

Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences;
Ministry of Nature, Environment, and Tourism of Mongolia;
Ministry of Education, Culture, Science, and Sports of Mongolia;
Commission on Marmot Investigation of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences
Mammalian Ecological Society of Mongolia;
Joint Russian–Mongolian Complex Biological Expedition of RAS and MAS



Монгол улсын
Мэргэжлийн
Холбооны
Хурлын
Төрийн
Хурлын
Төрийн
Хурлын
Төрийн
Хурлын

PROCEEDINGS of the **7th**
International Conference
on the Genus *Marmota*
Marmots of the
Old and New World

13–17, August, **2018** Ulaanbaatar, Mongolia

PROCEEDINGS of the 7th international conference on the genus *Marmota* “Marmots of the Old and New World” 13-17 August, 2018. Ulaanbaatar Mongolia. Narud Design LLC. 336 pp.

Editors: Adiya Yansanjav, Oleg Brandler, Lkhagvasuren Badamjav, Gantulga Gankhuyag, Hannah Davie, Batdorj Sodnompil, Undrakhbayar Enkhbat

Printing layout: Ts.Naranbat

Conference organizers:

Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences

Ministry of Nature, Environment, and Tourism of Mongolia

Ministry of Education, Culture, Science, and Sports of Mongolia

Commission on Marmot Investigation of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences

Mammalian Ecological Society of Mongolia

Joint Russian–Mongolian Complex Biological Expedition of Russian Academy of Sciences and Academy of Sciences of Mongolia

Mammalian Ecology Laboratory, Institute of General & Experimental Biology, MAS

Scientific and Organizing Committees:

Scientific Committee:

Prof. Kenneth B. Armitage, University of Kansas, USA

Dr. Adiya Yansanjav, Institute of General and Experimental Biology, MAS, Mongolia

Prof. Walter Arnold, University of Wien, Austria

Prof. B. Avid, Scientific Secretary General, Mongolian Academy of Sciences, Mongolia

Prof. Daniel T. Blumstein, University of California, UCLA, USA

Dr. Oleg Brandler, N.K. Koltzov Institute of Developmental Biology, RAS & Commission on Marmot Investigation of Russian Theriological Society, Russia

Dr. Daniela Lenti Boero, Université de la Vallée d’Aoste, Italy

Prof. Alexander Nikol’skii, Peoples’ Friendship University of Russia, Moscow, Russia

Dr. G. Nyamdavaa, Ministry of Environment, and Tourism of Mongolia

Dr. D. Odgerel, Ministry of Education, Culture, Science, and Sports of Mongolia

Dr. Sergei Pole, Kazakhstan

Prof. Viktor Tokarskii, V.N. Karazin Kharkiv National University, Ukraine

Organizing Committee:

Adiya Yansanjav – Co-Chair, IGEB, MAS (adiya_ya@yahoo.com)

Oleg Brandler – Co-Chair, IDB, RAS (rusmarmot@yandex.ru)

Lkhagvasuren Badamjav – Conference Secretary, IGEB, MAS (lkhagvazeer@gmail.com)

Gantulga Gankhuyag – Assistant, IGEB, MAS (gantulgasage@gmail.com)



MONGOLIAN MARMOT SKIN GLAND MORPHOLOGY

Adiya Yansanjav

Institute of General & Experimental Biology Mongolian Academy of Sciences

Specific skin glands, as sources of chemosignals, have attracted the attention of scientists for many years. These glands are diverse in terms of location, quantity, size, and histological structure and in the chemical compositions produced by the glands. Until now, however, in many mammalian species skin gland structure has not been well studied, and in many species their topography has not even been described, despite the fact that in all species glands play an important biological role. This is particularly true for most rodent species, including marmots.

At present, the histostructure of anal, sole, cheek, Meibomia, and Garderova glands and mystacial glands have been discovered and described in detail in 11 out of the world's 14 marmot species. Besides a short description of anatomical structure and a possible role of anal glands in marking of territories (Tarasov, 1960, 1961), no more skin gland studies for the Mongolian marmot (*Marmota sibirica*) have been done until today (see Table 1).

Table. 1.

Marmot species	Specific skin glands					
	Anal glands	Cheek glands	Mystacial glands	Sole glands	Garderova glands	Supraorbital glands
<i>M.sibirica</i>	++ (1.2,30-34,35)	-	*o#(30-34,35)	*o#(30-34,35)	*o#(30,34,35,)	*o#(30,34,35)
<i>M.baibacina</i>	++ (1.3)	+ (4)	-	-	-	-
<i>M.bobac</i>	+*o (5.6)	+o (7)	*o (5.6)	*o(5.6)	-	-
<i>M.camtschatica</i>	*o (8)	-	*o (8)	*o (8)	*o (8)	*o (8)
<i>M.cauduta</i>	-	* (9)	-	*o (6)	-	-
<i>M.menzbier</i>	++ (9.10)	++ (9.10)	+ (9.10)	+ (9)	-	-
<i>M.monax</i>	++# (11, 12,15)	+*o (13.15)	+*o (14.15.29)	-	-	-
<i>M.caligata</i>	+*o (15)	+*o (15.16)	*o (15)	-	-	-
<i>M.marmota</i>	+*o 15,17, 18, 19)	+*o (15.20.21.22)	-	-	-	-
<i>M.broweri</i>	+*o (15)	+*o (15.23)	*o (15)	-	-	-
<i>M.flaviventris</i>	-	+*o (15.24.25.26)	-	-	-	-
<i>M.olimpus</i>	++ (27)	+*o (15.27.28)	-	-	-	-

Notes: + data on markings; * data on gland existence and short anatomical description; o – short description of histological structure; # ultrastructure description; - no data. Numbers in brackets are literature references.

МОНГОЛЫН АМЬСНЫ
ТЭГШ
МОНГОЛЫН АМЬСНЫ
ТЭГШ
МОНГОЛЫН АМЬСНЫ
ТЭГШ
МОНГОЛЫН АМЬСНЫ
ТЭГШ

1. Tarasov, 1960; 2. Tarasov, 1961; Berendyaev, Kulkova, 1965; 4. Kapitonov, 1975; 5. Skurat, 1972; 6. Sokolov, 1973; 7. Spivakova, Kapitonov, 1982; 8. Skurat, Potapova, 1991; 9. Mashkin, Baturin, 1982; 10. Mashkin, 1983; 11. Hamilton, 1934; 12. Smidt, Hearn, 1979; 13. Hebert, Frescott, 1983; ; 14. Walro, et al 1983; 15. Rausch, Bridgens, 1989; 16. Taulman, James, 1990; 17. Perrault, 1731; 18. Schaffer, 1940; 19. Kratochvil, Hrabě, 1967; 20. Psenner, 1956; 21. Munsh, 1958; 22. Koenig, 1957; 23. Rausch, Rausch, 1971; 24. Armitage, 1962; 25. Armitage, 1974; 26. Armitage, 1976; 27. Barach, 1973; 28. Thiessen, Rice, 1976; 29. Meier, 1991; 30. Adiya, 1993, 1993a; 31. 32. Sokolov, Adiya, Stepanova, 1992, 1993; 33. Sokolov, Stepanova, Adiya, 1993; 34. Adiya, 2002; 35. Adiya, 2007.



Figure 1. Location of specific glands on the Mongolian marmot (*Marmota sibirica*).

1 - Mystacial. 2, 3 - Supraorbital and Gardner's glands. 4 - anal, and 5 - sole gland.

To study the skin gland structure of both subspecies of Mongolian marmot (38 individuals from the Arkhangai and Central provinces) samples were taken from different parts of marmot's body: spine, neck, belly, mouth, forehead, anus, upper and lower eyelids, the soles of fore and rear paws, and Gardner's glands. We used light and electronic microscopes to analyze collected samples (Sokolov et. Al., 1988; Humpry, Pitman, 1979).

Results

Acinar glands. Compared to many taxonomic groups of mammals, rodents do not have diffusely located skin tubular glands, but they do have acinar (lipid synthesizing) glands (Sokolov, 1973). In the skins of Mongolian marmots, acinar glands are placed in pairs nearby hairs, and the size of the gland in adult marmots does not exceed 112 x 62 µm.

There are some differences between male and female gland cells in their ultrastructural characteristics, which indicate specialization by sex, with different glands having the ability to synthesize substances of different chemical natures. In male cells the smooth reticulum is not distinguished and there are many free ribosomes. Granule secretions have middle electronic density with large, electronically transparent "vacuoles" of different sizes. Sometimes these "vacuoles" occupy almost all of the granule, so that appears transparent, with dark rings around the periphery (Figure 2).

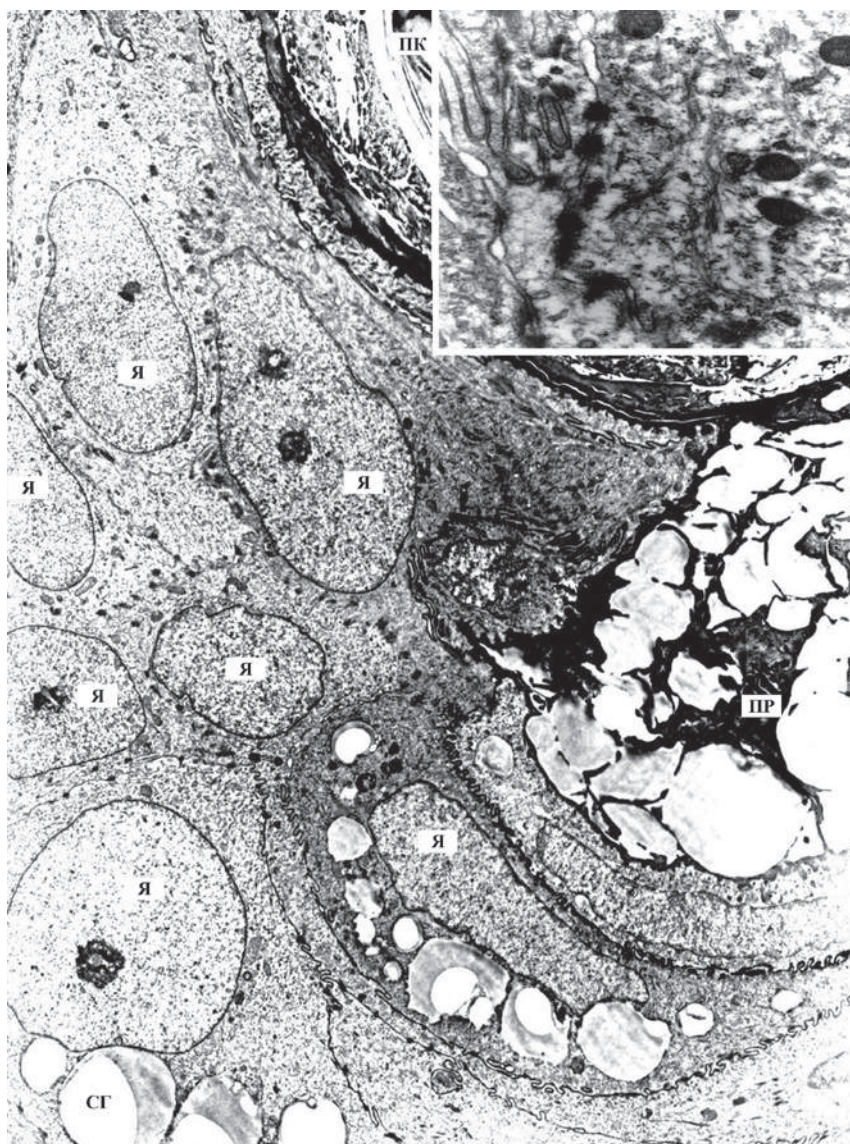


Figure.2. Acinar gland of male's nape. Translucent electronic microscope. Acinus fragment nearby channel that flows into pocket hollow full of gland. In cells surrounding channel, gland granules can be seen specific to male cells (X5000. On insertion, fragment of cytoplasm with GER cisterns (X 10 000)

Anal glands. The anal glands of marmots occur in three skin pockets situated on the dorsal and lateral sides of anus. Only one individual (a juvenile) had pockets with three branches. Pocket exit tubes were situated in the wall of the anus. In adult individuals the exit tubes of the central pocket had diameters of 1.2-1.5 mm and lengths of 8-10 mm. Pocket sizes were almost the same with a 7-9 mm length and 3-5 mm width (Figure 3).

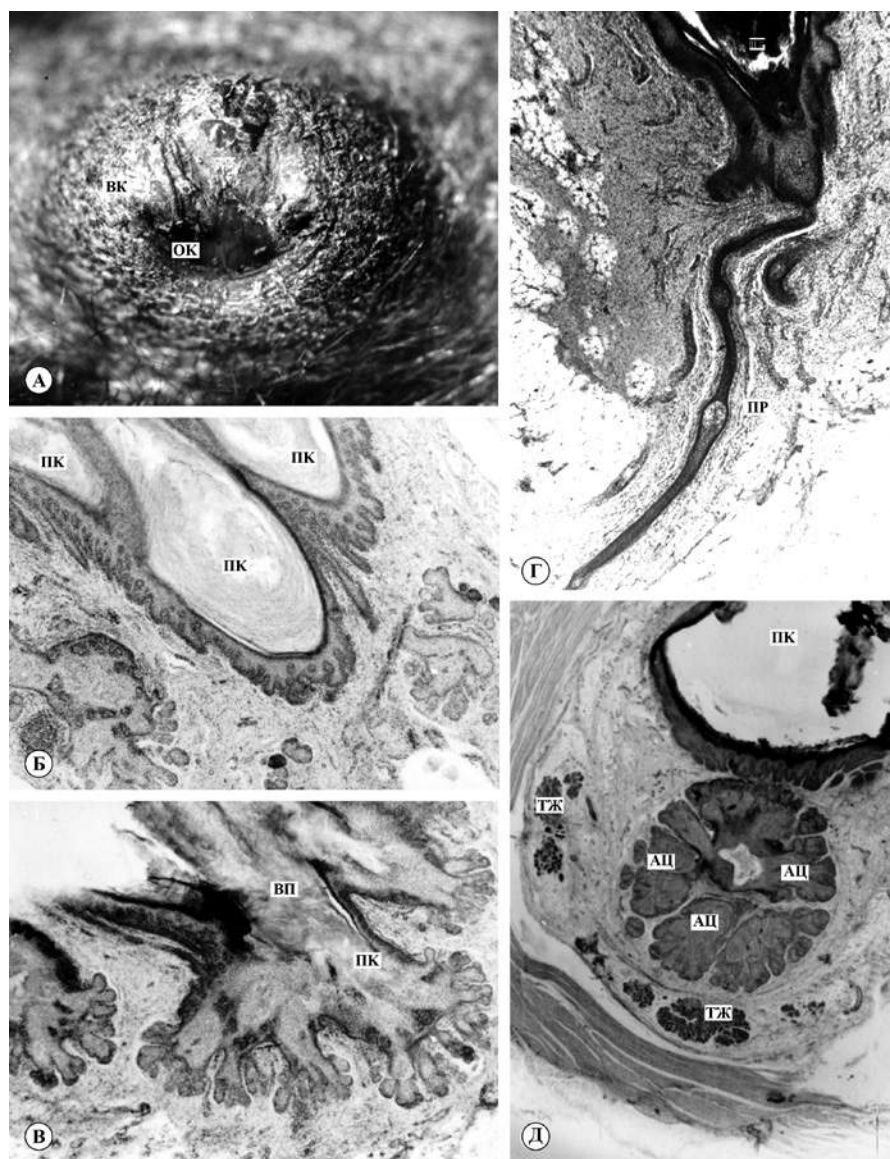


Figure.3. Acinar gland of anal pocket (coloured by hematoxylin-eosin). *A*-anal part (anus is artificially widened). *Б*-three-branched central pocket of anal gland from days old youngster (об x 5). *Б* – side pocket of anal gland (об x 2,5). *Г*- Exporting channel of tubular gland enlarged 10x25, coloured by hematoxylin-eosin. *ПП*-exporting channel, *Д*-semi-thin cutting of acinar gland (об x 100).

Pocket bottoms were formed by a strong dermal layer, where polilobical acinar glands were layered, while tubular glands are layered below. The total length of glands in adults was 3800 to 4380 mm, and the maximum thickness was 700 μ m (Figure 3 б.в а).



Anal pocket glands. Every lobe of acinar glands consists of acini with their own excretory tube. The acinar glands of anal pockets are considered free and they are not associated with hair follicles. On a histological level, neither seasonal and nor sexual differences in the structure of acinar glands were detected (Figure 3).

Electronic microscope studies showed that male's acinar glands had the following characteristics: nuclei with small amounts of heterochromatin and a large active nucleolus, a synthetic apparatus with a substantial amount of long granular endoplasmic reticulum (GER), free ribosomes, and roundish mitochondria. The distinguishing features of cells were big glicogene conglomerates concentrated around gland granules and their morphology. Granules were oval in shape with middle electronic density and were surrounded by dark circles (1-5 μm in diameter). (Figure 4).

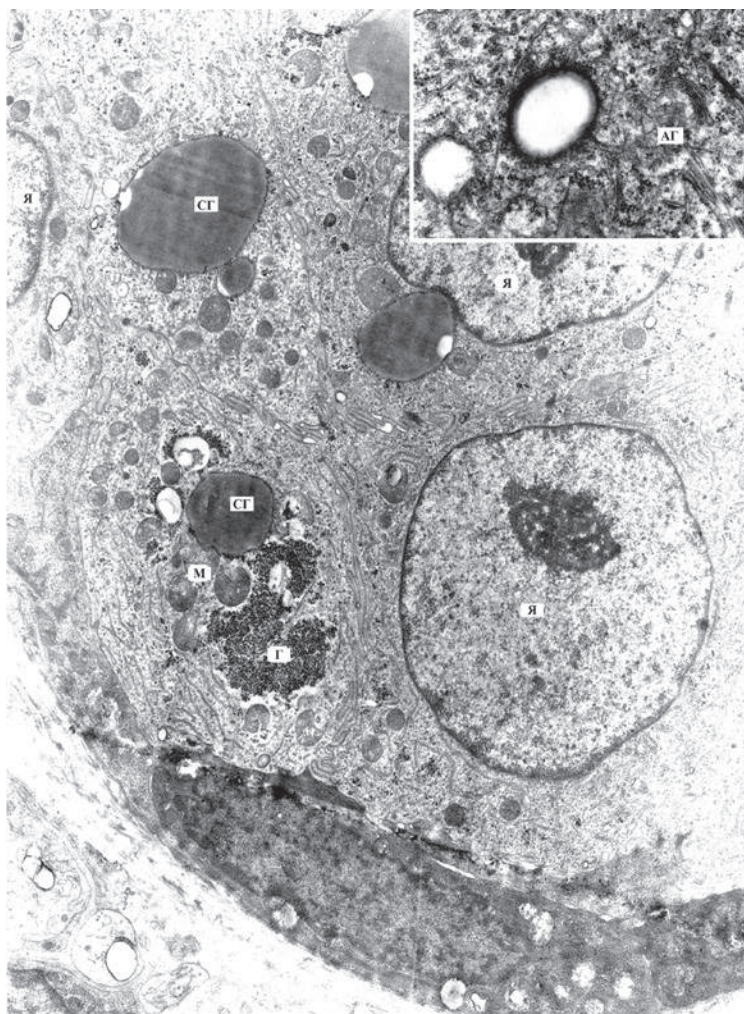


Figure 4. Male acinar gland of anal pocket. Translucent electronic microscopy. Acinus periphery. On a basal membrane there can be seen undifferentiated compressed cell (X 8300). On insertion, fragment of near nucleus cytoplasm (X 10 000).

In deeper dermal layers, under acinar glands were the tubular glands of anal pockets. They were represented by two complexes surrounding acinar glands in a C-shape form. From each complex there was one excretory duct leading into the pocket hollow, located near tubes of acinar glands. Glands appeared as dense rolled up tubes separated by connecting tissue. The cytoplasm was basophilic. On a histological level, seasonal, sexual, and/or age differences were not observed.

Electron microscope studies of anal pocket tubular glands showed clear sexual differences in the epithelia of the cells. In cells of both sexes there were well developed protein synthesizing apparatus (with numerous ribosomes and separated short cisterns of GER) and a gel-synthesizing conveyor, the Golgi apparatus. The Golgi apparatus in males was a dominant organelle and occupied a substantial area of the cytoplasm. In females, the Golgi apparatus was substantially smaller and there were fewer mitochondria. In addition to the usual-sized mitochondria, however, there were also some gigantic mitochondria (up to 7 µm, ten times larger than the standard size). Similar mitochondria (up to 3 µm in diameter) have been described only once in gland epithelia for human apocrine glands (Kurosimi et al., 1984). Gland granules in female cells were represented by following three types: 1) similar to those of male cells (not many), i.e. translucent and surrounded by membranes with soft nets; 2) small dark granules concentrated in the apical part of the cell; 3) electronically translucent granules with a definite membrane. Compared with Smith & Hearn, (1979), our data showed species differences in the ultra-structural characteristics of cells (in the structure of synthetic apparatus, the morphology of granules, and reserves and distribution of glycogens) in acinar glands in anal pockets of Mongolian and forest-steppe marmots (*M. kastschenkoi*).

There were some species differences in the anal glands at an anatomical and histological level. Alpine marmot (*M. baibacina*) anal acinar glands are smaller than those of Mongolian marmots, but the complex of tubular glands are bigger (Kratochvil, Hrabe, 1967). In steppe (*M. bobak*) and black-capped marmots (*M. camtschatica*) the tubular glands are represented by one (not by two) complexes (Skurat, 1972; Skurat, Potapova, 1991).

To conclude, the anal glands of Mongolian marmots have various of anatomical, histological and ultra-structural peculiarities, differentiating these glands either from glands on the body, or from similar glands of other species of the genus *Marmota* (Figure 3).

Mystacial glands. Mongolian marmot's mystacial glands are located in the skin near the lips. The skin (1.5 x 1.5 cm) which is located on the upper lip, is substantially (3-4 times) thicker than nearby cheek skins. Histological sectioning of the thickened skin showed that there are multipartial acinar glands in both sides of hairs and below are two complexes of tubular glands (Figure 5 a,б,в).

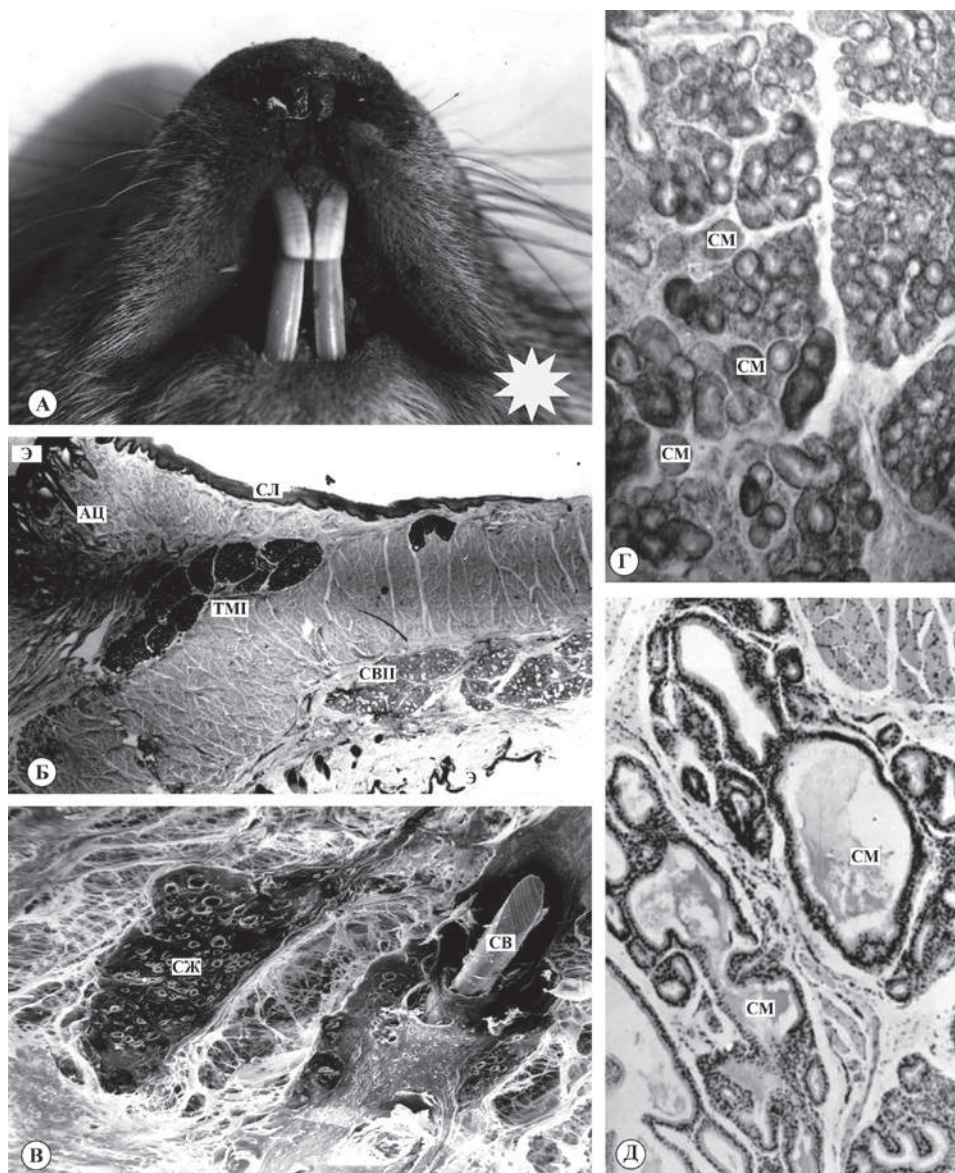


Figure.5. Acinar glands of mouth angle (coloured by hematoxylin-eosin). A-widened area of skin where the glands are located, B-three complex of glands: dark-coloured (TMI) and light-coloured (CBII) tubular and acinar (об x 1,2). B – acinar glands scanning electronic microscope, X300). Tubular glands of mouth angle (coloured by hematoxylin-eosin). Г-dark-coloured (I complex), (обx10). Д – light-coloured (II complex, (об x 5 u 10).

Males had bigger glands than females and there were some fluctuations in sizes of organelles. The biggest glands ($923.2 \times 275.7 \mu\text{m}$) were observed in males during the mat-

ing season. Glands of both sexes were different by not only size, but also by cell epithelia. Although the cells of both sexes synthesize the lipids, the GER does not. Females had fewer and shorter cisterns of granular reticulum, and males had fewer, longer reticulum grouped in five to six profiles. Female granules were surrounded by separate membranes. They had translucent contents with defined dark ingredients of different forms. Male cells have four types of granules: 1) tiny electron-dense-thick; 2) transparent with a dark and narrow border; 3) transparent with dark heart with a polygonal form; 4) translucent with sensitive retina (Figure 6.7).

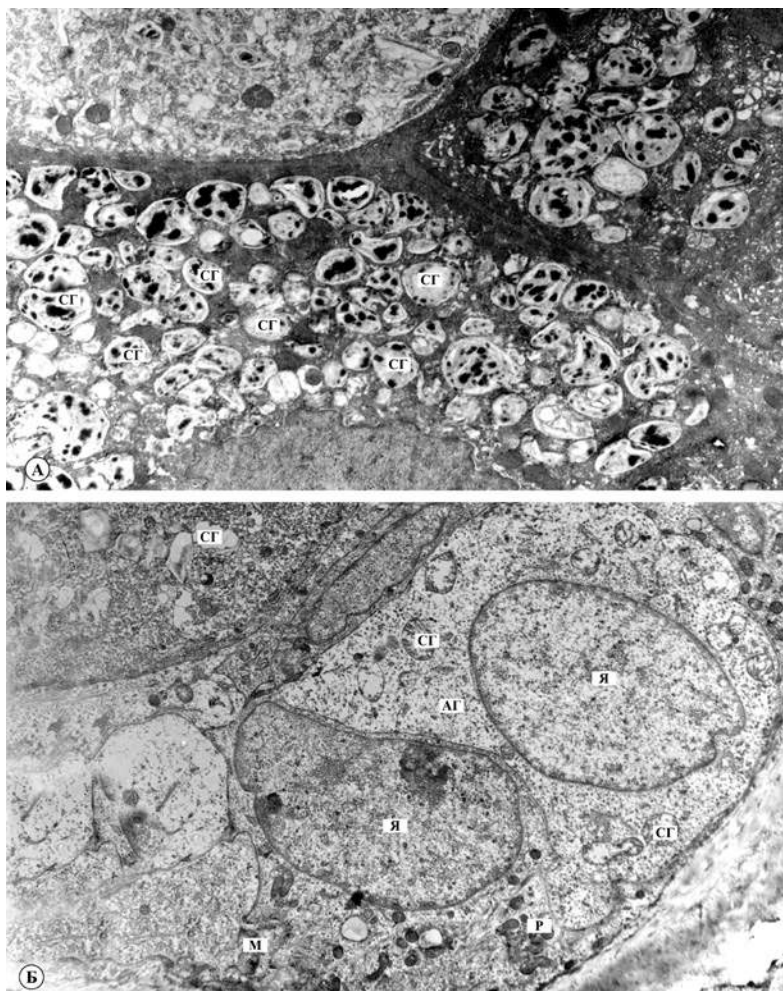


Figure 6. Female's acinar glands of mouth angle. Translucent electronic microscope. A – fragments of three different cells filled with granules that gives cells "tiger-like" picture (X 5 000). B - cytoplasm location nearby nucleus with very rare GER cisterns, ribosomes compacted in polysomes and Golgi apparatus (X 10 000). On insertion, gland granules characteristic to female's glands surrounded with membranoid structures (X 10 000).

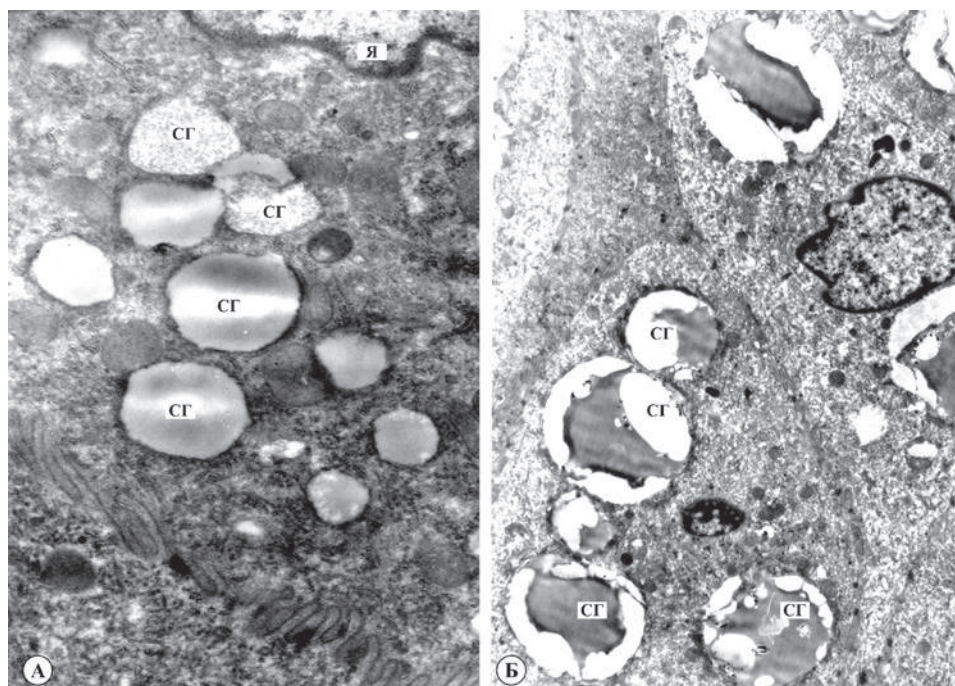


Figure. 7. Acinar gland in male's mouth angle. Translucent electronic microscopy.
A – cytoplasm nearby nucleus. Two types of granules: granules with smooth nets and granules with dark rounding (X10 000). Б – granules with dark hearth polygonal form (X 10 - 000).

Below the lipid glands through the depth of the derma there were two complexes of tubular glands. The first complex was in the mouth cavity at the centre or slightly closer to the thickened part of the skin on the upper lip and 1 cm from the mystacial area, 0.8-1.2 mm from mouth cavity. There were usually seven to 12 segments in the complex.

The second complex of tubular glands was located nearly in 2 cm from the mystacial area of the mouth. The depth from the skin surface was 1.8-2.8 mm. Similar to the first complex, it had a tubular structure and tubular sizes of 650 x 110 μm in width, while some even reached 850 x 250 μm .

As was mentioned before, the mystacial glands of Mongolian marmots have not been previously described. However, in steppe marmots (Skurat, 1972; Rausch, Bridgens, 1989), Alaskan (*M. broweri*) and gray marmots (Rausch, Bridgens, 1989) glands of similar location have been studied for histological analysis. None of the above authors mentioned the three complex glands in the marmot's mouth.

Sole glands. These tubular glands are located not only in the skin of the finger pads and paws, but also in the hairless skin of the paw. The greatest concentration of glomerulus is observed in the fingers pads. There was no difference in size among sexes and seasonal fluctuations were not observed. However, some observations suggested that in March and April some adults had enlarged glands, up to 880-270 μm (Figure 8).

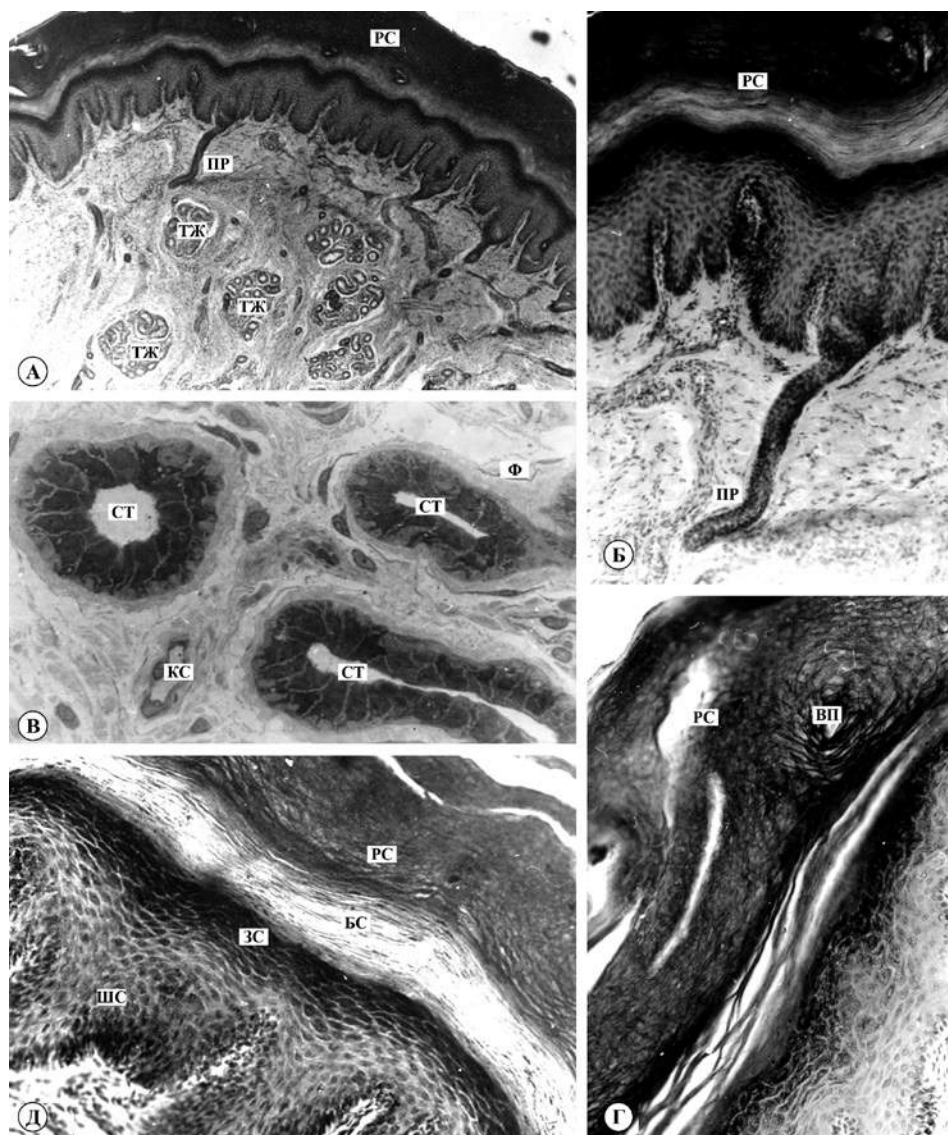


Figure.8. Sole glands. (coloured by hematoxylin-eosin). A- Gland location in derma (об x 5). Б – Skin epidermis of sole (об x 20). Б – half-tone cutting through gland's tubes (об x 100). Г – epidermis ceratoid layer (об x 20). Д – Exit of excretory tube on epidermis surface (об.х 20).

Short cisterns of granulated endoplasmatic reticulum in male epithelium was rare, and agranular reticulum was not observed. The Golgi apparatus was very distinct. It was very well developed, positioned near the nucleus, its cisterns were short and widened, its contents were translucent, and very few vesicles were present.

In female glands the sizes were narrow, but for males they ere wide. Females had more cells enriched with bright granules than did males (Figure 9).

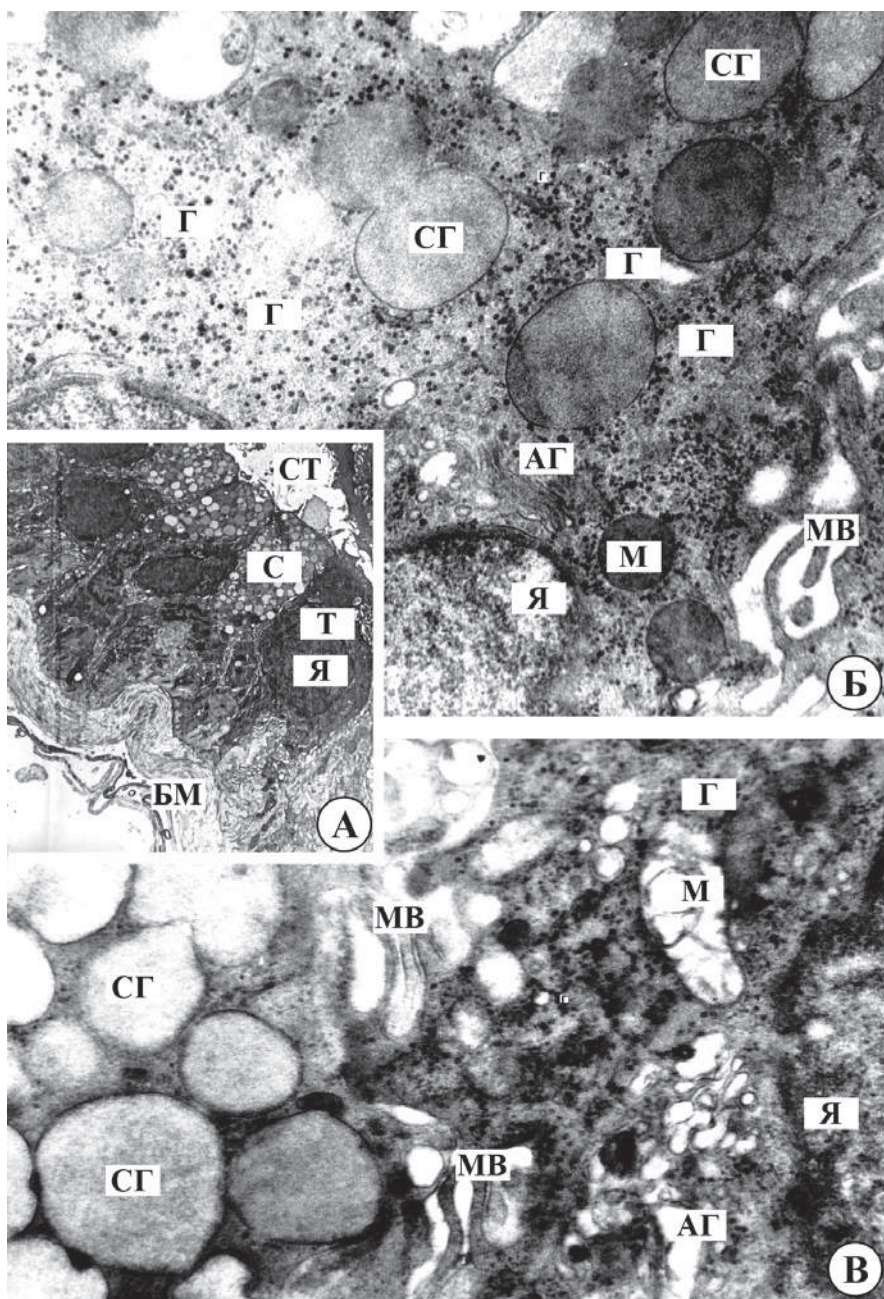


Figure.9. Female's sole gland. Translucent electronic microscope. A – part of gland tube. Б, В - gland cells' fragments (X10 000).

Meimodian glands of the eyelid. Meimodian glands are multi-segment acinar glands that are open to the surface of the eyelid skin. Histological structure is typical to acinar glands.

Eyelid glands are well developed and actively functioning throughout the lifetime of the animal. The biggest glands were observed in males during the mating season. In autumn they became smaller. Meimodian glands have not been studied in any other species of marmot, or even in other mammalian species.

Garder's glands. Garder's glands are located in the corners of the eyelids and of the complex of orbital glands, are the largest ones. Garder's glands in adult Mongolian marmots are 430 mg in weight. The glands have a tubular-alveolar structure. The main synthetic products in many mammalian species are lipids (Sakai, 1981). The main difference in the glands cells of Garder's glands is that they do not have a unique system for lipid bio-synthesis in large quantity. The lipid are exported through exocytose, but not through the holocrynic type (Wooding, 1980).

The epithelial cells of marmot glands have different types of coloring. Some look brighter, while some are darker. Cells that are protein-lipid secreting have granules of two types. They have a well developed GER. Sexual dimorphism was not observed.

The comparison of ultra-structural characteristics of cells in sole glands, the tubular components of anal glands, and the glands of the mouth brings us to the conclusion that the specialization of cells and the characteristics of glands are different depending on their location in the body of marmots.



Адъяа.Я Специфические кожные железы монгольского сурка (*M.sibirica* Radde, 1862) // Материалы V международного совещания по суркам стран СНГ. Харьков. 1993. С.5

Адъяа.Я Кожный покров монгольского сурка (*Marmota sibirica* Radde, 1862) // Диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук, Москва, 1993, с.144.

Адъяа Я Кожный покров Монгольского сурка Ответст, редактор О.Ф.Чернова. Москва, 2007, 122 с, (Биологич. Ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско – Мон. комплексной биологической экспедиции, Т.47)

Берендяев С.А., Кулькова Н.А. О внутривидовых отношениях серых сурков // Зоол. журн., 1965, т.44, N 1, с.110-113.

Капитонов В.И. Внутрисемейные отношения у сурков // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии, М.: Изд-во МГУ, 1975, с.67-70.

Машкин В.И. Внутривидовые отношения у сурков Мензбира (*Marmota Menzbieri Kaschk*).// Фауна и экология грызунов М., Изд-во МГУ, 1983, вып.15, с.204-224.

Машкин В.И., Батурин А.Л. Ольфакторное поведение сурка Мензбира (*Marmota menzbieri Kaschk*)//Феромоны и поведение, М.: Наука, 1982, с.82-98.

Скурат Л.Н. Строение и значение специфических кожных желез грызунов // Автореф. на соискание уч.ст.канд.биол.наук, М., 1972, 19.С

Скурат Л.Н., Потапова Л.А. Микроструктура кожи и специфических кожных желез черношапочного сурка // Биология,экология,охрана и рациональное использование сурков, мат.Всесоюз.сов. 1991, с.131-136.

Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973, 487.С

Соколов В.Е, Я.Адъяа, Л.В.Степанова Структура желез в углу рта монгольского сурка (*M.sibirica* Radde,1862) // Доклады Акад. наук. Москва, 1992, т.322, '6, с.1168-1171

Соколов В.Е, Я.Адъяа, Л.В.Степанова Структура анальных желез монгольского сурка (*M.sibirica* Radde,1862) // Доклады Акад. наук. Москва, 1993, т.331, '6, с.122-126

Соколов В.Е, Л.В.Степанова, Я.Адъяа Структура подошвенных желез монгольского сурка (*M.sibirica* Radde,1862) // Доклады Акад. наук. Москва, 1993, т.333, '6, с.814-817

Соколов В.Е.,Скурат Л.Н.,Степанова Л.В.,Сумина Е.Б.,Шабдаш С.А., Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих М.: Наука, 1988, 280.С

Спивакова Л.В., Капитонов В.И. Сезонные изменения щечных желез у взрослых байбаков в горах Ерментау (Целиноградская область) // III съезд Всесоюз. териол. общ., М., 1982, т.2, с.83-84.

- Соколов В.Е., Степанова Л.В. Видоспецифичны ли кожные железы - источники химических сигналов млекопитающих? // Химическая коммуникация животных, М.: Наука, 1986, с.254-263.
- Тарасов П.П. О биологическом значении пахучих желез у млекопитающих // Зоол. журн., 1960, т.39, вып.7, с.1062-1068.
- Тарасов П.П. К изучению биологии сурков. Сообщ. 1-2. Повадки. Внутривидовые отношения и вопросы миграции // Тр.Среднеазиат. противочумн.ин-та, 1961, вып.7, с.233-248.
- Armitage K.B. Social behavior of the colony of the yellow-bellied marmot (*M.flaviventris*) // Anim. Behav. 1962. V. 10. N 3-4. P. 319-331.
- Armitage K.B. Male behavior and territoriality in the yellow-bellied marmot // J. Zool. Lond. 1974. V. 172. N 2. P. 233-265.
- Armitage K.B. Scent marking by yellow-bellied marmots // J. Mammal. 1976. V. 57. N 3. P. 583-584.
- Barash D. The social biology of the Olympic Marmot // Animal behavior monographs. 1973. V. 6. P. 171-249.
- Hamilton W.J. The life history of the rufescent woodchuck, *marmota monax rufescens* Howell //Annals. Carnegie Museum. 1934. V. 23. P. 87-178.
- Hebert P., Prescott J. Etude du langage olfactif chez la marmotte commune (*Marmota monax*) en captivite // Can. J. Zool. 1983. V. 61. P. 1720-1725.
- Humphry C.D., Pittman F.E. A simple methylene blue azure II – basic fuchsin stain for epoxy-embedded tissue section // Stain. Technol. 1974. V. 42. P. 9-14.
- Koenig L. Beobachtungen über Rewiermarkierung sowie Droh-Kampf und Adwerverhalten des Murmeltieres (*Marmota marmota* L.) // Zoo Tierpsychol. 1957. Bd. 14. N 4. S. 510-521.
- Kratochvil J., Hrabk V. Zur kenntnis der Analdrüsen des Tatrabeirgsmurmeltiers, *Marmota marmota latirostris* Kratochvil, 1961 (Rodentia, Sciuridae) // Zool. Listy. 1967. V.16, N 1. P. 31-40.
- Kurosumi K., Shibasaki S., Ito T. Cytology of the secretion in mammalian sweat glands // Intern. Rev. Cytol. 1984. V. 87. P. 253-329.
- Meier P.T. Response of adult woodchucks (*Marmota monax*) to oral gland scents // J. Mammal., 1991. V. 72. N 3. P. 622-624.
- Munch H. Zur ökologie und von *Marmota m.marmota* // Z. f. Säugetierk. 1958. Bd. 23. S. 123-138.
- Perrault C., 1731, Memoires pour servir a l'histoire naturelle des animaux. Description anatomique d'une Marmotte et d'un Loir // Met. Acad. R. des Sc (avant son Renouvement). 1699. V. 1. P. 31-41 (aus Schaffer).
- Psenner H. Neue Beobachtungen zur fortpflanzungsbiologie des Murmeltieres // Z. Säugetierkunde. Ztschr. Jagdwiss. 1956. V. 2. N 3. S.32-39.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОЖНЫХ ЖЕЛЕЗ МОНГОЛЬСКОГО СУРКА.

Я.Адъяа

Институт общей и экспериментальной биологии Академии Наук Монголии

e.mail; adiya_ya@yahoo.com

Специфические кожные железы давно привлекали внимание ученых. По мере развития этологии млекопитающих значительно возрастает интерес к специфическим кожным железам-источникам хемосигналов. Эти железы необычайно разнообразны по расположению и количеству на теле, размерам, гистологическому строению и химическому составу выделяемого секрета. Однако до сих пор далеко не у всех видов млекопитающих не только не установлена структура, но даже не описана топография кожных желез, хотя эти органы играют столь важную роль в жизни млекопитающих. В полной мере это относится и к многочисленному отряду грызунов, в том числе роду сурков.

У 11 из 14 живущих в настоящее время на Земле видов сурков обнаружены и разной степени подробности описано гистоструктура анальных, подошвенных, щечных, Мейбомиевых, Гардеровых желез и желез углов рта. Кроме краткого упоминания об анатомическом строении и о возможном участии анальных желез в маркировке (Тарасов, 1960, 1961), другие кожные железы монгольского сурка до нас не исследовались (см. табл.1).

Таблица 1

Изученность специфических кожных желез разных видов сурков

Виды сурков	Кожные специфические железы					
	Анальные железы	Щечные железы	Железы в углах рта	Подошвенные железы	Гардеровые железы	Железы века
<i>M.sibirica</i>	+* (1.2,30-34,35)	-	*o#(30-34,35)	*o#(30-34,35)	*o#(30,34,35,)	*o#(30,34,35)
<i>M.baibacina</i>	+* (1.3)	+ (4)	-	-	-	-
<i>M.bobac</i>	+*o (5.6)	+o (7)	*o (5.6)	*o(5.6)	-	-
<i>M.camtschatica</i>	*o (8)	-	*o (8)	*o (8)	*o (8)	*o (8)
<i>M.cauduta</i>	-	* (9)	-	*o (6)	-	-
<i>M.menzbier</i>	+* (9.10)	+* (9.10)	+ (9.10)	+ (9)	-	-
<i>M.monax</i>	+*# (11, 12,15)	+*o (13.15)	+*o (14.15.29)	-	-	-
<i>M.caligata</i>	+*o (15)	+*o (15.16)	*o (15)	-	-	-
<i>M.marmota</i>	+*o 15,17, 18, 19)	+*o (15.20.21.22)	-	-	-	-
<i>M.broweri</i>	+*o (15)	+*o (15.23)	*o (15)	-	-	-
<i>M.flaventris</i>	-	+*o (15.24.25.26)	-	-	-	-
<i>M.olimpus</i>	+* (27)	+*o (15.27.28)	-	-	-	-



Условные знаки: + сведения о маркировке * -упоминание о наличии желез и краткое анатомическое описание, о – краткое описание гистологической структуры, # описание ультраструктуры, - отсутствие данных. Цифры в скобках – литературные источники,

1. Тарасов,1960; 2. Тарасов,1961; 3. Берендяев, Кулькова,1965; 4. Капито-нов,1975; 5. Скурат,1972; 6. Соколов,1973; 7. Спивакова, Капитонов,1982; 8. Скурат, Потапова,1991; 9. Машкин, Батурин,1982; 10. Машкин,1983; 11. Hamilton,1934; 12. Smidt,Hearn,1979; 13. Hebert, Frescott,1983; 14. Walro,et al 1983; 15. Rausch, Bridgens,1989; 16. Taulman, James, 1990; 17. Perrault, 1731; 18. Schaffer,1940; 19. Kratochvil, Hrabe,1967; 20. Psenner,1956; 21. Munsh,1958; 22. Koenig,1957; 23. Rausch, Rausch, 1971; 24. Armitage,1962; 25. Armitage,1974; 26. Armitage,1976; 27. Barach, 1973; 28. Thiessen, Rice, 1976; 29. Meier,1991; 30. Адъяа,1993,1993а; 31. 32. Соколов, Адъяа, Степанова, 1992,1993); 33. Соколов, Степанова, Адъяа,1993; 34. Адъяа, 2002; 35. Адъяа,2007



Рис1. Расположение специфических желез тарбагана. 1- угла рта, 2,3-железы века и гардера, 4-анальный; 5-подошвенный

Для изучения строения кожных желез у двух подвигов монгольского сурка (Архангайский и Центральный аймак, 38 особей) пробы брали из разных топографических участков тела: спины, загривка, брюха, угла рта, заглазничной и анальной области, верхнего и нижнего века, подошв передней и задней лап и Гардеровы железы. Собранные материалы изучали методами световой и электронной микроскопии (Соколов и др, 1988; Humpury, Pittman, 1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Диффузно расположенные ацинарные железы. В отличие от многих таксономических групп млекопитающих, у грызунов в коже туловища отсутствуют диффузно расположенные кожные трубчатые железы, хотя широко представлены ацинарные (липидсинтезирующие) (Соколов,1973). В коже монгольского сурка ацинарные железы располагаются попарно возле волос, но их размеры у половозрелых особей не превышают 112 x 62 мкм (в области загривка).

Ультраструктурные характеристики железистых клеток у самок и самцов выявляют определенные различия, свидетельствующие о их разной специализации,

т.е. способности синтезировать вещества разной химической природы. В клетках самцов гладкий ретикулум не выявляется, но короткие цистерны ГЭР распределены по всей цитоплазме; много свободных рибосом. Секреторные гранулы средней электронной плотности с крупными электроннопрозрачными "вакуолями" разных размеров. Иногда такая "вакуоль" занимает почти всю гранулу, так что она оказывается электронно-прозрачной с более темным кольцом по периферии (Рис.2).

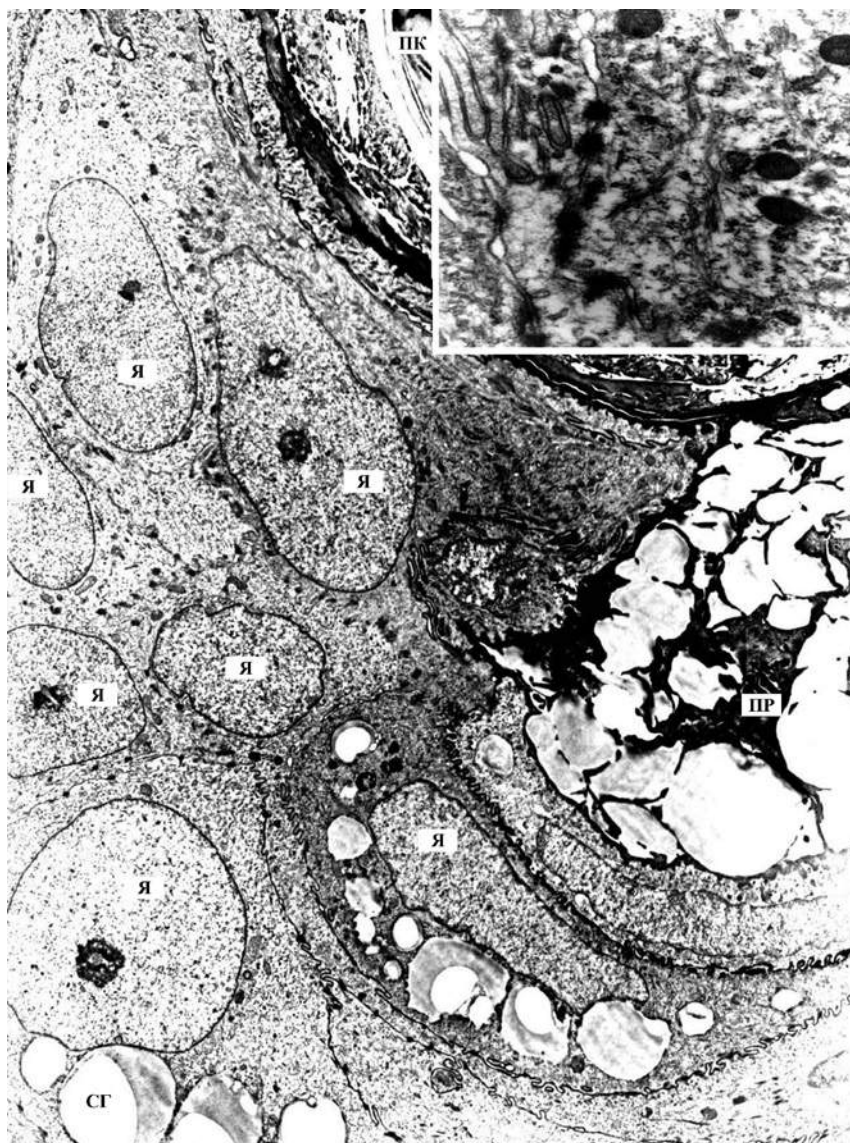


Рис.2. Ацинарная железа загризка самца. Просвечивающий электронный микроскоп. Фрагмент ацинуса возле протока, впадающего в полость кармана, заполненного секретом. Секреторные гранулы видны и в протоке. В клетках, окружающих проток видны секреторные гранулы, характерные для клеток самца (X5000). На вставке фрагмент цитоплазмы с цистернами ГЭР (X 10 000).



Анальные железы. Анальные железы тарбагана представлены тремя кожными карманами, расположенными на дорзальной и латеральных сторонах заднепроходного отверстия. Только у одной особи (сеголеток) карманы оказались трехкамерными. Выходы протоков карманов расположены в стенке анального отверстия. Диаметр выводного протока центрального кармана половозрелых особей 1,2-1,5 мм, а его длина равна 8-10 мм. Размеры карманов почти равны, 7-9 мм длиной, 3-5 мм шириной (Рис.3а).

Дно карманов образовано мощным дермальным слоем, где залегают многодольчатые ацинарные железы, а ниже - трубчатые. У особей с трехкамерными карманами ацинарные железы располагались возле каждой камеры. Общая протяженность железистого поля, состоящего из ацинарных желез у половозрелых особей, от 3800 до 4380 мкм, а наибольшая толщина 700 мкм (Рис.3б,в,д). Уже 20-дневные и двухмесячные особи имеют полностью сформированные и активно секретирующие ацинарные железы, а их размеры почти соответствуют таковым взрослых особей (3800 x 600 и 3900 x 650 мкм).

Железы анального кармана. Каждая долька ацинарных желез состоит из ацинусов с самостоятельным выводным протоком. Общий широкий выводной проток от всех долек открывается прямо в карман. Таким образом, ацинарные железы анального кармана относятся к свободным, т.е. они не связаны с волосяными фолликулами. Ни сезонных, ни половых отличий в строении ацинарных желез на гистологическом уровне не обнаружено (Рис.3).

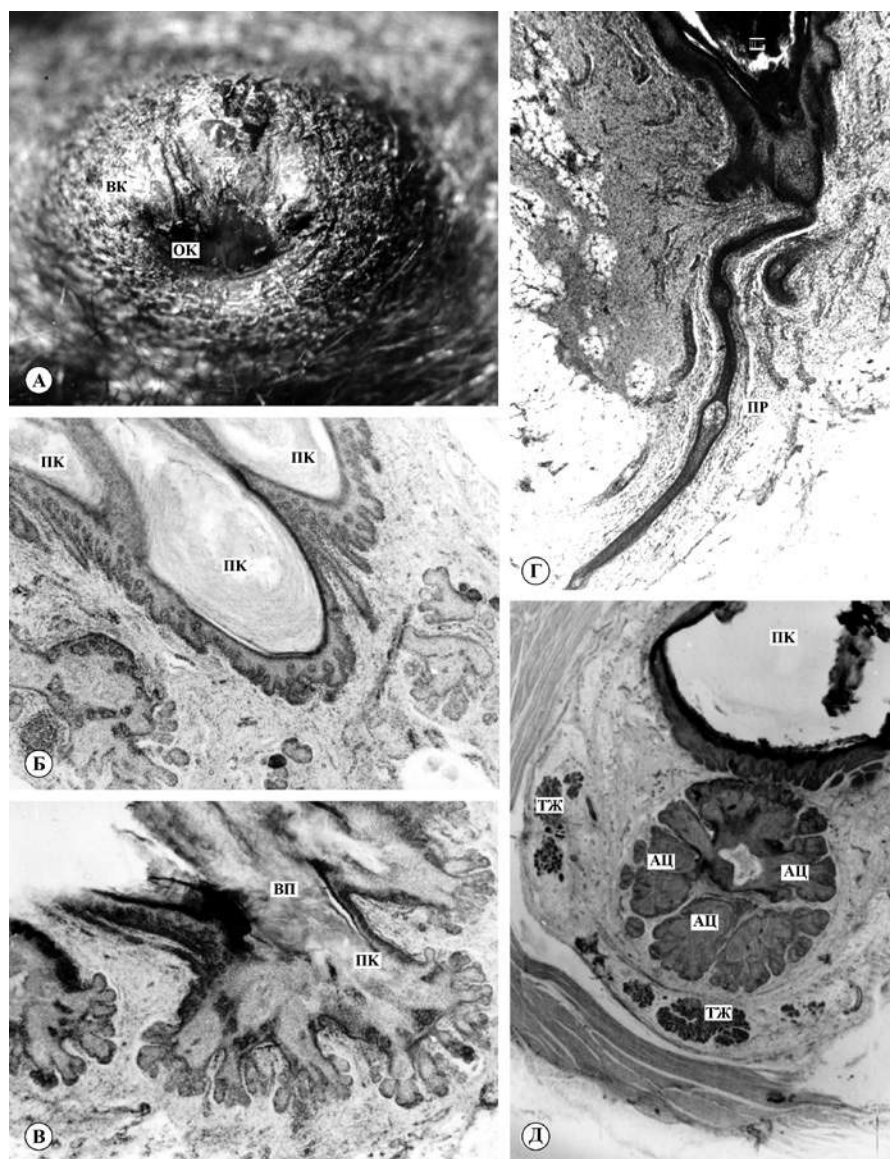


Рис.3. Ацинарная железа анального кармана (окраска гематоксилин-эозин). А-анальная область (анальное отверстие искусственно расширено), Б-трехкамерный центральный карман анальной железы 20 дневного сеголетка (об x 5). В - боковой карман анальной железы (об x 2,5). Г- Выводный проток трубчатых желез увел. 10x25, окраска гематоксилин-эозином. ПР-выводный проток, Д-полутонкий срез ацинарной железы (об x 100).

Электронномикроскопическое исследование показало, что клетки ацинарных желез самцов сурка имеют следующие ультраструктурные характеристики: ядра с малым количеством гетерохроматина и крупными активными ядрышками,



синтетический аппарат представлен значительным количеством длинных цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) и свободными рибосомами, митохондрии округлые, с темным матриксом и плохо выраженными кристами. Отличительной особенностью клеток являются большие конгломераты гликогена, концентрирующиеся вокруг секреторных гранул и морфология секреторных гранул. Последние округлы, средней электронной плотности с темным ободком по периферии (от 1 до 5 мкм в диаметре). Некоторые из гранул имеют более светлые зоны (Рис.4).

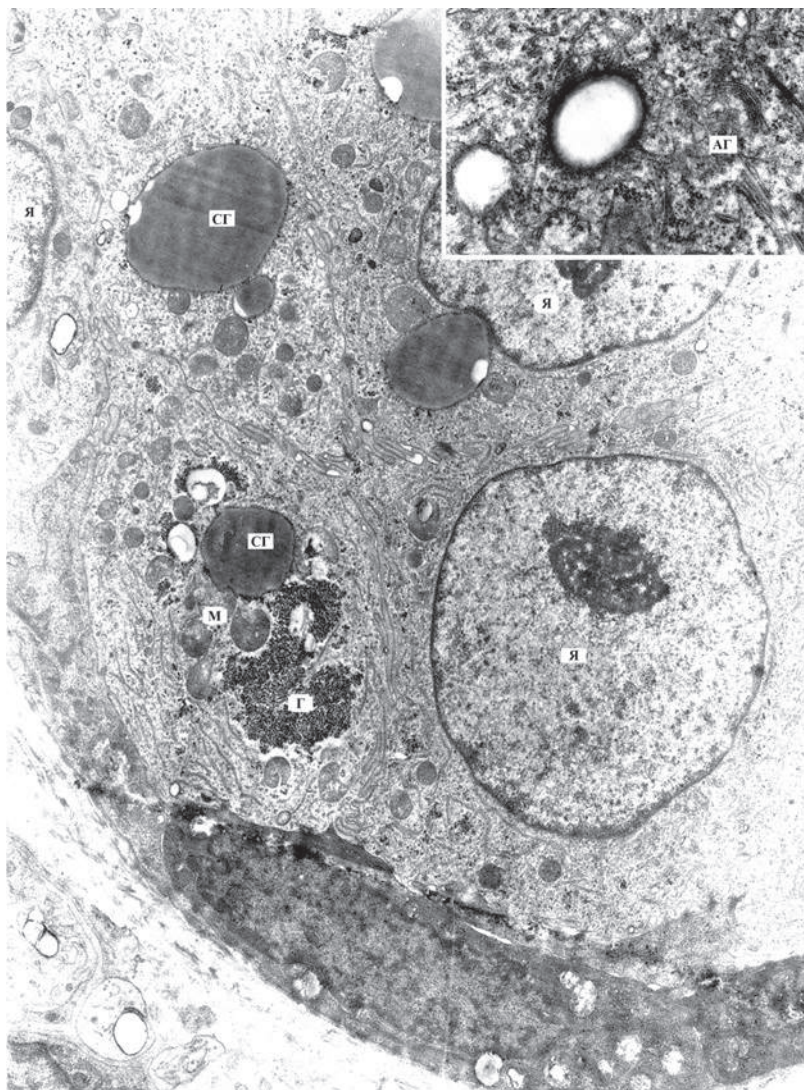


Рис.4. Ацинарная железа анального кармана самца. Просвечивающая электронная микроскопия. Периферия ацинуса. На базальной мембране видна недифференцированная уплотненная клетка (X 8300). На вставке фрагмент около-ядерной цитоплазмы (X 10 000).

В более глубоких слоях дермы под ацинарными железами располагаются трубчатые железы анального кармана. Они представлены двумя комплексами, которые в виде полумесяцев окружают ацинарные. От каждого комплекса отходит по одному выводному протоку и впадает в полость кармана. Место их впадения рядом с протоком ацинарных желез. Железы представляют собой плотно свернутые в клубочки трубочки, разделенные соединительной тканью. Цитоплазма базофильна. На гистологическом уровне не отмечено сезонных, половых или возрастных различий.

Электронномикроскопические исследования трубчатых желез анального кармана выявили четкие половые отличия эпителиальных клеток. В клетках обоих полов развиты и белок-синтезирующий аппарат (многочисленные рибосомы и отдельные короткие цистерны ГЭР) и слизь- синтезирующий конвейер (аппарат Гольджи). Однако аппарат Гольджи в клетках самцов - доминирующая органелла; он занимает значительный объем цитоплазмы. Чрезвычайно многочисленны в клетках крупные митохондрии с четкими многочисленными кристами. Продукты синтеза собраны в гранулы трех типов. В клетках самок аппарат Гольджи значительно меньше, меньше в них и митохондрий. Однако в этих клетках наряду с обычными мелкими митохондриями есть гигантские (до 7 мкм), превышающие в десятки раз лежащие рядом. Подобные митохондрии (до 3 мкм в диаметре) описаны всего лишь один раз в железистом эпителии, а именно в апокриновой железе человека (Kurosuni et al., 1984). Секреторные гранулы в клетках самок, представлены 3 типами: 1) аналогичные тем, что имеются в клетках самцов (их немного), т.е. прозрачные, окруженные мембраной с нежной сеточкой; 2) мелкие темные гранулы (концентрируются в апикальной части клетки); 3) электронно прозрачные гранулы с четкой мембраной. Сравнительный анализ наших результатов с данными Smith & Hearn, (1979) выявил видовые различия в ультраструктурных характеристиках эпителиальных клеток (в структуре синтетического аппарата, морфологии гранул, запасах и распределении гликогена), ацинарных желез анальных карманов у монгольского и лесного сурков.

Есть некоторые видовые отличия анальных желез и на анатомо-гистологическом уровне. В отличие от монгольского сурка, анальные ацинарные железы у альпийского сурка мелкие, а комплексы трубчатых, наоборот, крупные (Kratochvil, Hrabe, 1967), у байбака и черношапочного сурков трубчатые железы представлены одним (а не двумя) комплексом (Скурат, 1972; Скурат, Потапова, 1991). Такие различия в анатомическом строении анальных желез разных видов сурков, по-видимому, также являются видовыми особенностями.

В заключение следует сказать, что анальные железы монгольского сурка обладают рядом анатомических, гистологических и ультраструктурных особенностей, отличающих эти железы как от диффузно расположенных на теле, так и аналогичных желез других видов рода *Marmota* (Рис.3).

Железы угла рта. Железы в углах рта монгольского сурка расположены в коже области смыкания губ. Участок кожи (1,5 x 1,5 см), расположенный в углу рта, сильно (в 3-4 раза) утолщен по сравнению с густо оволосенной окружающей кожей щек. На гистологических срезах утолщенного участка кожи видно, что с обеих сторон волос располагаются многодольчатые ацинарные железы, а ниже



Академия наук Республики Казахстан

2 комплекса трубчатых. Ацинарные железы угла рта имеют сферическую или овоидную форму, а их секреторные части состоят из нескольких долек, окруженных соединительной тканью. Дольки каждой железы соединяются в общий выводной проток, образованный ороговевающим эпителием и впадающим в волосяной канал (Рис.5 а,б,в).

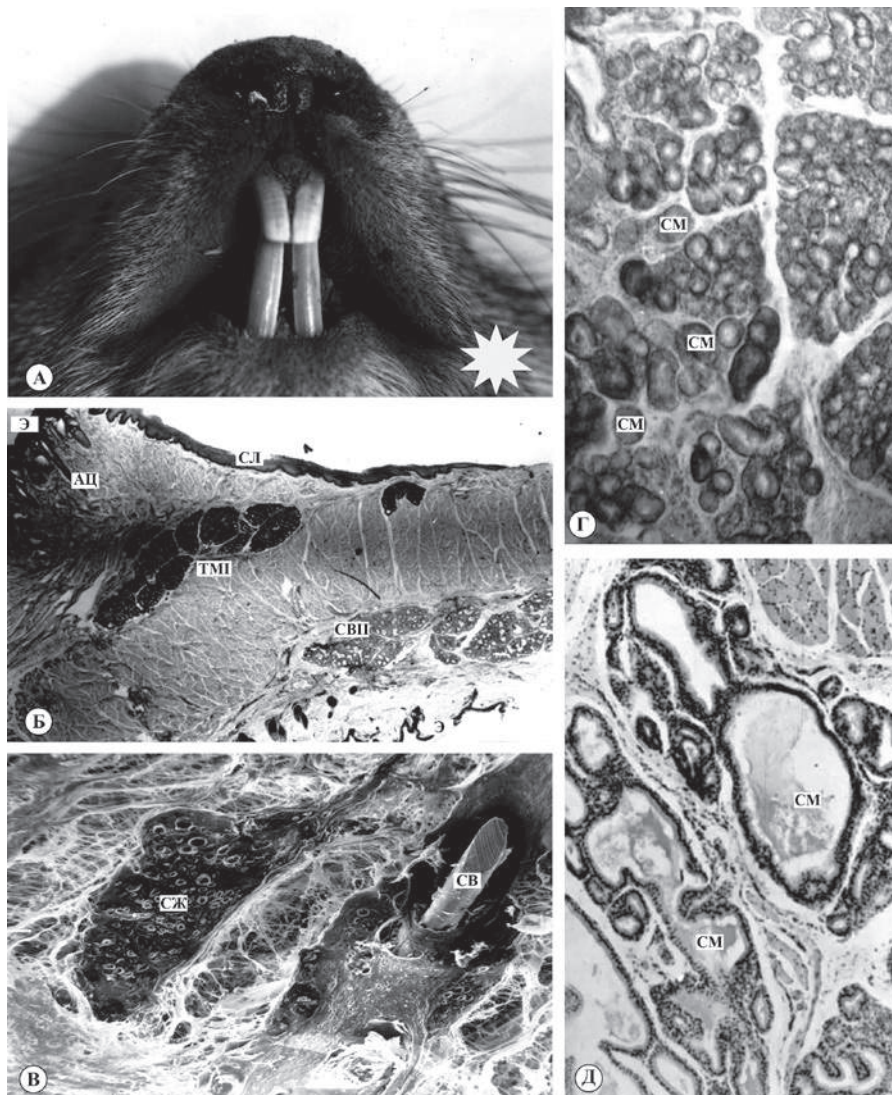


Рис.5. Ацинарные железы угла рта (окраска гематоксилин-эозин). А-утолщенный участок кожи, где расположены железы, Б-три комплекса желез: темноокрашенные (тмI) и светлоокрашенные (свII) трубчатые и ацинарные (об х 1,2). В - ацинарные железы (сканирующий электронный микроскоп, X300). Трубчатые железы угла рта (окраска гематоксилин-эозин). Г-темноокрашенный (I комплекс), (обх10). Д - светлоокрашенный (II комплекс), (об х 5 и 10).

У самцов железы крупнее, чем у самок; отмечаются и сезонные флуктуации размеров органов. Наиболее крупные железы (923,2 x 275,7 мкм) наблюдаются у самцов в период гона. Железы самцов и самок отличны не только по размерам, но и по специализации клеточного эпителия. Несмотря на то, что клетки у обоих полов липидсинтезирующие, ГЭР в них не обнаружен. Белоксинтезирующий аппарат представлен полисомами и ГЭР. У самок цистерны гранулярного ретикулума редкие и короткие, у самцов, хотя и немногочисленные, но довольно длинные, собраны в группы по 5-6 профилей. Наиболее заметны различия клеток по составу гранул. В клетках самок синтезированные продукты упакованы в гранулы, размеры которых колеблются в довольно больших пределах, их форма чаще всего округлая или овальная, но нередко полигональная. Гранулы окружены мембраной, не сливаются. Их содержимое полупрозрачно с очень характерными темными включениями самой причудливой формы. Дифференцированные клетки, переполненные такими гранулами приобретают "тигровый рисунок". Клетки самцов содержат гранулы 4-х типов: 1) мелкие электронноплотные; 2) прозрачные с темным узким ободком по периферии; 3) прозрачные с темной сердцевинкой полигональной формы; 4) прозрачные с нежной сеточкой (Рис.6,7).

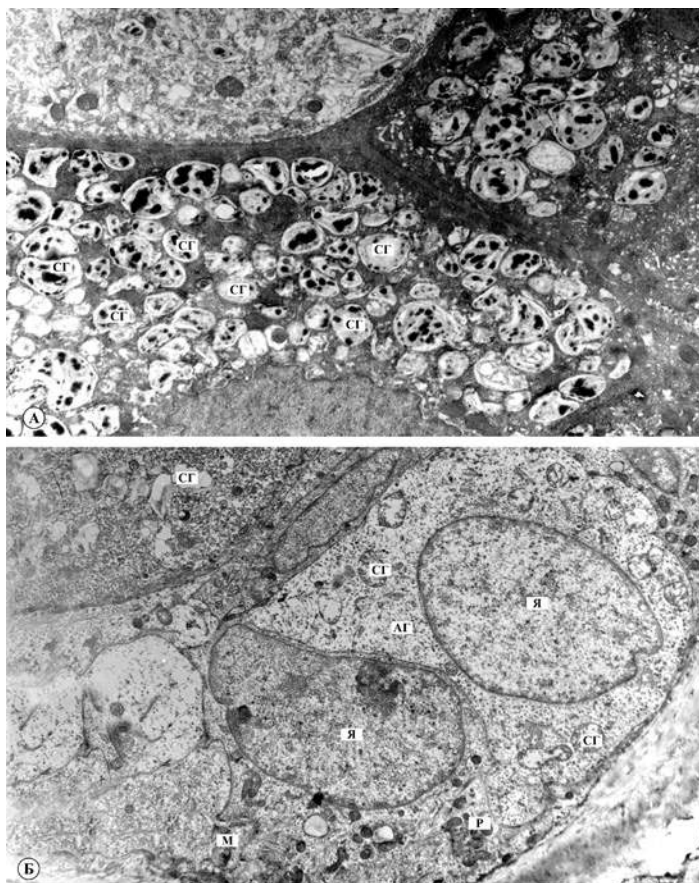


Рис.6. Ацинарная железа в углу рта самки. Просвечивающая электронная микроскопия. А - фрагменты трех дифференцирующихся клеток, заполненных гранулами, придающих клеткам характерный "тигровый" рисунок. (X 5 000). Б - околядерный участок цитоплазмы с очень редкими цистернами ГЭР, рибосомами собранными в полисомы и аппаратом Гольджи (X 10 000). На вставке характерная для

железы самки секреторная гранула, окруженная мембраной, содержащая различные структуры (X 10 000).

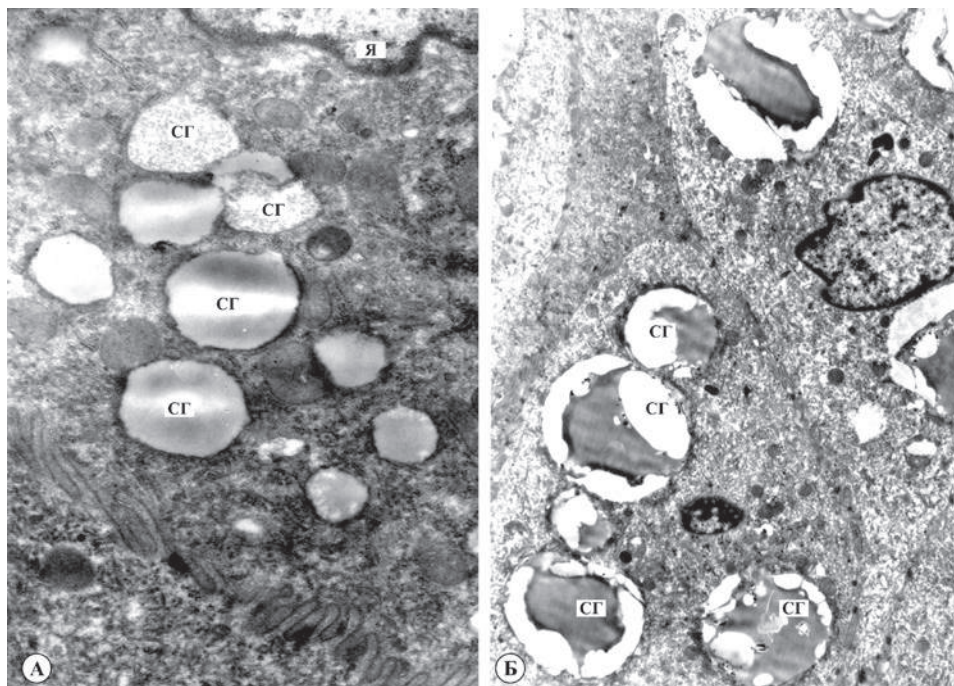


Рис. 7. Ацинарная железа в углу рта самца. Просвечивающая электронная микроскопия. А - околоядерная цитоплазма. Гранулы двух типов: гранулы с нежной сеточкой и гранулы с темным ободком (X10 000). Б - гранулы с темной сердцевинной полигональной формы (X 10 000).

Ниже слюнных желез по глубине дермы располагаются два комплекса трубчатых желез. Первый комплекс лежит в центре или несколько смещен к ротовой полости утолщенного участка кожи, на расстоянии примерно 1 см от угла рта, на глубине 0,8-1,2 мм от слизистой ротовой полости. Этот комплекс представляет собой плотно свернутые в клубочки трубочки, разделенные соединительной тканью. Обычно в комплексе насчитывается 7-12 долек. Отдельные трубочки имеют небольшие просветы от 50 до 130 мкм.

Второй комплекс трубчатых желез располагается почти в двух сантиметрах от края угла рта, уже за пределами утолщенного участка кожи, но ближе к поверхности эпидермиса, чем первый комплекс. Он залегает на глубине 1,8-2,8 мм от поверхности кожи. Так же, как и первый комплекс, имеет трубчато-дольчатое строение. Просветы его трубочек очень широкие: 650 x 110 мкм, а некоторые достигают 850 x 250 мкм.

Как выше было отмечено, железы в углах рта монгольского сурка прежде не были описаны, но у байбака (Скурат, 1972; Rausch, Bridgens, 1989), аляскинского и седого сурков (Rausch, Bridgens, 1989) проведены гистологические исследования желез данной локализации. Ни один из цитированных авторов не описывает трех комплексов желез в коже углов рта сурков.

Подошвенные железы. Это трубчатые органы, располагающиеся не только в коже подушечек пальцев и мозолей лап, но и во всей неоволосенной коже подошвы.

При этом наибольшие скопления клубочков наблюдаются в подушечках пальцев. Разница в размерах клубочков между полами не обнаружена. Сезонные колебания четко не выражены. Однако отмечено, что весной (март, апрель) у половозрелых особей лишь отдельные клубочки увеличены до 880 х 270 мкм (Рис.8).

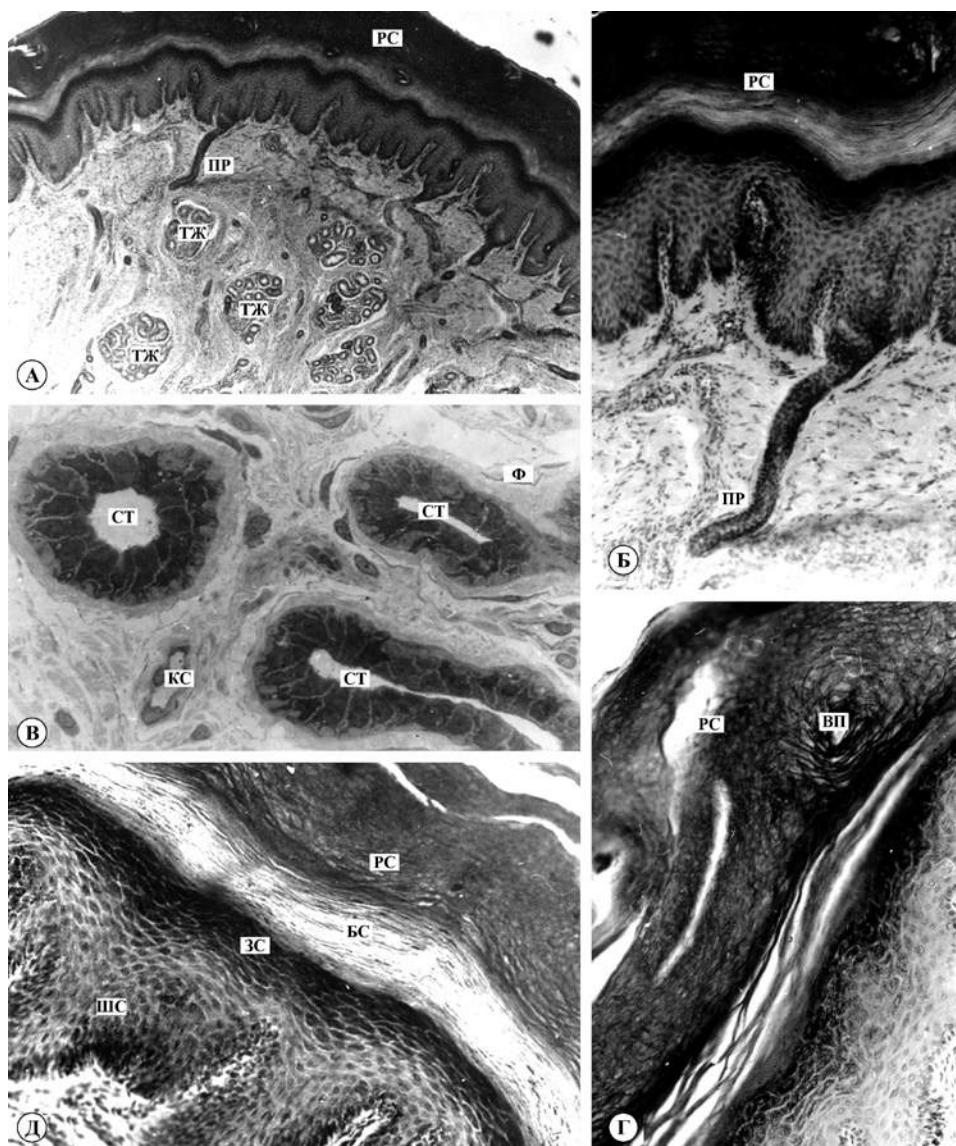


Рис.8. Подошвенные железы. (окраска гематоксин-эозин). А - Расположение желез в дерме (об.х 5). Б - Эпидермис кожи подошвы лап (об.х 20). В - полутонкий срез через секреторные трубочки (об.х 100). Г - роговой слой эпидермиса (об.х 20). Д -Выход выводного протока на поверхность эпидермиса (об.х 20).



Железистые трубочки выстланы довольно высоким колончатым или кубоидальным эпителием, по-разному воспринимающим красители (есть так называемые темные и светлые клетки). Миоэпителиальные клетки почти сплошным кольцом окружают железистые (Рис.8,в).. Секреторные клетки располагаются в трубочке так, что между ними, а также между секретор-ными и миоэпителиальными имеются широкие щели, куда обращены многочисленные длинные, нередко ветвящиеся микроворсинки. Они на апикальной плазмолемме несколько короче, чем на базальной. Ядра клеток крупные, с очень небольшим количеством гетерохроматина, слегка сдвинуты к базальной части клеток. В цитоплазме много митохондрий среднего размера, овальных, с матриксом средней электронной плотности и плохо выраженными кристами.

В эпителии самцов короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума очень редки, агранулярный ретикулум не выявлен. Аппарат Гольджи весьма примечателен: он хорошо развит, локализуется в непосредственной близости от ядра, его цистерны собраны в невысокие стопки, коротки, расширены, а содержимое их электронно-прозрачно; везикулы немногочисленны. Секреторные гранулы двух типов. Оба типа гранул выводятся из клетки путем экзоцитоза. Темные и светлые клетки имеют один и тот же набор органелл.

В железах самок секреторные трубочки имеют очень узкие просветы, в то время как у самцов они расширены. Количество клеток, заполненных светлыми гранулами, заметно больше у самок, чем у самцов. В секреторных клетках самок гранулярный эндоплазматический ретикулум более развит; аппарат Гольджи везикулярной формы: его цистерны коротки и расширены, и многочисленны везикулы. Кроме светлых секреторных гранул присутствуют темные (Рис.9).

Железы самок и самцов
у насекомых
и их строение

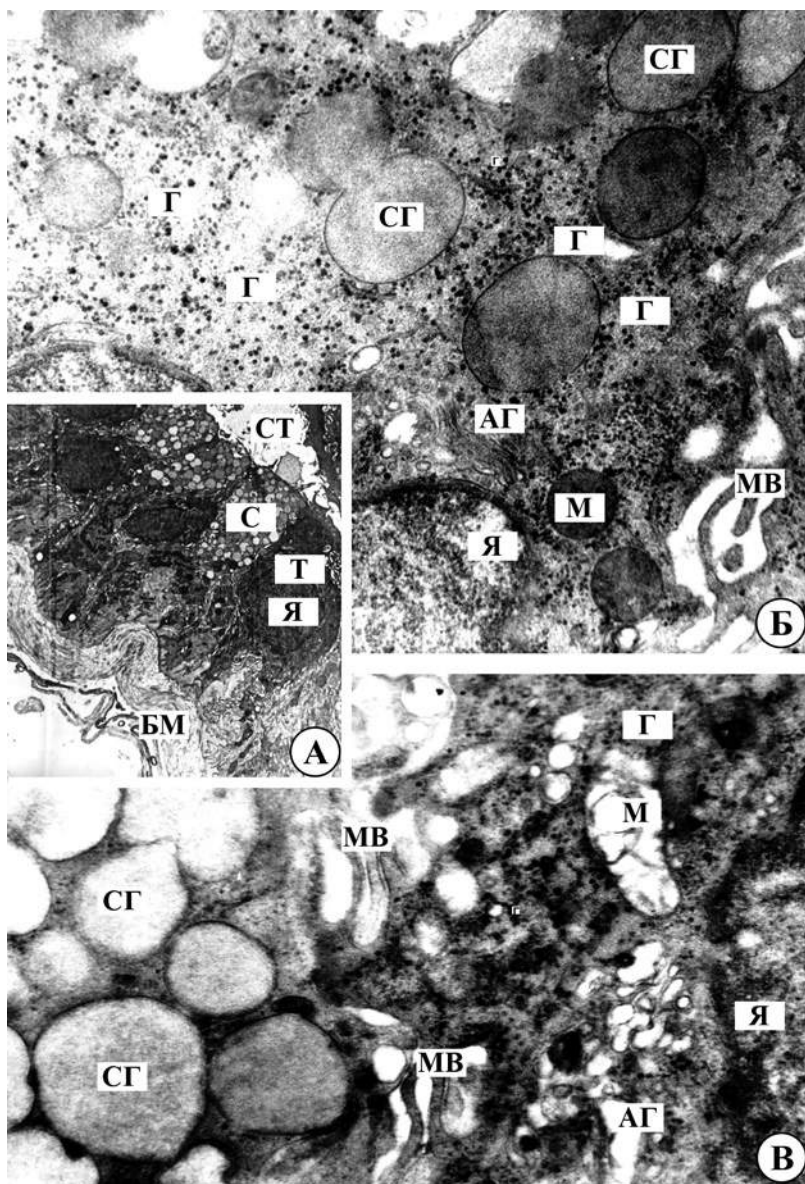


Рис.9. Подошвенная железа самки. Просвечивающая электронная микроскопия. А - часть секреторной трубочки. Б, В - фрагменты секреторных клеток (X10 000).

Меймобиевы железы века. Железы века представляют собой многодольчатые ацинарные железы, проток которых свободно открывается на поверхности кожи века. Гистологическое строение типично для ацинарных желез.

Железы века хорошо развиты и активно функционируют на протяжении всей жизни индивидуума, самые крупные размеры желез отмечены нами у самцов в



период гона, а в осенний период их размеры уменьшаются. Однако, в активный период жизни размеры железистого поля века у самцов были больше, чем у самок. Эти железы сколько-нибудь подробно не исследованы ни у одного вида не только сурков, но и других млекопитающих.

Железа Гардера. Она располагается в пределах орбиты глаза и входит в комплекс орбитальных желез, являясь самой крупной в этом комплексе. У половозрелых монгольских сурков она весит примерно 430 мг. Железа имеет трубчато-альвеолярную архитектуру. Основными продуктами синтеза у многих видов млекопитающих являются липиды (Sakai, 1981). Особенность секреторных клеток Гардеровых желез заключается в том, что, обладая уникальной системой биосинтеза липидов в больших количествах, они экспортируют их путем экзоцитоза, а не по голокриновому типу (Wooding, 1980).

Эпителиальные клетки железы сурка по разному воспринимают краситель: одни из них выглядят светлыми, другие - темными. Клетки часто двоядерны, а их апикальные части покрыты многочисленными длинными и весьма регулярно расположенными микроворсинками. По специализации клетки являются белок-липидсекретирующими: в них одинаково хорошо развит гладкий и ГЭР. Продукты синтеза сконцентрированы в гранулах двух типов; белки в мелких электронноплотных, а липиды в крупных округлых с неровными контурами электронно-прозрачных гранулах, окруженных темным ободком. Полового диморфизма мы не наблюдали.

Таким образом, по данным электронной микроскопии в железах загривка, в ацинарных компонентах анальных желез и желез угла рта эпителиальные клетки специализированы на выработку веществ липидной природы, т.к. каждая клетка снабжена соответствующим синтетическим аппаратом, однако, различие в упаковке этого аппарата, присутствие гранулярного ретикулума в клетках желез загривка и конгломератов гликогена в клетках анальных желез, а также присутствие совершенно различных по морфологии гранул делает клетки непохожими друг на друга и позволяет отнести их к разным морфотипам (Sokolov, Stepanova, 1986), а это означает, что вещества синтезируемые этими клетками имеют разную химическую структуру.

Сравнение ультраструктурных характеристик клеток подошвенных желез, трубчатых компонентов анальных желез и желез угла рта приводит к заключению, что и в этом случае специализация клеток различна и характерна для железы данной локализации. Кроме того, мы выявили наличие полового диморфизма (различную специализацию клеток самок и самцов) в подошвенных железах и железах загривка. Итак, проведенные нами электронномикроскопические исследования показывают, что кожные железы монгольского сурка представляют собой гетерогенную группу органов. Эпителиальные клетки каждой железы специализированы на выделение вещества или набора веществ, характерных для данной железы.

Полученные результаты дают основание полагать, что железы разной локализации могут служить источниками химических сигналов, несущих разную информацию. Логично предположить также, что секреты желез, обладающих половым диморфизмом (диморфизм клеточной специализации) могут нести и информацию о поле.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУР

- Адъяа.Я Специфические кожные железы монгольского сурка (*M.sibirica* Radde, 1862) // Материалы V международного совещания по суркам стран СНГ. Харьков. 1993. С.5
- Адъяа.Я Кожный покров монгольского сурка (*Marmota sibirica* Radde, 1862) // Диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук, Москва, 1993, с.144.
- Адъяа Я Кожный покров Монгольского сурка Ответст, редактор О.Ф.Чернова, Москва, 2007, 122 с, (Биологич. Ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско–Мон. комплексной биологической экспедиции, Т.47)
- Берендяев С.А., Кулькова Н.А. О внутривидовых отношениях серых сурков // Зоол. журн., 1965, т.44, N 1, с.110-113.
- Капитонов В.И. Внутрисемейные отношения у сурков // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии, М.: Изд-во МГУ, 1975, с.67-70.
- Машкин В.И. Внутривидовые отношения у сурков Мензбира (*Marmota Menzbieri Kaschk*).// Фауна и экология грызунов М., Изд-во МГУ, 1983, вып.15, с.204-224.
- Машкин В.И., Батурин А.Л. Ольфакторное поведение сурка Мензбира (*Marmota menzbieri Kaschk*)//Феромоны и поведение, М.: Наука, 1982, с.82-98.
- Скурат Л.Н. Строение и значение специфических кожных желез грызунов // Автореф. на соискание уч.ст.канд.биол.наук, М., 1972, 19.С
- Скурат Л.Н., Потапова Л.А. Микроструктура кожи и специфических кожных желез черношапочного сурка // Биология,экология,охрана и рациональное использование сурков, мат.Всесоюз.сов. 1991, с.131-136.
- Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973, 487.С
- Соколов В.Е, Я.Адъяа, Л.В.Степанова Структура желез в углу рта монгольского сурка (*M.sibirica* Radde,1862) // Доклады Акад. наук. Москва, 1992, т.322, '6, с.1168-1171
- Соколов В.Е, Я.Адъяа, Л.В.Степанова Структура анальных желез монгольского сурка (*M.sibirica* Radde,1862) // Доклады Акад. наук. Москва, 1993, т.331, '6, с.122-126
- Соколов В.Е, Л.В.Степанова, Я.Адъяа Структура подошвенных желез монгольского сурка (*M.sibirica* Radde,1862) // Доклады Акад. наук. Москва, 1993, т.333, '6, с.814-817
- Соколов В.Е.,Скурат Л.Н.,Степанова Л.В.,Сумина Е.Б.,Шабаш С.А., Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих М.: Наука, 1988, 280.С
- Спивакова Л.В., Капитонов В.И. Сезонные изменения щечных желез у взрослых байбаков в горах Ерментау (Целиноградская область) // III съезд Всесоюз. териол. общ., М., 1982, т.2, с.83-84.



- Соколов В.Е., Степанова Л.В. Видоспецифичны ли кожные железы - источники химических сигналов млекопитающих? // Химическая коммуникация животных, М.: Наука, 1986, с.254-263.
- Тарасов П.П. О биологическом значении пахучих желез у млекопитающих // Зоол. журн., 1960, т.39, вып.7, с.1062-1068.
- Тарасов П.П. К изучению биологии сурков. Сообщ. 1-2. Повадки. Внутривидовые отношения и вопросы миграции // Тр.Среднеазиат. противочумн.ин-та, 1961, вып.7, с.233-248.
- Armitage K.B. Social behavior of the colony of the yellow-bellied marmot (*M.flaviventris*) // Anim. Behav. 1962. V. 10. N 3-4. P. 319-331.
- Armitage K.B. Male behavior and territoriality in the yellow-bellied marmot // J. Zool. Lond. 1974. V. 172. N 2. P. 233-265.
- Armitage K.B. Scent marking by yellow-bellied marmots // J. Mammal. 1976. V. 57. N 3. P. 583-584.
- Barash D. The social biology of the Olympic Marmot // Animal behavior monographs. 1973. V. 6. P. 171-249.
- Hamilton W.J. The life history of the rufescent woodchuck, *marmota monax rufescens* Howell // Annals. Carnegie Museum. 1934. V. 23. P. 87-178.
- Hebert P., Prescott J. Etude du langage olfactif chez la marmotte commune (*Marmota monax*) en captivite // Can. J. Zool. 1983. V. 61. P. 1720-1725.
- Humpry C.D., Pittman F.E. A simple methylene blue azure II – basic fuchsin stain for epoxy-embedded tissue section // Stain. Technol. 1974. V. 42. P. 9-14.
- Koenig L. Beobachtungen über Rewiermarkierung sowie Droh-Kampf und Adwerverhalten des Murmeltieres (*Marmota marmota* L.) // Zoo Tierpsychol. 1957. Bd. 14. N 4. S. 510-521.
- Kratochvil J., Hrabk V. Zur kenntnis der Analdrüsen des Tatraebirgsmurmeltiers, *Marmota marmota latirostris* Kratochvil, 1961 (Rodentia, Sciuridae) // Zool. Listy. 1967. V.16, N 1. P. 31-40.
- Kurosumi K., Shibasaki S., Ito T. Cytology of the secretion in mammalian sweat glands // Intern. Rev. Cytol. 1984. V. 87. P. 253-329.
- Meier P.T. Response of adult woodchucks (*Marmota monax*) to oral gland scents // J. Mammal., 1991. V. 72. N 3. P. 622-624.
- Munch H. Zur ökologie und von *Marmota m.marmota* // Z. f. Säugetierk. 1958. Bd. 23. S. 123-138.
- Perrault C., 1731, Memoires pour servir a l'histoire naturelle des animaux. Description anatomique d'une Marmotte et d'un Loir // Met. Acad. R. des Sc (avant son Renouvement). 1699. V. 1. P. 31-41 (aus Schaffer).
- Psenner H. Neue Beobachtungen zur fortpflanzungsbiologie des Murmeltieres // Z. Säugetierkunde. Ztschr. Jagdwiss. 1956. V. 2. N 3. S.32-39.

- Rausch R.L., Bridgens J.G.* Structure and function of sudoriferous facial glands in heart-tic marmots, *Marmota* spp. (Rodentia, Scuridae) // Zool. Anz. 1989. V. 233. P. 265-282.
- Rausch R.L., Rausch V.R.* The somatic chromosomes of some North American marmots (Sciuridae), with remarks on the relationships of *Marmota* browley hall and gilmore // Mammalia. 1971. V. 35. N 1. P. 85-101.
- Sakai T.* The mammalian Harderian gland: morphology, biochemistry, function and phylogeny // Arch. Histol. Jap. 1981. V. 44. P. 229-333.
- Schaffer J.* Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodaldrüsen Berlin und Wien: Urban und Schwarzenberg, 1940. 464 s.
- Smith J.D., Hearn G.W.* Ultrastructure of the apocrine sebaceous anal scent gland of the woodchuck (*Marmota monax*): evidence for apocrine and merocrine secretion by single cell type // Anat. Rec. 1979. V. 193. P. 269-292.
- Taullman J.F.* Observation on the scent marking in hoary marmots (*Marmota caligata*) // Can. Field-Natur. 1990. V. 104. N 3. P. 479-482.
- Thiessen D., Rice M.* Mammalian scent gland marking and social behavior // Psychol. Bull. 1976. V. 83. P. 505-539.
- Walro J.M., Meier P.T., Svendsen G.E.* Anatomy and histology of the scent glands associated with the oral angle in woodchucks // J. Mammal. 1983. V. 64. P. 701-703
- Wooding F.B.* Lipid droplet secretion by the rabbit Harderian glands // J. Ultr. Res. 1980. V. 71. P. 68-78.