

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА
С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА РУССКОЙ ВЫХУХОЛИ
(*DESMANA MOSCHATA* L.; TALPIDAE, SORICOMORPHA)**

К. А. Махоткина, Ю. Ф. Ивлев, М. В. Рutowская

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

E-mail: mahych@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Взаимосвязь груминга с морфологией волосяного покрова русской выхухолы (*Desmana moschata* L.; Talpidae, Soricomorpha). – Махоткина К. А., Ивлев Ю. Ф., Рutowская М. В. – Длительность и частота груминга тесно связаны с морфологической структурой шерстного покрова русской выхухолы. Для передней части тела, подвергающейся наибольшим гидростатическим и гидродинамическим воздействиям при плавании животного, характерны толстые наиболее короткие волосы с максимальной густотой. Подобный волос имеет наибольшую водонепроницаемость и структурную устойчивость и требует за собой меньшего ухода. Средняя длина и густота меха при наибольшей интенсивности груминга характерны для областей, волосяной покров которых, вероятно, в большей мере подвержен механическому воздействию на суше. В наиболее подвижных местах шкурки при движении зверька происходят локальные нарушения водозащитных и теплоизоляционных свойств покрова, восстановление которых возможно только с помощью груминга.

Ключевые слова: русская выхухоль, морфология волосяного покрова, груминг.

Relation between grooming and fur morphology in the Russian desman (*Desmana moschata* L.; Talpidae, Soricomorpha). – Makhotkina K. A., Ivlev Y. F., and Rutovskaya M. V. – The grooming duration and frequency are closely connected with the morphological structure of the Russian desman's fur. For the front part of the body, which undergoes most hydrostatic and hydrodynamic effects when an animal is swimming or diving, the shortest thick hair with the maximum density is characterized. Such hair is most waterproof and has structural stability, which requires less grooming. The average hair length and thickness and the maximum grooming intensity are characteristic for such body areas which are probably more exposed to mechanical impacts. At the most mobile parts of an animal's fur, local violations of the waterproof and thermal insulation properties occurs when the animal is moving, their restoration being only possible by grooming.

Key words: Russian desman, fur morphology, grooming.

ВВЕДЕНИЕ

Русская выхухоль – небольшой зверь отряда Землеройкообразных, ведущий полуводный образ жизни. Для всех животных, обитающих в нескольких средах, становится актуальным развитие адаптации, сочетающих в себе особенности этих сред. Так, для полуводных млекопитающих важнейшее значение приобретает поддержание теплового баланса за счет снижения теплопотерь в водной среде и посредством сброса излишка тепла в наземной. Выхухоль имеет вальковатое тело, покрытое плотным мехом, и оголенные участки (лапы и хвост), площадь которых составляет 39.5% от общей поверхности тела (Бородин, 1963). Волосяной покров выхухолы выполняет функцию теплоизоляции организма, создавая воздушную про-

слойку и препятствуя проникновению воды к телу за счет силы поверхностного натяжения (Кокшайский, 2008). Для этого выхухоль должна иметь достаточно густой волосяной покров: по сравнению с другими насекомоядными он действительно более густой – до 21400 волос на брюшке и до 15500 волос на 1 см² кожи на спине (Гудкова-Аксенова, 1951). Тогда, если массу волос выхухоли принять за 100%, то крот имеет только 54, кутора 25, а бурозубка 19% (Бородин, 1963). Основную долю волос, а именно 98 – 99%, составляют тонкие пуховые и так называемые промежуточные волосы (Бородин, 1963). Волосы у выхухоли образуют пучки по 4 – 5 волос, что считается одним из признаков приспособления к водной среде (Гудкова-Аксенова, 1951). Приспособлением к водной среде принято считать и сильное развитие коркового слоя остевых волос (Кузнецов, 1952), который у выхухоли составляет от 33% у основания стержня до 45% от толщины волоса у верхней расширенной части (Гудкова-Аксенова, 1951). Волосяной покров выхухоли обеспечивает захват теплозащитного слоя воздуха, объем которого, по данным Л. П. Бородина (1963), варьирует от 60 до 111 см³, составляя в среднем 76 см³.

Кроме того, известно, что адаптация выхухоли к водной среде сопровождается и изменением формы волос. Так, например, остевые волосы имеют расширения в своей дистальной части, а пуховые – сильно извиты (Парамонов, 1928; Гудкова-Аксенова, 1951; Чернова, Целикова, 2004).

Важную роль в удержании теплозащитного слоя воздуха внутри волосяного покрова при плавании играет упорядоченность его структуры (Кокшайский, 1999; Ивлев, 2004). Нарушение этой упорядоченности резко снижает водоотталкивающие свойства волосяного покрова и приводит к потере теплозащитной воздушной прослойки. Такое снижение теплоизолирующих свойств волосяного покрова ведет к переохлаждению животного, часто летальному (Кокшайский и др., 1980).

Таким образом, поддержание оптимального состояния волосяного покрова является чрезвычайно важным для выживания выхухоли. Такое состояние может быть достигнуто как за счет особенностей структуры волосяного покрова, так и посредством груминга – специфических поведенческих актов по уходу за мехом.

Груминг сухопутных и полуводных млекопитающих сильно различается. Исходно связанный с поддержанием гигиены тела, груминг сухопутных зверей приобрел ряд сложных и специфических функций (Кокшайский, 2008), таких как маркировочное и социальное поведение, смещенная реакция на стресс и новизну (Шовен, 1972; Spruijt et al., 1992). Тогда как у полуводных животных он в большей степени сохранил свою первичную функцию поддержания оптимального состояния внешних покровов (Кокшайский, 2008; Махоткина, Рutowская, 2013; Patenaude, Bovet, 1984). Так, Ф. Патено и Дж. Бове (Patenaude, Bovet, 1984), описывая социальный груминг бобра, отметили, что он направлен только на те части тела, которые сам бобр не может достать, т. е., несмотря на социальную составляющую, функциональность поведения осталась неизменной. Подобные наблюдения позволяют предположить тесную эволюционную связь между этим поведением у полуводных животных и морфологическими особенностями структуры волосяного покрова (Кокшайский, 1988).

Русская выхухоль посвящает грумингу в среднем 16.5% своей активности (Махоткина, Рutowская, 2009). Особенности груминга выхухоли являются от-

сутствие вылизывания и ухода за участками тела, непокрытыми шерстью, редкая чистка когтей и умывание. Социальный груминг у выхухолы отсутствует, что обусловлено анатомией зверька, которая позволяет достать практически до всех частей тела самостоятельно. Но частота обращения к отдельным частям тела и длительность ухода за ними различны (Махоткина, Рутовская, 2013). Это, возможно, объясняется особенностями структуры волосяного покрова и нагрузками на него в различных областях тела.

Поэтому целью данной работы было выявить связь груминга русской выхухолы со структурой волосяного покрова.

Для этого было необходимо:

- описать и проанализировать груминг выхухолы, направленный на волосяной покров отдельных частей тела;
- провести измерение структурных характеристик волосяного покрова выхухолы этих же частей тела;
- выявить особенности груминга, связанные с морфологической структурой волосяного покрова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование груминга русской выхухолы проводили в условиях неволи на научно-экспериментальной станции «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН в 2008 – 2011 гг. Наблюдали за 3 парами (самец, самка) половозрелых животных, привезенных в 2008 г. из Спасского района Рязанской области (охранная зона Окского Биосферного государственного природного заповедника) (разрешение на отлов № 29 выдано Росприроднадзором 12 мая 2008 г.). Животных содержали в искусственных норах с постоянным доступом к воде, расположенных в виварном помещении. Водоёмы представляли собой наполовину заполненные ванны объемом 200 л и 1 экспериментальный бассейн объемом 800 л. В помещении вивария с помощью ламп дневного света поддерживали естественный режим светового дня. Температура воздуха в помещении от 0 до 10°C (Рутовская, Рожнов, 2008).

Наблюдения проводили без изменения условий содержания выхухолы, что исключало формирование стрессовой ситуации для животных, а следовательно, и влияние стресса на груминг. Индуцирование груминга также не проводили.

Отснято более 30 ч видеозаписи поведения зверьков (табл. 1). Основную часть наблюдений проводили в апреле 2009 г. во время гона, а также в июне – июле 2010 г. В данной работе использованы видеосъемки в 2010 – 2011 гг., полученные во время других исследований, проводимых во все сезоны года.

Для съемок использовали видеокамеры Panasonic SDR_H280 и NV_GX7 со скоростью записи 24 кадра/с. Затем проводили покадровый анализ поведения выхухолы с помощью программы Ulead VideoStudio 10. Статистическую обработку данных проводили в программе «Statistica 6.0».

Классификация типов груминга русской выхухолы была разработана и опубликована ранее (Махоткина, Рутовская, 2013). Однако подробного описания особенностей груминга по областям приведено не было. Для рассмотрения функцио-

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

нальных связей между структурой волосяного покрова и грумингом выхухолы были несколько изменены зоны груминга, использованные при первичном описании поведения.

Таблица 1

Объем проанализированного видеоматериала
по комфортному поведению русской выхухолы

Сезон	Длительность видеосъемки, ч						
	Самка № 5	Самец № 8	Самка № 8	Самец № 9	Самка № 9	Самец № 10	Самка № 10
Весна, гон 2010		6.4*	6.4*	13.1*, **		5.1	
Лето 2010	1.0	1.0		1.0	3.0	1.0	2.0
Осень 2010		1.0		1.0	1.0		1.0
Зима 2011		1.0		1.0	1.0		1.0
Всего	1.0	9.4	6.4	21.1		6.1	4.0

Примечание. * Материалы, использованные для анализа индивидуальных различий комфортного поведения особей; ** поскольку в период наблюдения эта пара жила вместе, мы не имели возможности определить пол животного (методические проблемы опознавания выхухолы в эксперименте рассматриваются в статье (Махоткина, Рutowская, 2013)).

Из рассмотрения были исключены области без шерсти, а также элементы груминга направленные не на конкретную область или не на мех. Область вокруг уха была объединена с областью, ее окружающей (рис. 1).

Основные структурные характеристики волосяного покрова, а именно длина, толщина и густота волос, были определены соответственно по тем же участкам тела животного (в зонах груминга V, VI и VII было взято по 2 пробы волосяного покрова). Для этого были использованы образцы кожи, вырезанных из шкуры самца русской выхухолы, который в течение нескольких лет жил на научно-экспериментальной станции «Черноголовка» ИПЭЭ РАН и погиб в результате несчастного случая. Патологических изменений в организме погибшего животного не обнаружено. Свежеснятая шкура выхухолы для дальнейшего хранения была закре-

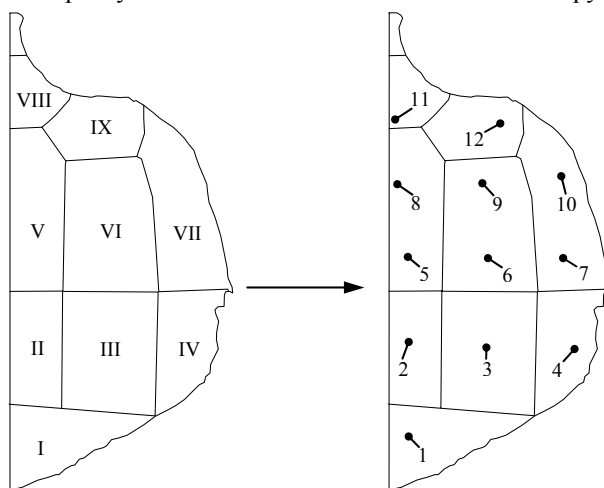


Рис. 1. Зоны груминга (слева), точки взятия проб волос на половине шкурки выхухолы (справа). В зонах груминга V, VI и VII в разных участках было взято по 2 пробы волосяного покрова

плена вдоль краев на плоской ровной поверхности, чтобы предотвратить ее деформацию по мере усыхания.

Пробы кожи с волосным покровом были вырезаны из шкуры со стороны мездры в двенадцати местах (см. рис. 1). Повреждений шкуры и выраженных следов линьки в местах взятия проб не было. Площадь кожи в каждой такой пробе составляла несколько квадратных миллиметров.

После удаления волос с кожи полученные образцы фиксировали на координатном столе для получения макрофотографий в проходящем свете. Волосы каждого препарата были сфотографированы при помощи фотоаппарата Panasonic DMC FZ-50 с установленной дополнительной линзой, фокусное расстояние которой составляло 135 мм. Фокусное расстояние объектива самой фотокамеры было при этом установлено на максимальное значение. Такая конструкция позволяла получать изображения объектов с пространственным разрешением до 300 пикселей на 1 мм. Поскольку поле съемки было существенно меньше размеров препарата, его полное изображение сшивали из последовательно полученных изображений отдельных участков с помощью графического редактора Gimp. Далее изображения были очищены от посторонних объектов с помощью прикладной программы, написанной для выполнения в среде Matlab. Эта же прикладная программа была использована для измерения числа волос на изображении, их общей и средней длины, а также средней толщины. Код программы и краткое описание методов обработки изображения и измерений, которые в ней использованы, доступны на сайте ИПЭЭ РАН (код программы – <http://www.sevin.ru/laboratories/Naumova/Ivlev_fur_and_grooming_supplements/piler.zip>; описание – <http://www.sevin.ru/laboratories/Naumova/Ivlev_fur_and_grooming_supplements/piler_basics.pdf>).

Непосредственно для оценки влияния структуры волосного покрова на его водонепроницаемость на разных участках тела были рассчитаны два параметра: Nd и Ndl (Ивлев, 2004). Величина произведения Nd характеризует влияние волосного покрова на величину сил поверхностного натяжения, препятствующих прохождению воды внутрь покрова. А произведение Ndl характеризует так называемую «структурную избыточность» волосного покрова, от которой зависит его способность восстанавливать водозащитные свойства при локальных нарушениях структуры во время плавания.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основной целью груминга у околотовных животных является не очистка шерсти от грязи, как для большинства наземных млекопитающих, а поддержание оптимальных гидро- и термоизоляционных свойств меха. У выхухоли груминг в 95.9% ($n = 487$) случаев направлен на шерстный покров, и его интенсивность после выхода из воды падает со временем (рис. 2).

Основной объем груминга зверек проводит задними лапами (88.3%, $n = 488$), которые имеют длинные когти, служащие ему «расческой» (рис. 3).

Частота обращений к выделенным частям тела при груминге сильно различается и имеет некоторые особенности их обработки. При расчесывании волосного покрова зверек может проводить лапой вдоль роста волос, против и поперек. Дви-

жения против шерсти, которое Н. В. Кокшайский (2008) называет «взбиванием», приводит к приподниманию волоса, что увеличивает эффективную толщину волосяного покрова. Кроме того, иногда и движения вдоль и поперек роста волос сопровождаются их приподниманием (табл. 2).

Наиболее часто зверек обрабатывает боковую часть туловища вокруг задних лап, упорядоченность волосяной покрова которой нарушается при ходьбе и плавании в результате движения лап. Также часто зверек расчесывает заднюю половину живота, имеющего максимальную нагрузку при нахождении на суше и область вокруг хвоста, вероятно, наиболее часто загрязняемую секретом железы.

Во всех областях, кроме области 1 (вокруг хвоста) и области 8 (затылок) (см. табл. 2), преобладает расчесывание шерсти поперек роста волос. Вокруг хвоста, где волосы могут быть наиболее загрязнены секретом, так как часть из них покрывает основание хвоста, преобладает расчесывание вдоль волос. На затылке, где максимальная густота и минимальная длина волос, направление расчесывания равновероятно. На этих участках поведение «взбивание» либо отсутствует, либо минимально. На передней половине спины – в области 5, на которую направлена минимальная интенсивность груминга, расчесывание перпендикулярно росту волос хотя и преобладает (45%), но и расчесывания в других направлениях – вдоль и против – равновероятны: по 27%.

Базовые характеристики волос в выделенных областях существенно различались: средняя толщина волос (d) варьировала в пределах от 10 до 13

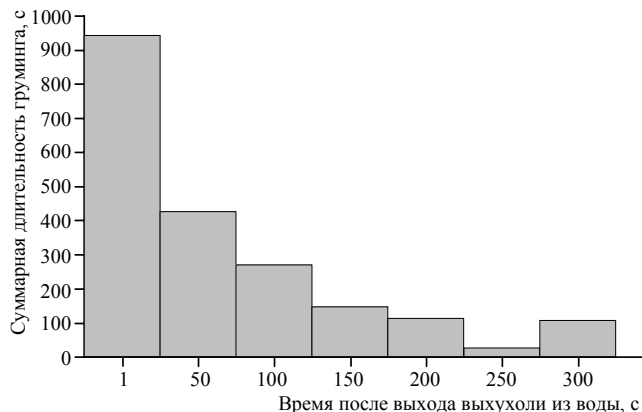


Рис. 2. Уменьшение активности груминга с течением времени после выхода зверька из воды



Рис. 3. Задняя лапа русской выхухолы с когтями «расческой»

мк, средняя длина волос (l) изменялась в диапазоне от 7 до 12 мм. Наибольшей вариативностью отличалась густота волосяного покрова (N), диапазон изменчивости которой составил от 7 до 25 тыс. волос/см² (табл. 3, рис. 4).

Таблица 2

Особенности груминга на разных областях волосяного покрова

№ области	Название области	Интенсивность груминга ($n = 361$), %	Преобладающее направление расчесывания	«Взбивание», %
1	Вокруг хвоста	20.8	Вдоль (68%)	1
2	Задняя половина спины	4.4	Перпендикулярно (63%)	25
3	Боковая часть туловища вокруг задней лапы, включая лапу	28.3	Перпендикулярно (79%)	25
4	Задняя половина живота	20.5	Перпендикулярно (66%)	26
5	Передняя половина спины	3	Перпендикулярно (45%)	18
6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу	12.7	Перпендикулярно (78%)	24
7	Передняя половина живота	9.1	Перпендикулярно (85%)	30
8	Затылок	3.3	Равновероятно во всех трех направлениях	нет
9	Боковая область впереди передней лапы, между туловищем и мордочкой, шея и основание черепа	9.7	Перпендикулярно (80%)	20

Для области 6 и 7, где были взяты две пробы волосяного покрова, характерно увеличение густоты, толщины и длины волоса ближе к голове.

Таблица 3

Структурные характеристики волосяного покрова

№ области	Название области	N , тыс. волос/см ²	l , мм	d , мк
1	Вокруг хвоста	13.5	11.6	13
2	Задняя половина спины	10.6	11.1	11
3	Боковая часть туловища вокруг задней лапы, включая лапу	17.4	9.1	11
4	Задняя половина живота	13.9	10.6	10
5	Передняя половина спины	8.0–11.0	11.2–11.3	12–13
6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу	6.7–15.3	10.6–10.8	11–13
7	Передняя половина живота	16.9–17.5	9.9–11.6	12–13
8	Затылок	24.8	7.3	13
9	Боковая область впереди передней лапы, между туловищем и мордочкой, шея и основание черепа	22.8	8.5	13

Произведение числа волос на их толщину (индекс Nd) оказывается максимальным на голове, животе и боковым частям тела (табл. 4) около лап. Вторым индекс Ndl , отражающий «структурную избыточность» волосяного покрова, имеет

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

максимальные значения в тех же областях и еще вокруг хвоста. Таким образом, наибольшая водонепроницаемость создается на голове и наиболее подвижных частях тела.

Продолжительность груминга на разных частях тела была не одинакова. Она могла зависеть от площади участка тела и от потребности приведения в порядок волосяного покрова на этом участке. Чтобы

при количественной оценке интенсивности груминга учесть размер участка тела, на который он был направлен, мы рассчитали приведенную продолжительность груминга, т. е. продолжительность груминга участка тела, деленную на площадь поверхности этого участка. Сравнение приведенной продолжительности груминга на раз-

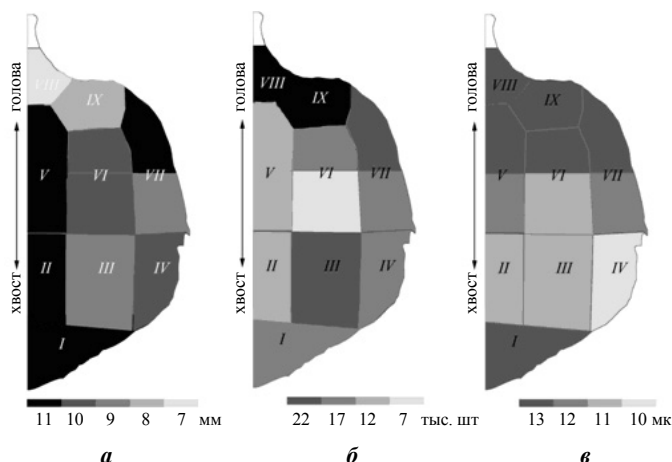


Рис. 4. Распределение длины (а), густоты (б) и толщины (в) волос по зонам груминга

ных частях тела со значениями структурных индексов волосяного покрова Nd и Ndl выявило заметную отрицательную корреляцию между этими индексами и продолжительностью груминга (соответственно $r = -0.60$, $p = 0.151$ в случае Nd и $r = -0.62$, $p = 0.043$ в случае Ndl) (Ивлев и др., 2014). Иными словами, чем выше водозащитные свойства волосяного покрова на том или ином участке тела, тем меньше времени животные уделяют для ухода за ним. Исключением из этой зависимости является груминг задней половины живота, которая испытывает большие нагрузки на суше и оказывается рядом с хвостовой железой. Приведенная продолжительность ухода за этой частью тела была в 2 – 5 раз выше продолжительности груминга остальных участков волосяного покрова.

Таблица 4

Водозащитные свойства волосяного покрова

№ пробы	№ области	Название области	Nd	Ndl
1	2	3	4	5
1	1	Вокруг хвоста	18	20.8
2	2	Задняя половина спины	12	12.7
3	3	Боковая часть туловища вокруг задней лапы, включая лапу	19	16.9
4	4	Задняя половина живота	14	15.2
5	5	Передняя половина спины	10	10.8
6	6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу	7	7.6

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5
7	7	Передняя половина живота	21	20.4
8	5	Передняя половина спины, ближе к голове	15	16.6
9	6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу, ближе к голове	20	21.7
10	7	Передняя половина живота, ближе к голове	22	25.6
11	8	Затылок	32	22.9
12	9	Боковая область впереди передней лапы, между туловищем и мордочкой, шея и основание черепа	30	25.7

Поведение выхухоли при груминге, направленное на приподнимании («взбивание») шерсти, имеет достоверную отрицательную корреляцию по непараметрическому критерию Спирмена с толщиной волоса ($R = -0.76$ $n = 8$, $p = 0.028$). Т. е. зверек чаще приподнимает шерсть в областях с более тонким волосом: на животе, боках и задней части спины.

ОБСУЖДЕНИЕ

Волосяной покров русской выхухоли подвергается внешнему воздействию разного рода, и, по-видимому, существуют различные механизмы адаптации к этим воздействиям. Так, для областей (передняя часть тела), подвергающихся наибольшим гидростатическим и гидродинамическим воздействиям при нырянии и плавании животного, характерны толстые наиболее короткие волосы с максимальной густотой. Соответственно, в этих областях тела волосяной покров как механическая конструкция оказывается наиболее жестким. Одновременно в этих областях волосяной покров характеризуется, как было указано, и наибольшей водонепроницаемостью. Соответственно, наибольшая структурная устойчивость и максимальные водозащитные свойства волосяного покрова на передней части тела требуют меньшего ухода и интенсивность груминга здесь относительно низкая.

Средняя длина и густота меха при наибольшей интенсивности груминга характерны для областей, волосяной покров которых, вероятно, в большей мере подвержен механическому воздействию на суше: живот и участки меха вокруг лап. При ходьбе зверек практически касается животом поверхности почвы, а при остановке ложиться на него. Мех вокруг лап постоянно находится в движении при любой активности зверька, что нарушает упорядоченность покрова и поэтому требует постоянного внимания животного.

Область спины выхухоли, очевидно, является областью наименее подверженной каким-либо воздействиям, так как тут наблюдается наименьшая густота покрова с длинным волосом, но низкая интенсивность груминга. При этом для передней половины спины характерна наибольшая толщина волоса (как и для всей передней части тела выхухоли), которая уменьшается от головы к хвосту, за исключением области вокруг последнего.

Наибольшая интенсивность груминга наблюдается в области, наиболее близкой к мускусной железе, секрет которой, имея жировую основу (Соколов, Басурманова, 1990), содержит также вещества – эфиры, кетоны и спирты (Соколов и др.,

1977), способные действовать как детергенты. Соответственно, попадая на мех, секрет железы загрязняет его и может увеличить смачиваемость. Следует заметить, что при ухудшении состояния здоровья зверька волосы здесь намокают в первую очередь. Для этой области характерен негустой мех с длинным толстым волосом. При этом высокая интенсивность груминга в данном случае сочетается с такой его особенностью, как отсутствие «взбивания» шерсти (элемента груминга, способствующего увеличению эффективной толщины волосяного покрова). Отсутствие «взбивания», возможно, свидетельствует о том, что груминг в данном случае направлен не на непосредственное улучшение теплозащитных свойств меха, а используется в первую очередь для очистки волосяного покрова.

Таким образом, поддержание оптимального состояния волосяного покрова русской выхухолы достигается с помощью тесной взаимосвязи груминга и морфологических характеристик меха. В наиболее подвижных местах шкурки при движении зверька происходят локальные нарушения водозащитных и теплоизоляционных свойств покрова, восстановление которых возможно только с помощью груминга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин Л. П. Русская выхухоль. Саранск : Морд. кн. изд-во, 1963. С. 301.
- Гудкова-Аксенова Н. С. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомых и грызунов // Учён. зап. Горьк. гос. ун-та. Сер. Биол. 1951. Вып. 19. С. 135 – 174.
- Ивлев Ю. Ф. Водонепроницаемость волосяного покрова млекопитающих : основные понятия и количественные критерии // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 2. С. 185 – 198.
- Ивлев Ю. Ф., Махоткина К. А., Рutowская М. В. Структура волосяного покрова и груминг у полуводного млекопитающего русской выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Докл. РАН. Общ. биология. 2014. Т. 458, № 4. С. 486 – 490.
- Кокшайский Н. В. Принцип эволюционной стабилизации функций и поведение животных // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 2. С. 176 – 188.
- Кокшайский Н. В. О водонепроницаемости несплошных покровов животных // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 4. С. 376 – 393.
- Кокшайский Н. В., Даргольц В. Г., Петровский В. И. Функциональные исследования волосяного покрова находящейся в воде ондатры // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 1. С. 104 – 112.
- Кокшайский Н. В. Проблемы соотношения формы и функции в эволюции // Избранные труды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 338 – 406.
- Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М. : Заготиздат, 1952. 507 с.
- Махоткина К. А., Рutowская М. В. Комфортное поведение русской выхухолы // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы 2-й науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 85.
- Махоткина К. А., Рutowская М. В. Комфортное поведение русской выхухолы // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 3. С. 313 – 324.
- Парамонов А. А. К биологии выхухолы // Тр. по изучению заповедников. 1928. Вып. 9. С. 5 – 34.
- Рutowская М. В., Рожнов В. В. Опыт содержания и разведения русской выхухолы (*Desmana moschata* L.) в неволе // Научные исследования в зоологических парках / Московский зоол. парк. М., 2008. Вып. 24. С. 77 – 102.

Соколов В. Е., Басурманова О. К. Ультраструктура сальных желез подхвостовой железы выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Докл. АН СССР. 1990. Т. 314, № 2. С. 480 – 482.

Соколов В. Е., Чернова О. Ф., Зинкевич Э. П., Хахин Г. В. Специфическая подхвостовая железа выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 2. С. 250 – 256.

Чернова О. Ф., Целикова Т. Н. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 429 с.

Шовен Р. Поведение животных. М. : Мир, 1972. 489 с.

Patenaude F., Bovet J. Self-grooming and social grooming in the North American beaver, *Castor canadensis* // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62, № 9. P. 1872 – 1878.

Spruijt B. M., van Hooff J. A., Gispen W. H. Ethology and neurobiology of grooming behavior // Physiol. Rev. 1992. Vol. 72, № 3. P. 825 – 852.