
ХИМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ СТЕПНОГО СУРКА (*МАРМОТА ВОВАК*)

Е.А. Ванисова¹, С.В. Горяинов¹, А.А. Никольский¹, Ф.Ю. Нифтуллаев¹,
О.В. Сорока², Г.А. Калабин¹

¹ Российский университет дружбы народов
Подольское ш., 8/5, Москва, Россия, 113093

² Государственный природный заповедник “Оренбургский”
ул. Донецкая, 2/2, Оренбург, Россия, 460001

Впервые описан химический состав летучих компонентов верхнего слоя почвы, которые могут быть стабильными элементами биологического сигнального поля, создавая химический образ территории поселения степного сурка. В образцах, взятых с троп и из нор, содержание летучих соединений (мкг/г) статистически больше, чем в фоне. Во всех пробах идентифицированы основные классы соединений: жирные кислоты, альдегиды, углеводороды, спирты и нитрилы, что совпадает с основными классами летучих веществ секрета кожных желез млекопитающих [14].

Ключевые слова: биологическое сигнальное поле, химический образ, степной сурок, летучие вещества, запах, след

Введение

В коммуникативной системе млекопитающих одним из главных источников информации о территории с находящимися на ней ресурсами является биологическое сигнальное поле (сигнальное поле [8]). Следы жизнедеятельности животных (норы, тропы, скопления помета и т.п.) создают запахово-зрительный образ пространства. Оставляемые в определенных местах многими поколениями животных, эти следы жизнедеятельности образуют матрицу стабильных элементов [9]. Для последующих поколений она является источником информации о территории. Каждое новое поколение повторяет (наследует) траекторию использования территории предыдущими поколениями, что подтверждают наблюдения за мечеными животными [19; 20]. Этот механизм кодирования и передачи информации, названный «экологическим наследованием» [11], облегчает новым поколениям животных освоение территории и способствует реализации ими экологической ниши видов [3; 4; 10]. Сигнальное поле как пространство событий, запечатленных в стабильных элементах, передает информацию по двум сенсорным каналам — зрительному и обонятельному. Сигналы иной сенсорной модальности, например акустические, обычно привязываются к стабильным элементам, расширяя их функцию [9]. Как можно предположить, для млекопитающих обонятельный (химический) сенсорный канал более существен, чем зрительный (оптический), так как именно запахи являются для них главным источником информации [13]. В литературе накоплен большой фактический материал о стабильных элементах, носителях зрительной информации, создающих зрительный образ занимаемой популяцией территории [3–5; 9; 10; 12]. Но о химическом образе

территории сведения отсутствуют. Нам не известны публикации, где бы сообщалось о том, какие вещества могут быть стабильными элементами сигнального поля, влияя на использование территории животными.

Наша работа представляет собой первую попытку описания химической структуры сигнального поля млекопитающих на примере поселения степного сурка (*Marmota bobak*, Sciuridae, Rodentia). В будущем предстоит большая и длительная работа, прежде чем предложенный нами метод получит распространение в полевых исследованиях внутривидовых коммуникативных процессов животных.

Материалы и методы

Основная задача нашей работы состоит в том, чтобы выявить химические соединения в верхнем слое почвенного покрова на семейных участках степного сурка, предположительно несущие информацию в контексте сигнального поля, сформированного многими поколениями животных. Поселение сурков представляет собой систему нор и троп, которые и являются основными стабильными элементами сигнального поля. Норы и тропы легко опознаются визуально и предположительно содержат наибольшую, по сравнению с фоном, концентрацию химических веществ, оставляемых сурками в верхнем слое почвы.

Материал собран в Государственном природном заповеднике «Оренбургский» с 24 апреля по 4 мая 2014 г. в поселении сурков № 7, на юго-западе участка «Буртинская степь». Пробы почвы собирали в матерчатых перчатках одноразовыми пластиковыми ложками с поверхности глубиной до 2 см, площадью до 25 см² в пластиковые асептические пробирки объемом 15 мл, в экологических центрах семейных участков степного сурка, которые отличаются высокой активностью животных. Тропы для отбора проб выбирали самые выразительные. Непосредственно у входа в норовое отверстие центральных нор собрано 9 проб почвы («нора»); на тропах в 5 м от них — 10 проб («тропа»); и 10 проб — в 30 м от центральных норовых отверстий в отдалении от троп и бутанов, где отсутствуют видимые следы жизнедеятельности сурков («фон»).

Химический анализ проб проводили методом газовой хроматографии/масс-спектрометрии, позволяющим регистрировать летучие соединения в ультраследовых количествах [6], с использованием шприца для твердофазной микроэкстракции (волокно карбоксен/полидиметилсилоксан, 75 мкм). Образец почвы массой 10 г помещали в стеклянную банку, в качестве внутреннего стандарта добавляли 50 мкл раствора дейтеропиридина в воде и запечатывали алюминиевой крышкой с прокладкой. Шприц выдерживали в стеклянной банке при температуре 100 °С в течение 30 мин. Десорбцию соединений с волокна проводили в течение двух минут в инжекторе хроматографа. Анализ компонентного состава образцов проводился с использованием оборудования ЦКП (НОЦ) РУДН, хромато-масс-спектрометра JMS GCmate II (JEOL, Япония). Капиллярная колонка DB-5MS (длина 30 м, внутренний диаметр 0,25 мм, толщина фазы 0,25 мкм, газ-носитель — гелий, скорость газа-носителя 1,5 мл/мин.). Режим работы хроматографа: температура инжектора 260 °С, начальная температура печи хроматографа 40 °С, затем изотерма в течение 3 мин., после чего нагрев со скоростью 10 °С/мин. до 290 °С, общее время анализа — 28 мин. Пробу вводили в режиме

без деления потока. Режим регистрации масс-спектров: энергия ионизации 70 эВ, температура источника 250 °С, сканирование в диапазоне 40—400 Да со скоростью 2 скан/с.

Идентификацию компонентов проводили с помощью автоматического программного комплекса AMDIS, входящего в комплект масс-спектральной базы NIST'11, а также на основе характеристичных процессов фрагментации и данных о хроматографических свойствах соединений. Интегральное содержание летучих органических веществ в пробе ($C_{орг}$) рассчитывали по методу внутреннего стандарта через сумму площадей пиков на хроматограмме по полному ионному току по следующей формуле:

$$C_{орг} = \frac{\sum S_{орг} C_{ВС}}{S_{ВС} m_{пр}},$$

где $S_{орг}$ — площадь пиков на хроматограмме по полному ионному току, соответствующих летучим органическим соединениям; $C_{ВС}$ — концентрация добавленного внутреннего стандарта (мкг/г); $S_{ВС}$ — площадь пика внутреннего стандарта; $m_{пр}$ — масса пробы почвы (г).

Эффективность ионизации различных классов соединений принимали равными единице, что позволило сравнивать содержание компонентов-маркеров в пробах в пересчете на внутренний стандарт.

Статистическую обработку результатов наблюдений проводили с использованием программы Statgraphics Plus 5, при 95-процентном уровне значимости.

Результаты и обсуждение

Количественное содержание летучих соединений (мкг/г, табл. 1) в образцах верхнего слоя почвы, взятых с участков территории, регулярно посещаемых сурками (из входа в нору и с тропы), превышает их содержание в фоновом участке, который сурки не посещают или посещают эпизодически.

Таблица 1

Состав летучей фракции образцов пробы № 1

Место взятия проб	Содержание компонентов в пробах, мкг/г	Основные идентифицированные компоненты
Нора	378,1	Ряд альдегидов C_6 - C_{10} , ряд <i>n</i> -алканов и других разветвленных углеводородов, бензальдегид, бензонитрил, фенилацетальдегид
Тропа	332,5	Ряд альдегидов C_6 - C_{10} , ряд <i>n</i> -алканов и других разветвленных углеводородов, фурфураль, фенилацетальдегид
Фон	108,5	Бензальдегид, ряд <i>n</i> -алканов и других разветвленных углеводородов, гептаналь, деканаль

По общему компонентному составу пробы могут незначительно различаться между собой. Обобщенный перечень всех идентифицированных компонентов по всем пробам из всех трех локаций (нора, тропа, фон) по классам соединений перечислен ниже.

Жирные кислоты: лауриновая, миристиновая, пальмитолеиновая, пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая, линоленовая.

Альдегиды: фурфураль, бензальдегид, фенилацетальдегид, гексаналь, гептаналь, октаналь, нонаналь, деканаль, 2-деценаль, ундеканаль, додеканаль, тетрадеканаль, гексадеканаль, 14-гексадеценаль, 15-гептадеценаль, октадеканаль.

Углеводороды: толуол, м-ксилол, п-ксилол, 2-пентилфуран, ряд n-алканов C₁₀-C₁₈ и их структурные изомеры, ундецен¹, тридецен¹, гексадецен¹, гептадецен¹, октадецен (1), D-лимонен и другие терпены, сквален.

Спирты и нитрилы: холестерин, фенол, п-крезол, м-кумол, этилгексанол, гептанол, нонанол, пропилпентанол, бензиловый спирт, фурфуриловый спирт, олеиловый спирт, бензонитрил, гексадеканнитрил, октадеканнитрил, октадеценнитрил.

Другие соединения: ацетофенон, индол, ванилин, бутилацетат, геранилацетон, гексагидрофарнезилацетон. «Другие соединения» встречаются редко.

Самыми обычными соединениями, встреченными во всех пробах, являются углеводороды, в том числе нормальные алканы, ненасыщенные углеводороды, углеводороды с разветвленной структурой, а также альдегиды. Доля ненасыщенных углеводородов с двойной связью в общем содержании летучих органических веществ может быть весьма значительной (до 30%).

Во всех пробах, взятых из норы, количество летучих веществ в пересчете на мкг/г было бóльшим, чем в фоне. Проверка по критерию Манна — Уитни показала, что различия в положении медианы (Me, табл. 2) статистически достоверны только между норам и фоном ($p = 0,020$). Дополнительно мы сформировали объединенную выборку «норы + тропы» (табл. 2), которая отличается от фона более высокой вероятностью оставления сурками химического следа. Содержание летучих веществ в верхнем слое почвы на участках территории, регулярно посещаемых сурками (норы и тропы), статистически достоверно (по критерию Манна — Уитни, $p = 0,046$) выше, чем в фоне, посещаемом сурками эпизодически (Me = 248,35 мкг/г против 143,56 мкг/г, табл. 2).

Таблица 2

Содержание летучих соединений в верхнем слое почвы в поселении степного сурка

	Количество летучих соединений в пробах, мкг/г			
	Норы	Тропы	Фон	Норы + тропы
<i>n</i>	9	10	10	19
min	157,20	77,77	79,59	77,77
max	701,50	404,16	348,68	701,50
\bar{x}	323,10	230,80	177,40	274,60
s.d.	167,15	95,26	87,06	138,56
s.e.	55,72	30,12	27,53	31,79
Me	291,80	237,30	143,56	248,35

Относительное содержание летучих веществ в различных участках территории в поселении степного сурка наглядно представлено на рисунке, где показаны средние со стандартной ошибкой по всем четырем выборкам, различающимся вероятностью оставления сурками химического следа: нора, нора + тропа, тропа, фон.

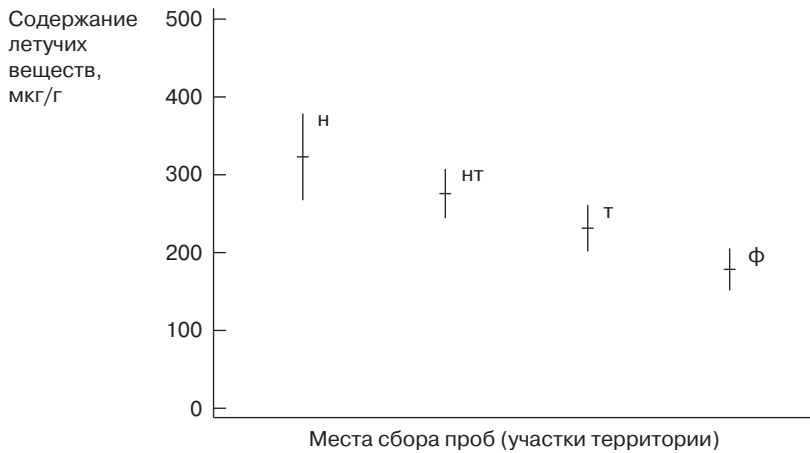


Рис. Среднее ($\bar{x} \pm s.e.$) содержание летучих соединений в различных участках поселения степного сурка: н — норы; нт — норы + тропы; т — тропы; ф — фон

Выразительным стабильным элементом сигнального поля сурков являются уборные, располагаемые в углублениях на поверхности бутана. Возраст уборных равен возрасту норы. Источником летучих веществ может быть неразложившийся помет и продукты его разложения. В качестве предварительного исследования мы провели химический анализ образца свежего помета, пролежавшего на поверхности бутана менее суток. Всего в летучей фракции данного образца идентифицировано 16 соединений (диметилдисульфид; толуол; о-ксилол; п-ксилол; п-крезол; индол; тетрадекан; 2-тридеканон; терпены), потенциально участвующих в формировании сигнального поля. Учитывая зависимость химического состава помета от питания животных, интерпретация каждого из этих соединений в качестве маркеров сигнального поля требует дальнейших исследований. Некоторые компоненты помета были обнаружены во всех почвенных пробах, причем их содержание в пробах с троп и нор несколько выше, чем в фоне. В накопленной за длительное время массе экскрементов существует, вероятно, относительно устойчивая группа веществ, создающая запаховый образ места постоянного скопления помета, выполняя функцию стабильного элемента сигнального поля.

В поселении степного сурка в составе летучей фракции образцов верхнего слоя почвы обнаружено от 50 до 110 компонентов на одну пробу. Состав проб по химическому составу неоднороден и характеризуется преобладанием различных классов органических веществ, что связано, вероятно, с присутствием свободных жирных кислот и их производных, а также с процессами их окисления [18]. Интересно отметить, что основные классы летучих компонентов, выделенные из проб почвы в поселении степного сурка, совпадают с основными классами летучих компонентов секрета кожных желез млекопитающих [14. С. 261]: жирные кислоты, амины, углеводороды, кетоны, спирты, альдегиды, органосерные вещества. Органосерные вещества, амины и кетоны мы не выделяли в отдельные классы из-за их редкости и относительно невысокого содержания в пробах.

Территория поселения сурков имеет гетерогенный запаховый образ: чем выше вероятность оставления животными химического следа, тем больше содержание

летучих компонентов в почве. Неравномерное накопление веществ в почве в процессе жизнедеятельности сурков создает градиенты запахового сигнального поля, облегчая ориентацию грызунов на территории поселения. Главный вывод, который можно сделать на основании полученных нами результатов, состоит в том, что в местах постоянного пребывания сурков около нор и на тропах накапливаются различные летучие компоненты, создавая химический образ территории. Летучие вещества, привязанные к стабильным элементам (норам и тропам), принимают участие в создании матрицы стабильных элементов сигнального поля, дополняя и усиливая зрительный образ территории запаховым.

Какое вещество или группа соединений является для сурков сигнально значимым — вопрос будущих исследований. Основным источником химической информации, оставляемой животными на поверхности грунта, являются, вероятно, подошвенные железы, известные у многих видов млекопитающих, включая сурков [1; 13; 17]. Аналогичную точку зрения относительно формирования сигнального поля сурков ранее высказывали В.И. Машкин и А.А. Батулин [7]. В будущем целесообразно сравнить химический состав секрета подошвенных желез сурков с химическим составом веществ, обнаруженных на участках территории, регулярно посещаемой сурками. Возможно, эти вещества, вступая во взаимодействие с почвенным покровом, удерживаясь, накапливаются в нем, создавая устойчивый запаховый образ пространства. Другим постоянным источником запахового образа являются экскременты и продукты их разложения. Сосредоточенные около нор, они маркируют бутан — центр активности всей семейной группы сурков [2].

В контексте сигнального поля одним из главных остается вопрос о видовой специфике запахового следа. Очевидно, что все летучие компоненты, оставляемые млекопитающими на субстрате, принадлежат к одним и тем же классам веществ. Можно предположить, что все участки территории пахнут одинаково, но с различной интенсивностью, образуя градиенты сигнального поля. Различия, вероятно, касаются структуры спектра — соотношения количества отдельных компонентов и выпадения/присутствия того или иного из них. Мы не исключаем, что летучие вещества, выделенные из фона в поселении степного сурка, кроме сурков, могут принадлежать и другим видам млекопитающих, населяющих данную территорию, таким как лисицы, косули, пищухи, зайцы и т.д. Более того, есть мнение, что химический образ (запах) территории опосредован микрофлорой, сохраняя, тем не менее, видовую специфику млекопитающих. В.Е. Соколов и Н.А. Ушакова считают, что «газовое облако, окружающее животное... является совокупностью летучих продуктов метаболизма самого макроорганизма и его микрофлоры, которая трансформирует доступные вещества животного-хозяина... При этом животное оставляет не только химический, но и бактериальный “след”... оно наносит на окружающую поверхность секреты... желез, расположенных на подошвах лап» [15. С. 263, 267].

Полевые наблюдения над большой песчанкой (*Rhombomys opimus*) показали [16, цит. по: 15], что специфическая для нее микрофлора неравномерно распределяется в пространстве, соответственно, неравномерно оставляя опосредованный

микрофлорой запаховый след. Так, наибольшее количество споровых бактерий, характерных для секретов большой песчанки, обнаружено в почве из земляных холмиков, которые самцы сооружают в целях маркировки территории и трутся о них среднебрюшной железой, — $3,68 \cdot 10^9$ клеток/г; в пробах почвы из норы — $1,66 \cdot 10^9$ клеток/г; на тропах — $1,2 \cdot 10^8$ клеток/г, и в фоне, рядом с поселением песчанок — $1 \cdot 10^6$ клеток/г. Таким образом, следы жизнедеятельности песчанок, опосредованные микрофлорой, образуют матрицу стабильных элементов сигнального поля, где сгущения постоянных источников запахов коррелируют с вероятностью пребывания животных на определенных участках территории, аналогично тому, как количество летучих компонентов в верхнем слое почвы в поселении степного сурка коррелирует с вероятностью пребывания сурков на данной территории.

Анализ специфической для каждой из трех локаций (нора, тропа, фон) структуры спектра должно стать продолжением начатых нами исследований химии сигнального поля. В будущем только специально проведенные исследования смогут дать ответ на вопрос об источниках запаховой информации, формирующих матрицу стабильных элементов, и о видовой специфике химического образа сигнального поля всех видов животных, обитающих на изучаемой территории.

Мы благодарим И.Ю. Баклушинскую (ИБР им. Н.К. Кольцова РАН) за предоставление нам пластиковых асептических пробирок для сбора проб почвы.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] *Адья Я.* Кожные железы монгольского сурка // Международное (5) Совещание по суркам стран СНГ (21-23 сентября 1993 г., с. Гайдары, Украина): тез. докл. М.: РАН, 1993. С. 5.
- [2] *Бибиков Д.И.* Сурки. М.: Агропромиздат, 1989. 255 с.
- [3] Биологическое сигнальное поле млекопитающих. Коллективная монография / под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 323 с.
- [4] *Ванисова Е.А., Никольский А.А.* Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73. С. 403—417.
- [5] *Завьялов Н.А.* Многолетняя изменчивость интенсивности маркировки территорий у бобров (*Castor fiber* L.) и формирование биологического сигнального поля // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2013. Т. 118. С. 3—11.
- [6] *Заикин В.Г., Варламов А.В., Микая А.И., Простаков Н.С.* Основы масс-спектрометрии органических соединений. М.: МАИК «Наука / Интерпериодика», 2001. 286 с.
- [7] *Машкин В.И., Батуринов А.А.* Сурок Мензбира. Киров, 1993. 144 с.
- [8] *Наумов Н.П.* Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журнал общей биологии. 1971. Т. 32. С. 651—666.
- [9] *Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М.* Социальное поведение песка на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 31—75.
- [10] *Никольский А.А.* Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. С. 443—449.
- [11] *Никольский А.А.* Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. 2014. С. 70—73.

- [12] Пучковский С.В. Сигналы и метки в составе биологического сигнального поля бурого медведя // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2014. С. 93–99.
- [13] Соколов В.Е. Химическая коммуникация млекопитающих // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 229–255.
- [14] Соколов В.Е., Степанова Л.В. Видоспецифичны ли кожные железы — источники химических сигналов млекопитающих? // Химическая коммуникация животных. М.: Наука, 1986. С. 254–263.
- [15] Соколов В.Е., Ушакова Н.А. Микрофлора и химическая коммуникация животных: некоторые экологические аспекты // Химическая коммуникация животных. М.: Наука, 1986. С. 263–272.
- [16] Ушакова Н.А., Андреев Л.В. Способность большой песчанки распространять в почве спорообразующие бактерии и другие микроорганизмы // IX Междунар. коллоквиум по почвенной зоологии. Москва, СССР: тез. докл. Вильнюс, 1985. С. 297.
- [17] Шубин В.И., Спивакова Л.В. Кожные железы и запаховое мечение у сурков (*Marmota*, Sciuridae) // Selevinia. 1993. С. 69–80.
- [18] Chloe E., Min D.B. Mechanisms and factors for edible oil oxidation // Comprehensive reviews in food science and food safety. 2006. V. 5. P. 169–186.
- [19] Nikol'skii A.A., Mukhamediev T.D. Territoriality in the Altai pika (*Ochotona alpina*) // Gibier Faune Sauvage. 1997. V. 14. P. 359–383.
- [20] Nikol'skii A.A., Teryokhin A.T., Srebrodolskaya Ye.B. Formozov N.A., Paskhina N.M. Brodsky L.I. Correlation between the Spatial Structure of Population and Acoustic Activity of Northern Pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) // Zoologischer anzeiger. 1990. B. 224. S. 342–358.

CHEMICAL COMPOSITION OF THE BIOLOGICAL SIGNAL FIELD OF STEPPE MARMOT (*MARMOTA BOBAK*)

E.A. Vanisova¹, S.V. Goryainov¹, A.A. Nikol'skii¹, F.Y. Niftullayev¹,
O.V. Soroka², G.A. Kalabin¹

¹ Peoples' Friendship University of Russia
Podol'skoe shosse, 8/5, Moscow, Russia, 113093

² Nature protected area "Orenburgskii"
ul. Donetskaya, 2/2, Orenburg, Russia, 460001

In the study we have first described the chemical composition of the volatile substances from the top soil layer by the example of the steppe marmot colony. Volatile components that could be stable elements of the biological signal field are contained in the greatest quantity (mkg/g) in the samples from the burrows. Their least content is in the samples from the background. The intermediate position is occupied by the sample collected from the pathways. We have identified the following classes of compounds: fatty acids, aldehydes, hydrocarbons, alcohols and nitriles.

Key words: biological signal field, chemical image, steppe marmot, volatile substances, scent trail

REFERENCES

- [1] Ad'yaа Ya. Kozhnye zhelezy mongol'skogo surka [Skin glands of Mongolian marmot]. *Mezhdunarodnoe (5) Soveshchanie po surkam stran SNG (21-23 sentyabrya 1993 g., s. Gaidary, Ukraina). Tezisy dokladov* [5th International Conference on Marmots of CIS countries (21-23 September 1993, village Gaidar, Ukraine). Proc. rep.]. Moscow, Russian Academy of Sciences, 1993, p. 5.
- [2] Bibikov D.I. *Surki* [Marmots]. Moscow: Agropromizdat, 1989. 255 p.
- [3] *Biologicheskoe signal'noe pole mlekopitayushchikh* [Biological signaling field in Mammals]. Eds A.A. Nikol'skii, V.V. Rozhnov. Moscow: KMK Scientific Press, 2013. 323 p.
- [4] Vanisova E.A., Nikol'skii A.A. Biologicheskoe signal'noe pole mlekopitayushchikh (k 110-letiyu so dnya rozhdeniya professora N.P. Naumova) [Biological signaling field in mammals (towards 110th anniversary of professor N.P. Naumov)]. *Zhurnal obshchei biologii* [Biology Bulletin Reviews]. 2012, vol. 73, pp. 403—417.
- [5] Zav'yalov N.A. Mnogoletnyaya izmenchivost' intensivnosti markirovki territorii u bobrov (*Castor fiber* L.) i formirovaniye biologicheskogo signal'nogo polya [Long-term variability of territory marking by beavers (*Castor fiber* L.), and forming of biological signal field]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 2013, vol. 118, no. 5, pp. 3—11.
- [6] Zaikin V.G., Varlamov A.V., Mikaya A.I., Prostakov N.S. *Osnovy mass-spektrometrii organicheskikh soedinenii* [Basis in mass spectrometry of organic compounds]. Moscow: MAIK «Nauka / Interperiodika», 2001. 286 p.
- [7] Mashkin V.I., Baturin A.A. *Surok Menzbira* [Menzbir marmot]. Kirov, 1993. 144 p.
- [8] Naumov N.P. Urovni organizatsii zhivoi materii i populyatsionnaya biologiya [Organization levels of living matter and population biology]. *Zhurnal obshchei biologii* [Biology Bulletin Reviews]. 1971, vol. 32, pp. 651—666.
- [9] Naumov N.P., Gol'tsman M.E., Kruchenkova E.P., Ovsyanikov N.G., Popov S.V., Smirin V.M. Sotsial'noe povedenie pestsya na ostrove Mednom. Faktory, opredelyayushchie prostranstvenno vremennoi rezhim aktivnosti [Social behavior of arctic fox on the Mednyi island. Factors determining the spatio-temporal activity mode]. *Ekologiya, struktura populyatsii i vnutrividovye kommunikativnye protsessy u mlekopitayushchikh* [Ecology, population structure and intraspecific communication processes in mammals]. Moscow: Nauka, 1981, pp. 31—75.
- [10] Nikol'skii A.A. Ekologicheskie aspekty kontseptsii biologicheskogo signal'nogo polya mlekopitayushchikh [Ecological significance of biological signal field in mammals]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 2003, vol. 82, pp. 443—449.
- [11] Nikol'skii A.A. Ekologicheskoe nasledovanie v biologicheskom signal'nom pole mlekopitayushchikh [Ecological inheritance in the biological signal field of mammals]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2014, pp. 70—73.
- [12] Puchkovskii S.V. Signaly i metki v sostave biologicheskogo signal'nogo polya burogo medvedya [Signals and marks in biological signal field composition of brown bear]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle* [Bulletin of Udmurt University. Biology Series. Earth sciences]. 2014, pp. 93—99.
- [13] Sokolov V.E. Khimicheskaya kommunikatsiya mlekopitayushchikh [Chemical communication in mammals]. *Voprosy teriologii. Uspekhi sovremennoi teriologii* [Theriology Issues. Successes of modern Theriology]. Moscow: Nauka, 1977, pp. 229—255.
- [14] Sokolov V.E., Stepanova L.V. Vidospetsifichny li kozhnye zhelezy — istochniki khimicheskikh signalov mlekopitayushchikh? [Are skin glands — the sources of chemical signals mammals — species specific?]. *Khimicheskaya kommunikatsiya zhivotnykh* [Chemical communication of animals]. Moscow: Nauka, 1986, pp. 254—263.
- [15] Sokolov V.E., Ushakova N.A. Mikroflora i khimicheskaya kommunikatsiya zhivotnykh: nekotorye ekologicheskie aspekty [Microflora and chemical communication of animals: some ecological aspects]. *Khimicheskaya kommunikatsiya zhivotnykh* [Chemical communication of animals]. Moscow: Nauka, 1986, pp. 263—272.

- [16] Ushakova N.A., Andreev L.V. Sposobnost' bol'shoi peschanki rasprostranyat' v pochve sporoobrazuyushchie bakterii i drugie mikroorganizmy [Great gerbil ability to distribute soil spore-forming bacteria and other microorganisms]. *IX Mezhdunarodnyi kollokvium po pochvennoi zoologii. Moskva, SSSR. Tezisy dokladov* [IX International Colloquium on Soil Zoology. Moscow, USSR. Proc. rep.]. Vilnius, 1985, p. 297.
- [17] Shubin V.I., Spivakova L.V. Kozhnye zhelezy i zapakhovoe mechenie u surkov (*Marmota*, Sciurudae) [Skin glands and inguinal-marking in marmots (*Marmota*, Sciurudae)]. *Selevinia*, 1993, pp. 69—80.
- [18] Chloe E., Min D.B. Mechanisms and factors for edible oil oxidation. *Comprehensive reviews in food science and food safety*. 2006, vol. 5, p. 169—186.
- [19] Nikol'skii A.A., Mukhamediev T.D. Territoriality in the Altai pika (*Ochotona alpina*). *Gibier Faune Sauvage*. 1997, vol. 14, pp. 359—383.
- [20] Nikol'skii A.A., Teryokhin A.T., Srebrodolskaya Ye.B. Formozov N.A., Pashina N.M. Brodsky L.I. Correlation between the Spatial Structure of Population and Acoustic Activity of Northern Pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia). *Zoologischer anzeiger*. 1990. B. 224. S. 342—358.