

УДК 599.323.42:591.134

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА,  
УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ И КОРТИЗОЛА  
У САМЦОВ ХОМЯЧКОВ РОДА *ALLOCRICETULUS*  
(CRICETIDAE, MAMMALIA)**

**Е. В. Кузнецова, М. В. Кропоткина, Н. Ю. Феоктистова, А. В. Суров**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: grandusweet@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetidae, Mammalia). – Кузнецова Е. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. – Проведено сравнение сезонной динамики массы тела, уровня половых стероидов (тестостерона, прогестерона) и глюкокортикоида (кортизола) в сыворотке крови у самцов двух видов рода *Allocricetulus*. Животных содержали в условиях естественного светового и температурного режимов в защищенном от дождя и снега помещении. Показано, что достоверные сезонные изменения характерны для всех исследуемых показателей. При этом динамика массы тела у обоих видов сходна – вес повышается в весенне-летний период и снижается осенью. Рост концентрации тестостерона у самцов приурочен к сезону размножения. Однако уровень и динамика прогестерона и кортизола различаются. У монгольского хомячка концентрация кортизола достоверно ниже во все сезоны годы и повышается в зимние месяцы. У хомячка Эверсмана он сохраняется на высоком уровне в течение всего года, кроме июля. Уровень прогестерона у хомячка Эверсмана мало меняется по сезонам, а у монгольского хомячка имеет ярко выраженный подъем в весенне-летний период. Предполагается, что выявленные различия в большей степени связаны с особенностями социального поведения, в том числе с отцовской заботой, которую проявляют самцы монгольского хомячка и не демонстрируют хомячки Эверсмана, чем с климатическими факторами.

*Ключевые слова:* *Allocricetulus curtatus*, *A. evermanni*, сезонная биология, тестостерон, прогестерон, кортизол, социальное поведение.

**Seasonal changes in body weight, hormones and behavior in hamster males (*Allocricetulus*; Cricetidae, Mammalia) – Kuznetzova E. V., Kropotkina M. V., Feoktistova N. Yu., and Surov A. V.** – Comparison of seasonal dynamics of body weight, sexual steroids (testosterone, progesterone) and glucocorticoid (cortisol) in males of two close related species *Allocricetulus* was carried out. Animals were maintained under natural light and temperature regime in cages protected from rain and snow. It is shown that seasonal changes are characteristic for all studied parameters. Thus dynamics of body weight in both species is similar – the weight raises during the spring-summer period and goes down by the fall. Increase of testosterone concentration is dated for a reproduction season. However level and dynamics of a progesterone and cortisol are differed: cortisol concentration of Mongolian hamster is significantly lower during all seasons and rises in winter. While Eversman hamster preserves high level of it within the year, except of July. Progesterone level at Eversman hamster is changed by seasons a little, but the Mongolian hamster has strongly pronounced lifting during the spring-and-summer period. We suppose that the revealed distinctions in a greater degree are connected with social behavior, including paternal care which is shown by males of the Mongolian and absent in Eversman hamster, than with climatic factors.

*Key words:* *Allocricetulus curtatus*, *A. evermanni*, seasonal biology, testosterone, progesterone, cortisol, social behavior.

## ВВЕДЕНИЕ

Монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus* Allen, 1925) и хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) – мелкие грызуны с массой тела 50 – 85 г, систематически близки и принадлежат к роду эверсмановых хомячков (*Allocricetulus* Argyropulo, 1932) (Mammal Species of the World, 2005; Павлинов, 2006). Эти виды различаются числом хромосом (у монгольского хомячка  $2n = 20$ , а у хомячка Эверсмана  $2n = 26$ ), их ареалы аллопатричны. Монгольский хомячок обитает на востоке и северо-востоке Китая, в Монголии и России (на юге Тувы). Хомячок Эверсмана распространен от Нижнего Поволжья до Северного Сибиря. Несколько различается их биотопическая приуроченность: монгольский хомячок обитает в закрепленных песках, солянковых и солянко-злаковых полупустынях, реже в щебнистой полупустыне, на останцах и в карагановой степи. Хомячок Эверсмана – в равнинных степях, полупустынях. На севере ареала проникает в лесостепь (Павлинов, 2006), часто селится в агроландшафтах (Слудский и др., 1977; Nechay, 2000). Тем не менее, с учетом того, что их ареалы близко подходят друг к другу, климатические условия можно считать сходными.

Принципиальные же отличия касаются социального поведения. Самцы и самки хомячка Эверсмана крайне агрессивны, как при внутри-, так и межполовых контактах, что исключает возможность их содержания парами и какую-либо заботу самцов о детенышах (Рюриков и др., 2003; Суров, 2006). В отличие от хомячка Эверсмана монгольские хомячки при парном содержании ведут себя миролюбиво, регулярно проявляют аллогруминг. После появления на свет выводка самцы активно заботятся о детенышах: греют и вылизывают их (Феоктистова и др., 2013). Подобное поведение редко отмечается у грызунов, в том числе у представителей подсемейства хомяковых (*Cricetinae*) (Громов, 2013). Ранее проявление активной заботы о детенышах у самцов было отмечено у хомячка Кэмпбелла «западной» филогруппы (Феоктистова, 2008; Wynne-Edwards, 2003).

Забота о детенышах связана с рядом гормональных изменений. Было показано, что у «заботливых» самцов грызунов после появления в семье детенышей происходит падение в плазме крови уровня тестостерона и кортизола (Brown et al., 1995; Wynne-Edwards, Reburn, 2000). При этом уровень прогестерона у самцов-отцов одних видов может понижаться (Trainor et al., 2003; Scheneider et al., 2003, 2009), а у других, напротив, повышаться (Schum, Wynne-Edwards, 2005).

Таким образом, при значительном внешнем сходстве и потенциально сходных адаптациях к переживанию неблагоприятных условий у исследуемых видов имеются значительные различия в социальном поведении, включая родительскую заботу. Это может влиять на сезонную динамику половых стероидов и кортизола, выявление которой и явилось целью настоящего исследования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили с сентября 2012 по сентябрь 2014 г. В эксперименте использовали 8 половозрелых самцов от первого поколения хомячков Эверсмана, пойманных в Саратовском Заволжье, и 10 половозрелых самцов F1 и F2 монгольских хомячков, пойманных в Туве и Монголии в августе 2010 г. Животных содер-

## СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА, УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ

жали поодиночке, в необогреваемом помещении, в клетках размером  $21 \times 16 \times 14$  см, при естественном световом режиме и внешней температуре (г. Москва). В качестве гнездового материала использовали мох – сфагнум и хлопковую вату, в качестве подстилки – древесную стружку. Так как оба вида эверсмановых хомячков в природе потребляют в значительной степени высококалорийные животные корма (Флинт, Головкин, 1961; Flint, 1966), то помимо зернофуража и свежих овощей зверьки получали мясо (сырое или вареное), творог, яйца.

Взвешивание животных проводили ежемесячно. Во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов взятие крови производили один раз в месяц, в одно и то же время суток (с 10 до 11 ч утра) в количестве 0.4 – 0.5 мл. Кровь получали из подъязычной вены путем прокалывания иглой от шприца. Данная процедура занимала не более 30 с, поэтому уровень кортизола в сыворотке крови мог рассматриваться как базальный (Graevskaya et al., 1986). Сыворотку крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре  $-18^{\circ}\text{C}$  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).

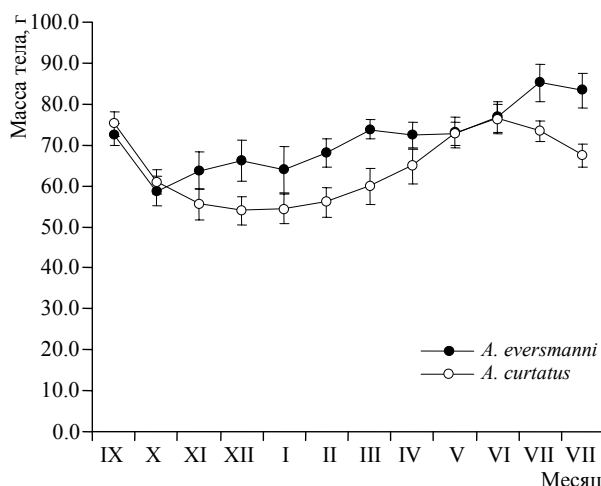
Для оценки сезонных различий в уровне гормонов и массы тела применяли непараметрический критерий Фридмана (Friedman ANOVA ( $T$ )). На первом этапе оценивали проявление сезонности в целом по 12 месяцам, затем разбивали год по 3 месяца (январь – февраль – март, февраль – март – апрель, март – апрель – май и т.д.), выделяя временные интервалы, когда наблюдались достоверные изменения в большую или меньшую сторону. Корреляцию динамики концентрации гормонов и массы тела животных определяли по ранговому критерию Спирмана, используя средние значения. Данные на диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ( $M \pm SE$ ). Анализ проводили с использованием программы Statistica 8.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом характер сезонных изменений массы тела обоих видов сходен – с наступлением холодного времени года масса тела снижается, достигая минимальных значений в октябре у хомячка Эверсмана ( $T = 14.25$ ,  $N = 8$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ) и в декабре – у монгольского хомячка ( $T = 15.8$ ,  $N = 10$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ) (рис. 1). В зимние месяцы масса тела достоверно не изменяется, а с весны начинается ее плавное увеличение. При этом у монгольского хомячка увеличение массы тела происходит более интенсивно, достигая предельных значений к июню, а у хомячка Эверсмана – в период с мая по июль ( $T = 9.75$ ,  $N = 8$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ).

Динамика базового уровня тестостерона у самцов обоих видов также сходна и до марта изменяется довольно синхронно (рис. 2). Однако у монгольского хомячка достоверное увеличение концентрации тестостерона происходит дважды: с февраля по апрель ( $T = 12.67$ ,  $N = 10$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ) и с июня по август ( $T = 6.2$ ,  $N = 10$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ ), а у хомячка Эверсмана содержание тестостерона достигает максимума в марте, а затем снижается к сентябрю. В целом у монгольского хомячка

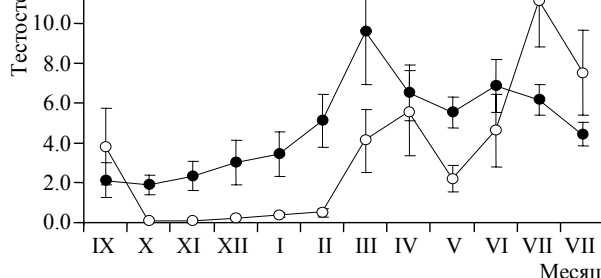
уровень тестостерона был ниже, чем у хомячка Эверсмана, в течение всего года, кроме летних месяцев (см. рис. 2).



**Рис. 1.** Сезонная динамика массы тела у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения  $\pm$  стандартная ошибка средней)

ского хомячка уровень кортизола возрастает с ноября по март ( $T = 18.8$ ,  $N = 10$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ), т.е. в период наиболее низких внешних температур, а затем плавно снижается и остается практически неизменным до следующей зимы (рис. 4).

У самцов хомячка Эверсмана в осенне-зимний период уровень кортизола был постоянно высоким. Однако на этом фоне в феврале 2014 г. наблюдался еще больший его подъем ( $T = 12.25$ ,  $N = 8$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ ). В марте уровень гормона начинает снижаться ( $T = 9.75$ ,  $N = 8$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ ), достигая минимума в июле (см. рис. 4).



**Рис. 2.** Сезонная динамика уровня тестостерона у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения  $\pm$  стандартная ошибка средней)

Динамика уровня прогестерона у самцов эверсмановых хомячков существенно различается. В то время как у хомячка Эверсмана уровень этого гормона остается низким на протяжении всего года, у самцов монгольского хомячка он достоверно повышается в апреле – июне ( $T = 9.8$ ,  $N = 107$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ ), а затем в сентябре (рис. 3).

Уровень кортизола у монгольского хомячка был ниже по сравнению с хомячком Эверсмана во все сезоны года. Сезонная динамика кортизола у этих видов также различается. У монгольского хомячка уровень кортизола возрастает с ноября по март ( $T = 18.8$ ,  $N = 10$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.001$ ), т.е. в период наиболее низких внешних температур, а затем плавно снижается и остается практически неизменным до следующей зимы (рис. 4).

Корреляция массы тела с уровнем кортизола в сыворотке крови обоих видов отрицательна и достоверна ( $R = -0.67$  для монгольского хомячка,  $P < 0.05$  и  $R = -0.66$  – для хомячка Эверсмана,  $P < 0.05$ ). Тестостерон, напротив, положительно коррелирует с массой тела ( $R = 0.8$  и  $R = 0.67$  соответственно,  $P < 0.05$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Характер изменения массы тела в течение года у эверсмановых хомячков сходен с таковым у незимоспящих видов или видов, демонстрирующих торпор. Снижение массы тела в зимний период показано у целого ряда грызунов, как из лабораторных, так и из природных популяций: *Arvicola terrestris*, *Meriones meridianus*, *Chionomys gud*, *Apodemus agrarius*, *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis gregalis*, *M. g. major*, *M. middendorfi* и др. (Пантелеев, 1983), в том числе, у хомячков рода *Phodopus* (Феоктистова, Найдено, 2007; Феоктистова, 2008). Эверсмановы хомячки в осенне-зимний период также могут демонстрировать нерегулярные периоды гипотермии (продолжительностью до двух суток), но не впадают в продолжительную спячку (Ушакова и др., 2010; Феоктистова и др., 2013; Клевезаль и др., 2015).

Уровень половых гормонов у млекопитающих коррелирует не только с репродуктивным успехом, энергетическими затратами особи (Новиков, 2007), но и с силой иммунного ответа (Мак и др., 2002; Folstad, Karter, 1992). Известно, что у сезонно размножающихся видов (в частности, грызунов) уровень половых стероидов обычно выше в сезон размножения, что, как правило, контролируется длительностью фотопериода (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999). Анализ полученных нами данных по содержанию тестостерона в плазме крови свидетельствует о сходном характере изменений этого гормона у эверсмановых хомячков, но если основной пик у хомячка Эверсмана приходится на весеннее время, то у монгольского хомячка он сдвинут на лето – период наибо-

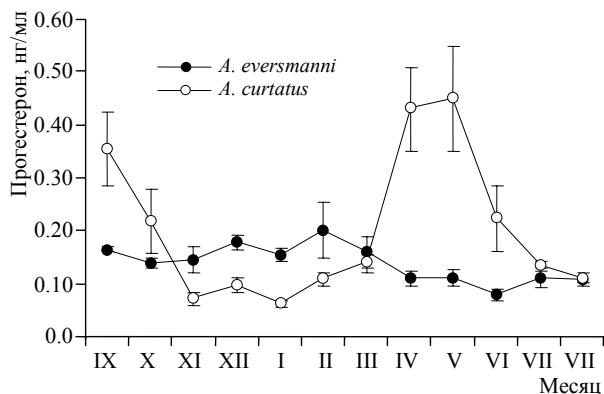


Рис. 3. Сезонная динамика уровня прогестерона у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения  $\pm$  стандартная ошибка средней)

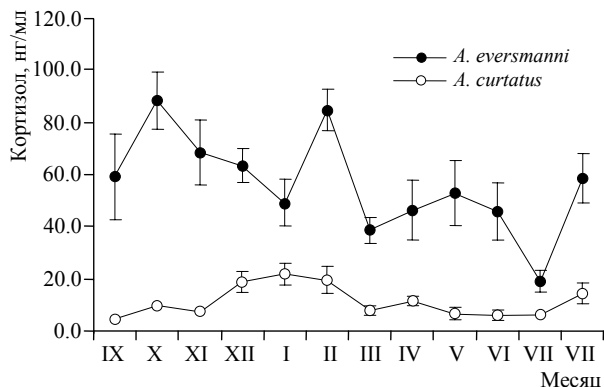


Рис. 4. Сезонная динамика уровня кортизола у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения  $\pm$  стандартная ошибка средней)

лее интенсивного размножения. Сходная с монгольским хомячком картина сезонной динамики тестостерона наблюдается у хомячка Роборовского (*P. roborovskii*), у которого второй более высокий пик тестостерона наблюдается именно летом (Feoktistova, Meschersky, 2005). Интересно, что среди самцов хомячка Эверсмана в осенне-зимние месяцы (когда уровень тестостерона в целом низкий), также как и у хомячков Роборовского, встречаются самцы с высоким содержанием этого гормона в крови, что подтверждает возможность зимнего размножения этих видов (Щепотьев, 1959; Феоктистова, 2008). У монгольского хомячка подобного не наблюдается, и уровень тестостерона у всех исследованных самцов был ниже, чем у хомячка Эверсмана во все сезоны, кроме двух летних месяцев. Как показали исследования В. С. Громова и В. В. Вознесенской, корреляции уровня тестостерона, агрессивности и проявления родительской заботы в значительной степени зависят от пространственно-этологической структуры конкретного вида. Если у одних видов повышенный уровень тестостерона усиливает агрессивные мотивации и ослабляет родительскую заботу, то у других он может даже стимулировать проявление заботы о детенышах со стороны отца (Громов, Вознесенская, 2013). Исходя из результатов нашего исследования, мы можем предполагать разную пространственно-этологическую структуру и систему спаривания у исследованных видов эверсмановых хомячков.

Отдельного обсуждения требует характер сезонных изменений базового уровня прогестерона в периферической крови. Как показано в ряде работ, прогестерон у самцов также может стимулировать родительскую заботу. У самцов хомячка Кэмпбелла «западной» филогруппы уровень прогестерона перед рождением выводка и сразу после появления на свет детенышей выше, чем в другое время (Schum, Wynne-Edwards, 2005). У монгольского хомячка повышенный уровень прогестерона наблюдается с апреля по июнь, т.е. в период рождения и выкармливания потомства, что может свидетельствовать о его важной роли в запуске механизма «самцово́й заботы».

Характер изменения базового уровня кортизола в плазме крови самцов монгольского хомячка сходен с джунгарским хомячком (*P. sungorus*) (Феоктистова, 2008). Достоверно более низкие значения уровня кортизола в период размножения у самцов этого вида свидетельствует об отрицательной связи адrenокортикальной и репродуктивной активности, что дает возможность максимизировать репродуктивный успех, исключив отрицательное влияние глюкокортикоидов на репродуктивные функции (Роговин, Мошкин, 2007). Некоторый подъем уровня кортизола в зимние месяцы можно интерпретировать как реакцию на холодовой стресс (Moshkin et al., 2002; Ivanov et al., 2014). У самцов хомячка Эверсмана более высокий уровень кортизола в течение всего года, напротив, может свидетельствовать о высокой стресс-реактивности вида и более напряженных внутривидовых отношениях по сравнению с монгольским хомячком, а выраженный пик в феврале 2014 г. – об ответе на экстремально низкую температуру именно в этом месяце.

Таким образом, сезонные особенности динамики тестостерона, прогестерона и кортизола у самцов рода *Allocricetulus* свидетельствуют о разных социальных стратегиях этих видов. Для монгольского хомячка данные хорошо согласуются с

толерантностью к особям противоположного пола и проявлением отцовской заботы у этого вида. Для хомячка Эверсмана – с высокой агрессивностью к конспецификам и, соответственно, полным отсутствием заботы о детенышах со стороны отца.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-31325 мол\_а) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа».*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов В. С. Забота о потомстве у грызунов : физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 338 с.

Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов грызунов: корреляционный анализ // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 5. С. 583 – 591.

Клевезаль Г. А., Феоктистова Н. Ю., Щепоткин Д. В., Суров А. В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 2. С. 259 – 272.

Мак В. В., Панов В. В., Добровольский А. К., Мошкин М. П. Сопряженная изменчивость иммунореактивности и агрессивности у самцов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1260 – 1264.

Новиков Е. А. Экономия ресурсов как основа адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* : Rodentia) к подземному образу жизни // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 67, № 4. С. 268 – 277.

Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М. : Изд-во МГУ, 2006. 287 с.

Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М. : Наука, 1983. 265 с.

Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрих к давно написанной картине) // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244 – 267.

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

Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмагилов М. И., Капитонов В. И., Страутман Е. И., Федосенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата : Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Суров А. В. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 238 с.

Ушакова М. В., Феоктистова Н. Ю., Петровский Д. В., Гуреева А. В., Найдено С. В., Суров А. В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 415 – 422.

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., Найдено 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.

Феоктистова Н. Ю., Найдено С. В., Суров А. В., Менчинский К. М. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*, Allan 1940, Cricetinae, Rodentia) // Экология. 2013. № 1. С. 60 – 64.

- Флинт В. Е., Головкин А. Н. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 57 – 75.
- Щепотьев Н. В. О зимней активности хомячка Эверсмана // Природа. 1959. № 7. С. 113.
- Brown R. E., Murdoch T., Murphy P. R., Moger W. H. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups // Hormones and Behavior. 1995. Vol. 29. P. 474 – 491.
- Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G. Seasonal changes in desert hamster *Phodopus roborovskii* breeding activity // Acta Zoologica Sinica, 2005. Vol. 51, № 1. P. 1 – 6.
- Flint W. E. Die Zwerghamster der Palaarctischen fauna. Wittenberg : A. Ziemgen Verl., 1966. 99 s.
- Folstad I., Karter A. J. Parasites, bright males and immunescompetence handicap // Amer. Naturalist. 1992. Vol. 139. P. 603 – 622.
- Graevskaya B. M., Surov A. V., Mesherski I. G. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // Zeitschrift für Versuchstierkunde. 1986. Vol. 28, № 1 – 2. P. 41 – 43.
- Ivanov E. A., Sidorchuk N. V., Rozhnov V. V., Naidenko S. V. Noninvasive Estimation of the Hypothalamic – Pituitary – Adrenal System Activity in the Far East Leopard // Doklady Biological Sciences. 2014. Vol. 456. P. 165 – 168.
- 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. Acad. Plenum Publ., 1999. P. 437 – 443.
- Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / eds. D. E. Wilson, D. Reeder. Baltimore : The J. Hopkins University Press, 2005. Vol. 2. P. 1039 – 1046 p.
- Moshkin M. P., Novikov E. A., Kolosova I. E., Surov A. V., Telitsina A. Yu., Osipova O. A. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // J. of Mammalogy. 2002. Vol. 83, № 2. P. 458 – 466.
- Nechay G. Status of hamster *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus Newtoni* and other hamster species in Europe // Nature and environment. Strasburg : Council of Europe Publ., 2000. № 106. 73 p.
- Schneider J. S., Burgess C., Horton T. H., Levin J. E. Effects of progesterone on male-mediated infant-directed aggression // Behavioural Brain Research. 2009. Vol. 199, № 2. P. 340 – 344.
- Schneider J. S., Stone M. K., Wynne-Edwards K. E., Horton T. H., Lydon J., O'Malley B., Levine J. E. Progesterone receptors mediate male aggression toward infants // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2003. Vol. 100. P. 2951 – 2956.
- Schum J. E., Wynne-Edwards K. E. Estradiol and progesterone in parental and non-parental hamsters (*Phodopus*) becoming father : conflict with hypothesized roles // Hormones and Behavior. 2005. № 47. P. 410 – 418.
- Trainor B. C., Bird I. M., Alday N. A., Schneider J. S., Marler C. A. Variation in aromatase activity in the medial preoptic area and plasma progesterone is associated with the onset of parental behavior // Neuroendocrinology. 2003. Vol. 78. P. 36 – 44.
- Wynne-Edwards K. E. From dwarf hamster to daddy : the intersection of ecology, evolution, and physiology that produces paternal behavior // Advances in the Study of Behavior. 2003. Vol. 32. P. 207 – 261.
- Wynne-Edwards K. E., Reburn C. J. Behavioural endocrinology of mammalia fatherhood // Trends Ecol. Evol. 2000. Vol. 15. P. 464 – 468.
- Zucker I., Johnston P. G., Frost D. Comparative, physiological and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // Prog. Reprod. Biol. 1980. № 5. P. 102 – 103.