

ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ В СЕЗОННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ У МОНГОЛЬСКОГО ХОМЯЧКА (*ALLOCRICETULUS CURTATUS*) (CRICETINAE, RODENTIA)

Н. Ю. Феоктистова, М. В. Кропоткина, Е. В. Кузнецова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 117071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: feoktistovanyu@gmail.com

Поступила в редакцию 10.10.16 г.

Химические сигналы конспецификов и их роль в сезонных взаимоотношениях у монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) (Cricetinae, Rodentia). – Феоктистова Н. Ю., Кропоткина М. В., Кузнецова Е. В. – Исследован гормональный ответ самцов монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) на естественные экскреты (мочу, секрет среднебрюшной железы (СБЖ)) самок-конспецификов в разные сезоны года при содержании животных в условиях естественного светового и температурного режимов. Показано, что осенью достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не обнаружено. Зимой и летом отмечается тенденция к повышению данного показателя в ответ на запахи мочи и секрета СБЖ самок, находящихся в состоянии диэструса. Весной предъявление мочи самок-конспецификов в состоянии эструса приводило к достоверному повышению уровней и тестостерона, и кортизола. При этом уровень кортизола в ответ на экспозицию запахов самок в состоянии диэструса не повышался ни в один из сезонов года. Уровень прогестерона достоверно повышался только при предъявлении секрета СБЖ в весенний и летний периоды, причем абсолютные значения данного показателя были значительно выше весной, чем летом. Обсуждаются различия в реакциях на хемокоммуникативные сигналы у двух близких видов эверсмановых хомячков – Эверсмана и монгольского – в связи с особенностями внутривидовых социальных отношений.

Ключевые слова: *Allocricetulus curtatus*, химические сигналы, естественные экскреты, тестостерон, прогестерон, кортизол.

Chemical signals of conspecifics and their role in the seasonal relationships in the Mongolian hamster (*Allocricetulus curtatus*) (Cricetinae, Rodentia). – Feoktistova N. Yu., Kropotkina M. V., and Kuznetsova E. V. – The hormonal response of males of the *Allocricetulus curtatus* hamster to the natural excreta (urine and midventral gland secretion [MVGS]) of conspecific females during several seasons of the year was studied when the animals were kept in the conditions of natural light and temperature. In the autumn, no significant changes in the testosterone level in the blood of males for any of the signals presented were observed. In the winter and summer, there was a trend of increasing this indicator in response to the smells of urine and MVGS of females in their diestrus state. In the spring, presentation of the urine of conspecific females in their estrous state led to a significant increase in the levels of both testosterone and cortisol, and the level of cortisol did not increase in response to exposure of the smells of females in their diestrus state in any season of the year. The level of progesterone significantly increased only when MVGS was presented in the spring and summer periods, and the absolute values of this indicator were significantly higher in the spring than in the summer. Differences in the responses to chemocommunication signals in two closely related Eversmann species (the Eversmann and Mongolian hamsters) are discussed in connection with intraspecific social relation peculiarities.

Key words: *Allocricetulus curtatus*, chemical signals, natural excreta, testosterone, progesterone, cortisol.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-2-183-191

ВВЕДЕНИЕ

Проблема биокommunikации неизменно привлекает к себе внимание исследователей, стремящихся понять механизмы устойчивого существования в природе популяций, видов, биоценозов и экосистем. В результате активного исследования поведения животных за несколько последних десятилетий накоплен большой и разнообразный материал по организации внутривидовых социальных группировок и механизмам их поддержания у млекопитающих. Однако в поле зрения исследователей в основном попадали виды, живущие группами (Панов, 1983, 1989, 2011; Овсяников, 1993; Wilson, 1975), а видам, ведущим одиночный образ жизни и контактирующим преимущественно в сезон размножения, уделялось значительно меньше внимания. Таковыми являются, например, представители мелких хищных млекопитающих (семейств Mustelidae, Viverridae, Hesperistidae) (Рожнов, 2011), а также большинство видов грызунов подсемейства Cricetinae (Воронцов, 1982; Суров, 2006; Феоктистова, 2008). Особенно важное значение для взаимодействий у таких видов приобретают контакты опосредованные, в том числе через запаховые метки, которые несут информацию о поле, возрасте, физиологическом состоянии особи, оставившей метку. В качестве источников химических сигналов животные при этом используют различные экскреты (секреты кожных желез, мочу, экскременты, слюну). Помимо информационной функции химические сигналы через основную и дополнительную обонятельные системы регулируют выработку половых стероидов, которые, в свою очередь, повышают сексуальную мотивацию, стимулируют сперматогенез и половое поведение, таким образом обеспечивая успешное спаривание (Котенкова, 2014; Wilson, 1999). Показано, что гормональный ответ самцов на экскреты самок зависит не только от физиологического состояния животных (Zucker et al., 1980; Powers et al., 1985; Ferkin et al., 1994), но и от сезона года (Феоктистова, 2008; Кропоткина, 2012; Кропоткина и др., 2016; Hoffman, 1979; Grocock, 1980; Reiter, 1980; Vanecek, 1998; Leonard, Ferkin, 1999). Высокий уровень тестостерона у сезонно размножающихся животных обеспечивает интерес самцов к запаху самок и развитие полового поведения, а низкий – элиминирует интерес и подавляет половое поведение (Bronson, 1988, 1989). В период размножения можно ожидать более выраженного гормонального ответа на сигналы особей противоположного пола. Более того, по тому, как и когда самцы реагируют на ольфакторные сигналы самок можно предполагать ту или иную систему социальных отношений у данного вида.

Два вида хомячков рода *Allocricetulus* (Павлинов, 2006; Mammal Species of the World, 2005) – *A. curtatus* (монгольский хомячок) и *A. evermanni* (хомячок Эверсмана) – могут быть удобной моделью для изучения роли химической коммуникации в размножении и регулировании социальных отношений в сравнительном плане. Оба вида являются малоизученными, в ряде регионов внесены в Красные книги, а монгольский хомячок – и в Красный список МСОП.

Оба вида обитают в условиях умеренно-континентального или резко континентального климата. Хомячок Эверсмана распространен от Нижнего Поволжья до Восточного Казахстана, а монгольский хомячок – в Туве (Россия), Монголии,

Цинхае и Северном Синьцзяне (Китай). Зон перекрывания ареалов к настоящему времени не известно.

По числу хромосом и морфологии строения *glans penis* хомячки существенно различаются между собой, что позволило Н. Н. Воронцову предположить их репродуктивную изоляцию и охарактеризовать как «хорошие» виды (Воронцов, 1982). Современные молекулярно-генетические данные подтвердили видовую самостоятельность эверсмановых хомячков (Павлинов, 2006; Neumann et al., 2005). Тем не менее, репродуктивные механизмы изоляции, по-видимому, окончательно не сформированы. Впервые в лаборатории нами получены как гибриды F₁ в обоих сочетаниях, так и детеныши от возвратного скрещивания одной из родительских форм (Гуреева и др., 2015).

Ранее мы проследили сезонную динамику изменения гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана на запахи экскретов самок своего вида в разном физиологическом состоянии (Кропоткина и др., 2016).

В задачу настоящей работы входило изучение характера сезонных гормональных реакций самцов монгольского хомячка на сигналы самок-конспецификов и сравнение их с полученными ранее для хомячка Эверсмана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили весной и летом 2016 года. Для сравнения использовали также данные, полученные ранее в 2015 г. В эксперименте использовано 10 самцов монгольского хомячка, полученных от разведения пар, привезенных из Республики Тыва в 2010 – 2011 гг. и составляющих «Живую коллекцию млекопитающих» Научно-экспериментальной базы «Черноголовка». Животных содержали поодиночке, в необогреваемом помещении, защищенном от дождя и снега, в клетках размером 21×16×14 см, при естественных световом режиме и температуре (г. Москва). В качестве гнездового материала использовали хлопковую вату, в качестве подстилки – древесную стружку. Так как монгольские хомячки в природе потребляют животные корма (Флинт, Головкин, 1961), то помимо зерна и овощей зверьки получали мясо, творог, яйца.

В один и тот же день всем животным-реципиентам предъявляли только один экскрет или воду (контрольная экспозиция), эксперимент проводили не чаще, чем один раз в неделю (табл. 1). Все экскреты собирали в течение суток перед предъявлением и не замораживали. Хомячков-доноров помещали в специальные метаболические клетки с сетчатым полом, собирая мочу непосредственно после выделения. Секрет СБЖ собирали влажным ватным тампоном и переносили в пластиковую пробирку. Образцы всех экскретов получали не менее чем от двух особей-доноров, находящихся в одной стадии эстрального цикла, в целях минимизации влияния индивидуальных характеристик запахов. Стадию эстрального цикла определяли по картине вагинального мазка.

Для исключения влияния суточных ритмов секреции гормонов экспозицию экскретов и взятие крови производили в одно и то же время суток (с 9 до 11 ч). В клетку тестируемого животного помещали ватный тампон, на который было нанесено 100 мкл мочи или нативный секрет СБЖ доноров. После 30 мин экспозиции у

каждого тестируемого животного брали 0.4 – 0.5 мл крови из подъязычной вены. Данная процедура занимала не более 30 с и не вызывала стресс-реакции у животных, которая могла бы приводить к выбросу кортизола в кровь (Graievskaia et al., 1986). Сыворотку крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре -18°C до проведения измерений. Для определения концентрации гормонов (тестостерона, прогестерона и кортизола) применяли метод гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью планшетного спектрофотометра iMark (Bio-Rad) с коммерческими наборами реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия).

Таблица 1

Сроки проведения экспериментов и длина светового дня
в периоды проведения экспериментальных серий

Экспериментальная серия	Дата	Экспонируемый экскрет	Длина светового дня (ч:мин)
Осень	11.XI.2015	Контроль (вода)	8:35C – 15:25T
	20.XI.2015	Моча самок в состоянии диэструса	8:02C – 15:58T
	28.XI.2015	СБЖ самок в состоянии диэструса	7:36C – 16:24T
Зима	24.II.2016	Контроль (вода)	10:15C – 13:45T
	5.III.2016	Моча самок в состоянии диэструса	11:01C – 12:59T
	27.II.2016	СБЖ самок в состоянии диэструса	10:29C – 13:31T
Весна	4.V.2016	Контроль (вода)	15:40C – 8:20T
	11.V.2016	Моча самок в состоянии диэструса	16:01C – 7:59T
	25.V.2016	Моча эстральных самок	16:50C – 7:10T
	18.V.2016	СБЖ самок в состоянии диэструса	16:27C – 7:33T
Лето	19.VII.2016	Контроль (вода)	16:46C – 7:14T
	29.VII.2016	Моча самок в состоянии диэструса	17:23C – 6:37T
	22.VII.2016	СБЖ самок в состоянии диэструса	16:37C – 7:23T

Примечание. C – светлый (от восхода до заката солнца), T – темный период суток.

Статистическую оценку достоверности различий проводили с помощью критерия Вилкоксона (Wilcoxon matched pairs test) с использованием программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер изменения уровня тестостерона, прогестерона и кортизола в плазме крови самцов монгольского хомячка в ответ на экспозицию мочи и секрета СБЖ самок-конспецификов в разные сезоны года представлен в табл. 2.

Показано, что осенью достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не обнаружено, хотя у отдельных животных, тем не менее, был зафиксирован подъем этого показателя при предъявлении секрета СБЖ. Зимой и летом отмечена тенденция к повышению уровня тестостерона в ответ на запахи мочи и секрета СБЖ самок, находящихся в состоянии диэструса. Весной уровень тестостерона достоверно повышался ($P = 0.02$, $Z = 2.36$, $N = 10$) при предъявлении мочи эстральных самок-конспецификов. Этот же экскрет весной вызывал достоверное повышение ($P = 0.02$, $Z = 2.38$, $N = 10$) уровня кортизола у исследуемых животных. Однако в ответ на экспозицию запа-

ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ

хов самок в состоянии диэструса этот показатель не менялся ни в один из сезонов года (по сравнению с контролем).

Таблица 2

Средние значения ($\bar{x} \pm Sx$) уровней кортизола, тестостерона и прогестерона в плазме крови самцов монгольского хомячка в контроле (экспозиция воды, фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года, нг/мл

Время года	Кортизол	Тестостерон	Прогестерон
Осень			
Контроль	10.7±1.9	0.5±0.2	1.3±0.5
Моча	9.1±1.3	0.9±0.4	1.6±0.9
СБЖ	15.9±4.6	2.2±0.8	0.7±0.2
Зима			
Контроль	4.3±0.8	3.2±1.8	2.7±1.6
Моча	3.8±0.7	5.1±2.4	9.2±2.3
СБЖ	5.1±1.7	6.5±1.9	0.6±0.2*
Весна			
Контроль	4.8±0.8	8.1±2.6	2.2±1.2
Моча	4.2±0.5	8.0±2.6	1.1±0.4
Моча эстральных самок	10.9±1.9*	14.0±2.2*	2.6±0.9
СБЖ	3.7±0.9	3.9±2.0	3.8±1.2*
Лето			
Контроль	3.2±0.7	3.6±1.6	0.2±0.01
Моча	6.3±2.9	9.1±2.3	0.2±0.01
СБЖ	4.1±1.8	7.8±2.5	0.3±0.08*

* – $P < 0.05$ по сравнению с контролем.

Уровень прогестерона, напротив, достоверно повышался при предъявлении секрета СБЖ в весенний ($P = 0.03$, $Z = 2.2$, $N = 10$) и летний ($P = 0.02$, $Z = 2.37$, $N = 10$) периоды, причем абсолютные значения данного показателя были значительно выше весной, чем летом. Также было отмечено значительное, но недостоверное повышение уровня прогестерона при предъявлении мочи в зимний период.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют предположить, что химические сигналы, способные вызвать у самцов монгольского хомячка достоверный подъем уровня тестостерона, присутствуют только в моче эстральных самок-конспецификов, тогда как экскреты диэстральных самок (моча, секрет СБЖ) способны вызвать повышение уровня тестостерона только у некоторых исследованных самцов и только в зимний (в период подготовки к размножению) и летний (в период активного размножения) периоды. Подобная картина гормонального ответа, отмеченная у самцов монгольского хомячка, резко отличает его от близкого вида – хомячка Эверсмана. У последнего продемонстрирован достоверный гормональный ответ самцов на запахи мочи и секрета СБЖ самок и в состоянии диэструса. Причем, в

разные сезоны года отмечалась разная значимость исследованных экскретов. Если зимой и весной достоверное повышение уровня тестостерона вызывал секрет СБЖ самок, то летом – только запах их мочи. Аналогичная картина была показана нами ранее для самцов хомячка Роборовского (род *Phodopus*) (Феоктистова, Найдено, 2006; Феоктистова, 2008) и китайского (род *Cricetulus*) хомячка (Поташникова, Феоктистова, 2014).

Различия в гормональных ответах между исследованными видами можно объяснить особенностями их социального поведения и, в первую очередь, агрессивного. Если хомячков Эверсмана вообще невозможно содержать парами, то монгольские хомячки прекрасно уживаются друг с другом. Более того, самцы монгольского хомячка ухаживают за своими детенышами, вылизывают и греют их. При этом у самцов отмечается низкий уровень кортизола (примерно вдвое ниже, чем у хомячка Эверсмана) и повышенный уровень прогестерона (Кузнецова и др., 2014).

О пространственно-этологической структуре монгольского хомячка, в отличие от хомячка Эверсмана, ничего не известно. Исследование хомячка Эверсмана в природе с использованием метода радиопрослеживания и повторных отловов показали, что самцы имеют большие (по сравнению самками), перекрывающиеся участки, включающие в себя значительно более мелкие участки самок. Гнездовые участки самок располагаются обособленно один от другого и практически не перекрываются между собой. Каждая особь использует несколько нор, причем одна нора может использоваться для отдыха несколькими особями попеременно. Однако особи в природе друг с другом практически не встречаются, за исключением периода размножения, когда взрослые самцы активно занимаются поиском рецептивных самок (Рюриков и др., 2003; Рюриков, Суков, 2005). При этом и самцы, и самки оставляют запаховые метки: как мочевые, так и при потирании среднебрюшной железой о субстрат (собственные наблюдения).

Сопоставление этих данных с сезонными особенностями гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана на запахи самок-конспецификов позволяет предположить, что самцам этого вида удастся не только контролировать состояние самок, но и успешно спариваться, несмотря на обычно высокую степень агрессивности этого вида даже к особям противоположного пола.

Полученная в данной работе картина в совокупности с описанным ранее дружелюбным поведением самцов монгольского хомячка по отношению к самкам и детенышам в весенне-летний период может свидетельствовать об иной пространственно-этологической структуре у этого вида в природе. Возможно, эта структура больше напоминает таковую, описанную для джунгарского хомячка (Телицына, 1993), так же как и гормональный ответ самцов монгольского хомячка на экскреты самок в целом (за исключением весны) похож на аналогичный, полученный для джунгарского хомячка (Феоктистова, Найдено, 2007). Возможно, что монгольские хомячки, будучи гораздо менее агрессивными, чем хомячки Эверсмана, имеют или совместные индивидуальные участки (самец и самка живут вместе) или индивидуальные участки, но меньшие по размерам. Для контроля физиологического состояния «своих» самок самец постоянно посещает их даже после рожде-

ния детенышей. Более того, самец может оставаться со своей семьей в течение определенного времени. Таким образом, он может минимизировать свои энергетические затраты, реагируя только на экскреты эстральных самок. Невысокие значения уровня кортизола совместно с повышением уровня прогестерона могут также свидетельствовать в пользу тесных взаимоотношений монгольских хомячков в природе.

Наблюдаемая нами тенденция повышения уровня кортизола в плазме крови самцов в ответ на запаховые сигналы мочи эстральных самок скорее всего свидетельствует о высокой эмоциональной значимости этой информации для особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженные сезонные различия в гормональных реакциях у эверсмановых хомячков добавляют еще одно свидетельство в копилку различий между этими близкими видами и демонстрируют более быстрые эволюционные изменения в поведенческих характеристиках, по сравнению с генетическими и морфологическими.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10269).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н. Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 449 с.
- Гуреева А. В., Феоктистова Н. Ю., Матвеевский С. Н., Коломиец О. Л., Суров А. В. Дифференциация видов эверсмановых хомячков (*Allocricetulus*, Cricetinae) : экспериментальная гибридизация // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 5. С. 614 – 620.
- Котенкова Е. В. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 488 – 518.
- Кропоткина М. В. Сезонные особенности поведенческого и гормонального ответов самок мохноногих хомячков на экскреты самцов-конспецификов // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых : материалы пятой конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 28.
- Кропоткина М. В., Кузнецова Е. В., Феоктистова Н. Ю. Сезонные особенности гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) на обонятельные сигналы самок-конспецификов // Поволж. экол. журн. 2016. № 3. С. 263 – 270.
- Кузнецова Е. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* // Поволж. экол. журн. 2014. № 4. С. 529 – 536.
- Овсяников Н. Г. Поведение и социальная организация песца / ЦНИЛ Главохоты РФ. М., 1993. 214 с.
- Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М. : Изд-во МГУ, 2006. 287 с.
- Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М. : Наука, 1983. 423 с.
- Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М. : Наука, 1989. 510 с.

Панов Е. Н. Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М. : Лазурь, 2011. 637 с.

Поташикова Е. В., Феоктистова Н. Ю. Сезонные особенности гормонального ответа самцов китайского хомячка (*Cricetulus b. griseus*) на химические сигналы самок – конспецификов // Сенсорные системы. 2014. Т. 28, № 1. С. 93 – 98.

Рожнов В. В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 286 с.

Рюриков Г. Б., Суров А. В. К вопросу о причинах изолированности ареалов серого и эверсманнова хомячков в Заволжье // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : материалы междунар. совещ. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2005. С. 181 – 185.

Рюриков Г. Б., Суров А. В., Тихонов И. А. Хомячок Эверсманна (*Allocricetulus evermanni*) в Саратовском Заволжье : экология и поведение в природе // Поволж. экол. журн. 2003. № 3. С. 251 – 258.

Суров А. В. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 243 с.

Телицына А. Ю. Особенности пространственно-этологической структуры поселений и поведения двух близких видов хомячков (*Phodopus sungorus* Pall. и *Ph. campbelli* Thomas) в связи с адаптациями к условиям обитания : дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. С. 29.

Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 446 с.

Феоктистова Н. Ю., Найденов С. В. Гормональный ответ хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Экология. 2006. № 6. С. 464 – 468.

Феоктистова Н. Ю., Найденов С. В. Гормональный ответ джунгарских хомячков (*Phodopus sungorus*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Сенсорные системы. 2007. Т. 21, № 3. С. 256 – 261.

Флинт В. Е., Головкин А. Н. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 57 – 75.

Bronson F. H. Seasonal regulation of reproduction in mammals // Physiology Reproduction / eds. E. Knobil, J. Neill. New York : Raven Press, 1988. Vol. II. P. 1831 – 1872.

Bronson F. H. Mammalian reproductive biology. Chicago : The University of Chicago Press, 1989. 336 p.

Ferkin M. H., Sorokin E. S., Renfro M. W., Johnston R. E. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles // Physiology and Behavior. 1994. Vol. 55. P. 347 – 353.

Graevskaya B. M., Surov A. V., Meshersky I. G. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // Zeitschrift Versuchstierkunde. 1986. Vol. 28, № 1. P. 41 – 43.

Grocock C. A. Effects of age on photoinduced testicular regression, recrudescence, and refractoriness in the short-tailed field vole, *Microtus agrestis* // Biology of Reproduction. 1980. Vol. 23, № 1. P. 15 – 26.

Hoffman K. Photoperiod, pineal, melatonin and reproduction in hamsters // The Pineal Gland of Vertebrates Including Man. / eds. J. A. Kappers, P. Pevet. New York : Elsevier North-Holland Biomedical Press, 1979. P. 397 – 415.

Leonard S. T., Ferkin M. H. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and the attractiveness of male odors to females // Advances in chemical signals in vertebrates / eds. R. E. Johnston, D. Müller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer Academic / Plenum Publishers, 1999. P. 437 – 443.

Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third edition. Vol. 2. / eds. D. E. Wilson, D. Reeder. Baltimore : The J. Hopkins University Press, 2005. 2142 p.

ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ КОНСПЕЦИФИКОВ И ИХ РОЛЬ

Neumann K., Michaux J., Maak S., Jansman A. H., Kayser A., Mundt G., Gattermann R. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 14, iss. 5. P. 1473 – 1483.

Powers J. B., Bergondy M. L., Matochik J. A. Male hamster sociosexual behaviors : effects of testosterone and its metabolites // *Physiology and Behavior*. 1985. Vol. 35, № 4. P. 607 – 616.

Reiter R. J. The pineal and its hormones in the control of reproduction in mammals // *Endocrine Reviews*. 1980. Vol. 1, № 2. P. 109 – 131.

Vanecek J. Cellular mechanisms of melatonin action // *Physiological Reviews*. 1998. Vol. 78, № 3. P. 687 – 721.

Wilson E. O. Sociobiology : The new synthesis. Cambridge : Belknap Press of Harvard University Press, 1975. 697 p.

Wilson J. The role of androgens in male gender role behavior // *Endocrine Reviews*. 1999. Vol. 20, № 5. P. 726 – 737.

Zucker L., Johnston P. G., Frost D. Comparative, physiological and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // *Progress in Reproductive Biology*. 1980. Vol. 5. P. 102 – 103.