

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ВОДЯНОЙ ПОЛЁВКИ *ARVICOLA AMPHIBIUS* L. В РАННИЙ ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

¹М.О. Петрова, магистрант

²Г.Г. Назарова, доктор биологических наук

²Л.П. Проскурняк, младший научный сотрудник

¹С.П. Князев, кандидат биологических наук

¹Новосибирский государственный аграрный университет,
Новосибирск, Россия

²Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, Россия

E-mail: knyser@rambler.ru

Ключевые слова: водяная полёвка, социальное поведение, социальный статус, онтогенез, соотношение полов в выводке

Реферат. *Изучено влияние пола и возраста детенышей, а также массы тела матери, величины и полового состава пометов на онтогенез социального поведения водяных полёвок *Arvicola amphibius* L. С этой целью проведены экспериментальные тестирования взаимодействий между детёнышами каждого выращиваемого в лабораторных условиях выводка в два ключевых периода постнатального онтогенеза. Всего экспериментально исследован онтогенез поведения 88 детёнышей водяных полёвок в 19 выводках. Регистрировали поведение в процессе тестов при ссаживании детенышей всего помета на нейтральной арене – первый раз в возрасте 10 дней и повторно в возрасте 20 дней. При тестировании оценивали двигательную активность и элементы миролюбивого и агрессивного поведения. Результаты показали, что самки чаще, чем самцы, демонстрируют миролюбивые формы социального поведения. Установлена отрицательная зависимость частоты миролюбивых контактов между сибсами от массы тела матери после родов и доли самцов в помете. При достижении полёвками 20-дневного возраста частота миролюбивых телесных контактов между сибсами уменьшается, а агрессивных – увеличивается. Межполовые отличия частоты агрессивных контактов не обнаружены. Установлено, что частота агрессивных контактов с сибсами, инициированных самками, положительно связана с величиной пометов, в которых они родились и выросли, а агрессивность самцов от величины их выводков не зависит.*

EXPERIMENTAL INVESTIGATION OF SOCIAL BEHAVIOR ONTOGENESIS OF *ARVICOLA AMPHIBIUS* L. IN THE EARLY POSTNATAL PERIOD

¹ Petrova M.O., MSc-student

² Nazarova G.G., Doctor of Biological Sc.

² Proskurniak L.P., Junior Research Fellow

¹ Kniazev S.P., Candidate of Biology

¹Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

²Institute of Systematics and Animal Ecology SD RAS, Novosibirsk, Russia

Key words: water vole, social behavior, social status, ontogenesis, relation between the genders in the breed.

Abstract. *The paper explores the influence of littering sex and age, as well as mother's body weight, size and sex composition of breed onto the ontogenesis of social behavior of water vole *Arvicola**

amphibius L. The authors conducted experiments and explored the relation among the littlings of each breed in two key periods of postnatal ontogenesis. The authors explored behavior ontogenesis of 88 water voles' littlings in 19 breeds. The behavior was recorded conducting the tests by means of placing the littlings on a neutral arena; first time it was conducted when the littlings aged 10 days and then at the age of 20 days. The researchers evaluated motor activity and elements of peaceful and aggressive behavior. The results showed that females more often demonstrate peaceful forms of social behavior than males. Negative relationship between frequency of peaceful contacts among the littlings on the mother's body weight after birth and the proportion of males in the breed. When water voles age 20 days, the frequency of peaceful contacts among the littlings decreases, and the frequency of aggressive contacts increases. Inter-sex differences in the frequency of aggressive contacts have not been detected. The authors found out that aggressive contacts among sibs are initiated by females. The frequency of these contacts relates to the number of breeds in which they were born and grew up, while the aggressiveness of males does not depend on the amount of their breeds.

Водяная полевка *Arvicola amphibius L.* (Rodentia, Cricetinae) представляет интерес для лабораторного животноводства как перспективный новый вид, поскольку характеризуется широкой вариабельностью окраски шерстного покрова, пластичностью физиологических и поведенческих характеристик. В природе водяная полевка – важный элемент биоценозов, а в годы высокой численности – вредитель полевых культур, древесной растительности и пастбищ [1–3]. В экспериментальной биологии она стала новым и перспективным видом лабораторных животных для исследования различных важных вопросов теоретической и прикладной проблематики [4–6].

На протяжении последних десятилетий проводятся полевые и экспериментальные исследования популяционной экологии и адаптивного потенциала этого вида. Выяснено, что социальное поведение водяных полевок зависит от сезона года и популяционной численности [7] и играет ключевую роль в регуляции внутривидовых территориальных отношений, выборе брачного партнера и реализации отдельных звеньев репродуктивной функции [5].

Изучение онтогенеза поведения имеет как теоретическое, так и практическое значение, прежде всего, в отношении перспектив введения в культуру новых видов млекопитающих и планирования зоотехнической работы с лабораторными коллекциями.

Онтогенез поведения – усложнение организации поведения, появление его новых

форм в результате непрерывного взаимодействия между организмом и средой в процессе его развития [8]. Период новорожденности является критическим, поскольку на этом этапе апробируются важнейшие реакции организма на факторы окружающей среды и закладываются физиологические функции и поведение взрослого животного [9]. На физиологические функции и поведение млекопитающих существенное влияние оказывают факторы материнской и семейной среды [10]. Частота тактильной стимуляции со стороны матери в неонатальный период предопределяет материнское поведение дочерей, что ранее было показано на мышах [11]. У многоплодных млекопитающих индивидуальные различия по поведению могут быть обусловлены не только физиологическими и поведенческими особенностями матери, но и взаимодействиями между сибсами. Роль сибсового окружения, а именно, величины и полового состава пометов, в формировании социального поведения грызунов, в том числе и водяной полевки, изучена слабо.

Цель исследования – изучить закономерности онтогенеза социального поведения водяной полевки в ранний постнатальный период.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены на водяных полках, содержащихся в 2017 г. в виварии лаборатории популяционной экологии и генетики ИСиЭЖ СО РАН. Кормящие самки

с детенышами содержались (каждый выводок отдельно) в клетках размером 48×25×25 см. В качестве подстилки использовали сено. Доступ к воде и корму (распаренная зерновая смесь, морковь, зелень) был неограниченным. Температура в помещении была комнатной и поддерживалась в диапазоне 18–22°C, световой режим – естественный.

Всего экспериментально исследован онтогенез поведения 88 детёнышей водяных полёвок в 19 выводках. В пометах было по 3–6 детенышей, в среднем $5,0 \pm 0,3$. Соотношение полов (доля самцов) варьировало от 0,00 до

0,83. Детенышей каждого помета тестировали дважды: в возрасте 10 и 20 дней. В возрасте 10 дней тестировано 46 самок и 42 самца, а в возрасте 20 дней соответственно 45 и 40 особей. Таким образом, соотношение самцов и самок в исследованной выборке не отличалось достоверно от теоретически ожидаемого 1:1.

Возраст матерей исследуемых пометов ($n = 19$) составлял 12–15 мес. В качестве характеристики физического состояния матерей использовали массу тела после родов. Сведения о размерах выборок приведены в табл. 1.

Таблица 1

Число исследованных выводков и протестированных в них особей молодняка водяной полёвки
The number of explored breeds and littings of water vole

Возраст	Число			
	выводков	особей	в том числе	
			самок	самцов
10 дней	19	88	46	42
20 дней	19	85	45	40

Тестирование проводили с 10.00 до 13.00 ч в круглой арене диаметром 50 см. Перед каждым тестом арену тщательно промывали водой и протирали спиртом. Для адаптации всех детенышей выводка помещали в цилиндр из прозрачного пластика (диаметр – 15 см, высота – 20 см), расположенный в центре арены. Через 3 мин цилиндр убрали и в течение 5 мин с помощью видеозаписи регистрировали поведенческие акты между всеми детенышами. При просмотре видеозаписей подсчитывали число актов двигательной активности, телесных контактов с сибсами, инициированных каждым детенышем: контакты в покое, подлезание под кого-либо, налезание, перелезание. Кроме вышеописанных видов взаимодействия и двигательной активности, учитывали также элементы агрессивного поведения (агрессивный выпад, атака и драка).

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы Statistica 6.1 помощью классических методов биометрии: корреляционного анали-

за, дисперсионного анализа (двухфакторных комплексов), множественного регрессионного анализа. Сравнение средних проводили с помощью критериев Манна-Уитни или Стьюдента, в зависимости от характера распределения признака.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение числа миролюбивых и агрессивных поведенческих актов протестированных выводков водяной полёвки (рис. 1) не соответствовало нормальному закону: критерий Колмогорова-Смирнова оказался равен $d = 0,19$ ($P < 0,01$) и $d = 0,28$ ($P < 0,01$) соответственно.

Далее мы исследовали возможное влияние различных факторов на вариабельность поведенческих актов молодых водяных полёвок.

Влияние пола и возраста на социальное поведение. Миролюбивые контакты. Для выяснения влияния возраста и пола животных на частоту миролюбивых контактов (телесный контакт в покое, налезание, подле-

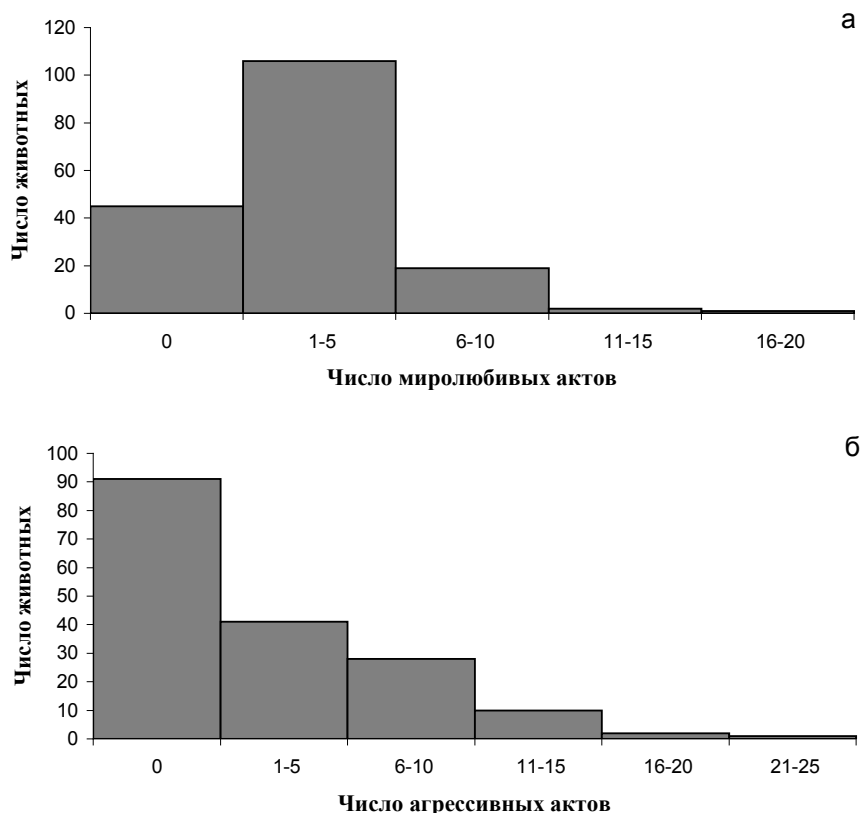


Рис. 1. Распределение числа актов социального поведения в тестах:
 а – миролюбивые акты; б – агрессивные акты
 The distribution of the number of acts of social behavior in the tests:
 a – loving acts; b – aggressive acts

вание, перелезание) применяли модуль программы Statistica 6.1 «Обобщенные линейные модели», или GLM. Для характеристики распределения зависимой переменной (сумма всех телесных контактов) использовали рас-

пределение Пуассона, а в качестве функции связи – логарифм.

Результаты статистического оценивания влияния возраста и пола представлены в табл. 2.

Таблица 2

Результаты оценивания влияния пола и возраста на частоту миролюбивых контактов с помощью GLM
 Evaluation results of the impact caused by sex and age on the frequency of peaceful contacts by means of GLM

Показатель	Значения факторов	Параметры уравнения регрессии	Стандартная ошибка	Статистика Вальда	P
Свободный член		0,82	0,05	251,17	< 0,001
Возраст	10 дней	0,30	0,05	35,44	<0,001
Пол	Самец	-0,12	0,05	6,39	0,01

Рисунок 2, а иллюстрирует возрастные изменения частоты миролюбивых поведенческих актов у детёнышей водяных полёвок. В возрасте 10 дней среднее число миролюбивых контактов было выше, чем в возрасте 20 дней.

Выяснено также, что самки инициировали такие контакты чаще, чем самцы (см.

рис. 2, б). В частности, самки чаще, чем самцы, проявляли такие формы миролюбивого поведения по отношению к сибсам, как телесные контакты в покое (соответственно $1,05 \pm 0,12$ и $0,66 \pm 0,13$, $P < 0,05$) и подлезания под сибсов (соответственно $0,81 \pm 0,13$ и $0,38 \pm 0,13$, $P < 0,05$).

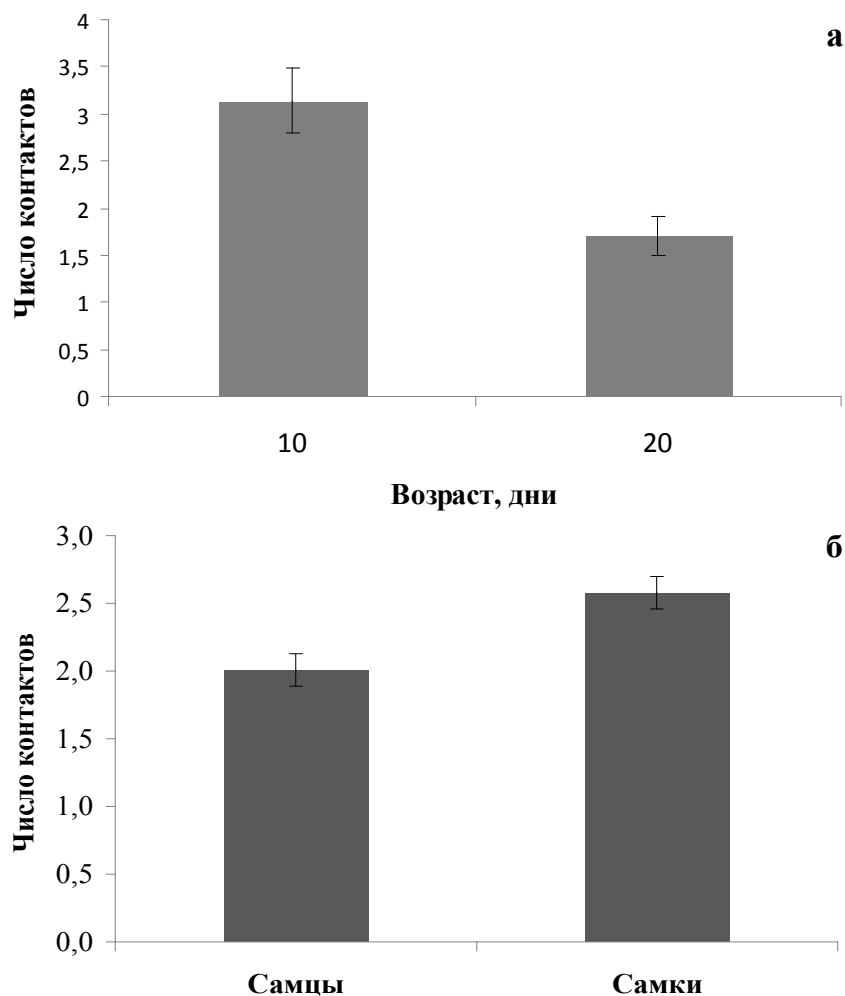


Рис. 2. Влияние возраста (а) и пола (б) на частоту миролюбивых контактов между сибсами
Influence of age (a) and gender (b) on the frequency of peace-loving contacts between siblings

Агрессивные контакты. Как показали результаты статистического анализа с применением GLM (табл. 3) и сравнение выборочных средних, возраст статистически высокодостоверно влияет на частоту проявления агрессивных поведенческих актов: с возрастом агрессивность полевок повыша-

лась, а число миролюбивых взаимодействий соответственно снижалось (рис. 3). При этом влияние пола на агрессивное поведение молодняка оказалось недостоверным: среднее число агрессивных поведенческих актов у самок и самцов не различалось: $2,12 \pm 0,28$ и $2,71 \pm 0,31$.

Таблица 3

Результаты оценивания влияния пола и возраста на частоту агрессивных контактов с помощью GLM
Evaluation results of the impact caused by sex and age on the frequency of aggressive contacts by means of GLM

Показатель	Значения факторов	Параметры уравнения регрессии	Стандартная ошибка	Статистика Вальда	Р
Свободный член		-0,54	0,22	5,92	< 0,05
Возраст	10 дней	-2,33	0,22	107,28	<0,001
Пол	Самец	-0,08	0,04	2,95	0,08

Влияние массы тела матери, величины помета и соотношения полов на индивидуальное и социальное поведение. Оценку влияния комплекса факторов раннего разви-

тия – физического состояния матери, численного и полового состава пометов – на двигательную активность и миролюбивое социальное поведение полевок в ювенильном возраст-

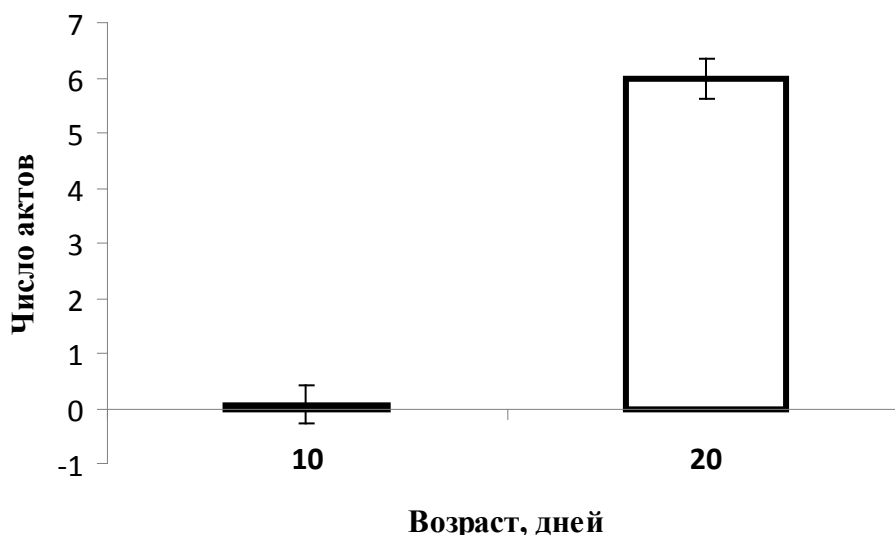


Рис. 3. Число агрессивных поведенческих актов с сибсами в разном возрасте
The number of aggressive behavioral acts with siblings at different ages

те проводили с помощью GLM. В качестве категориальных переменных использовали возраст и пол животных, а в качестве непрерывных предикторных переменных – массу матери после родов, величину помета и соотношение полов при рождении (доля самцов среди новорождённых водяных полёвок).

Двигательная активность. При обработке полученных данных обнаружено достоверное влияние возраста на двигательную активность молодняка ($df = 1$, статистика Вальда – 324,22, $P < 0,05$) и отсутствие влияния пола ($df = 1$, статистика Вальда – 1,22, $P > 0,05$).

С возрастом двигательная активность повышалась. Так, у 10-дневных полевок в среднем зарегистрировано в тесте $7,16 \pm 0,46$ акта двигательной активности, а у 20-дневных – $16,94 \pm 0,97$ ($t = 10,91$, $P < 0,001$).

Установлено достоверное отрицательное влияние физических кондиций матери на двигательную активность её детенышей ($df = 1$, статистика Вальда – 14,10, $P < 0,001$). И в первом, и во втором тесте детеныши более крупных (на момент родов) матерей двигались меньше (рис. 4). Величины статистически достоверных коэффициентов корреляции между

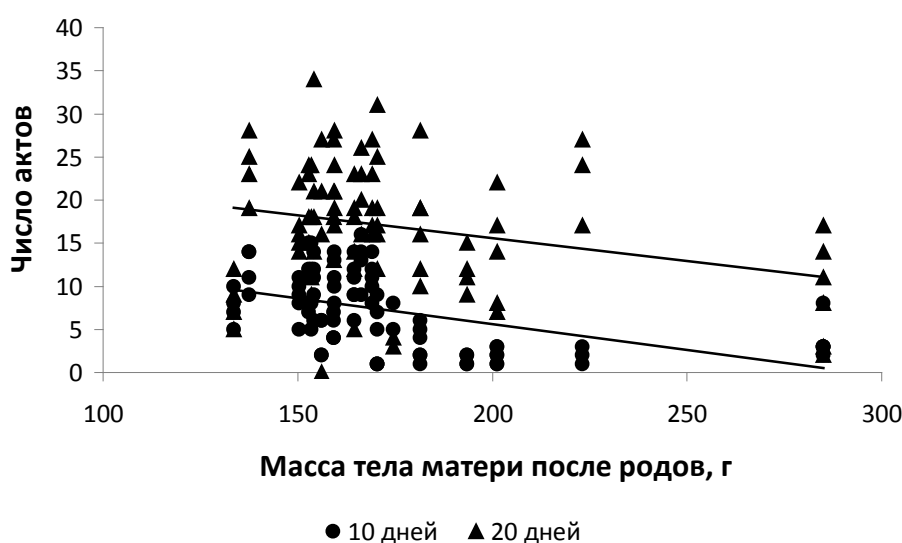


Рис. 4. Корреляции между массой тела матерей после родов и двигательной активностью их потомства в возрасте 10 и 20 дней
Correlations between the weight of mothers after childbirth and the motor activity of their offspring at the age of 10 and 20 days

массой тела матерей после родов и двигательной активностью их потомства в возрасте 10 и 20 дней равны $r = -0,49$ ($n = 88$, $P < 0,001$) и $r = -0,27$ ($n = 85$, $P < 0,05$) соответственно. Таким образом, потомство матерей с лучшими физическими кондициями в период молочного вскармливания характеризуется более низкой двигательной активностью.

Миролюбивые контакты. Статистический анализ данных с использованием GLM подтвердил наличие достоверного влияния возраста детёнышей на частоту тактильных миролюбивых контактов между сибсами ($df = 1$, статистика Вальда – 21,93, $P < 0,001$). Кроме этого, установлено высокодостоверное влияние на этот показатель массы тела матери после родов ($df = 1$, статистика Вальда – 35,65, $P < 0,001$) и доли самцов в помете ($df = 1$, статистика Вальда – 10,60, $P = 0,001$).

Рисунок 5 демонстрирует наличие отрицательной зависимости между массой тела матери после родов и частотой всех миролюбивых контактов между сибсами в возрасте 10 и 20 дней. Эта зависимость обусловлена, вероятно, более низкой двигательной

активностью детёнышей крупных матерей. Статистически значимое влияние физических кондиций матери на частоту миролюбивых актов социального поведения потомства выявлено только в раннем возрасте детёнышей. Коэффициент корреляции Спирмена между массой тела матерей и частотой миролюбивых поведенческих актов их детей в возрасте 10 дней составил $-0,26$ ($P < 0,05$), а в возрасте 20 дней он оказался слабым и недостоверным ($-0,16$; $P > 0,05$).

Анализ связи между частотой миролюбивых контактов между сибсами и долей самцов в помете показал, что она обнаруживается только в раннем возрасте, в период прозревания: для детёнышей в возрасте 10 дней частая корреляция, исключая влияние массы тела матери и величины помета, составила $-0,32$ ($P < 0,001$). Обнаруженная зависимость свидетельствует о том, что в этом возрасте юные самки более миролюбивы, чем самцы. В возрасте 20 дней зависимость миролюбивого социального поведения от полового состава пометов уже не выявлена.

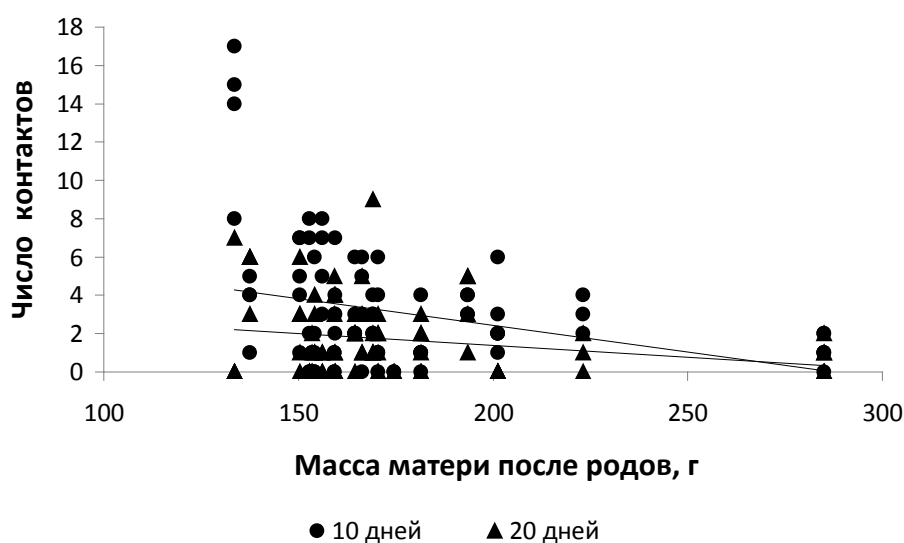


Рис. 5. Корреляции между массой тела матерей после родов и миролюбивым поведением их потомства в двух периодах раннего постнатального развития
Correlations between the weight of mothers after childbirth and the peaceful behavior of their offspring in two periods of early postnatal development

Агрессивные контакты. Наличие зависимости между агрессивностью потомства, физическими кондициями матерей, численным и половым составом пометов анализировали только в возрасте 20 дней, поскольку, как показано выше, в более раннем возрасте агрессивные контакты были единичными (см. рис. 4).

При статистическом анализе данных с помощью GLM в качестве категориальной пере-

менной использовали пол, а непрерывными предикторными были масса тела матери после родов, величина помета и соотношение полов при рождении.

Результаты статистического анализа представлены в табл. 4. Из них следует, что выраженность агрессивных взаимодействий между сибсами зависит от физических кондиций их матерей после родов, числа детенышей в помете и соотношения полов.

Таблица 4

Результаты статистического оценивания с помощью GLM влияния условий раннего развития на частоту агрессивных контактов между сибсами в возрасте 20 дней
GLM statistical assessment of the influence of early development conditions on the frequency of aggressive contacts among the sibs aged 20 days

Показатель	Значения факторов	Параметры уравнения регрессии	Стандартная ошибка	Статистика Вальда	P
Свободный член		3,56	0,35	101,64	<0,001
Масса матери после родов		-0,01	0,002	36,72	<0,001
Величина помета при рождении		0,13	0,05	5,62	<0,05
Доля самцов при рождении		-0,01	0,002	37,64	<0,001
Пол	Самец	0,03	0,05	0,40	0,52

Между выраженностью агрессивных взаимодействий детей-однопометников в возрасте 20 дней, с одной стороны, массой тела их матерей и долей самцов в пометах – с другой, обнаружены высокодостоверные отрицательные корреляции: соответственно $r_s = -0,27$, $P < 0,05$ и $r_s = -0,38$, $P < 0,001$ (рис. 6). Связь между агрессивностью потомства и массой тела матери может быть опосредована отрицательным влиянием физических кондиций матери на двигательную активность ее детенышей и вовлеченность в социальные взаимодействия с сибсами. Снижению частоты агрессивных контактов в пометах с преобладанием самцов может способствовать установление иерархических отношений между ними к возрасту отъема от матери.

Достоверная связь между частотой агрессивных поведенческих актов и величиной помета при рождении обнаружена только у самок. Детеныши-самки из больших пометов были более агрессивны при взаимодействии с сибсами. Частный коэффициент корреляции между частотой агрессивных поведенческих актов и величиной помета (при

исключении влияния массы тела матери после родов и полового состава помета) составил 0,28 ($P < 0,05$).

Таким образом, анализ результатов наших экспериментов позволяет сформулировать основные выявленные закономерности онтогенеза поведения водяной полевки в период раннего постнатального развития молодняка – от возраста наступления прозревания до возраста обретения самостоятельности. Мы выяснили, что на характер социальных взаимодействий между сибсами влияют физические кондиции матерей, величина помета и соотношение полов. В 20-дневном возрасте по сравнению с 10-дневным резко снижается частота миролюбивых контактов между сибсами и повышается частота агрессивных взаимодействий. Изменения в социальном поведении молодняка могут способствовать дезинтеграции пометов и последующему расселению сибсов с материнского участка обитания на новые территории, являясь несомненным фактором расширения ареала и более эффективного использования видом пригодных для жизни биоценозов.

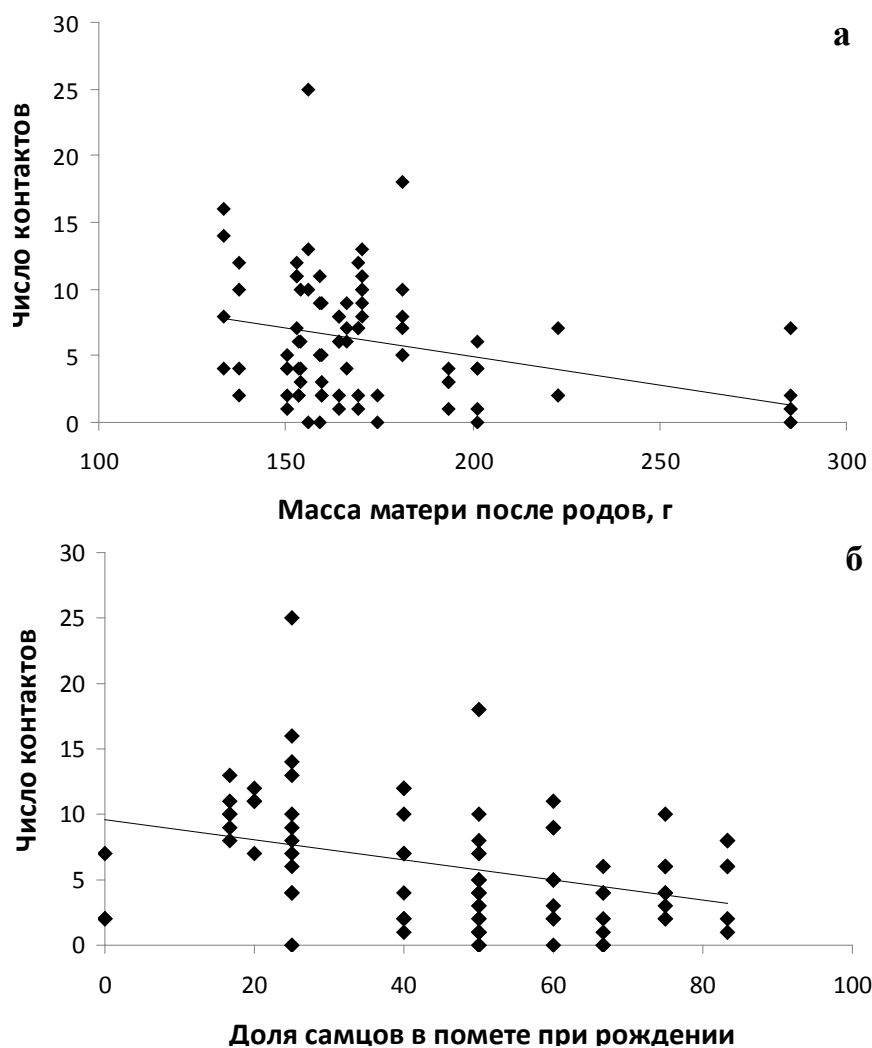


Рис. 6. Связь между агрессивным поведением потомства, массой тела матерей (а) и долей самцов в пометах (б)
The relationship between the aggressive behavior of the offspring, the weight of the mothers (a) and the proportion of males in litters (b)

Полученные нами результаты экспериментального изучения онтогенеза поведения лабораторных грызунов на примере детенышей водяных полевок, описанные в настоящей статье, а также опубликованные нами ранее [12–15], имеют как общебиологическое, так и практическое значение. Перспективы этих исследований связаны с тем, что полученные модели могут успешно применяться при решении базисных проблем экологии млекопитающих в природных экосистемах и их контролируемого разведения [16]. Новые сведения о факторах, влияющих на формирование социального поведения водяной полевки в раннем онтогенезе, могут быть использованы в мероприятиях по контролю численности

этого грызуна в природе. Это актуально для разработки прогнозных моделей экстраполяции динамики «волн жизни».

ВЫВОДЫ

1. На формирование социального поведения молодняка водяной полевки влияют факторы, связанные с условиями его раннего постнатального развития: величина помета (число детенышей в выводке), соотношение полов однопометников, физиологическое состояние их матерей.

2. От более крупных матерей происходят менее подвижные и менее агрессивные потомки, чем от матерей с меньшей массой тела.

3. Агрессивность детенышей водяной полевки не связана с их полом, но самки более контактны, чем самцы. Вследствие этого в пометах с численным преобладанием самок выше частота всех социальных взаимодействий – как миролюбивых, так и агрессивных.

4. В процессе раннего постнатального онтогенеза у водяных полевок изменяется репертуар социального поведения. На этапе

перехода молодняка от подсосного периода на самостоятельное питание частота миролюбивых контактов между однопометниками со статистической достоверностью снижается, но при этом возрастает их агрессивность.

Работа выполнена по Программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (VI.51.1.8)

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Водяная полевка. Образ вида* / П. А. Пантелеев (ред.). – М.: Наука, 2001. – 527 с.
2. *Влияние гидрологических условий на внутривидовую конкуренцию, структуру поселений и воспроизводство у водяной полевки *Arvicola terrestris** / В. Ю. Музыка, Г. Г. Назарова, М. А. Потапов [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2010. – № 5. – С. 827–833.
3. *The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics* / М. А. Potapov, V. G. Rogov, L. E. Ovchinnikova [et al.] // *Folia Zool.* – 2004. – Vol.53 (1). – P. 37–46.
4. *Назарова Г. Г., Евсиков В. И.* Влияние метаболических ресурсов в период беременности у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на вторичное соотношение полов // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 12. – С. 1488–1494.
5. *Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Потапов М. А.* Половой отбор и роль внутрисемейных отношений в реализации адаптивного потенциала млекопитающих // *Успехи современной биологии.* – 2014. – Т. 134, № 4. – С. 323–338.
6. *Генетические компоненты массы новорождённых у двух видов многоплодных млекопитающих* / Г. Г. Назарова, Л. П. Проскурняк, С. П. Князев, С. В. Никитин // *Научное обозрение.* – 2015. – № 20 (октябрь). – С. 26–36.
7. *Социальное поведение самцов водяной полёвки *Arvicola amphibius* L. в зимний и весенний сезоны* / Г. Г. Назарова, С. П. Князев, К. И. Старченко [и др.] // *Вестн. НГАУ.* – 2016. – № 3 (40). – С. 84–91.
8. *Feldman R.* Sensitive periods in human social development: New insights from research on oxytocin, synchrony, and high-risk parenting // *Development and Psychopathology.* – 2015. – Vol. 27. – P. 369–395.
9. *Назарова Г. Г., Евсиков В. И.* Наследуемая по материнской линии способность накапливать жировые резервы в период беременности повышает жизнеспособность и репродуктивный потенциал дочерей (на примере водяной полевки, *Arvicola amphibius*) // *Докл. Акад. наук.* – 2012. – Т. 445, № 6. – С. 704.
10. *Development of the social behavior of two mice species with contrasting social systems* / P. Szenczi, O. Bánszegi, Z. Groó, V. Altbäcker // *Aggress. Behav.* – 2012. – Vol. 38 (4). – P. 288–97.
11. *Pedersen C. A.* How love evolved from sex and gave birth to intelligence and human culture // *Journal of Bioeconomics.* – 2004. – Vol. 6. – P. 39–63.
12. *Исаева Э. В., Князев С. П., Назарова Г. Г.* Масса органов репродуктивной системы у половозрелых самцов водяной полевки разного социального статуса // *Вестн. НГАУ.* – 2012. – № 1 (22). – С. 53–57.
13. *Южик Е. И., Проскурняк Л. П., Назарова Г. Г.* Динамика морфофизиологических показателей самок водяной полевки (*Arvicola amphibius* L.) в период беременности // *Журн. эволюцион. биохимии и физиологии.* – 2013. – Т. 49, № 4. – С. 290–295.
14. *Nazarova G. G., Knyazev S. P., Nikitin S. V.* A comparative study on the genetic basis of birth weight in Water Vole and Domestic Pigs // *Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium. Vladivostok – Vostok Marine Station.* – September 1–10, 2015: Program and Abstracts. – Vladivostok, 2015. – P. 46.
15. *Зависимость способности к доминированию самцов водяной полевки *Arvicola amphibius* L. от величины помета при рождении* / Г. Г. Назарова, Л. П. Проскурняк, М. О. Петрова, С. П. Князев // *Вестн. НГАУ.* – 2017. – № 4 (45). – С. 50–56.

16. Никитин С.В., Князев С.П., Ермолаев В.И. Вариация массы новорожденной особи у домашних свиней и процесс адаптации // Вавил. журн. генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 2. – С. 263–278.

REFERENCES

1. Panteleev P.A. *Vodjanaja polevka. Obraz vida* (Water vole. The shape of species), M.: Nauka, 2001, 527 pp.
2. Muzyka V. Ju., Nazarova G.G., Potapov M.A., Potapova O. Ph., Evsikov V.I. *Sibirskijj ekologicheskij zhurnal*, 2010, No. 5, pp. 827–833. (In Russ.)
3. Potapov M.A., Rogov V.G., Ovchinnikova L.E., Muzyka V. Yu., Potapova O.F., Bragin A.V., Evsikov V.I. The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics, *Folia Zool.*, 2004, No. 1 (53), pp. 37–46.
4. Nazarova G.G., Evsikov V.I. *Zoologicheskij zhurnal*, 2004, No. 12 (83), pp. 1488–1494. (In Russ.)
5. Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. *Uspehi sovremennoj biologii*, 2014, No. 4 (134), pp. 323–338. (In Russ.)
6. Nazarova G.G., Proskurnjak L.P., Knyazev S.P., Nikitin S.V. *Nauchnoe obozrenie*, 2015, No. 20, pp. 26–36. (In Russ.)
7. Nazarova G.G., Knyazev S.P., Starchenko K.I., Ul'shina A.V. *Vestnik NGAU*, 2016, No. 3 (40), pp. 84–91. (In Russ.)
8. Feldman R. Sensitive periods in human social development: New insights from research on oxytocin, synchrony, and high-risk parenting, *Development and Psychopathology*, 2015, Vol. 27, pp. 369–395.
9. Nazarova G.G., Evsikov V.I. *Doklady Akademii nauk*, 2012, No. 6 (445), p. 704. (In Russ.)
10. Szenczi P., Bánszegi O., Groó Z., Altbäcker V. *Aggress. Behav.* 2012. 38 (4), pp.288–97.
11. Pedersen C.A. How love evolved from sex and gave birth to intelligence and human culture, *Journal of Bioeconomics*, 2004, Vol. 6, pp. 39–63.
12. Isaeva Je.V., Knyazev S.P., Nazarova G.G., *Vestnik NGAU*, 2012, No. 1 (22), pp. 53–57. (In Russ.)
13. Juzhik E.I., Proskurnjak L.P., Nazarova G.G. *Zhurnal evolyucionnoj biohimii I fiziologii*, 2013, No. 4 (49), pp. 290–295. (In Russ.)
14. Nazarova G.G., Knyazev S.P., Nikitin S.V. A comparative study on the genetic basis of birth weight in Water Vole and Domestic Pigs, *Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium*, Vladivostok, 2015, 46 p.
15. Nazarova G.G., Proskurnjak L.P., Knyazev S.P., Petrova M.O., *Vestnik NGAU*, 2017, No. 4 (45), pp. 50–56. (In Russ.)
16. Nikitin S.V., Knyazev S.P., Ermolaev V.I., *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2014, No. 2 (18), pp. 263–278. (In Russ.)