мы обозначали символом “σ”. На схемах (рис. 1) этим состояниям остановки движения или “толчеи” на одном месте соответствуют пустые ячейки.

Также указывали время начала и окончания движения частиц для определения длительности пути. Мы не стали выдерживать постоянным шаг регистрации, хотя наблюдения проводились непрерывно. Начальное время регистрации зависело от того, когда мы обнаруживали четко различимые частицы, за движением которых можно было следить. При этом путь частицы мог начинаться из любой части колонии, а не только от материнского побега или верхушки столона.

Перемещающимися частицами, чьи траектории мы исследовали, могли быть любые визуально отличавшиеся от окружения структуры, за которыми можно было следить, не теряя их из виду. Сюда относились:

- частицы неправильной угловатой формы (заметные на фоне остальных округлых частиц);

Таблица 1. Морфологические показатели побегов *Gonothyraea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*

Название вида	Длина модуля побега до ножки гидранта, мм	Диаметр модуля побега по перисарку, мм	Высота гидротеки от диафрагмы до устья, мм	Диаметр устья гидротеки, мм
<i>G. loveni</i>	0.6–0.8 (M&K)	0.13 (M&K)	0.41 ± 0.006 (M)	0.27 ± 0.004 (M)
<i>L. flexuosa</i>	0.7–0.9 (A)	0.21 (0.17–0.25) (X)	0.53 ± 0.012 (M)	0.49 ± 0.004 (M)
<i>O. longissima</i> (ветви первого порядка)	1.07–1.69 (K&M)	0.1–0.35 (K&M)	0.55 ± 0.019 (M)	0.37 ± 0.006 (M)
<i>O. geniculata</i>	0.7 (0.25–1.35) (M&X)	грушевидная форма модуля	0.27 ± 0.005 (M)	0.33 ± 0.005 (M)

Примечание. Данные из: (A) — Анцулевич, 2015; (M) — Марфенин, 1993б, а также: (M&K) — Марфенин, Косевич, 1984 (*G. loveni*); (M&X) — Марфенин, Хоменко, 1988 (*O. geniculata*); (K&M) — Косевич, Марфенин, 1986 (*O. longissima*); (X) — Хоменко, 1984 (*L. flexuosa*).

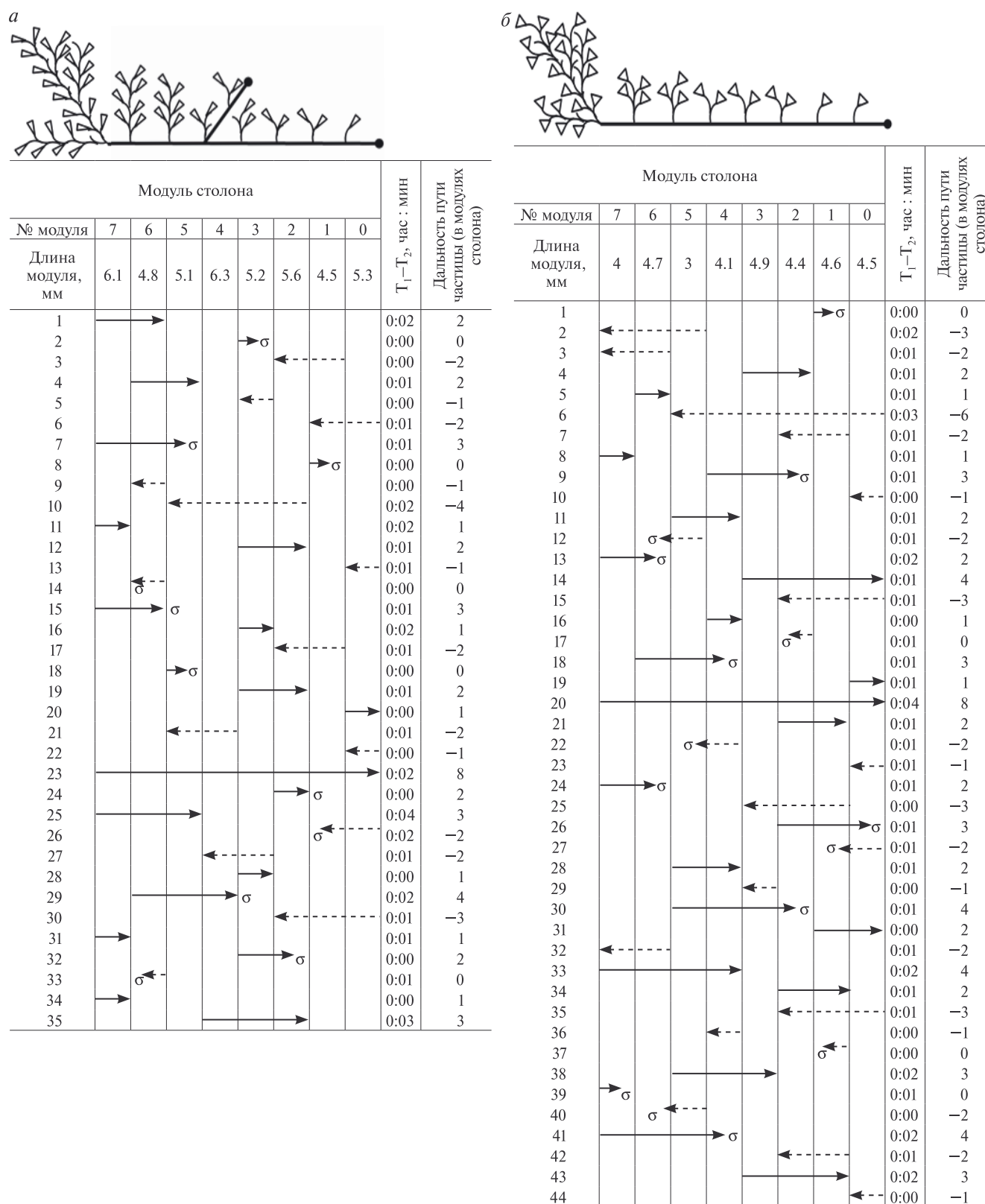


Рис. 1. Траектории движения взвешенных в гидроплазме частиц в колониях *G. loveni* № А-3 (2022) (а) и *L. flexuosa* № F-9 (2022) (б). Обозначения: В левом столбце порядковый номер наблюдения; в крайнем правом – количество пройденных модулей столона (знак “–” означает движение частицы от верхушки столона); во втором справа столбце – время, за которое частица проделала весь путь; сплошные и пунктирные стрелки – направление движения и модули столона, через которые частица прошла; сплошные стрелки – по направлению к верхушке столона, а пунктирные – в обратном направлении; σ – отсутствие поступательного движения.

● скопления частиц, где последние сохраняли постоянное расположение друг относительно друга: например, две мелкие, одна крупная и еще одна мелкая. Частицы в пределах таких скоплений не перемешиваются по ходу движения, благодаря чему можно отследить их полную траекторию движения по столону;

● аномально пигментированные частицы (например, очень черные или рыжие).

Перемещение частиц считали непродолжительным, если оно составляло до 1 мин включительно.

Наблюдения проведены на трех колониях *G. loveni*, четырех колониях *L. flexuosa*, трех колониях *O. longissima*, трех колониях *O. geniculata*. Регистрацию дальности в каждой из них проводили неоднократно в течение нескольких дней. Суммарно было составлено 29 бланков учета траектории движения частиц: семь для *G. loveni*, восемь для *L. flexuosa*, семь для *O. longissima*, семь для *O. geniculata*. Суммарно были зарегистрированы траектории движения 311 частиц для *G. loveni*, 373 для *L. flexuosa*, 341 для *O. longissima*, 374 для *O. geniculata* (табл. 2). Исследования первых трех

Таблица 2. Исследованные колонии, протяженность их столонов, даты регистрации, последнее кормление и количество частиц, траектории перемещения которых были отслежены за 90 мин регистрации

Вид	Колония	Общая длина столона, мм	Дата	Последнее кормление перед регистрацией	Количество зарегистрированных частиц
<i>Gonothyrea loveni</i>	9-2 (2022)	34.9	11 июня 2022	За 19 часов	56
			12 июня 2022	За 18 часов	43
	14-7 (2022)	35.1	11 июня 2022	За сутки	51
			12 июня 2022	За сутки	51
	A-3 (2022)	42.9	11 июня 2022	За сутки	35
			12 июня 2022	За сутки	36
			13 июня 2022	За 20 часов	39
<i>Laomedea flexuosa</i>	K-7 (2022)	32.5	11 июня 2022	За 6 часов	51
			12 июня 2022	За 10 часов	56
	H-3 (2022)	31.6	13 июня 2022	За 19 часов	51
			14 июня 2022	За 19 часов	51
	F-9 (2022)	34.2	13 июня 2022	За 20 часов	44
			14 июня 2022	За 20 часов	46
<i>Obelia longissima</i>	*-2 (2022)	36.2	13 июня 2022	За сутки	51
			14 июня 2022	За 8 часов	56
	*-3 (2022)	39.9	15 июня 2022	За 20 часов	54
			16 июня 2022	За 20 часов	51
	*-11 (2022)	34.7	15 июня 2022	За сутки	56
			16 июня 2022	За 9 часов	47
<i>Obelia geniculata</i>	Og-1 (2023)	27.1	17 июня 2022	За 20 часов	26
			4 июня 2023	За 18 часов	52
			5 июня 2023	За 16 часов	55
	Og-4 (2023)	27.7	6 июня 2023	За 18 часов	56
			4 июня 2023	За сутки	51
	Og-6 (2023)	25.1	5 июня 2023	За 20 часов	53
			4 июня 2023	За сутки	53
			5 июня 2023	За сутки	54

Таблица 3. Число и длина модулей столона исследованных колоний

Вид	Колония	Число модулей в материнском побеге	Длина модуля столона, мм								Общая длина столона, мм
			седьмой	шестой	пятый	четвертый	третий	второй	первый	нулевой	
<i>Gonothyraea loveni</i>	9-2 (2022)	19		6	4.5	4.7	4.5	5.2	6.9	3.1	34.9
	14-7 (2022)	27	4.7	4.2	4.6	4.1	4.2	5	4.6	3.7	35.1
	A-3 (2022)	31	6.1	4.8	5.1	6.3	5.2	5.6	4.5	5.3	42.9
<i>Laomedea flexuosa</i>	K-7 (2022)	47	4.7	4.1	4.5	3.9	5	3.6	3.9	2.8	32.5
	H-3 (2022)	30	3.3	3.5	4.3	4	5.2	4.7	4.9	1.7	31.6
	F-9 (2022)	31	4	4.7	3	4.1	4.9	4.4	4.6	4.5	34.2
	i-4 (2022)	9	5.2	3.4	3.1	5	4.2	4.9	4.7	0.9	31.4
<i>Obelia longissima</i>	*-2 (2022)	10	6	4.7	4.9	4.1	5	4.4	5.2	1.9	36.2
	*-3 (2022)	8	6.8	4.8	4.2	5.1	4.7	5.4	6.1	2.8	39.9
	*-11 (2022)	17		5.7	5.2	4.6	4.9	4	5.1	5.2	34.7
<i>Obelia geniculata</i>	Og-1 (2023)	8	3.8	3.6	3.8	3.2	3.5	3.4	3.3	2.5	27.1
	Og-4 (2023)	11	4.1	3.9	3.2	3.6	3.6	3.4	3.5	2.4	27.7
	Og-6 (2023)	8	3.7	3.4	3.1	3.2	3.4	3	3.8	1.5	25.1

видов были проведены в июне 2022 г., *O. geniculata* — в июне 2023 г.

Отобранные для исследования колонии имели сопоставимые характеристики по числу составляющих их элементов. Их столоны включали восемь модулей: семь сформированных и один растущий (так называемый нулевой); за исключением двух колоний: *G. loveni* № 9-2 (2022) и *O. longissima* № *-11 (2022), которые включали по шесть сформированных модулей и растущий дистальный (нулевой). Длина модулей столона представлена в табл. 3. В соответствии с числом модулей столона было и количество побегов: материнский и шесть-семь дочерних. Все столоны были линейными и не образовывали разветвлений за исключением одной колонии — *G. loveni* № A-3 (2022), сформировавшей одно ответвление из двух модулей (рис. 1a), между которыми был еще один дочерний побег.

Результаты регистрации траектории движения частиц в одной колонии в течение 90 мин заносили в отдельный бланк учета. Температура регистрации составляла $15 \pm 1^\circ\text{C}$, что соответствует значениям в слое воды на глубине 1 м во второй половине июня и июле вблизи ББС МГУ. Время между последним приемом пищи и регистрацией движения частиц составляло от 6 до 24 ч (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале рассмотрим в качестве примера учета перемещения частиц в столоне колонии по одному бланку для каждого вида, а затем перейдем к обобщенным данным по всем полученным результатам.

Gonothyraea loveni

Во всех колониях были ясно видны мелкие частицы в гидроплазме, заполняющей гастроваскулярную полость, хотя после кормления прошло более 18 ч (табл. 2). Время от времени частицы в каком-либо модуле столона начинали перемещаться (рис. 1a). Обычно перемещения частиц были непродолжительными и непротяженными, реже траектории частиц простирались на несколько модулей столона, и один раз за 90 мин регистрации частицы перемещались от одного конца столона до противоположного (наблюдение № 23), т.е. от материнского побега до верхушки столона. Этот путь частицы преодолели за 2 мин, переместившись на 42.9 мм.

В колонии *G. loveni* № A-3 (2022) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 35 траекторий частиц, из которых 21 траектория была направлена к верхушке столона (+)ГПТ и 14 — от нее (–)ГПТ.

Всего по семи учетам в трех колониях *G. loveni* (табл. 2) было отслежено перемещение

Таблица 4. Дальность перемещения распознаваемых частиц в столоне при совместном учете всех исследованных колоний четырех видов *Campanulatiidae*, ранжированная по числу модулей столона и по направлению траекторий

Число модулей столона, пройденных частицей	<i>Laomedea flexuosa</i>		<i>Laomedea flexuosa</i>		<i>Obelia longissima</i>		<i>Obelia geniculata</i>		Все виды	
	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %
К верхушке столона, (+)ГПТ										
менее одного	30	15	40	18	33	16	55	26	158	19
один	41	21	39	18	30	15	52	24	162	19
два	72	37	79	36	64	31	62	29	277	33
три	32	16	41	18	41	20	26	12	140	17
четыре	10	5	16	7	18	9	8	4	52	6
пять	8	4	3	1	3	1	7	3	21	3
шесть	2	1	3	1	3	1	1	0	9	1
семь	0	0	0	0	6	3	1	0	7	1
восемь	2	1	1	0	6	3	2	1	11	1
Сумма и доля всех траекторий, %	197	100	222	100	204	100	214	100	837	100
Сумма более трех модулей	22	11	23	10	36	18	19	8	100	12
От верхушки столона, (–)ГПТ										
(–) один	–38	–33	–38	–25	–29	–21	–54	–34	–159	–28
(–) два	–49	–43	–65	–43	–51	–37	–55	–34	–220	–39
(–) три	–17	–15	–29	–19	–36	–26	–32	–20	–114	–20
(–) четыре	–7	–6	–9	–6	–7	–5	–12	–8	–35	–6
(–) пять	–2	–2	–3	–2	–8	–6	–5	–3	–18	–3
(–) шесть	0	0	–4	–3	–2	–1	–1	–1	–7	–1
(–) семь	0	0	–2	–1	–2	–1	0	0	–4	–1
(–) восемь	–1	–1	–1	–1	–2	–1	–1	–1	–5	–1
Сумма и доля всех траекторий, %	–114	–100	–151	–100	–137	–100	–160	–100	–562	–100
Сумма более трех модулей	–10	–9	–19	–13	–21	–15	–19	–13	–69	–12

311 частиц: 197 к верхушке столона и 114 в противоположном направлении – к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4 и 5, а по длительности – в табл. 6.

37 и 43% всех перемещений частиц пришлось на траектории протяженностью два модуля, направленных соответственно дистально (к верхушке столона) и проксимально (от верхушки). Меньше

доля траекторий протяженностью один и три модуля. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 11 и 9%.

Три раза за семь сеансов регистрации были отмечены самые протяженные перемещения частиц – между материнским побегом и верхушкой столона. Два из них начинались из материнского побега, а третье – от верхушки столона вплоть до материнского побега.

Таблица 5. Число траекторий частиц, распределенных по видам гидроидов и по протяженности (в количестве модулей столона)

Число модулей столона, пройденных частицей	Число частиц с данной траекторией			
	<i>Gonothyraea loveni</i>	<i>Laomedea flexuosa</i>	<i>Obelia longissima</i>	<i>Obelia geniculata</i>
Перемещение к верхушке столона, (+)ГПТ				
менее одного	30	40	33	55
один	41	39	30	52
два	72	79	64	62
три	32	41	41	26
четыре	10	16	18	8
пять	8	3	3	7
шесть	2	3	3	1
семь	0	0	6	1
восемь	2	1	6	2
Сумма всех траекторий	197	222	204	214
Сумма сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона)	4	4	15	4
Доля сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона), %	2	1.8	7.3	1.9
Перемещение от верхушки столона, (–)ГПТ				
(–) один	–38	–38	–29	–54
(–) два	–49	–65	–51	–55
(–) три	–17	–29	–36	–32
(–) четыре	–7	–9	–7	–12
(–) пять	–2	–3	–8	–5
(–) шесть	0	–4	–2	–1
(–) семь	0	–2	–2	0
(–) восемь	–1	–1	–2	–1
Сумма всех траекторий	–114	–151	–137	–160
Сумма сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона)	–1	–7	–6	–2
Доля сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона), %	0.9	4.6	4.4	1.2

Таблица 6. Длительность пробега частиц по столону всех исследованных колоний четырех видов Campanulariidae совместно, ранжированная поминутно

Продолжи- тельность пробега частицы, мин	<i>Gonothyraea loveni</i>		<i>Laomedea flexuosa</i>		<i>Obelia longissima</i>		<i>Obelia geniculata</i>	
	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %
< 1	114	37	92	25	163	48	137	37
1	138	44	209	56	147	43	175	47
2	48	15	58	16	26	8	49	13
3	9	3	11	3	5	1	12	3
4	2	1	3	1	0	0	1	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0
Сумма	311	100	373	100	341	100	374	100

Laomedea flexuosa

Так же как и у *G. loveni*, у *L. flexuosa* во всех колониях были видны мелкие частицы в гидроплазме, заполняющей гастроваскулярную полость. В этой группе колоний после их кормления прошло 6, 10 и более 19 ч (табл. 2). Траектории перемещения частиц фактически не отличаются от рассмотренных выше у *G. loveni* ни по характеру распределения длин, ни по частоте, ни по местам начала (старта) перемещения (рис. 1б). Обычно перемещения частиц были непродолжительными и непротяженными, реже траектории частиц простирались на несколько модулей столона, и один раз за 90 мин регистрации частицы перемещались от одного конца столона до противоположного (наблюдение № 20), т.е. от материнского побега до верхушки столона.

В колонии *L. flexuosa* № F-9 (2022) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 44 траектории частиц, из которых 24 траектории были направлены к верхушке столона (+)ГПТ и 20 — от нее (–)ГПТ.

Суммарно по семи учетам в трех колониях *L. flexuosa* (табл. 2) было отслежено перемещение 373 частиц: 222 к верхушке столона и 151 в противоположном направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4, а по продолжительности — в табл. 6.

36 и 43% всех перемещений частиц приходится на траектории протяженностью два модуля, направленные соответственно дистально и проксимально. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 9 и 13% всех перемещений частиц.

Самые протяженные перемещения частиц зарегистрированы лишь один раз: от верхушки столона до материнского побега (наблюдение № 20).

Obelia longissima

Частицы в гидроплазме у *O. longissima* встречались чаще, чем у *G. loveni* и *L. flexuosa*, хотя время между последним кормлением и регистрацией составляло не менее 20 ч (табл. 2). Начало перемещения частиц не связано с каким-то определенным местоположением, например, с материнским побегом (рис. 2а). Чаще перемещения частиц были непродолжительными и непротяженными, реже траектории частиц простирались на несколько модулей столона, и четыре раза частицы перемещались от одного конца колонии до противоположного (наблюдения № 20,

27, 31, 42). Этот путь частицы преодолели за 1 мин, пройдя 39.9 мм.

В колонии *O. longissima* № *-3 (2022) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 54 траектории частиц, из которых 30 были направлены к верхушке столона (+)ГПТ и 24 — от нее (–)ГПТ.

Всего по семи учетам трех колоний *O. longissima* (табл. 2) было отслежено перемещение 341 частицы: 204 к верхушке столона и 137 в противоположном направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4, а по продолжительности — в табл. 6.

31 и 37% приходится на траектории протяженностью два модуля, направленные соответственно дистально и проксимально. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 17 и 14% всех перемещений частиц.

Шесть раз за семь сеансов регистрации были отмечены самые протяженные перемещения частиц — от материнского побега до верхушки столона. Два раза перемещение частиц начиналось от верхушки столона и продолжалось вплоть до материнского побега.

Obelia geniculata

Хотя наблюдения за перемещениями частиц в столонах колоний *O. geniculata* были проведены не в проходящем свете, как у остальных трех видов гидроидов, а в отраженном (см. материал и методы), тем не менее все основные показатели оказались похожими на *G. loveni* и *L. flexuosa*. В этой группе колоний спустя 16 ч после их кормления (табл. 2) было обнаружено в полости столона много мелких частиц. В колониях *O. geniculata* больше доля коротких траекторий относительно трех других видов. Траектории перемещения частиц фактически не отличаются от рассмотренных выше у *G. loveni* ни по характеру распределения длин, ни по частоте, ни по местам начала (старта) перемещения (рис. 2б), но траекторий от одного конца столона до противоположного в колонии № Og-1 (2023) за 90 мин наблюдений не отмечено ни одной.

Всего в колонии *O. geniculata* № Og-1 (2023) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 56 траекторий частиц, из которых 28 траекторий были направлены к верхушке столона и 28 — от нее.

Суммарно по семи учетам в трех колониях *O. geniculata* (табл. 2) было отслежено перемещение 374 частиц: 214 к верхушке столона и 160 в противоположном

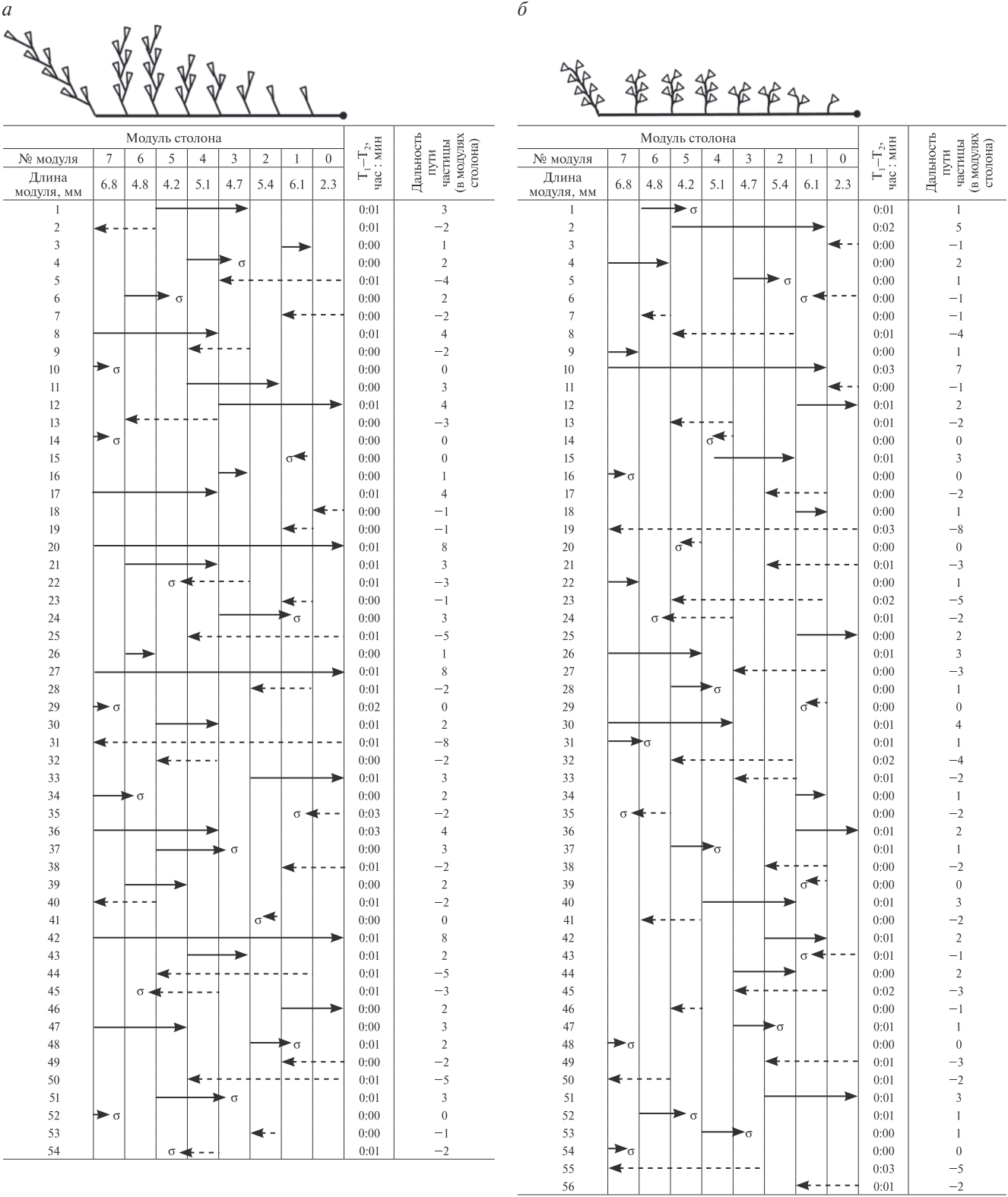


Рис. 2. Траектории движения взвешенных в гидроплазме частиц в колониях *O. longissima* № *-3 (2022) (а) и *O. geniculata* № Og-1 (2023) (б). Обозначения как на рис. 1.

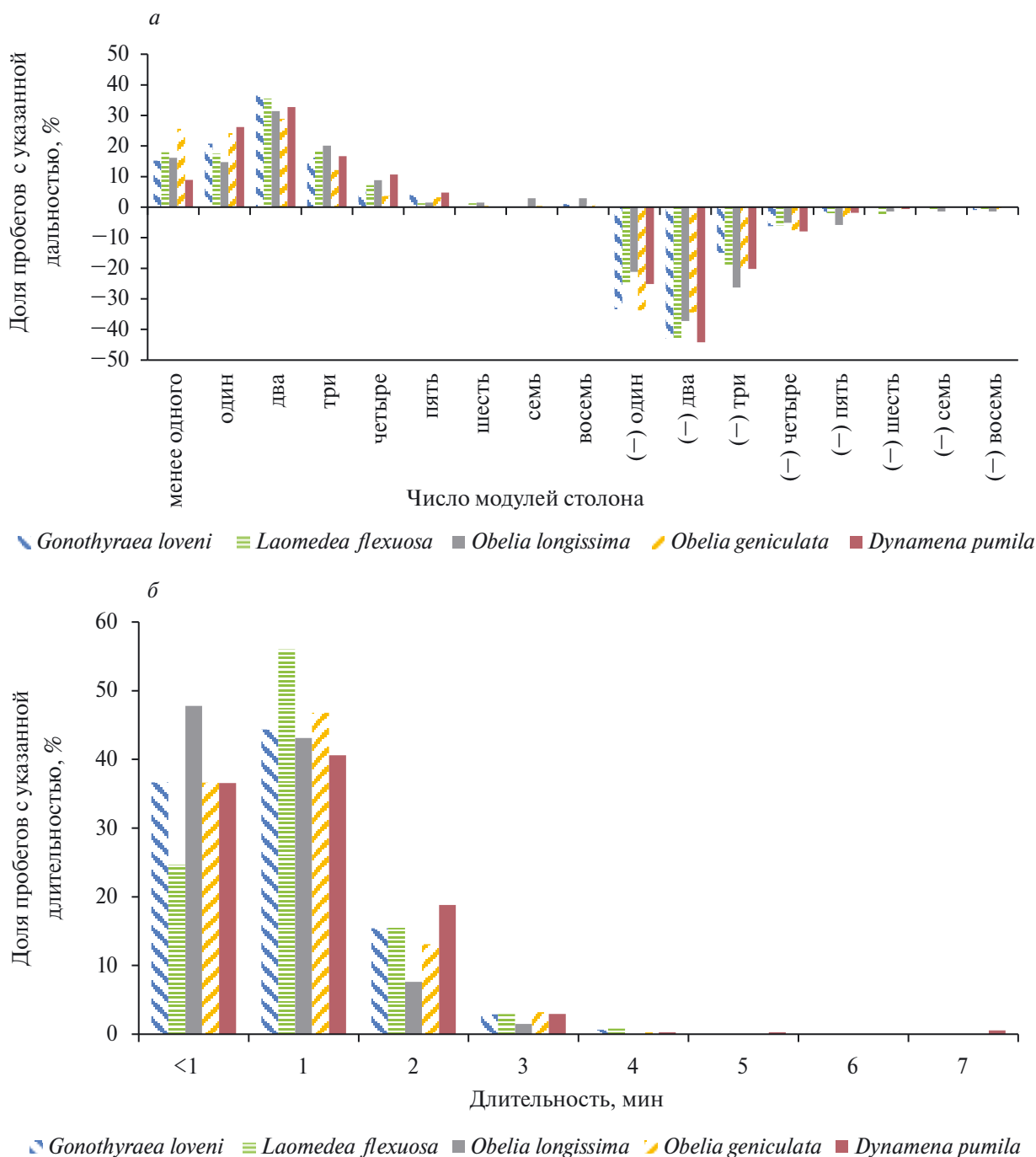


Рис. 3. Вариационные ряды дальности перемещения (а) и длительности пробегов (б) распознаваемой частицы в гидроплазме по столону всех исследованных колоний четырех видов Campanulariidae. Для сравнения приведены аналогичные данные, полученные ранее на *Dynamena pumila* (по: Дементьев, Марфенин, 2022).

направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4, а по продолжительности — в табл. 6.

29 и 20% приходится на траектории протяженностью по два модуля, направленные соответственно

дистально и проксимально. Чаще встречаются дистально направленные траектории протяженностью менее одного и один модуль столона: 26 и 34% всех перемещений частиц. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 8 и 13% всех перемещений частиц.

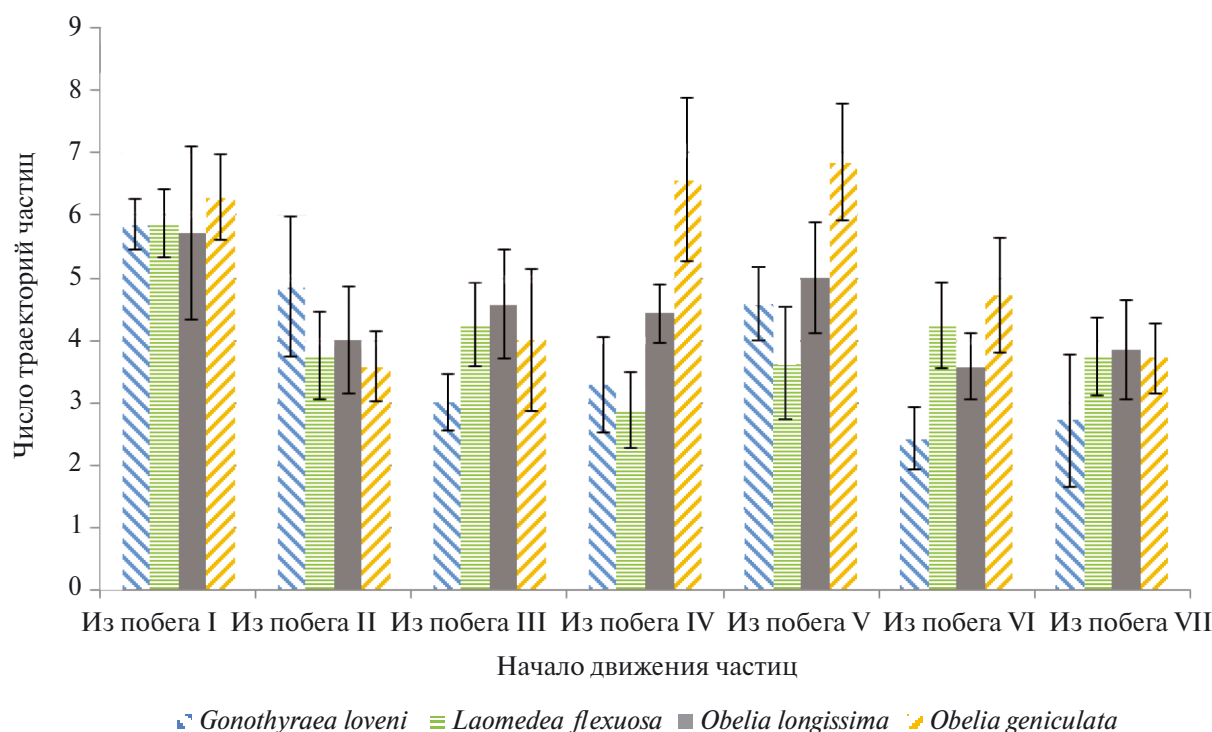


Рис. 4. Вариационные ряды средних значений коротких (один–три модуля) траекторий частиц, направленных к верхушкам столонов, зарегистрированных в гастроваскулярных полостях колоний четырех видов гидроидов за 90 мин, в зависимости от их местоположений в столонах.

Самые протяженные перемещения частиц — между материнским побегом и верхушкой столона — зарегистрированы по одному разу в противоположных направлениях.

Сравнение четырех видов гидроидов по активности распределительной системы

Соотношение траекторий разной протяженности было сходным во всех бланках учета перемещения частиц в столонах каждого вида гидроида. Рассмотрим характеристики траекторий совместно для каждого видов гидроидов и в сравнении между ними.

Больше всего было зарегистрировано коротких траекторий (до трех модулей включительно), а среди них — длиной в два модуля столона, как в направлении верхушки столона, так и в обратном (табл. 4, рис. 3). Далее примерно в равном соотношении по численности находятся траектории длиной в три модуля столона, один модуль и менее одного модуля.

Частицы с короткими траекториями не приурочены к какой-либо определенной части колонии, например, вблизи материнского побега или верхушки столона, а распределены более или менее равномерно по всему столону (рис. 4). Это

можно установить по местоположению начала перемещения частицы, что обязательно учитывалось в процессе регистрации. Некоторое превышение частоты генерации коротких перемещений частиц из материнского побега и двух средних дочерних побегов наблюдалось только у *O. geniculata* (рис. 4).

Длинные траектории (четыре модуля и более) также встречались, хотя и в меньшем количестве (рис. 3). Доля таких протяженных пробегов частиц среди магистральных ГПТ (направленных к верхушке столона) составляла от 8 до 16%, а среди компенсаторных ГПТ (от верхушки столона) — от 9 до 14% в исследованных колониях сравниваемых видов гидроидов.

Средние протяженности всех траекторий частиц у *G. loveni* — 10 ± 0.7 мм, *L. flexuosa* — 8.1 ± 0.8 мм, *O. longissima* — 9.8 ± 0.8 мм, *O. geniculata* — 7.7 ± 0.6 мм. Сверхпротяженных магистральных траекторий (от шести до восьми модулей столона), направленных к верхушкам столонов, зарегистрировано у *G. loveni* — 4 (2.0%), *L. flexuosa* — 4 (1.8%), *O. longissima* — 15 (7.3%), *O. geniculata* — 4 (1.9%) (табл. 5).

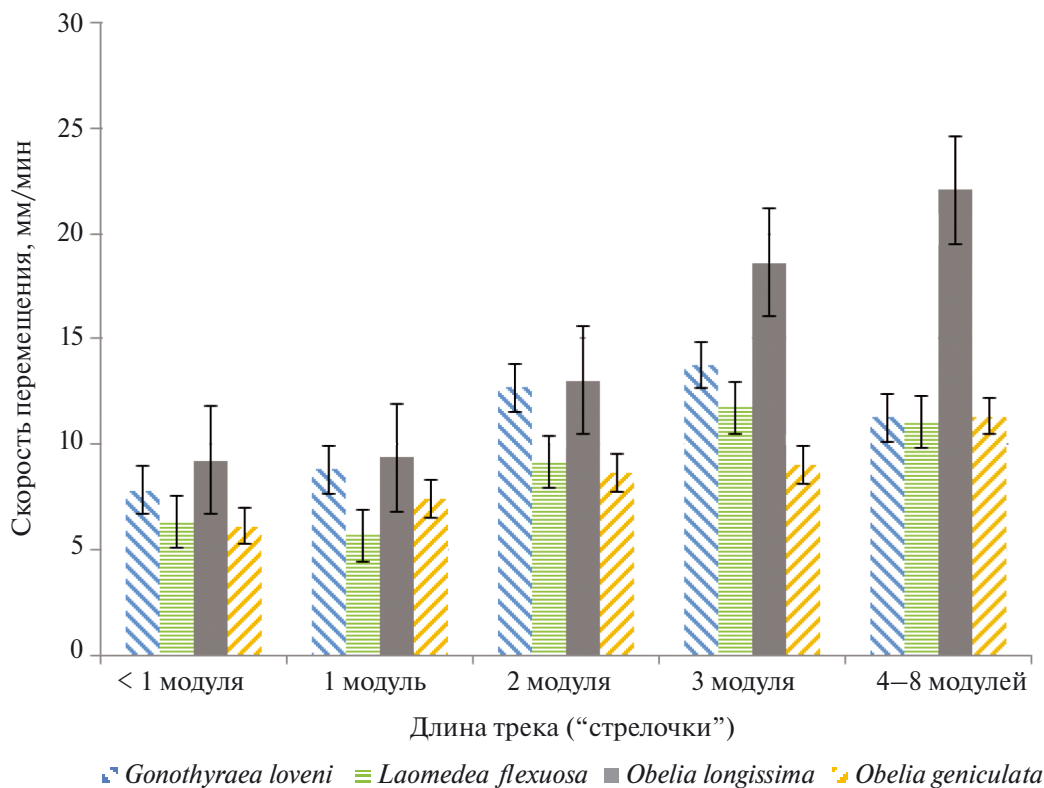


Рис. 5. Средние скорости перемещения частиц в треках (траекториях) разной длины у четырех видов гидроидов, мм/мин, $\bar{x} \pm SE$.

По длительности пробега в обоих направлениях (к верхушке столона и от нее) преобладали краткосрочные перемещения длительностью:

- менее 1 мин (37% для *G. loveni*, 25% для *L. flexuosa*, 48% для *O. longissima*, 37% для *O. geniculata*),

- 1 мин (44, 56, 43, 47% соответственно),
- 2 мин (15, 16, 8, 13% соответственно).

В совокупности краткосрочные ГПТ составляли более 95% всех наблюдений для каждого из четырех видов (табл. 6, рис. 3б). Длительности пробега 3–4 мин составляли 1–4% наблюдений, а длительностей свыше 4 мин не было зарегистрировано вовсе. При этом быстрые перемещения были характерны как для частиц, проходивших короткие дистанции (один-два модуля столона), так и частиц, которые проходили всю дистанцию от материнского побега до дистального модуля столона с верхушкой роста всего за 1–2 мин (табл. 6).

Значительных различий в протяженности и продолжительности перемещения частиц к верхушке столона и от нее в сторону материнского побега не обнаружено (табл. 4, 6).

Разделив длины траекторий на длительность пробега соответствующих частиц (т.е. пройденное расстояние на время), вычислили скорость перемещения частиц и составили вариационные ряды частот встречаемости скоростей у четырех видов (рис. 5). Чаше всего скорость

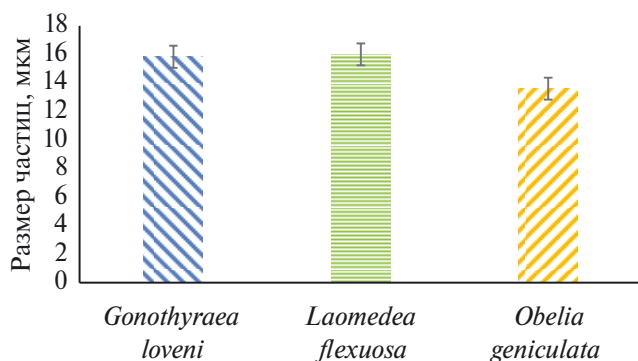


Рис. 6. Средние размеры частиц в гастроваскулярной полости столона у гидроидов *G. loveni*, *L. flexuosa*, *O. geniculata* при температуре 14°C спустя сутки после кормления (по данным цейтраферной микровидеорегистрации; $n = 60$).

Таблица 7. Средние размеры (мкм) частиц в гастрова-
скулярной полости столона у гидроидов *Gonothyrea*
loveni, *Laomedea flexuosa*, *Obelia geniculata*, выра-
щенных на стеклах при температуре 14°C спустя
сутки после кормления (по данным цейтраферной
микровидеорегистрации)

	<i>Gonothyrea loveni</i>	<i>Laomedea flexuosa</i>	<i>Obelia geniculata</i>
Максимальные размеры (крупные)	32.7	27.8	27.1
Минимальные размеры (мелкие)	6.3	4.2	3.5
Среднее ($\bar{x}$)	15.8	16.0	13.6
Стандартное отклонение ($\pm SD$)	6.8	6.8	6.4
Стандартная ошибка ($\pm SE$)	0.9	0.9	0.8
Выборка (n)	60	60	60

(+)ГПТ составляла от 5 до 10 мм/с и от (–)10 до (–)5 мм/с⁴ для противоположно направленных (–)ГПТ. На втором месте по встречаемости оказались скорости от 10 до 15 мм/с (и от –15 до –10 мм/с), на третьем – от 5 до 0 мм/с (и от –5 до 0 мм/с). Высокие скорости (более 20 мм/с) зарегистрированы единично для *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata*, однако в столонх *O. longissima* они встречаются чаще и составляют до 34% всех наблюдений.

Размеры частиц в гастрова- скулярной полости столона

Спустя сутки после кормления в гастрова-
скулярной полости колоний всех четырех видов присутствовали мелкие частицы. Удалось корректно измерить их у трех видов: *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata*. Размеры частиц варьировали от 4.2 (мелкие) до 32.7 мкм (крупные) (табл. 7), но в основном были в пределах 10–20 мкм. Средние значения у *G. loveni* и *L. flexuosa* почти совпадали (15.8 и 16.0 мкм), а у *O. geniculata* среднее значение размеров частиц было немного ниже (13.6 мкм) (табл. 7, рис. 6).

⁴ При указании скоростей ГПТ мы использовали знак минуса для компенсаторных течений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сведения о протяженности гидроплазматических течений (ГПТ) у колониальных гидроидов относятся по большей части к одному виду – *Dynamena pumila* (Карлсен, Марфенин, 1976; Марфенин, 1985, 1993а; Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2020, 2022). При этом работ о функционировании распределительной системы других гидроидов мало (Blackstone, Buss, 1993; Blackstone, 1996, 1997), в том числе видов, обитающих с *D. pumila* в одном биотопе, легко доступных для сбора и культивирования в лабораторных условиях. Из литоральных видов гидроидов некоторые данные есть лишь о распределительной системе *G. loveni* (Бурыкин, 1999, 2008, 2010; Marfenin, Dementyev, 2017).

Регистрация траекторий перемещения частиц в полости столона у исследуемых видов (*G. loveni*, *L. flexuosa*, *O. longissima*, *O. geniculata*) выполнена впервые. Полученные новые данные позволили существенно дополнить ранее установленное на примере колоний *D. pumila* удивительное явление трансколонийного переноса частиц в гидроплазме за один непрерывный акт их перемещения. Подтверждено предположение о возможности таких предельно протяженных одноразовых перемещений у разных видов колониальных гидроидов. Теперь это установлено для представителей семейств Sertulariidae и Campanulariidae.

Функционирование распределительной системы у колониальных гидроидов вначале изучали, регистрируя вручную скорости и направление движения частиц под микроскопом (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1988, 1993б). Затем был освоен метод цейтраферной микровидеосъемки (Марфенин, Дементьев, 2017). Используя эти методы, оказалось результативным проводить многократную регистрацию перемещения частиц в кадре за определенный интервал времени. Полученные данные позволили определять не только периодичность и направление перемещения частиц, но и скорость их перемещения, что в совокупности с данными о продолжительности ГПТ позволяло вычислить протяженность ГПТ и объем перенесенной гидроплазмы за одно ГПТ.

Результат оказался неожиданным. У всех ГПТ расчетная протяженность оказалась не более 7 мм, т.е. двух модулей столона колонии, хотя предполагалось, что ГПТ проходят от одного конца колонии до противоположного (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019, 2021). Гипотеза

относительно возможного способа переноса частиц серий коротких ГПТ была описана ранее (Марфенин, 1985, 1993а, б). Суть ее в том, что непротяженное ГПТ, генерируемое отдельным побегом, движется по столону и заходит в ближайший или следующий за ним побег. Принявший ГПТ побег, в свою очередь, генерирует ГПТ, которое направляется дальше по столону. Теоретически это событие может повторяться неограниченное число раз, в результате чего частички в гидроплазме доставляются до верхушки столона и ближайшего к ней молодого побега. В дальнейшем была предложена удачная аналогия подобного перемещения частиц с эстафетой (Бурыкин, 2013). Теория “эстафетного” перемещения частиц в полости колонии у гидроидов основывалась главным образом не на противоречивых непосредственных наблюдениях за частицами, заходящими в побеги, а на расчетах. Расчетный метод определения протяженности ГПТ достаточно надежен, но тем не менее он нуждался в подтверждении непосредственным отслеживанием перемещения частиц вдоль по ценосарку, ограничиваясь только зоной столон, что и стало причиной дополнительных наблюдений методом визуального сканирования частиц по мере их продвижения в колонии.

Проще всего провести непосредственные наблюдения перемещений частиц, взвешенных в гидроплазме под микроскопом при небольшом увеличении ($\times 80$). По перемещению частиц можно судить о направлении ГПТ, скорости течений и их продолжительности. Выяснилось, что отдельные частицы либо их скопления могли преодолевать безостановочно предельно большие расстояния (с учетом размеров выращенных колоний). Это расстояние равнялось шести–восемью модулям столона, т.е. всей дистанции от материнского побега до верхушки столона, от 25 до 42 мм (табл. 2).

Такой результат получен для колоний одинакового размера всех четырех видов гидроидов. При этом частота протяженных (более трех модулей столона) траекторий у *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata* примерно одинакова, а у *O. longissima* в 1.5–2 раза больше (табл. 2).

Кроме того, в колониях *O. longissima* значительно больше так называемых сверхпротяженных траекторий частиц, а именно длиной шесть–восемь модулей столона, соответствующих его полной длине. Если у *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata* таких длинных траекторий по 3 за 90 мин регистрации, то у *O. longissima* их 12

за то же время. Безусловно, это показатель большей активности и мощи распределительной системы у *O. longissima*.

Мы предполагаем, что подобная частота генерации сверхпротяженных перемещений частиц в полости колонии обусловлена анатомическими отличиями *O. longissima* от трех других сравниваемых видов, а именно: существенно большими размерами ствола и ветвей первого порядка побега. В табл. 1 длина модуля побега представлена для молодых колоний *O. longissima*, но по мере роста побегов размеры модулей увеличиваются (Наумов, 1960; Косевич, 1991). Таким образом, в колониях существуют предпосылки для образования мощных ГПТ, однако связь между особенностями конструкции побегов и характеристиками ГПТ, к сожалению, до настоящего времени недостаточно изучена.

На основании данных по формированию магистральных (+)ГПТ у *D. pumila*, опубликованных нами ранее (Дементьев, Марфенин, 2022), можно было ожидать, что такие мощные течения гидроплазмы возникают достаточно регулярно с неким периодом. Однако при регистрации траекторий частиц в колониях четырех видов спустя значительное время после кормления (> 8 ч) не было установлено никаких признаков регулярности. По-видимому, отсутствие периодичности обусловлено тем, что колонии долгое время не получали пищу. При голодании в колонии чаще возникают локальные ГПТ, что было отмечено нами ранее. Также и в данном исследовании мы обнаружили многочисленные короткие траектории частиц, берущие начало от самых разных побегов в колонии (рис. 4). В исследованных ранее колониях *D. pumila* преобладали протяженные ГПТ, которые чаще начинались из тех побегов, которые получили больше пищи. Ритмичность протяженных ГПТ сохранялась в колониях *D. pumila* по меньшей мере несколько часов (Марфенин, Дементьев, 2022).

Сходные данные относительно возникновения гидроплазматических течений в результате кормления известны и для других видов гидроидов. Захвативший добычу гидрант *Podocoryne carnea* М. Sars, 1846 активно пульсирует, выдавливая пищу в общую гастроваскулярную полость. При этом инициируются сокращения гидрантов, не получивших пищу. Эти сокращения гидрантов, в свою очередь, приводят к возникновению мощных гидроплазматических течений, что способствует переносу пищи на большее

расстояние и распределению ее по колонии (Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999).

Установлена не только протяженность, но и приблизительная продолжительность таких единичных актов перемещения частиц по всей длине столона. В подавляющем большинстве случаев частицы проходят через весь стolon за 1–2 мин, а иногда и менее чем за минуту. Такое событие возможно при условии совпадения по времени двух процессов: повышения давления на одном конце распределительной системы и понижения давления на противоположном конце. Оба процесса основаны на цикличности фаз сжатия и расслабления участков ценосарка, а также гидрантов, пульсирующих в значительной мере независимо, но находящихся в одном замкнутом объеме, передающем изменения внутреннего гидростатического давления. Следовательно, даже в отсутствии пищи, увеличивающей объем гидроплазмы, распределительная система продолжает эффективно функционировать, но с меньшей регулярностью и частотой возникновения трансколонияльных магистральных и компенсаторных ГПТ. Представить это без предположения о некоторой согласованности хотя бы части пульсаторов вряд ли возможно (Марфенин, Дементьев, 2020, 2023).

Из опубликованных данных о перемещении частиц в полости столона у колоний *D. pumila* следовало также, что распределительная система эффективно функционирует не только после кормления, но и спустя сутки и даже более. По нашим наблюдениям, усвоение пищи происходит у гидроидов в течение нескольких часов. В этот период в полости столона хорошо различимы крупные частицы — конгломераты клеток добычи, появляющиеся после первой фазы переваривания пищи в гидрантах (Летунов, Марфенин, 1980; Марфенин, 1981). Спустя несколько часов в гастровакулярной полости остаются лишь мелкие частицы (табл. 7). У некоторых гидроидов пища поглощается клетками гастродермы за 2–3 ч (Buss et al., 2015).

ГПТ в гастровакулярной полости колонии продолжаются и спустя сутки после кормления. Это отмечено и в данном исследовании. Однако ГПТ в колониях, давно переваривших пищу, по большей части короткие, т.е. непротяженные и непродолжительные. Это обстоятельство следует учитывать при оценке эффективности распределительной системы, т.е. способности быстро переносить пищу на значительные расстояния. В противном случае

возможны методологические ошибки в интерпретации данных. Три примера иллюстрируют это утверждение.

Первый пример. Если использовать показатель средней протяженности траекторий частиц, то у всех колоний, представленных в данной статье, он находится в пределах 7.7–10 мм, при том что траектории, определяющие эффективность транспорта пищевых частиц в колониальном организме, по протяженности максимальны: от 22 до 26 мм. Не уделив должного внимания редким протяженным ГПТ, можно прийти к ошибочному выводу о неэффективности всей распределительной системы. Этот пример кажется наивным, но последующие два примера иллюстрируют, насколько он жизненный.

Во втором примере автор (Бурыкин, 2010, 2013) пришел к ошибочному заключению о невозможности эффективной работы распределительной системы, поскольку он регистрировал скорости ГПТ по движению частиц недостаточно долго — всего от трех до девяти раз подряд. Как мы теперь знаем, протяженные и достаточно быстрые трансколонияльные переносы частиц случаются всего лишь несколько раз за 90 мин. Все остальное время перемещения частиц могут выглядеть как хаотические. Кроме того, автор регистрировал не траектории частиц, а скорости прохождения ГПТ в постоянном месте измерения (Бурыкин, 2015), что не дает представления о протяженности траекторий частиц.

В третьем примере автор (Макаренкова, 1988) изучал скорость перемещения гидроплазмы, используя флуоресцентную краску. Средняя скорость распространения флуоресцентных маркеров по побегу была невелика и при температуре 14°C составляла 1.02 ± 0.12 мм/мин для *O. longissima* и 0.56 ± 0.10 мм/мин для *G. loveni*. Теперь мы понимаем, что эта скорость отражала, скорее всего, преобладающее по времени состояние покоя. Тогда не было известно о быстрых и слабых ГПТ в колониях и тем более о редкости быстрых и протяженных ГПТ.

Полученные в данном исследовании результаты ясно свидетельствуют о реальности существования дальнего переноса частиц пищи в колониях у *G. loveni*, *L. flexuosa*, *O. longissima*, *O. geniculata* не только при получении пищи, но и спустя значительное время после завершения ее усвоения. Транспортировка пищи в гастровакулярной полости колоний не ограничивается медленными постоянными перемещениями при взаимодействии локальных течений гидроплазмы, но существенно дополняется

дискретными протяженными и сверхпротяженными переносами частиц от одного конца колонии до противоположного, т.е. из центра потребления пищи самыми большими побегами на периферию к местам расположения дистальных зон роста. Распределительная система у изученных видов гидроидов эффективна не только после получения пищи, но и в фазе голодания колониального организма. Поскольку протяженные течения возникают через значительные промежутки времени, то их можно упустить при недостаточно продолжительных регистрациях.

ВЫВОДЫ

1. В столонах у всех четырех видов гидроидов из сем. Campanulariidae (*Gonothyrea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*) даже через сутки после приема пищи продолжались дистально и проксимально направленные гидроплазматические течения, переносящие частицы преобладающего размера 14–16 мкм, что свидетельствует о сохранении активности распределительной системы в колониях.
2. Среди всех перемещений частиц абсолютно преобладали траектории длиной один-два модуля столона как в направлении верхушки столона, так и в обратном. Они составляли более 70% от всех зарегистрированных перемещений.
3. Протяженные траектории частиц (четыре модуля столона и более) составляли от 8 до 17% от общего числа траекторий в зависимости от вида гидроидов, а сверхпротяженные (шесть и более модулей столона) — от 1 до 7%. Отдельные частицы безостановочно проходили от одного конца колонии до другого за несколько минут.
4. Преобладание коротких перемещений частиц создает ложное впечатление о низкой эффективности распределительной системы, если ограничиться усредненными данными. На самом деле именно редкие протяженные переносы частиц обеспечивают быструю доставку пищи к зонам роста.
5. По длительности пробега в обоих направлениях (к верхушке столона и от нее) преобладали краткосрочные перемещения длительностью менее 1 мин (37% для *G. loveni*, 25% для *L. flexuosa*, 48% для *O. longissima*, 37% для *O. geniculata*), 1 мин (44, 56, 43, 47% соответственно) и 2 мин (15, 16, 8, 13% соответственно). В совокупности они составляли более 95% всех наблюдений для каждого из четырех видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Беломорскую биологическую станцию им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова за предоставленные возможности в проведении исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме “Адаптивные стратегии в строении, размножении и развитии морских беспозвоночных” № гос. регистрации 121032300118-0 и при финансовой поддержке РФФ, проект № 22-24-00209 “Колониальные гидроиды — индикаторы состояния морской среды”.

ВКЛАД АВТОРОВ

Марфенин Н.Н. — концептуализация, методология и руководство, а также участие в написании и редактировании рукописи статьи; Николаев Е.В. и Дементьев В.С. — осуществление экспериментальной части исследования; Дементьев В.С. — обработка экспериментальных данных, участие в написании и оформлении рукописи.

Все авторы прочитали и согласились с представленной версией рукописи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ ИНТЕРЕСОВ

Биоэтическая экспертиза не требуется, поскольку Директива 2010/63/Еу Европейского парламента и Совета от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях, не распространяется на низших беспозвоночных.

КОНФЛИКТЫ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциулевич А.Е., 2015. Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России. СПб.: СПбГУ. 859 с.
- Бурыкин Ю.Б., 1999. Возникновение и формирование распределительной системы у колониальных гидроидов в процессе метаморфозы планулы // Зоол. журн. Т. 78. № 10. С. 1139–1148.
- Бурыкин Ю.Б., 2008. Формирование распределительной системы в процессе развития колоний гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 212–221.
- Бурыкин Ю.Б., 2010. Основы функционирования распределительной системы колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 41. № 4. С. 300–311.
- Бурыкин Ю.Б., 2013. Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 44. № 2. С. 115–125.

- Бурькин Ю.Б., 2015. Функционирование распределительной системы у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. Вып. 3. С. 44–48.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376–392.
<https://doi.org/10.1134/S0044459618050044>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2019. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 1. С. 22–42.
<https://doi.org/10.1134/S0044459619010032>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2021. Эффективность распределительной системы гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) при различных абиотических воздействиях // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 5. С. 323–336.
<https://doi.org/10.31857/S0044459621050031>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2022. Экспресс-перемещение частиц в столоне колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 170–182.
<https://doi.org/10.31857/S0044459622030046>
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1976. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynatena pumila* (L.) (Thecaphora, Sertulariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 37. № 6. С. 917–923.
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1984. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dynatena pumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 5. С. 670–680.
- Косевич И.А., 1991. Регуляция строения “гигантских” побегов колониального гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Онтогенез. Т. 45. № 3. С. 308–315.
- Косевич И.А., Марфенин Н.Н., 1986. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 3. С. 44–52.
- Летунов В.Н., Марфенин Н.Н., 1980. Некоторые особенности пищевого поведения зимних колоний *Dynatena pumila* при различных температурных режимах // Биол. науки. № 1. С. 51–56.
- Макаренкова Е.П., 1988. Определение скорости движения гидроплазмы у колониальных гидроидов рода *Obelia* с помощью флуоресцентных красителей // ДАН СССР. Т. 302. № 5. С. 1275–1277.
- Марфенин Н.Н., 1981. Некоторые особенности пищеварения в гидрантах у различных колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 42. № 3. С. 399–408.
- Марфенин Н.Н., 1985. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153–164.
- Марфенин Н.Н., 1988. Функционирование распределительной системы в колонии у колониальных гидроидов: новый метод и факты // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 103–111.
- Марфенин Н.Н., 1993а. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Марфенин Н.Н., 1993б. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: ЗИН РАН. 151 с.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynatena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 4. С. 3–20.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynatena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 85–96.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветках // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97–107.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2019. К вопросу о протяженности гидроплазматических течений у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 5. С. 348–363.
<https://doi.org/10.1134/S0044459619050051>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2020. Побег как генераторы гидроплазматических течений в колониальном гидроиде *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 6. С. 421–443.
<https://doi.org/10.31857/S0044459620060032>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2022. Влияние потребления пищи на функционирование пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов – идиографический подход // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 2. С. 83–105.
<https://doi.org/10.31857/S0044459622020038>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2023. Интегральный эффект взаимодействия частей нецентрализованной биосистемы на примере формирования магистрального течения гидроплазмы в побеге колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 296–312.
<https://doi.org/10.31857/S0044459623030041>
- Марфенин Н.Н., Косевич И.А., 1984. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 2. С. 37–46.
- Марфенин Н.Н., Хоменко А.В., 1988. Морфология колонии, биология и признаки морфофункциональной

- адаптации гидроида *Obelia geniculata* (L.) к существованию в местах с сильным течением // Биол. науки. № 5. С. 35–44.
- Наумов Д.В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.
- Хоменко Т.Н., 1984. Морфология и особенности биологии колониального гидроида *Obelia flexuosa* (Hincks, 1861) в летний период на Белом море. Курсовая работа на кафедре зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Рукопись. 89 с.
- Berrill N.J., 1949. The polymorphic transformations of *Obelia* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 90. P. 235–264.
- Blackstone N.W., 1996. Gastrovascular flow and colony development in two colonial hydroids // Biol. Bull. V. 190. P. 56–68.
- Blackstone N.W., 1997. Dose-response relationships for experimental heterochrony in a colonial hydroid // Biol. Bull. V. 193. P. 47–61.
- Blackstone N.W., Buss L.W., 1993. Experimental heterochrony in hydractiniid hydroids: Why mechanisms matter // J. Evol. Biol. V. 6. P. 307–327.
- Buss L.W., Anderson C.P., Perry E.K., Buss E.D., Bolton E.W., 2015. Nutrient distribution and absorption in the colonial hydroid *Podocoryna carnea* is sequentially diffusive and directional // PLoS One. V. 10. № 9. P. 1–36. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136814>
- Dementyev V.S., Marfenin N.N., 2021. Effect of air exposure on the growth and distribution system in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) // Invertebrate Zool. V. 18. № 2. P. 69–79. <https://doi.org/10.15298/invertzool.18.2.01>
- Dudgeon S.R., Buss L.W., 1996. Growing with the flow: On the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia* // Am. Nat. V. 147. № 5. P. 667–691.
- Dudgeon S.R., Wagner A., Vaisnys J.R., Buss J.W., 1999. Dynamics of gastrovascular circulation in the hydrozoan *Podocoryne carnea*: The one-polyp case // Biol. Bull. V. 196. P. 1–17.
- Fulton C., 1963. Rhythmic movements in *Cordylophora* // J. Cell. Comp. Physiol. V. 61. № 1. P. 39–51.
- Hale L.J., 1960. Contractility and hydropasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 101. Pt 3. P. 339–350.
- Hammett F.S., Padis N., 1935. Correlation between developmental status of *Obelia* hydranths and direction of hydropasmic streaming within their pedicels // Protoplasma. V. 23. № 1. P. 81–85.
- Harmata K.L., Parrin A.P., Morrison P., Bross L.S., Blackstone N.W., 2013. Quantitative measures of gastrovascular flow in octocorals and hydroids: Towards a comparative biology of transport systems in cnidarians // Invertebrate Biol. V. 132. P. 291–304.
- Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: Stolonial growth, contractility, and hydropasmic movement in *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) // Marine Biol. Res. V. 13. № 5. P. 521–537. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1276292>
- Rees J., Davis L.V., Lenhoff H.M., 1970. Paths and rates of food distribution in the colonial hydroid *Pennaria* // Comp. Biochem. Physiol. V. 34. P. 309–316.

Extended movements of particles in stolons of colonial hydroids of the family Campanulariidae

V. S. Dementyev, N. N. Marfenin*, E. V. Nikolayev

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Invertebrate Zoology
Leninskie Gory, Moscow, 119234 Russia

*E-mail: marf47@mail.ru

The range of movement of food particles along the distribution system in colonies with a length of 8 stolon modules was studied in colonies of four species of hydroids from the Campanulariidae family (*Gonothyrea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*). Visual scanning, i.e. tracking under a microscope the movement of individual particles or their clusters along the gastrovascular cavity of the stolon was carried out continuously for 90 minutes for each of six to seven recording sessions. For the first time, the range and duration of movement of individual particles in the stolon cavity of the studied species in a state of trophic pause, which lasted a day, were established. The distribution system functions quite efficiently even during fasting. This is expressed in transcolonial continuous transfers of particles from one end of the colony to the opposite. The most extended movements of particles along the stolon of the colony occur relatively rarely: in *G. loveni*, *L. flexuosa* and *O. geniculata* from one to three times in 90 minutes, and in *O. longissima* 12 times in the same period. Against the backdrop of an abundance of short trajectories (more than 200 in 90 minutes), transcolonial movements of particles may be missed if registrations are not long enough, which was the basis for erroneous claims about the chaotic functioning of the distribution system.