

УДК 569.325.1+591.4+599.325

## АРХИТЕКТУРА ВОЛОС ДОНСКОГО ЗАЙЦА (*LEPUS TANAITICUS*, *LEPORIDAE*, *LAGOMORPHA*), ВПЕРВЫЕ НАЙДЕННОГО В ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ В ЯКУТИИ

© 2023 г. О. Ф. Чернова<sup>а</sup>, \*, Г. Г. Боесков<sup>б</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия

<sup>б</sup>Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН,  
Республика Саха (Якутия), Якутск, 677000 Россия

\*e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

\*\*e-mail: gboeskorov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2022 г.

После доработки 23.12.2022 г.

Принята к публикации 03.01.2023 г.

С помощью растровой сканирующей микроскопии (РЭМ) мы изучили архитектуру (наружный и внутренний дизайн) волос взрослой особи плейстоценового донского зайца, замороженная мумия которого впервые найдена в Якутии. Показано, что архитектура остевых волос донского зайца, как и у других представителей родов *Lepus* и *Oryctolagus*, уникальна (бороздчатость стержня волоса, своеобразная колонная сердцевина и шевронный орнамент кутикулы), различается в разных областях волосяного покрова и адаптирована к обитанию этого вида в экстремальных условиях Арктики (длинная шерсть, сильное развитие сердцевинного волос и ее гофрированные перегородки, своеобразное строение волос подошв лап). Выполнен сравнительно-морфологический анализ волос (1) донского зайца и зайца-беляка (голоцен, Чукотка); (2) вымерших и рецентных видов зайцев; (3) зайцев и пищух; (4) зайцев и ряда других видов млекопитающих. Обсуждаются особенности архитектоники волос зайцев и некоторых других млекопитающих в аспектах видовой идентификации и выявления адаптивных черт.

**Ключевые слова:** Арктика, мумия донского зайца, структура волос, стержень, кутикула, сердцевина, сравнительная морфология, адаптация

**DOI:** 10.31857/S0044513423040050, **EDN:** UXYGLN

Летом 2021 г. на территории Якутии на р. Огороха (бассейн р. Индигирка) местными жителями во время поиска мамонтового бивня была найдена замороженная мумия зайца (рис. 1А). Замороженный труп зайца характеризуется хорошей сохранностью. При осмотре мумии зайца повреждения на его теле не обнаружены. Поверхность тела примерно на 60% покрыта сохранившейся шерстью, на спине и задней части туловища значительная часть шерсти утрачена. Находка обнаружена при вскрытии многолетнемерзлых отложений на глубине двух-трех метров от дневной поверхности на местонахождении “Огороха”, находящемся на правом берегу одноименной реки, левом притоке р. Бадяриха, Абыйский р-н Якутии (географические координаты: 68°14.02 с.ш., 146°50.84 в.д.) (рис. 1В).

В непосредственной близости от мумии зайца в этих же отложениях ранее были найдены костные остатки типичных млекопитающих мамон-

товой фауны позднего плейстоцена: шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach 1799), волка (*Canis lupus* Linnaeus 1758), пещерного льва (*Panthera spelaea* Goldfuss 1810), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) (Boeskorov et al., 2019). Некоторые из этих костных остатков датированы радиоуглеродным методом: кости пещерных львов (30900 ± 390, 30970 ± 380, > 47600, > 49800 лет назад, цит. по: Stanton et al., 2020), череп волка (36500 ± 2000 л. н.) (ETH-122763) (Климовский, Колесов, 2022) и череп соболя (*Martes zibellina* Linnaeus 1758) (>45000 л. н.) (GrA-62462) (Boeskorov et al., 2019). Хорошая сохранность костей с Огорохи и их слабая минерализация могут свидетельствовать о том, что кости относятся ко второй половине позднего плейстоцена, скорее всего к каргинскому времени потепления, 60(65)–24 тыс. лет назад. В этот период лесная растительность распространялась на север и в результате интенсивного оттаивания в летнее

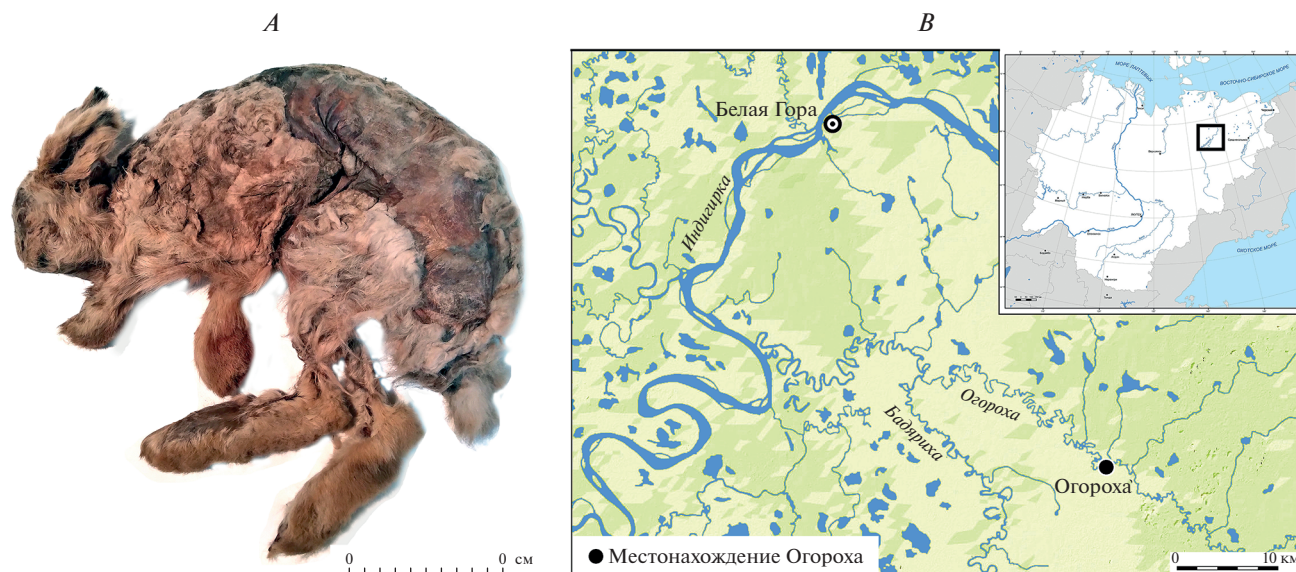


Рис. 1. Замороженная мумия зайца (А) из местонахождения “Огороха” (В).

время образовывалось значительное количество термокарстовых “ловушек”, в которых часто заворачивались трупы животных (Верещагин, 1979). Некоторые датировки пещерных львов и волка прямо указывают на каргинское время. Находки остатков таких лесных видов, как соболя и бурого медведя (*Ursus arctos* Linnaeus 1758), на местонахождении Огороха косвенно свидетельствуют о каргинском времени существования данных видов на этом месте. Очевидно, на местонахождении Огороха в основном развиты отложения каргинского времени, в которых был захоронен и труп зайца.

Предварительные исследования полного митохондриального генома зайца с Огорохи показали, что, с одной стороны, он кластеризуется с митохондами ископаемых донских зайцев с территории Якутии возрастом от  $28\,360 \pm 170$  до  $50\,120 \pm 1210$  лет, а с другой стороны, проявляет, как и другие исследованные донские зайцы, филогенетическое родство с зайцем-беляком (Слободова и др., 2022).

Кости донского зайца *Lepus tanaiticus* Gureev 1964 (или *L. timidus tanaiticus* Gureev 1964) описывают как очень крупные, превосходящие по размерам (или соответствующие таковым) кости самых крупных современных экземпляров зайца-беляка. При этом Аверьянов (1995) отмечает, что донской заяц с территории Якутии имеет сравнительно не крупные размеры (судя по костям черепа, нижней челюсти, посткраниального скелета), и выделяет его в качестве самостоятельного подвида *L. tanaiticus vereschagini* Averianov 1995. Тем не менее огорохский заяц имеет крупные размеры тела, длина его тела (642 мм) близка таковой

крупных беляков из арктической зоны (длина тела таймырского беляка (*L. timidus begitschevi* Koljuschew 1936) 575–740 мм, чукотского беляка (*L. timidus tschuktschorum* Nordquist 1883) 610–680 мм, цит. по: Огнев, 1940) и достигает предельных значений для длины тела центральноякутского беляка (480–650 мм,  $M = 558$  мм) (Тавровский и др., 1971).

Нижняя челюсть огорохского зайца с высокой зубной частью, что характерно для донского зайца. У третьего премоляра высота его нижней челюсти составляет 16.6 мм, что соответствует пределам изменчивости данного признака у донских зайцев – 16.0–19.8 мм (Гуреев, 1964) и превосходит максимальное значение данного размера у беляка – 16.3 мм (Аверьянов, 1995). Кроме того, огорохский заяц с относительно длинной диастемой, что также характерно для донского зайца и отличает его от беляка.

Таким образом, морфологические особенности огорохского зайца соответствуют диагностическим признакам донского зайца, что подтверждается и генетическими данными. Замороженная мумия донского зайца найдена впервые и представляет несомненный интерес для всестороннего изучения этого вымершего вида (или подвида зайца-беляка).

Поскольку донской заяц таксономически близок зайцу-беляку (*Lepus timidus* Linnaeus 1758) и, возможно, даже является его подвигом *L. timidus tanaiticus*, то в таком случае это вообще один вид (Prost et al., 2010), поэтому мы приводим сведения о волосяном покрове беляка.

Структура волосяного покрова разных участков туловища в зимний и летний сезоны у рецент-



ного беляка достаточно хорошо изучена (Когтева, 1963; Соколов, 1973, табл. 15). На теле беляка выделяют четыре зоны, различающиеся по длине (высоте) волосяного покрова: I – пах с самыми длинными волосами; II – брюхо, здесь волос немного короче; III – бок, лопатка и крестец, волосы на них средней длины; IV – спина с наиболее коротким волосяным покровом. На верхней губе и частично на щеках присутствуют вибриссы длиной от 18 до 90 мм. Число вибрисс на губах составляет от 31 до 48 на каждой стороне морды. От четырех до шести темных вибрисс длиной 16–42 мм расположено в надбровье, от трех до шести – на задней части щек, их длина 12–48 мм. Кроме того, на щеках и губах имеется ряд очень коротких вибрисс (Слудский и др., 1969). Известно, что широкие подошвы лап беляка покрыты многочисленными грубыми волосами, предохраняющими зверька от травм при движении по снегу и болотистой местности.

Волосяной покров беляка неоднороден, в нем различают три категории волос в зависимости от их метрических характеристик (толщина и длина волос) и конфигурации стержня – направляющие (толстые и прямые), остевые двух или четырех (по данным разных авторов) размерных порядков и пуховые волосы (Павлова, 1951; Марвин, 1958; Когтева, 1963; Гайдук, 1978; Соколов, 1973). Возможно, присутствуют промежуточные волосы (Жарков, 1931). Волосы растут группами: около крупных направляющих и остевых волос группируются три-четыре пучка пуховых волос. Каждый пучок содержит примерно 20 пуховых волос.

Архитектура (внешний и внутренний дизайн) остевых волос у близкородственных видов продемонстрирована с помощью растровой электронной микроскопии (РЭМ), в основном с целью идентификации видов (толай (*L. tolai* Pallas 1778), русак (*L. europaeus* Pallas 1778), маньчжурский заяц (*L. mandshuricus* Radde 1861) (Чернова, Целикова, 2004, с. 222–223), кустарниковый заяц (*Lepus saxatilis* F. Cuvier 1823) и южноафриканский кролик (*Pronolagus crassicaudatus* I. Geoffroy 1832), дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus 1758) и домашний кролик новозеландской белой и ангорской пород) (Van den Broeck et al., 2001), что дает возможность проведения сравнительного морфологического анализа.

Волосяной покров и архитектура волос древних зайцев до сих пор были не изучены, за исключением краткого описания волос беляка из голоценовых эскимосских поселений Чукотки (Chernova et al., 2019). Это исследование было выполнено с целью идентификации видов, служивших добычей для эскимосских охотников, о чем свидетельствуют остатки из выгребных ям с хозяйственными отбросами.

Идентификация зайцев не сложна, так как крупные остевые волосы (толщиной до 90 мкм) имеют характерную гантелевидную конфигурацию на трансверсальных срезах стержня, особенно в его широкой и уплощенной срединной части, по вентральной и дорсальной сторонам которой тянутся по одной продольной широкой борозде (борозды и придают поперечнику волоса вид гантели) (Чернова, Целикова, 2004). Такой тип поперечника волоса может быть обозначен как “двояковогнутый” (термин по: Соколов и др., 1988, рис. 95е). Сердцевина развита хорошо и так же своеобразна (“колонная”, термин по: Соколов и др., 1988, рис. 97к), так как несколько продольных рядов сердцевинных воздухоносных полостей, разделенных тонкими перегородками, ориентированы по длине стержня, но отсутствуют в прикорневой зоне и вершине стержня (Chernova et al., 2019, fig. 4). Орнамент кутикулы сильно варьирует по стержню, и в расширенной части стержня он видоспецифичный, поскольку сильно вытянутые вдоль стержня чешуйки формируют так называемый “шеврон, сложный шеврон” и даже “нитевидный” орнамент (Chernova et al., 2019, fig. 4; термины по: Соколов и др., 1988, рис. 97и, 97к). Обнаружено, что крупные волосы на подошвах лап также специфичны, так как отличаются очень глубокими бороздами и полным отсутствием сердцевин (Chernova et al., 2019, fig. 5). Эта особенность придает поперечникам волос подошв конфигурацию, напоминающую корабельный якорь. Вероятно, именно такая структура волосяного покрова подошв лап способствует смыканию отдельных волос в плотную “подушку”, которая, помимо того, что создает возможность передвижения по рыхлому снегу, предохраняет подошвы и их мозоли от механических повреждений о снежный наст, предотвращает скольжение лап по льду, а также способствует перемещению по болотистой местности. Эти волосы полностью покрывают подошвенные мозоли и сильно отрастают в зимнее время (рис. 1А) (Жизнь животных, 1989, рис. 119). Благодаря волосяной подушке и сравнительно большой площади подошв нагрузка на 1 см<sup>2</sup> их площади у беляка составляет всего 8.5–12.0 г, что позволяет ему легко передвигаться даже по рыхлому снегу, а у русака, лапы которого более узкие и который обитает в областях с невысоким снежным покровом, часто образующим плотный наст, эта нагрузка гораздо больше – 16–18 г. (Для сравнения: этот показатель у лисицы 40–43 г, у волка 90–103 г, а у гончей собаки 90–110 г) (Жизнь животных, 1989, с. 165). Крупные остевые волосы, окаймляющие подошвы лап, вполне сходны с таковыми на туловище (включая присутствие зоны шеврона), но более тонкие остевые волосы имеют сужения и повороты стержня перед зоной его утолщения (гранна) и проксимальным началом борозд (Chernova et al., 2019, fig. 4).

Топографические различия строения волос древних зайцев оставались неизученными.

Палеонтологические образцы волос редки, обычно сильно повреждены и фрагментарны, что затрудняет их измерение, таксономическую идентификацию и определение наружной и внутренней архитектуры волос. Поэтому в нашем исследовании использована растровая электронная микроскопия (РЭМ), которая вкуче с микроскопией в проходящем свете (Brunner, Coman, 1974; Hicks, 1977; Dathe, Schöps, 1986) позволяет анализировать волосы не только рецентных (Meyer et al., 2002), но и древних видов (Clement et al., 1981; Чернова, Перфилова, 2018; см., например, Sidorchuk et al., 1918; Trifonov et al., 2019; Chernova et al., 2020).

Цель нашей работы – изучение архитектуры волос плейстоценового донского зайца и выявление на уровне РЭМ ее топографических и видо-специфических отличий, а также адаптивных черт строения, с применением сравнительно-морфологического анализа.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа была выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН.

Для изучения в РЭМ волосы с разных участков тела донского зайца (морда с волосами и вибриссами, ушная раковина, загривок, грудь, брюхо, подошва стопы) очищали в шампуне, промывали в дистиллированной воде, проводили через спирты возрастающей концентрации (от 30 до 100%) и ацетон, высушивали в критической точке на установке Hitachi Critical Point Dryer HCP-1 (Япония). Далее образцы напыляли золотом в вакууме на установке S150A Sputter Coater (Edwards, Великобритания). Препараты изучали в растровых электронных микроскопах Vega TS5130MM (Tescan, Чехия) и JSM 840A (JEOL, Япония), получая электронные изображения орнамента кутикулы на тотальных препаратах и архитектуры волос на трансверсальных и сагиттальных срезах стержня. Электронные изображения редактировали в программе “Adobe Photoshop Element 11” (США), но изменения касались лишь их композиции, яркости и контраста.

Донской заяц, судя по всему, погиб в холодное время года, так как его волосы не содержат пигментных гранул в сердцевине и диффузного пигмента в корковом слое (см. ниже). Многочисленные пигментные гранулы в виде коротких продольных кластеров мы обнаружили в корковом слое темной вибриссы, а также в сердцевине некоторых самых толстых волос подошв лап.

Мы использовали как абсолютные размеры (рис. 2), так и относительные индексы волос и их микроструктур. Вычисляли следующие индексы:

$W/w$  – толщина середины стержня к толщине основания стержня;

$w/h$  – толщина основания стержня к высоте (вдоль волоса) чешуек кутикулы;

$W/H$  – толщина середины стержня к высоте (вдоль волоса) чешуек кутикулы;

$S/SM$  – площадь поперечника середины стержня к площади сердцевинки на этом же участке волоса;

$S/s$  – площадь поперечника середины стержня к площади ячеи (воздухоносной полости) сердцевинки на этом участке волоса;

$W/Wg$  – толщина волоса к толщине стержня между продольными бороздами;

$W/Wr$  – толщина волоса к толщине краевого валика поперечника стержня;

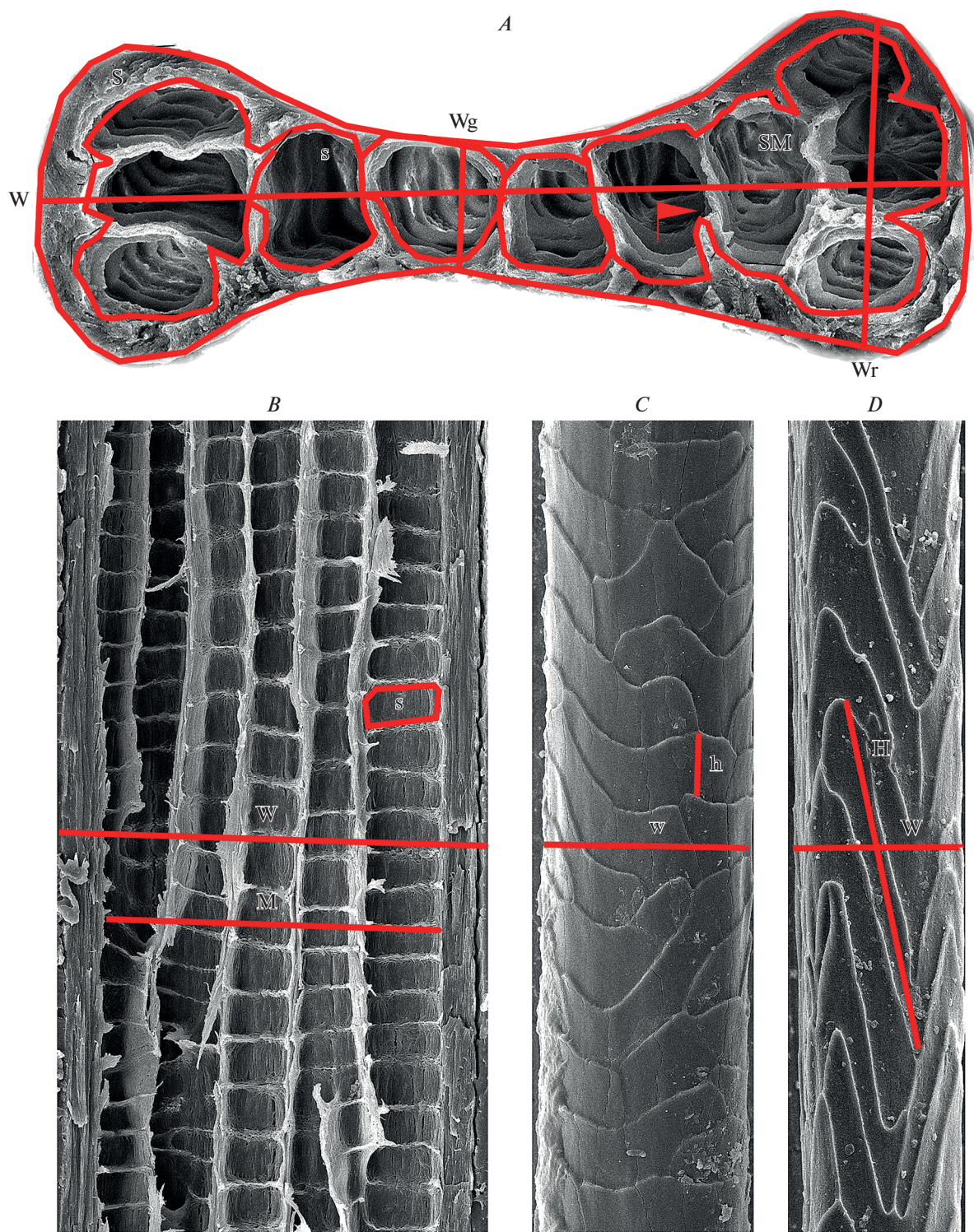
$W/M$  – толщина волоса к толщине сердцевинки на сагиттальном срезе.

Подсчитывали число воздухоносных ячеек сердцевинки на трансверсальных срезах стержня, а также число рядов сердцевинки на сагиттальных срезах середины стержня.

Под термином “дифференциация волосяного покрова” мы подразумеваем его гетерогенность, т.е. разделение шерсти на несколько ярусов в зависимости от длины волос, а также на вибриссы и волосы нескольких категорий (направляющие, остевые, пуховые) в зависимости от размерных характеристик и конфигурации стержня. В категориях остевых и пуховых волос выделяем размерные порядки (ость I, II, III, IV), различающиеся по толщине стержня. У многих проб промерить длину волос не удалось по причине их фрагментарности. На спине сохранились только пуховые волосы, а остевые не обнаружены. Кольцевидная кутикула отличается тем, что ее чешуйки полностью оборачивают стержень, полукольцевидная кутикула альтернативна ей.

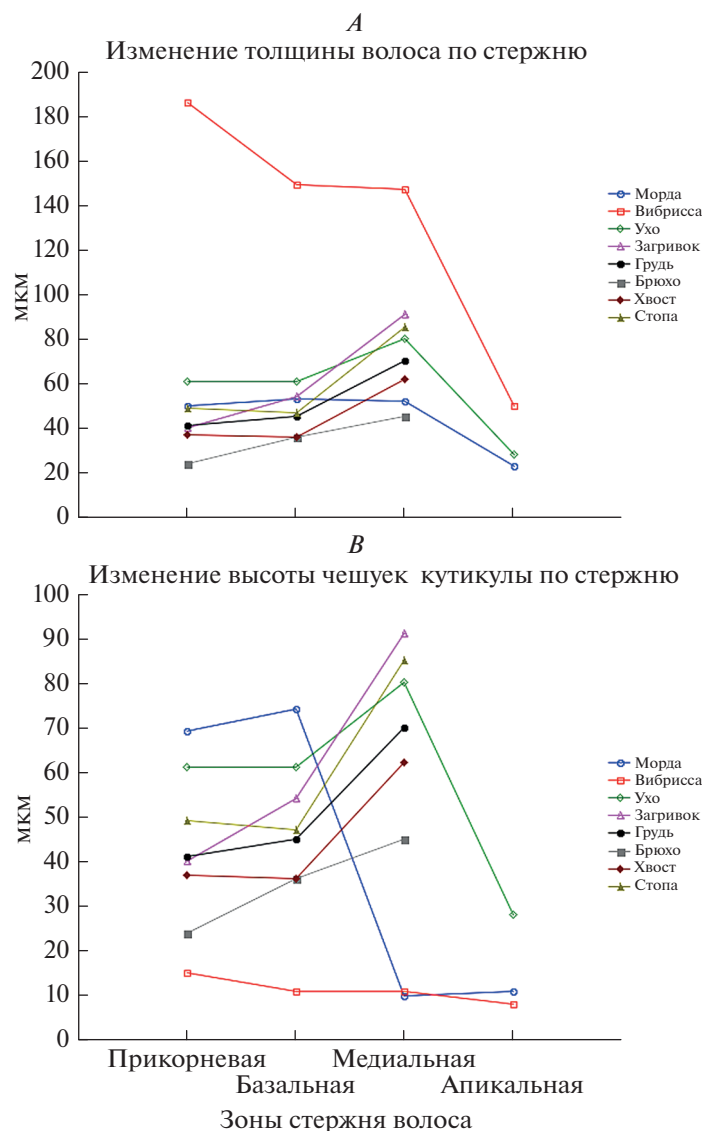
С целью проведения сравнительно-морфологического анализа мы привлекли наши ранее полученные данные по архитектуре волос взрослых особей некоторых других представителей зайцеобразных: зайца-беляка (голоцен, Чукотка), толая (самец, Туркмения), маньчжурского зайца (самец, Монголия), домашнего кролика породы Рекс (*Oryctolagus cuniculus* var. *domestica*) (самец, Московская обл.), алтайской пищухи (*Ochotona alpina* Pallas 1779) (самка, Алтай, Россия), а также некоторых других видов млекопитающих (Soricidae, Ctenodactylidae, Bradypodidae) (Чернова, Целикова, 2004).





**Рис. 2.** Схема промеров микроструктур волос *Lepus tanaiticus* на электронных изображениях в РЭМ: *A* – трансверсальный срез; *B* – сагиттальный срез; *C* – тотальный препарат, кутикула основания стержня; *D* – кутикула выше по стержню (*W* – толщина стержня, *Wg* – толщина стержня между продольными бороздками, *Wr* – толщина краевого валика, *S* – площадь среза стержня, *SM* – площадь сердцевины, *s* – площадь ячеек сердцевины, *M* – толщина сердцевины, *w* и *h* – соответственно ширина волоса и высота чешуек кутикулы вдоль стержня в основании стержня, *W* и *H* – ширина волоса и высота чешуек кутикулы в зоне шевронного орнамента (в проксимальном отделе стержня), флажок – толщина складки на внутренней стенке ячеек).





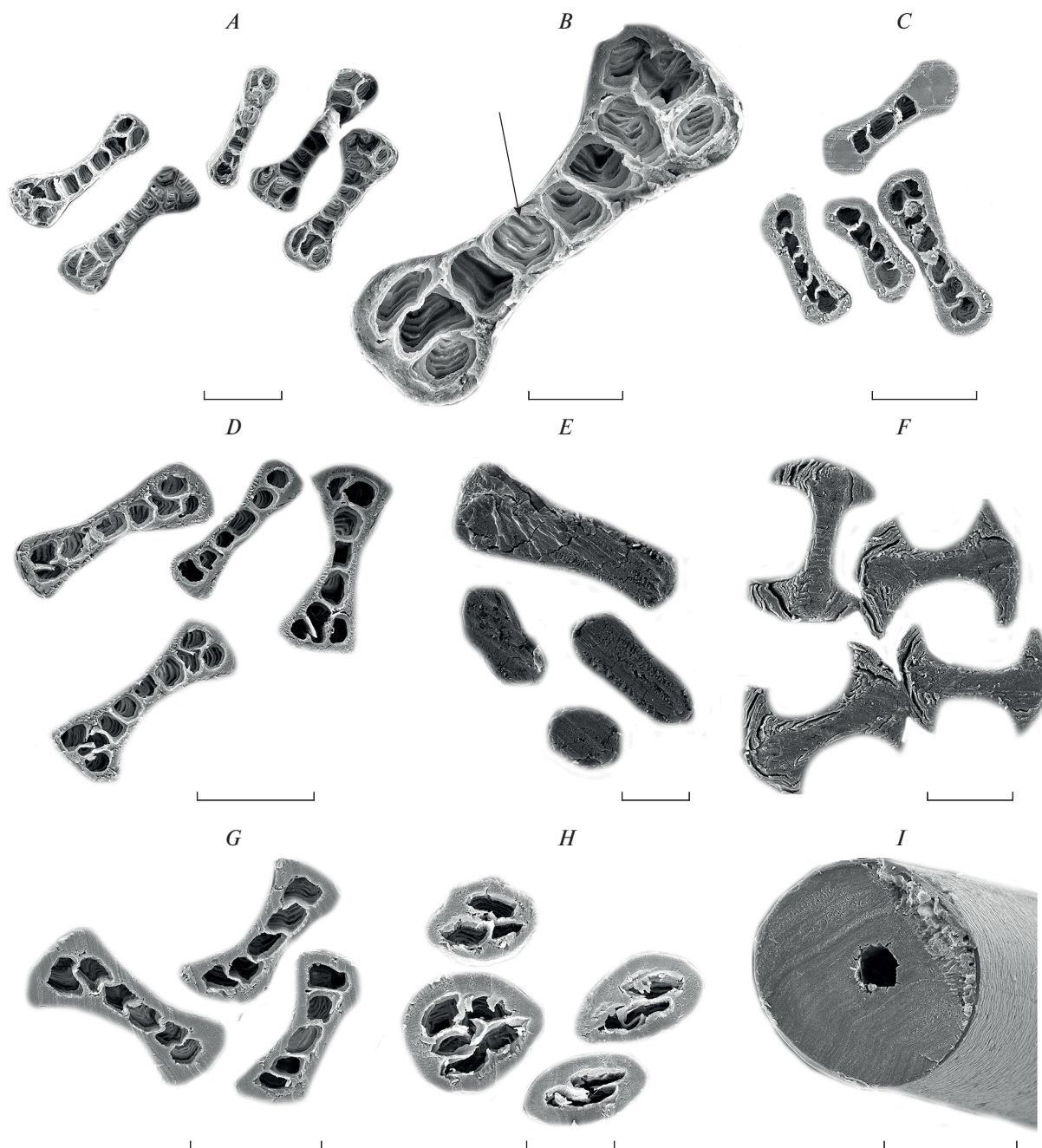
**Рис. 3.** Вариабельность абсолютной толщины остевого волоса (А) и высоты чешуек кутикулы (В) по стержню у *Lepus tanaiticus*. Исходные данные РЭМ указаны в табл. 4. Данные о параметрах в апикальной части большинства волос отсутствуют из-за их обломанных кончиков.

Полученные данные проанализировали в программах “ATLAS” (Tescan, Чехия) и “ImageJ” (Wayne Rasband, США); морфометрические данные статистически обработали в программе “STATISTICA 10” (США). Совокупность всех относительных индексов позволила с помощью статистических методов визуализировать различия в размерных характеристиках волос из разных участков тела донского зайца в виде пиктографиков последовательного типа — профилей. В профилях относительные значения выбранных переменных соответствуют высотам последовательных пиков сечения, ограниченного снизу базовой линией.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Дифференциация волосяного покрова.** Цвет шерсти серовато-коричневый, что обусловлено ее загрязненностью вмещающими отложениями. Пробы шерсти, отмытые от загрязнения, имеют белый цвет, что типично для зимнего окраса зайцев. Кончики ушей у донского зайца черные, как и у зайца-беляка. Шерсть густая и длинная, ее длина на ушах 20–25 мм, дорсальной поверхности шеи 15–22, загривке до 50, груди 33–44, брюхе 60–80, хвосте 40–50 мм. На спине длина подпуши 15–20 мм (ости не сохранились).

Волосяной покров донского зайца сходно дифференцирован на всех изученных участках кожного покрова (кроме подошв лап и морды):



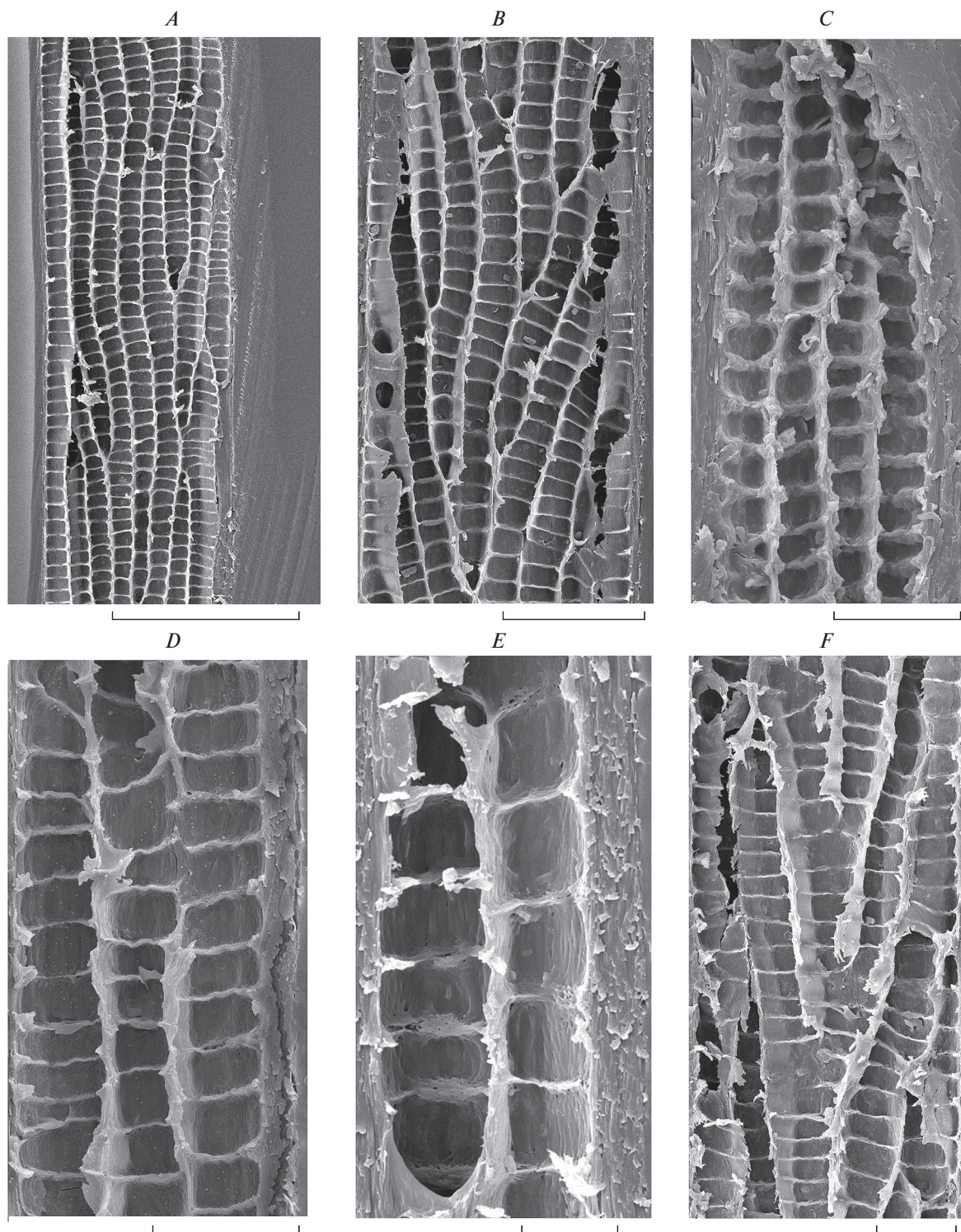
**Рис. 4.** Трансверсальные срезы остевых волос с разных участков тела донского зайца *Lepus tanaiticus*: *A, B* – загривок, стрелкой указана складчатость внутренних стенок воздухоносных полостей сердцевин; *C* – грудь; *D* – брюхо; *E, F* – подошва стопы; *G* – хвост; *H* – морда; *I* – вибрисса. РЕМ. Масштаб, мкм: *A, C, D, F, G* – 50; *B, E, H* – 20; *I* – 100.

имеются волосы разных категорий и порядков (направляющие, остевые четырех размерных порядков и многочисленные пуховые волосы двух размерных порядков). Толщина направляющих волос в среднем  $112.7 \pm 2.9$  мкм, у остей I, II, III и IV – соответственно  $98.4 \pm 2.6$ ;  $76.6 \pm 11.7$ ;  $49.2 \pm 6.7$  и  $28.5 \pm 5.5$  мкм. Пуховые волосы толщиной 11 и 17 мкм. На морде присутствуют вибриссы,

а на подошвах лап – жесткие волосы двух категорий – тонкие, удлиненные, почти не извитые и короткие толстые (табл. 1, 2, 3).

**Конфигурация и архитектура стержня волоса.** Волосы морды отличаются равномерно утолщенным цилиндрическим стержнем, медиальная зона не выделяется (табл. 4, рис. 3А). Продольные борозды на стержне отсутствуют. Однорядная





**Рис. 5.** Сагиттальные срезы срединного участка стержня (*A–D, F*) и основания стержня (*E*) остевых волос с разных участков тела *Lepus tanaiticus*: *A* – загривок; *B* – грудь; *C* – морда; *D* – ухо; *E* – хвост, основание волоса; *F* – хвост, середина волоса. РЕМ. Масштаб, мкм: *A* – 100; *B* – 50; *C, F* – 20; *E, D* – 10.

лестничная сердцевина развита слабо в основании волоса (табл. 2). Выше по стержню она представлена тремя-четырьмя параллельными рядами

из крупных сердцевинных полостей, имеющих форму параллелепипедов и разделенных тонкими перегородками (рис. 4*H*, 5*C*). Складки на перего-



**Таблица 1.** Морфометрия структур остевых волос первого порядка и вибрисс донского зайца (*Lepus tanaiticus*) ( $M \pm m, \delta, n = 5$ )\* на поперечных срезах стержня, по данным РЭМ

Проба	W, мкм	Wg, мкм	Wг, мкм	S, мкм <sup>2</sup>	SM, мкм <sup>2</sup>	s, мкм <sup>2</sup>	N
Морда (волосы)	71.8 ± 31.4 δ = 44.0	—	—	1894.0 ± 232.3 δ = 329.5	842.1 ± 120.0 δ = 40.5	159.4 ± 26.3 δ = 37.2	4
Вибрисса усов	227.9 ± 6.0 δ = 8.6	—	—	38860.1 ± 232.3 δ = 329.5	2633.1 ± 56.0 δ = 31.5	—	1 (канал)
Ухо (дорсальная сторона)	38.5 ± 3.2 δ = 4.4	—	—	943.3 ± 74.9 δ = 11.8	361.6 ± 160.5 δ = 214.6	146.6 ± 33.7 δ = 43.9	2–4
Загривок	98.4 ± 2.6 δ = 3.0	16.0 ± 2.3 δ = 3.1	35.1 ± 2.7 δ = 3.9	2423.9 ± 2.6 δ = 99.4	1655.3 ± 83.6 δ = 114.6	123.3 ± 9.5 δ = 11.8	11
Грудь	73.9 ± 5.2 δ = 5.2	17.1 ± 2.3 δ = 3.0	26.1 ± 2.4 δ = 3.2	1664.6 ± 131.7 δ = 190.1	824.4 ± 131.7 δ = 190.1	85.4 ± 14.0 δ = 16.2	4–6
Брюхо	77.8 ± 6.4 δ = 7.8	13.1 ± 1.1 δ = 1.1	31.2 ± 3.6 δ = 3.6	1855.7 ± 44.5 δ = 61.5	665.6 ± 135.4 δ = 191.5	111.3 ± 15.7 δ = 23.4	6–9
Хвост	77.9 ± 9.6 δ = 12.7	20.6 ± 1.2 δ = 1.4	31.5 ± 3.3 δ = 13.4	1757.5 ± 376.8 δ = 532.9	1008.6 ± 39.9 δ = 56.4	119.6 ± 22.0 δ = 34.1	5–6
Подошва стопы	91.3 ± 4.0 δ = 4.8	19.8 ± 2.7 δ = 3.3	66.7 ± 3.5 δ = 8.7	3318.5 ± 254.7 δ = 330.9	—	—	—

\*  $M \pm m$  – Средняя арифметическая с ошибкой средней арифметической,  $\delta$  – дисперсия,  $n$  – число промеров. W – средняя толщина стержня, Wg – толщина стержня в гранне, Wг – толщина краевого валика, S – площадь поперечного среза стержня, SM – площадь поперечного среза сердцевины, s – площадь ячеек сердцевины, N – число ячеек сердцевины.

**Таблица 2.** Морфометрия структур остевых волос и вибрисс ( $M \pm m, n = 5$ ) донского зайца (*Lepus tanaiticus*) на продольных срезах стержня, по данным РЭМ

Проба	W, мкм	M, мкм	s, мкм <sup>2</sup>	NL
Морда (волосы)	38.0 ± 2.4 δ = 3.5	12.9 ± 1.4 δ = 3.4	69.9 ± 11.6 δ = 15.9	1
Вибрисса усов	135.5 ± 1.1 δ = 1.5	20.2 ± 0.3 δ = 0.4	—	1 (канал)
Ухо (дорсальная сторона)	46.7 ± 3.8 δ = 4.5	40.5 ± 3.1 δ = 3.8	71.6 ± 12.6 δ = 16.6	4
Загривок	114.5 ± 2.5 δ = 3.6	101.8 ± 2.3 δ = 3.2	72.8 ± 11.6 δ = 14.1	8
Грудь	106.7 ± 2.4 δ = 3.2	98.1 ± 1.2 δ = 1.6	75.0 ± 8.4 δ = 11.5	8
Брюхо	70.8 ± 1.0 δ = 1.4	58.0 ± 1.2 δ = 1.7	74.3 ± 9.2 δ = 12.0	6
Хвост	31.9 ± 0.7 δ = 1.5	21.2 ± 0.6 δ = 0.8	73.2 ± 5.0 δ = 6.0	2
Подошва стопы	61.0 ± 0.5 δ = 0.7	—	—	—

Примечания. Обозначения как в табл. 1, M – толщина сердцевины, NL – число продольных рядов ячеек сердцевины.

родках сердцевины отсутствуют, но имеются неглубокие мелкие ячейки. Кутикула меняется по стержню от шевронной (высотой до 64 мкм) в нижних отделах стержня до обычной полукольцевидной (высотой до 9 мкм) выше середины стержня (табл. 3, рис. 3B).

Конфигурация пигментированного стержня **вibrиссы** (*vibrissae mystaciales*) (длиной 20 мм и толщиной до 230 мкм) резко отличается от таковой у волос с других участков тела. (табл. 1, 2). Вибрисса имеет прямой стержень правильной цилиндрической конфигурации, который утолщен в прикорневой зоне, затем становится более

**Таблица 3.** Морфометрия чешуек кутикулы остевых волос и вибрисс донского зайца (*Lepus tanaiticus*) ( $M \pm m$ , мкм,  $n = 5$ ) на тотальных препаратах, по данным РЭМ

Проба	w*	W	h	H	Угол наклона чешуйки относительно поперечной оси волоса, градусы	
					основание стержня	шеvronная зона
Морда (волосы)	49.9 ± 2.0 δ = 50.7	54.1 ± 0.9 δ = 1.2	9.2 ± 0.7 δ = 1.0	64.4 ± 19.5 δ = 26.4	30–40	70
Морда (вибрисса усов)	186.0 ± 0.8 δ = 11.1	146.9 ± 11.5 δ = 1.0	14.2 ± 1.9 δ = 6.2	13.8 ± 1.3 δ = 1.6	30	–
Ухо (дорсальная сторона)	61.9 ± 1.0 δ = 1.2	40.4 ± 0.2 δ = 0.3	12.3 ± 1.5 δ = 3.2	35.9 ± 3.5 δ = 5.2	30	70
Загривок	57.0 ± 0.3** δ = 0.4	68.2 ± 21.7 δ = 30.7	11.3 ± 2.4 δ = 2.2	36.9 ± 0.6 δ = 0.7	30–40	70
Грудь	43.9 ± 1.7 δ = 1.7	45.6 ± 0.4 δ = 0.6	11.7 ± 1.4 δ = 2.0	66.4 ± 11.0 δ = 13.4	65–70	60
Брюхо	27.8 ± 2.5 δ = 3.3	38.1 ± 3.9 δ = 4.7	12.1 ± 1.0 δ = 1.4	54.2 ± 5.0 δ = 60.7	90	70
Хвост	38.9 ± 0.7 δ = 0.9	40.2 ± 1.3 δ = 1.8	13.3 ± 1.7 δ = 1.9	38.1 ± 3.9 δ = 4.7	30	–
Подошва стопы	40.0 ± 0.6 δ = 0.9	82.9 ± 11.0 δ = 14.6	16.5 ± 3.9 δ = 6.0	15.3 ± 1.7 δ = 2.3	20–30	–

\* w и h – соответственно ширина волоса и высота вдоль стержня чешуек кутикулы в основании стержня, W и H – то же в зоне шевронного орнамента.

**Таблица 4.** Вариабельность толщины стержня и высоты чешуйки кутикулы (W/H) по стержню волос из топографически разных участков тела донского зайца (*Lepus tanaiticus*) (мкм, максимальные значения), по данным РЭМ

Участок стержня	Проба, W/H*							
	морда	вибрисса	ухо	загривок	грудь	брюхо	хвост	стопа
Прикорневой	50/69	186/15	61/12	40/21	41/46	24/10	37/14	49/19
Базальный	53/74	149/11	61/11	54/36	45/54	36/11	36/11	47/16
Медиальный	52/10	147/11	80/11	91/36	70/9	45/38	62/38	85/8
Апикальный	23/11	50/8	28/9	Обломан, данные отсутствуют				

\* W – толщина волоса, H – высота кутикулы в месте измерения толщины стержня.

тонким на участке от основания до середины стержня, а выше постепенно истончается к вершине (рис. 3A). Сердцевина представлена узким щелевидным полым (без перегородок и ячеей) тяжом, тянущимся по центру стержня (табл. 1, 2, рис. 4I). Кутикула обычная ленточная уплощенная кольцевидная или полукольцевидная (табл. 3), почти не меняется по стержню, но в верхней половине волоса она изломанная, что предполагает механическое воздействие на стержень вибриссы. Наиболее крупные чешуйки располагаются в прикорневой зоне (рис. 3B).

На **ушной раковине** (дорсальная поверхность) у остей I имеется гранна – заметное утолщение

стержня, а прикорневой отдел немного толще, чем базальный отдел стержня (табл. 4, рис. 3A). Стержень слегка деформированный цилиндрический, без борозд, схож с таковым у волос морды. Сердцевина хорошо развита (табл. 1, 2), но отсутствует в основании и на вершине стержня. Она состоит из двух–четырех не переплетающихся между собой продольных рядов крупных ячеей, вытянутых поперек стержня, имеющих форму параллелепипеда с немного закругленными углами. Ячей разделены тонкими, слегка волнистыми перегородками (рис. 5D). Кутикула основания ости полукольцевидная, состоит из крупных чешуек со слабо волнистым апикальным краем. Наибо-

лее крупные чешуйки располагаются в основании стержня, в его верхней трети они сильно вытягиваются (высотой до 36 мкм) под углом  $70^\circ$  к поперечной оси стержня (табл. 3, рис. 3*B*), образуя несложный шевронный орнамент. В верхних отделах стержня шевронный орнамент отсутствует, а высота чешуек не превышает 11 мкм.

**Волосы туловища и хвоста.** Волосы на вентральной стороне туловища (грудь, брюхо) тоньше таковых на дорсальной стороне (по сравнению с волосами загривка) (табл. 4, рис. 3*A*). Конфигурация стержня своеобразная, напоминает гантель, так как по дорсальной и вентральной сторонам стержня тянутся по одной довольно глубокой и широкой борозде, а боковые стороны преобразованы в высокие гребни (валики на поперечных срезах), с разной степенью развития у волос из разных участков туловища и хвоста (табл. 1, рис. 4*A*, 4*D*, 4*G*). Сердцевина очень хорошо развита, занимает до 90% стержня (табл. 1, 2, рис. 3*A–3D*, 3*G*; 5*A*, 5*B*, 5*E*, 5*G*). Она состоит из 2–11 продольных рядов крупных, правильно организованных сердцевинных клеток, имеющих форму параллелепипеда. На трансверсальных срезах сердцевинны хорошо заметна неоднородность внутренних стенок-перегородок между воздушными полостями – присутствие уплощенных складок, наподобие гофры (рис. 2, флажок). Толщина таких складок составляет 1.6–1.7 мкм. В некоторых волосах сердцевинные тяжи переплетаются (рис. 5*A*, 5*B*, 5*G*). Орнамент кутикулы отличается разнообразием в разных участках стержня. Он неодинаков не только вдоль волоса, но и на разных его сторонах. Кутикула обычная лентовидная на вентральной стороне и в борозде, но своеобразна на латеральных и дорсальной сторонах волоса. В основании стержня, которое еще не имеет бороздок, кутикула полукольцевидная, крупная и невысокая (11–13 мкм), с крупно-волнистым апикальным краем, иногда со вставочными чешуйками (табл. 3, рис. 6*A–6C*). Такие чешуйки располагаются под углом  $30^\circ$  к поперечной оси стержня. Выше по стержню чешуйки начинают постепенно вытягиваться под углом  $70^\circ$ , формируя шевронный орнамент (рис. 6). Выше такого шевронного участка кутикула вновь приобретает обычное строение.

**Волосы подошвы стопы** постепенно утолщаются от прикорневой зоны до середины стержня. Стержень слегка деформированный цилиндрический, без борозд (рис. 3*A*). Эти волосы имеют характерную форму серпа и значительно утолщаются ( $91.3 \pm 4.0$  мкм) в его верхней дугообразно изогнутой части, в то время как длинное и волнистое основание не толще 23 мкм. Конфигурация стержня своеобразна и в поперечнике напоминает таковую у якоря за счет глубоких борозд с дорсальной и вентральной сторон и заостренных гребней (“крючков” на поперечном срезе), тянущихся по

бокам этих борозд (рис. 4*E*, 4*F*; 6). Сердцевина отсутствует, лишь в некоторых толстых волосах имеются островки пигментированных сердцевинных клеток (рис. 7, стрелка). Утолщение стержня волос происходит также благодаря модификации кутикулы, расположенной с дорсальной стороны крючковидной изогнутой части стержня (рис. 6*D*). Здесь кутикула образует краевую многослойную зубчатую рыхлую структуру с чешуйками, сильно отходящими от стержня волоса (рис. 7). В месте отхождения кутикулы от стержня образуются своеобразные довольно глубокие карманы. Кутикула отличается толстым и сильно зашлифованным краем (рис. 6*D*, стрелка), особенно сильно выраженным выше основания волоса на вершине крючковатого изгиба утолщенного стержня. Это предполагает постоянное механическое трение этой стороной волоса, а также увеличение прочности сцепления волос в щетке и с субстратом. Здесь толщина заполированного и немного отогнутого наружу от стержня края чешуек составляет  $4.0 \pm 0.2$  мкм. Орнамент кутикулы полукольцевидный, поперек стержня укладывается 1.5 чешуйки. Чешуйки крупные и высокие, расположены под небольшим углом к поперечной оси стержня (табл. 3).

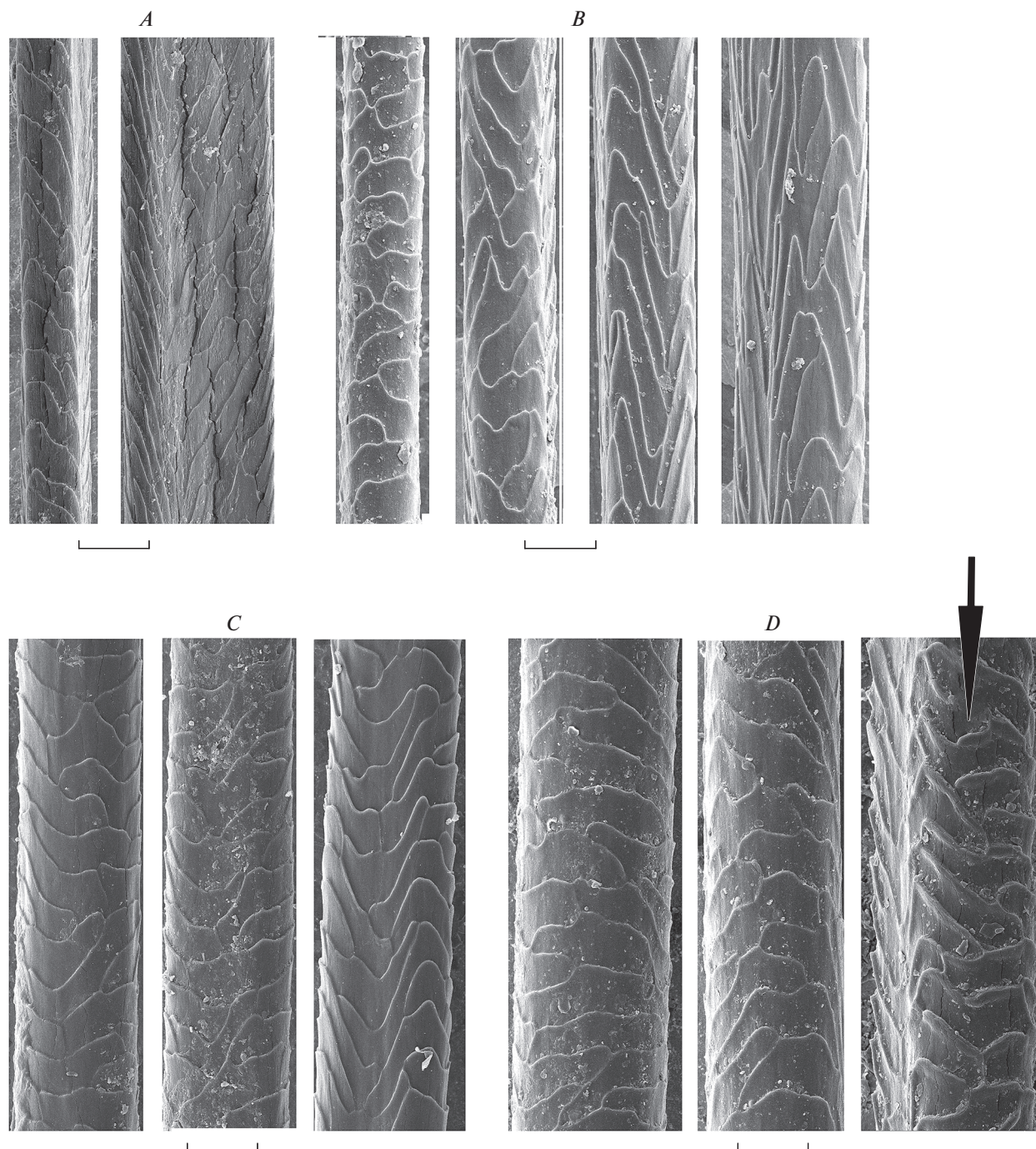
## ОБСУЖДЕНИЕ

Созданные нами на базе относительных математических индексов (табл. 5) пиктографики в виде профилей дают визуальное представление о топографической неоднородности волосяного покрова донского зайца (рис. 8). Можно отметить, что волосы всех изученных областей тела зайца своеобразны, но особенно выделяются вибриссы, волосы морды и ушной раковины, а также волосы подошвы стопы. А наиболее сходны между собой волосы вентральной поверхности туловища (грудь, брюхо) и хвоста, которые отличаются от волос загривка. Разберемся, какие же структуры волос ответственны за такие различия.

**Длина волос.** Сравнение длины волос у донского зайца и беляка в зимней шерсти на соответствующих участках, а именно на загривке и брюхе, показывает, что у донского зайца шерсть гораздо длиннее, чем у беляка. Так, у первого вида до 50 мм на загривке и 60–80 мм на брюхе (наши данные), а у второго вида –  $43.8 \pm 0.22$  мм на загривке и  $49.5 \pm 0.22$  мм на брюхе (Когтева, 1963; Соколов, 1973). Значительная длина волос у донского зайца подтверждает, что мы имеем дело с его зимней шерстью, которая, вероятно, была гораздо длиннее, чем у беляка. У обоих сравниваемых видов шерсть на вентральной поверхности тела длиннее, чем на дорсальной.

**Толщина волос.** Наиболее утолщены стержни вибриссы из группы усов. Волосы дорсальной стороны тела и подошв лап толще волос вен-





**Рис. 6.** Орнамент кутикулы остевых волос от основания до середины стержня (слева направо) с разных участков тела *Lepus tanaiticus*: *A* – загривок; *B* – брюхо; *C* – хвост; *D* – подошва стопы, отогнутый и утолщенный отполированный край чешуек кутикулы указан стрелкой. РЭМ. Масштаб 20 мкм.

тральной стороны тела, морды, ушей и хвоста (табл. 1, 2). Толщина волоса вероятно, коррелирует с длиной волосяного покрова, т.е. самые короткие волосы растут на спине (Когтева, 1963) но, по нашим данным, обладают самыми толстыми стержнями. Сравнение толщины остевых волос на соответствующих участках тела (загривок и

брюхо) у донского зайца с таковыми у беляка в зимней шерсти показывает, что у первого эти волосы (соответственно толщиной  $114.5 \pm 2.5$  и  $70.8 \pm 1.0$  мкм) (наши данные), а у второго –  $96.4 \pm 0.1$ ; 102 мкм и  $77.0 \pm 0.28$  и  $70.8 \pm 1.0$  мкм (Когтева, 1963; Соколов, 1973). Следовательно, у донского зайца хорошо защищена волосяным по-



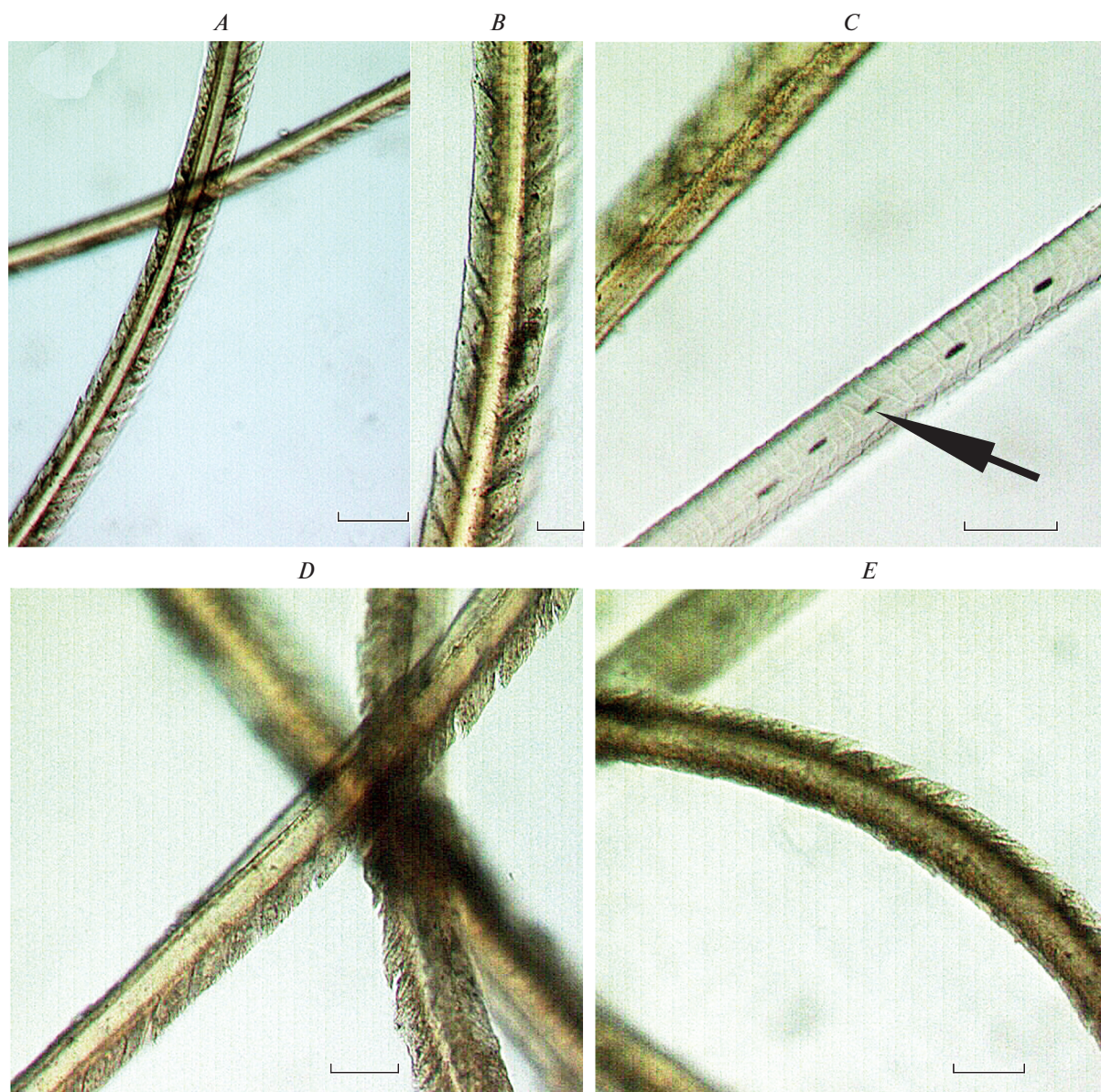


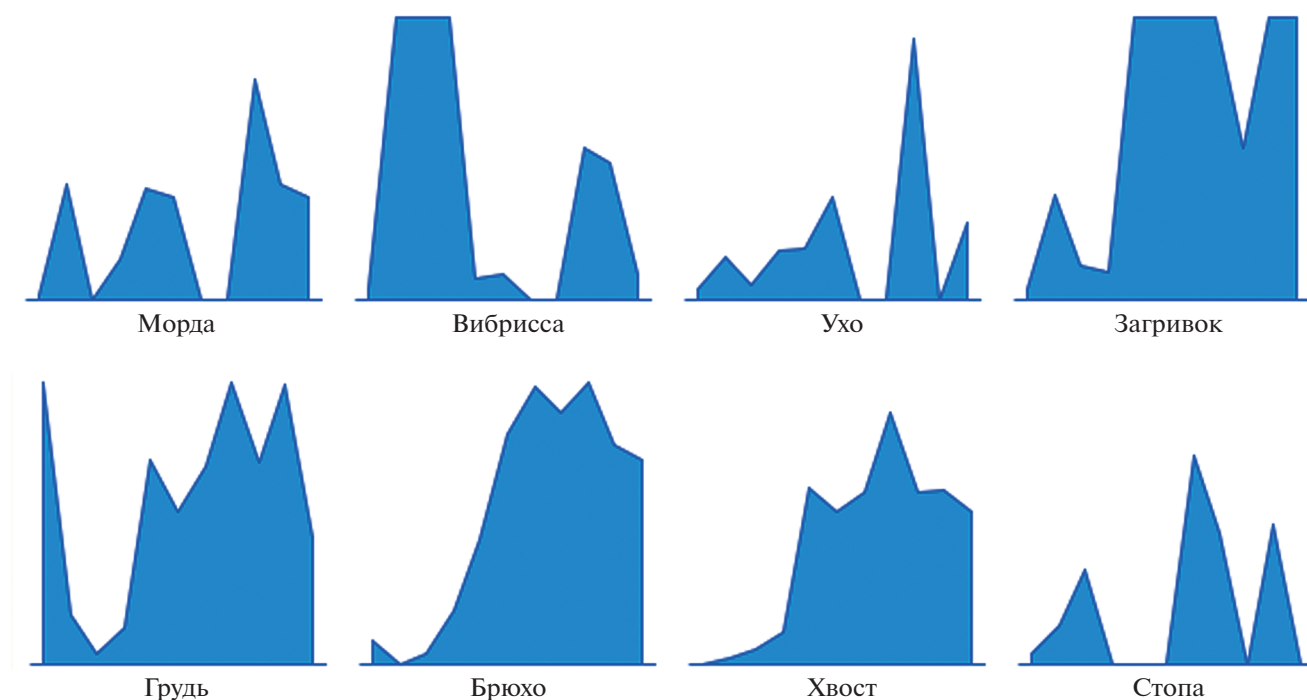
Рис. 7. Внешний вид специализированных волос (A, B, D, E) и обычного остевого волоса с фрагментарной сердцевинной (C, указан стрелкой) плантарной кожи *Lepus tanaiticus*. Микрофото. Масштаб 20 мкм.

кровом дорсальная сторона тела и подошвы лап, что связано с наземным образом жизни, а ости в зимней шерсти на загривке толще, чем у беляка.

**Конфигурация волос.** Сравнение полученных данных с описанием волос субфоссильного чукотского беляка (Chernova et al., 2019) показывает большое сходство с волосами донского зайца. Прежде всего это гантелевидная конфигурация поперечника стержня, наличие продольных борозд (рис. 9A, 9B) на дорсальной и вентральной сторонах стержня, сильно развитая колонная сердцевина и присутствие зоны шевронного орнамента кутикулы на участке выше основания стержня. Однако мы не обнаружили у донского

зайца продольных поворотов стержня как у волос беляка. Это можно объяснить тем, что у беляка были изучены волосы из неизвестного участка тела.

Гантелевидный поперечник волоса характерен и для других видов зайцев, например, маньчжурского зайца (рис. 9D), домашнего кролика (рис. 9E) и, в меньшей степени, толая (рис. 9C). То же известно и для других видов зайцев, домашнего и дикого кроликов (Wolfe, Long, 1997; Van den Broeck et al., 2001). Своеобразие конфигурации стержня и архитектура сердцевины пищух (смотри ниже), вероятно, отражает значительную филогенетическую дистанцию между семействами



**Рис. 8.** Визуализация метрических данных для остевых волос *Lepus tanaiticus*. Пиктограммы в виде профилей. Слева направо в каждом профиле:  $W/w$ ,  $w/h$ ,  $W/H$ ,  $S/SM$ ,  $S/c$ ,  $N$ ,  $W/Wg$ ,  $W/Wr$ ,  $S/SM$ ,  $S/s$ ,  $NL$ .  $w$  – толщина волоса в основании стержня,  $W$  – толщина волоса выше основания стержня,  $Wg$  – толщина стержня в борозде,  $Wr$  – толщина стержня в краевом валике,  $h$  – высота (вдоль стержня) чешуек кутикулы в основании стержня,  $H$  – высота чешуек кутикулы в зоне шевронного орнамента выше основания стержня,  $S$  – площадь среза стержня,  $SM$  – площадь сердцевинки,  $s$  – площадь ячеек сердцевинки,  $N$  – число ячеек сердцевинки,  $NL$  – число продольных рядов ячеек сердцевинки. Составлено по данным РЭМ (см. табл. 2S).

Ochotonidae Thomas 1897 и Leporidae Fischer 1817, а также несходство их биологии (Nowak, 1999).

**Бороздчатость стержня волос.** Продольная бороздчатость волос и игл, растущих в коже туловища, широко распространена и в разной степени выражена у млекопитающих (Chernova, Kuznetsov, 2001; Чернова, Целикова, 2004; Chernova, Zherebtsova, 2021). У изученных нами зайцеобразных бороздчатость стержня наиболее развита у пищух, поскольку у них борозды проходят не только по дорсальной и вентральной, но также на боковых сторонах стержня (рис. 9F). В этом случае конфигурация стержня уникальна, поскольку у других млекопитающих в такой крайней степени она не встречается. С одной стороны, бороздчатость волос увеличивает объем воздушной прослойки в волосяном покрове за счет заполнения инертным воздухом не только сердцевинных полостей, но и бороздок стержней волос, что в наибольшей степени выражено у пищухи, обитающей в наиболее суровых высокогорных условиях. Тесному смыканию волос препятствуют боковые гребни стержней, благодаря которым шерсть распушается, что также увеличивает воздушную прослойку. Косвенно этот вывод подтверждает отсутствие бо-

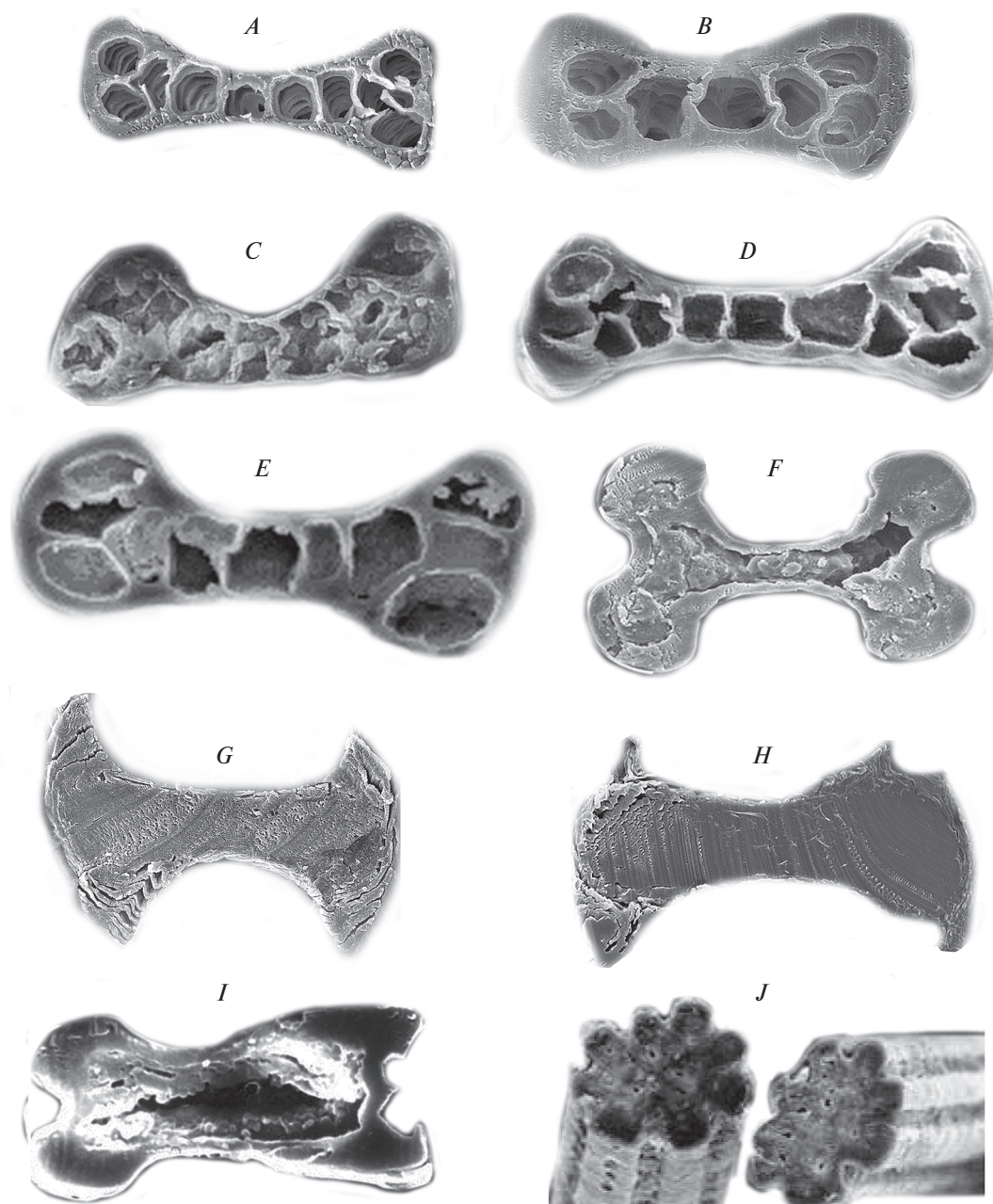
роздчатости у вибрисс, а также у волос морды и ушей (табл. 1).

Можно отметить специфическую бороздчатость волос землеройковых (Soricidae), благодаря которой их волосы имеют H-образную конфигурацию в основном за счет глубоких узких бороздок на латеральных сторонах стержня волоса (рис. 8J) (Keller, 1978; Соколов, Чернова, 1998; Чернова, Целикова, 2004, с. 179, 180, 183, 197). Степень изрезанности профиля волос связана со степенью гидробионтности землероек (Hutterer, Hürter, 1981).

Примером крайней специализации служит волос ленивцев (Bradypodidae) (Wujek, Cocuzza, 1986; Чернова, 2002; Чернова, Целикова, 2004, с. 214–216). На всех сторонах стержня имеются продольные упорядоченно расположенные борозды (всего девять-одиннадцать штук), снабженные “карманами”, которые способствуют прикреплению водорослей и других обитателей шерсти ленивцев (рис. 9J).

**Архитектура сердцевинки.** По нашим данным, архитектура сердцевинки в целом сходна у волос зайцев и кроликов. Она уникальная (колонная) и не встречается у других млекопитающих. Такая сердцевинка, безусловно, повышает теплозащитные





**Рис. 9.** Трансверсальные срезы остевых волос загривка (A–F, I, J) и подошв лап (G, H) у взрослых особей некоторых видов млекопитающих. Lagomorpha: A, G – *Lepus tanaiticus*; B, H – *L. timidus*; C – *L. tolai*; D – *L. mandshuricus*; E – *Oryctolagus cuniculus* var. domestica (порода Рекс); F – *Ochotona alpina*. Soricidae: I – *Sorex raddei*. Bradyrodidae: J – *Choloepus didactylus*. РЭМ. Изображения не масштабированы.

свойства волоса, так как компактная упаковка (правильные вертикальные, иногда переплетающиеся ряды из разделенных тонкими перегородками полостей-параллелепипедов) способствует запасанию значительного объема воздуха (табл. 1, 2). Так, у донского зайца на медиальном участке остевого волоса загривка длиной 3 см запасенный воздух занимает площадь в 2 мм<sup>2</sup> (судя по сагиттальному срезу) (табл. 1, рис. 4A). Сравнение во-

лос из разных участков тела донского зайца показывает, что сердцевина на дорсальной стороне тела развита в большей степени, чем на вентральной стороне, на морде, ушах и хвосте (табл. 1, 2). Понятно, что спина наиболее подвержена воздействию окружающей среды (холод, ветер, влажность, снег, дождь), и теплозащиту обеспечивает хорошо развитая сердцевина относительно коротких и толстых волос. Вентральная сторона тела

**Таблица 5.** Относительные индексы структур\* остевых волос первого порядка донского зайца *Lepus tanaticus*, использованные для создания пиктографиков (рис. 8), по данным РЭМ

Проба	Плоскость срезов и индексы										
	сагиттальные срезы и тотальный препарат						трансверсальные срезы				
	W/w	w/h	W/H	S/SM	S/s	N	W/W <sub>g</sub>	W/W <sub>r</sub>	S/SM	S/s	NL
Морда	1.10	5.5	0.8	2.2	5.3	4	—	—	2.2	11.9	4
Вибрисса усов	1.5	10.1	14.7	14.8	1	1	—	—	1.5	12.9	1
Ухо	1.5	3.5	1.1	2.6	2.5	4	—	—	2.6	6.4	3
Загривок	1.6	5.2	2.5	1.5	13.4	11	6.1	2.8	1.5	19.7	11
Грудь	2	3.7	1.4	2	9.7	6	4.3	2.8	2	19.6	5
Брюхо	2.6	2.3	1.4	2.8	5.9	9	6	2.5	2.8	16.7	8
Хвост	0.7	2.5	1.6	1.7	8.4	6	3.7	2.5	1.7	14.6	6
Подолва стопы	1.5	3.4	5.5	—	—	—	4.5	1.3	—	13	—

\* Примечания. Схема промеров представлена на рис. 2, абсолютные размеры – в табл. 1, 2, 3. w – толщина волоса в основании стержня, W – толщина волоса выше основания стержня, W<sub>g</sub> – толщина стержня в борозде, W<sub>r</sub> – толщина стержня в краевом валике, h – высота (вдоль стержня) чешуек кутикулы в основании стержня, H – высота чешуек кутикулы в зоне шевронного орнамента выше основания стержня, S – площадь поперечного среза стержня, SM – площадь поперечного среза сердцевинки, s – площадь ячеек сердцевинки на поперечном срезе, N – число ячеек сердцевинки на поперечном срезе, NL – число продольных рядов ячеек сердцевинки на продольном срезе, прочерк – структура отсутствует.

зайца также нуждается в теплозащите, поскольку заяц много времени проводит на лежках. Вероятно, такая защита обеспечивается в основном хотя и тонкими, со слабо развитой сердцевинкой, но длинными волосами.

Несмотря на общее сходство волос у зайцев, все же имеются более тонкие различия в архитектуре сердцевинки. Например, у плейстоценового донского зайца и голоценового беляка пигментные гранулы в сердцевинке отсутствуют, при этом эти гранулы многочисленны у толая, кролика и пищухи, шерсть которых имеет окрас (рис. 9C). Отсутствие пигментных гранул у изученных нами древних зайцев подтверждает, что мы имеем дело с особями в зимней шерсти, которая, однако, абсорбировала окрашенные вещества из грунта и незначительно потемнела.

У древних зайцев отчетливо различима складчатость (гофрировка) внутренних перегородок между полостями сердцевинки (рис. 9A, 9B). Известно, что гофрирование (“ребра жесткости”) широко встречается в природе и технике как способ повышения жесткости конструкции. Складки перегородок не только укрепляли волос древних зайцев, но и, вероятно, значительно увеличивали объем инертного воздуха в сердцевинке (не в ущерб механической прочности) за счет дополнительных полостей-карманов, что улучшало теплозащитные свойства шерсти у этих северных видов. У рецентных видов зайцев и кроликов складки на перегородках отсутствуют (судя по нашим данным и опубликованным электронным изображениям (Van den Broeck et al., 2001; Чернова, Целикова, 2004). До сих пор нам был не изве-

стен такой тип строения перегородок сердцевинки, которые обычно бывают гладкими, пористыми или с сосочковидными выростами (Чернова, Целикова, 2004). Пористые перегородки обнаружены нами у волос морды донского зайца, что также отличает их от волос туловища.

Можно было бы ожидать, что колонная сердцевина присутствует и у пищух, родственных зайцам и кроликам. Однако у пищух сердцевина одно-двурядная лестничная с чередующимися толстыми перегородками (дисками), т.е. значительно отличается от сердцевинки волос зайцев и кроликов, и более сходна с таковой у насекомоядных и грызунов (см. Чернова, Целикова, 2004). Возможно, это свидетельствует о сохранении древних черт строения волос у пищух по сравнению с более прогрессивным развитием сердцевинки у зайцев.

**Волосы специфических кожных желез.** У зайцев и кроликов имеются многочисленные специфические кожные железистые образования, а том числе ассоциированные с волосами: подбородочные, парные паховые или перинеальные органы, препуциальные и анальные железы (см. Соколов, Чернова, 2001). У всех представителей Leporidae густые волосы покрывают кожу на границе шеи и груди, образуя своеобразную белую или бело-коричневую гриву, которая, вероятно, способствует абсорбции, консервации и распространению запахов секретов специфических желез, таких как подбородочные железы (Corbet, 1982). Вероятно, волосы, сопутствующие специфическим кожным железам, специализированы. Поэтому исследования в этом направлении перспективны в плане

выявления участия кожных дериватов в химической коммуникации животных.

В целом, архитектура волос и игл, растущих на специфических участках тела (железистые образования, в т.ч. пахучие, защитные и локомоторные органы, а также органы ориентации), изучена недостаточно, хотя уже сложилось представление о локальных особенностях волосяного покрова, например, на специфических кожных железах (Соколов, Чернова, 2001), у игл тенреков и дикобразов (Chernova, 2002), а также на боковых и среднебрюшной железах обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* Linnaeus 1758) (Чернова и др., 2022). У хомяка специализированные волосы этих желез принимают участие в запасании и распространении пахучего секрета, а также, разрушаясь, сами обогащают секрет.

**Архитектура вибрисс.** Особенно интересным представляется сравнение архитектуры вибрисс у разных видов. В настоящее время постепенно накапливается сравнительный материал и показано разнообразие внутреннего дизайна вибрисс (Чернова, Куликов, 2011; Чернова и др., 2012, 2015). В основном видовые различия касаются архитектуры сердцевин, в которой перегородки могут иметь разнообразное строение от простого (сходного с таковым у волос) до очень сложного, отличного от такового в обычных волосах. У изученных зайцев сердцевина вибрисс имеет самое простое строение, перегородки в ней вообще отсутствуют, и она выглядит как полый тяж. Поперечники вибриссы и ее сердцевин у кролика также округлой формы, корковый слой утолщенный, что придает вибриссе упругость и крепость, кутикула обычная лентовидная, ориентированная поперек стержня с гладким или изломанным свободным краем (Van den Broeck et al., 2001, fig. 10).

У мохноногих хомячков (*Phodopus* Müller 1910) сердцевина вибриссы не отличается от таковой у волос (Феокистова, Чернова, 2008), но у гимнур *Otohyalomys megalotis* Bannikova et al. 2014, *Neotetracus sinensis* Trouessart 1909, *Hylomys suillus* J. Müller 1840 она значительно сложнее, так как перегородки имеют форму пирамиды (Чернова и др., 2012, 2015). Архитектура сердцевин вибрисс интересна для проведения сравнительного анализа у представителей филогенетически близких и отдаленных таксонов млекопитающих и разных биологических форм.

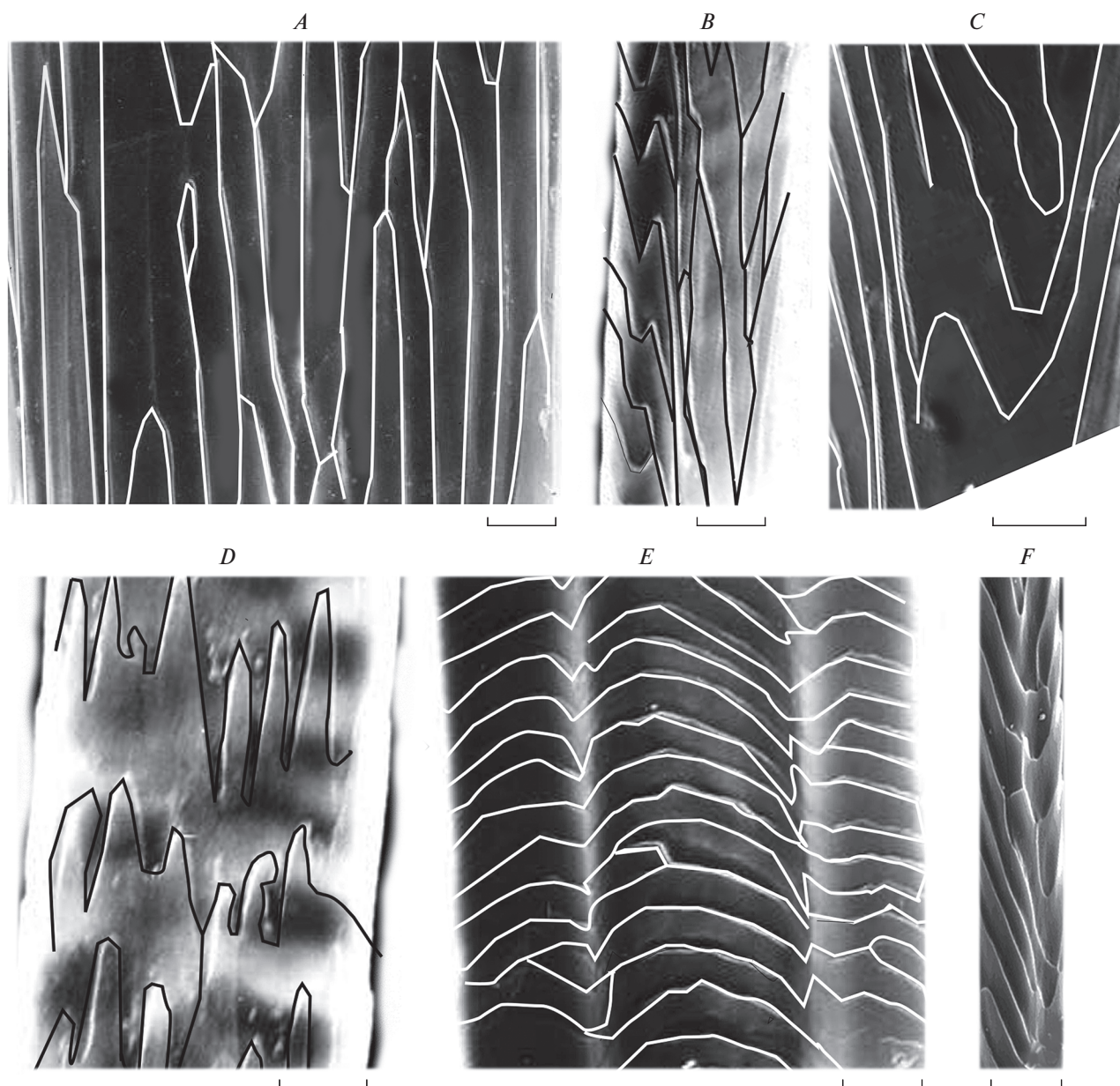
**Специализированные волосы.** Нами показано, что у донского зайца и беляка сходно устроены волосы подошв лап и их мозолей (рис. 9G, 9H), что подтверждает адаптацию этих видов к локомоции по рыхлому снегу, снежному насту, льду, а также на болотистой местности. Подошвенные волосиные щетки могут обеспечивать оставление пахучего следа, который, как известно, у зайцев имеется и способствует их успешному троплению

охотником с помощью собак. Пахучий след зайцев образуется из смеси секретов сальных желез волос стопы и эккриновых желез подошвенных мозолей и кожи между пальцами (апокриновые железы в коже туловища у зайцев отсутствуют, как и у грызунов). Интересно отметить, что эккриновые железы увеличивают выброс секрета при психо-эмоциональном возбуждении, например при испуге. Обильное смачивание волосяных щеток секретом этих желез также препятствует налипанию снега на подошвы лап, что немаловажно при передвижении, тем более при скоростном и маневренном беге по снегу. Специализированная разрыхленная кутикула волос подошвенных щеток, образующая пазухи на стержне (рис. 7) служит для абсорбции и распространения пахучего секрета не только подошвенных эккриновых желез, но также секретов других специфических желез (анальных, препуциальных, паховых, подбородных), попадающих на волосы при груминге. Эти волосы могут быть отнесены к “осметрихам” — волосам, участвующим в химической коммуникации видов (термин по: Müller-Schwarze et al., 1977). Поскольку разрыхленная кутикула волос подошвенных щеток зайцев по структуре напоминает расческу, можно полагать, что она эффективна и в уходе за шерстью при груминге.

Известны и другие примеры специализации подошв лап. Например, у гунди (*Ctenodactylus gundi* Rottmann 1776) уплощенные волосы из густых загнутых пучков, растущих на стопе имеют поперечники треугольной формы с закругленными углами, а по стержню проходит неглубокая бороздка. Сердцевина в них присутствует, занимает 29–50% ширины середины стержня, и ее архитектура отличается от таковой у обычных волос туловища (Chernova, Zherebtsova, 2021). Сходные модифицированные волосы описаны и у других видов *Ctenodactylidae* (George, 1978). Функцию таких волосяных щеток связывают с их участием в груминге, а также в адаптации этих грызунов к обитанию в скалистой местности, так как сходно с подошвенными мозолями, они служат амортизаторами при движении по скользким и жестким поверхностям скал (George, 1978; Mares, Lacher, 1987). Очевидно, что изучение специализации волос дистальных отделов конечностей у разных видов и биологических форм млекопитающих поможет получить ответ на вопрос о механизмах, способствующих локомоции, грумингу, теплозащите и химической коммуникации.

**Архитектура кутикулы.** Орнамент кутикулы изученных зайцев и кролика уникален благодаря присутствию на волосах зоны простого или двойного шевронного (рис. 10B, 10C) и даже нитчатого рисунка (рис. 10A), что свидетельствует о таксономической и филогенетической близости этих видов. У кроликов шевронный орнамент разной степени сложности развит и на тонких пуховых





**Рис. 10.** Орнамент кутикулы волос взрослых особей некоторых видов Lagomorpha. Остевые волосы: *A* – *Lepus tolai*; *B* – *L. mandchuricus*; *C* – *L. europaeus*; *D*, *E* – *Ochotona pusilla*, соответственно основание и гранна стержня, темные пятна на *D* – просвечивающие пигментированные диски-перегородки сердцевины, *F* – пуховой волос *Oryctolagus cuniculus* var. *domestica* (порода Рекс). РЭМ. *A–E* – прорисовка электронных изображений. Масштаб 10 мкм.

волосах (рис. 10*F*) (Wolfe, Long, 1997, figs. 2, 4, 5; Стрепетова, Чернова, 2016).

У пищух типичный шевронный орнамент не обнаружен, однако кутикула также своеобразна: в основании и нижних отделах стержня узкие и копьевидные апикальные отделы чешуйки имеют разную высоту (вдоль стержня) и образуют неровный волнообразный орнамент (рис. 10*D*). В расширенной части стержня, по которому тянется широкая борозда, кутикула уплощенная кольце-

видная и полукольцевидная (рис. 10*E*) (Чернова, Целикова, 2004, с. 210–231).

**Архитектура волос как показатель филогенетических взаимоотношений зайцев и пищух.** Волосной покров исходно термофобных зайцеобразных, а также другие системы их органов, формировались под влиянием приспособления к обитанию в Арктике (*Lepus*) или на холодных высокогорьях (*Ochotona*), "... а интенсивное видообразование в филогенетически молодых группах, претерпевших ныне биологический прогресс (Leporinae,

*Ochotona*), было связано с похолоданием плиоцена” (цит. по: Аверьянов, 1999, с. 49). Мы продемонстрировали, что волосяной покров хорошо адаптирован к холоду у этих зверьков, а значительные различия в архитектуре волос зайцев и пищух подтверждают их раннее разделение в филогенезе (в олигоцене, по: Аверьянов, 1999). При этом относительная простота строения сердцевин и кутикулы волос пищух (лестничная сердцевина, отсутствие шевронного орнамента) может рассматриваться как изначальная форма общего предка обеих ветвей зайцеобразных, усложнившаяся у зайцев *Leporidae* (до шевронного орнамента (простого и сложного) и колонной сердцевин со складчатыми перегородками). Вместе с тем, конфигурация бороздчатого волоса пищухи видоспецифична и сложнее, чем у зайцев и многих других млекопитающих.

**Систематическое положение донского зайца.** Уточнение систематического статуса донского зайца еще не закончено. В настоящее время исследуется митохондриальная ДНК нескольких образцов мягких тканей донских зайцев из мерзлоты Якутии. Предварительные результаты этого исследования обсуждаются в научной литературе, в том числе и с нашим участием (Слободова и др., 2022). На данном этапе исследований можно констатировать, что ряд дискретных морфологических остеологических различий между донским зайцем и беляком, выявленных ранее (Гуреев, 1964; Аверьянов, 1995), в совокупности с различиями в структуре волос (по нашим данным), скорее всего свидетельствуют о видовом уровне различий между этими зайцами.

**Среда обитания донского зайца.** Время каргинского интерстадиала (ранее “межледниковье”) характеризуется в Сибири в целом относительно более теплым климатом (умеренно-холодным – субарктическим; но при этом были в то время и холодные фазы), чем предыдущее время мурутинского оледенения и последующее время сартанского оледенения (субарктический – арктический климат) (Волкова и др., 2010). Имеются данные по Таймыру, что около 30 тыс. лет назад (холодовая фаза каргинского времени) климат здесь был очень холодным и среднезимние температуры опускались до  $-30^{\circ}\text{C}$  и были на  $9^{\circ}\text{C}$  ниже современных (Деревягин и др., 1999). На севере Якутии, по-видимому, существенных различий между холодными фазами каргинского интерстадиала и, например, сартанского оледенения, по-видимому, не было, т.е. в это время климат был холоднее, чем сейчас. Косвенно об этом свидетельствует практически одинаковый набор видов млекопитающих на севере Якутии, характеризующих каргинский интерстадиал и сартанское оледенение (Лазарев, 2008; Боескоров, Барышников, 2013). Шер (1997) указывал на то, что “межледниковую” растительность северо-во-

сточной Сибири нельзя сравнивать с современной таежной формацией, так как она незначительно отличалась от тундростепной растительности холодных фаз позднего плейстоцена, представляя собой березовое редколесье с примесью лиственницы, кустарниками и травянистыми ассоциациями.

Место находки огорохского зайца располагается к северу от Полярного круга, т.е. в зоне современного субарктического климата. В холодные фазы каргинского времени климат здесь, конечно, был холоднее, чем современный и, по-видимому, соответствовал арктическому. Можно пока только предположить, что огорохский заяц жил в более суровых климатических условиях, чем современный беляк, чем и обусловлены специфические особенности структуры его волос. Согласно некоторым радиоуглеродным датировкам (30.9, 31, 36.5 тыс. лет назад), полученным по костям животных с местонахождения Огороха, накопление остатков животных происходило на этом местонахождении в холодную фазу каргинского интерстадиала, когда климат был холоднее современного. Вероятно, и захоронение огорохского зайца произошло в это же время. Существование этого зайца во времена исключительно холодного климата, близкого к арктическому, обусловило специфические адаптации его волосяного покрова.

Отмечалось (Гуреев, 1964; Аверьянов, 1995), что донской заяц, имея более крупные зубы и мощные челюсти, очевидно, питался более грубыми кормами, чем современный заяц-беляк (однако состав этих кормов пока еще не определен). Единственно, можно предположить, по аналогии со степными и лесными формами бизонов (Флеров, 1979), что в условиях холодного и более сухого климата позднего плейстоцена, чем в настоящее время, высокий дентальный отдел нижней челюсти донского зайца, способный выдерживать большой нажим при растирании твердой растительности, мог способствовать успешному употреблению в пищу этим зайцем жесткой сухой растительности арктической степи позднего плейстоцена. Возможно, что усиление жесткости волос за счет их утолщения и гофрирования перегородок сердцевин было обусловлено необходимостью механической защиты покровов при обитании в таких биотопах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уникальная среди млекопитающих архитектура остевых волос зайцев, в том числе и изученного нами плейстоценового донского зайца демонстрирует черты его адаптации к экстремальным условиям обитания в Арктике. (1) Волосы донского зайца длиннее и толще волос рецентного зайца-беляка. Они надежно защищали от холода

как дорсальную сторону тела (за счет утолщения довольно коротких волос с сильно развитой сердцевинной), так и вентральную (за счет значительной длины более тонких волос). (2) Волосы плантарной кожи, благодаря специфическому строению, образовывали густую и плотную волосяную щетку, которая обеспечивала механическую защиту лап и их плотное сцепление с субстратом при передвижении зайца по глубокому снегу и снежному насту, а также по болотистой почве. (3) Остевые волосы якутского донского зайца и чукотского зайца-беляка, а также рецентных видов зайцев и кролика обладают глубокой и широкой борозчатостью дорсальной и вентральной сторон стержня, колонной сердцевинной и локальной шевронной кутикулой, что служит идентификационным признаком семейства Leporidae. Эти структуры способствуют образованию воздушной прослойки в шерсти, повышающей ее теплозащитные свойства. (4) Сердцевина волос донских зайцев (донского и голоценового беляка) имеет складчатые, гофрированные перегородки, до сих пор не известные у ископаемых и рецентных видов млекопитающих. Складки не только укрепляют стержень, благодаря дополнительным ребрам жесткости, но и улучшают его теплозащитные свойства не в ущерб механическим свойствам за счет увеличения объема инертного воздуха в сердцевине волоса (его депонирование не только в крупных полостях сердцевинных ячеек, но и между складками).

Наши сравнительные данные о неоднородности волосяного покрова и архитектуре волос у донского зайца и беляка вкпе с уже известными дискретными морфологическими остеологическими различиями между ними, скорее всего свидетельствуют о видовом уровне различий между этими зайцами.

Архитектура волос Leporidae отличается от таковой у Ochotonidae, что подтверждает значительную филогенетическую дистанцию между этими родственными формами, и волосы зайцев обладают более специализированными морфологическими признаками, чем волосы пищух.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны сотрудникам ИПЭЭ РАН Т.Н. Целиковой и А.Н. Неретиной за техническую помощь при работе на растровом электронном микроскопе.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, и Института геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов А.О., 1995. Позднеплейстоценовый заяц *Lepus tanaiticus* (Lagomorpha, Leporidae) Сибири // Ис-

следования по плейстоценовым и современным млекопитающим. Труды Зоологического института РАН. Т. 263. СПб.: ЗИН РАН. С. 121–162.

Аверьянов А.О., 1999. Происхождение, эволюция и филогенетическая система зайцеобразных млекопитающих: Отряд Lagomorpha. Автореферат диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: ЦОП СПГУ. 56 с.

Боесков Г.Г., Барышников Г.Ф., 2013. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб.: Наука. 199 с.

Вережагин Н.К., 1979. Почему вымерли мамонты. Л.: Наука. Ленинградское отделение. 196 с.

Волкова В.С., Камалетдинов В.А., Головина А.Г., 2010. Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Средней Сибири (Таймыр, Сибирская платформа). Объяснительная записка. Новосибирск: СНИИГиМС. 90 с.

Гайдук В.Е., 1978. К строению и сезонной изменчивости волосяного покрова и кожи зайца-беляка Белоруссии // Известия Академии наук БССР. Сер. биол. наук. Рукопись депонирована в ВИНТИ, № 891-78. Деп. Минск. 12 с.

Гурев А.А., 1964. Зайцеобразные (Lagomorpha) / Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 10. С. 187–188.

Деревягин А.Ю., Чижов А.Б., Брезгунов В.С., Г.-В. Хубертен Г.-В., Зигерт К., 1999. Изотопный состав полигонально-жильных льдов мыса Саблера (оз. Таймыр) // Криосфера Земли. Т. III. № 3. С. 41–49.

Жарков И.В., 1931. Строение меха и осенняя линька зайца-беляка // Работы Волжско-Камской промышленной станции. Вып. 1. С. 153–167.

Жизнь животных, 1989. В.Е. Соколов, ред. Т. 7. Млекопитающие. М.: Просвещение. 558 с.

Климовский А.И., Колесов С.Д., 2023. Новые находки волка (*Canis lupus* L., 1758) в позднеплейстоценовых отложениях Колымо-Индибирской низменности // Природные ресурсы Арктики и Субарктики/Arctic and Subarctic Natural Resources. Т. 27. № 4. С. 592–599.

Когтева Е.З., 1963. Сезонная изменчивость и возрастные особенности строения кожи и волосяного покрова крота, зайца-беляка и енотовидной собаки // Промышленная фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада Российской Федерации. Ленинград: ВНИИ животного сырья и пушнины. Западное отделение. С. 213–271.

Лазарев П.А., 2008. Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука. 160 с.

Марвин М.Я., 1958. Строение меха зайца-беляка. Свердловск: Уральский государственный университет. 16 с.

Огнев С.И., 1940. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 4. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 615 с.

Павлова Е.А., 1951. Сезонные изменения волосяного покрова зайца-беляка и прогноз сроков выходности меха // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотоведения и звероводства. Вып. 10. С. 59–77.

Слободова Н.В., Григорьева Л.В., Булыгина Е.С., Шарко Ф.С., Чепрасов М.Ю., Гладышева-Азгари М.В., Цыганкова С.В., Расторгуев С.М., Новгородов Г.П., Боеско-



- ров Г.Г., Тихонов А.Н., Недолужко А.В., 2022. Митохондриальная филогенетика ископаемых представителей рода *Lepus* на территории Северо-Восточной Азии // Всерос. конф. “Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию”. 22–23 июня 2022 г. ЗИН РАН, Санкт-Петербург. Программа, тезисы докладов и постерных сообщений. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 38.
- Слудский А.А., Бернштейн А.Д., Шубин И.Г. и др., 1969 / А.А. Слудский, ред. Млекопитающие Казахстана. Т. 2. Зайцеобразные. Алма-Ата: Наука. 236 с.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 1998. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (Insectivora: Soricidae, Talpidae) // Доклады академии наук. Т. 360. № 5. С. 717–720.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 648 с.
- Соколов В.Е., Скурят Л.Н., Степанова Л.В., Шабдаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 279 с.
- Стрелетова О.А., Чернова О.Ф., 2016. Особенности архитектоники остевых и пуховых волос домашнего кролика породы Рекс (окрасов Кастор и Шиншиловый) // Технология легкой промышленности. № 4. С. 60–64.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.
- Феоктистова Н.Ю., Чернова О.Ф., 2008. Глава 7. Кожно-волосая покров / Н.Ю. Феоктистова. Хомяки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 89–133.
- Флеров К.К., 1979. Систематика и эволюция // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. С. 9–127.
- Чернова О.Ф., 2002. Необычное для млекопитающих строение волос ленинцев (Edentata, Bradypodidae) // Доклады Российской академии наук. Т. 372. № 2. С. 281–285.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., 2011. Различия в строении стержня вибриссы и волоса млекопитающих (Mammalia) и их причины // Доклады Академии наук. Т. 438. № 6. С. 846–848.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., Абрамов А.В., 2015. Строение волосяного покрова большешулой гимнуры (*Otomyotis megalotis*) // Труды Зоологического института. Т. 319. № 3. С. 428–440.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., Шинов А.В., Рожнов В.В., 2012. Особенности строения волосяного покрова китайской гимнуры *Neotetracus sinensis* (Mammalia: Insectivora: Erinaceidae) // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 980–993.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., 2018. Сканирующая электронная микроскопия как эффективный метод судебно-биологической экспертизы (на примере волос вымерших и рецентных видов млекопитающих) // Теория и практика судебной экспертизы. Т. 13. № 1. С. 88–94.
- Чернова О.Ф., Хацаева Р.М., Курприянов В.П., Феоктистова Н.Ю., Сузов А.В., 2022. Структурные особенности кожи, волос и специфических кожных желез обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 101–116.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 429 с.
- Шер А.В., 1997. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (сообщение 2) // Криосфера Земли. № 2. С. 3–11.
- Boeskorov G.G., Baryshnikov G.F., Tikhonov A.N., Protopopov A.V., Klimovsky A.I., Grigoriev S.E., Cheprasov M.Y., Novgorodov G.P., Shchelchkova M.V., van der Plicht, 2019. New data on large Brown Bear (*Ursus arctos* L., 1758, Ursidae, Carnivora, Mammalia) from the Pleistocene in Yakutia // Doklady Earth Sciences. V. 486. № 2. С. 617–622.
- Brunner H., Coman B.J., 1974. The identification of mammalian hair. Australia, Victoria: Inkata Press. Melbourne. 196 p.
- Чернова О.Ф., 2002. New findings of a specialized spine cuticle in porcupines (Rodentia: Hystricomorpha) and tenrecs (Insectivora: Tenrecidae) // Doklady Biological Sciences. V. 384. P. 267–270.
- Чернова О.Ф., Kuznetsov G.V., 2001. Structural features of spines in Some Rodents (Rodentia: Myomorpha, Hystricomorpha) // Biology Bulletin. V. 28. № 4. P. 371–382.
- Чернова О.Ф., Zhrebtsova O.V., 2021. Hair microstructure in some rodent species of Diatomidae, Ctenodactylidae and Echimyidae (Ctenohystrica, Rodentia) // Zoologischer Anzeiger / A Journal of comparative Zoology. Bd. 291. P. 61–78.
- Чернова О.Ф., Vasyakov D.D., Savinetsky A.B., 2019. Identification of subfossil mammal fur from ancient Eskimo settlements of Chukotka // Зоологический журнал. Т. 98. № 10. С. 1186–1202.
- Чернова О.Ф., Protopopov A.V., Boeskorov G.G., Pavlov I.S., Plotnikov V.V., Suzuki N., 2020. First description of the fur of two cubs of fossil Cave Lion *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) found in Yakutia in 2017 and 2018 // Doklady Biological Sciences. V. 492. № 1. P. 93–98.
- Clement J.-L., Hagege R., Le Pareux A., Connet J., Gastaldi G., 1981. New concept about hair identification revealed by electron microscopy studies // Journal of Forensic Sciences. V. 26. № 3. P. 447–458.
- Corbet G.B., 1982. The occurrence and significance of a pectoral mane in rabbits and hares // Journal of Zoology. V. 198. № 4. P. 541–546.
- Dathe H., Schöps P., 1986. Pelztieratlas. Jena: VEB Gustav Fisher Verlag. 32 S.
- George W., 1978. Combs, fur and coat care related to habitat in the Ctenodactylidae // Zeitschrift für Säugetierkunde. Bd. 43. S. 143–155.

- Hicks J.W., 1977. Microscopy of hair. A practical guide and manual. Washington, Federal Bureau of Investigation Laboratory. 51 p.
- Hutterer R., Hürter T., 1981. Adaptive Haar Strukturen bei Wasserspitzmäusen (Insectivora, Soricinae) // Zeitschrift für Säugetierkunde. Bd. 46. S. 1–11.
- Keller A., 1978. Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: II. Talpidae et Soricidae // Revue suisse de zoologie. Tome. 85. Fasc. 4. P. 758–761.
- Mares M.A., Lacher Jr. T.E., 1987. Ecological, morphological and behavior convergence in rock dwelling mammals // Current Mammalogy. V. 1. P. 307–348.
- Meyer W., Hülmann G., Seger H., 2002. REM-Atlas zur Haar-kutikulastruktur mitteleuropäischer Säugetiere. Hannover: Verlag M. & H. Schaper. 248 S.
- Müller-Schwarze D., Volkman N.J., Zemanek K.F., 1977. Osmetrichia: Specialized scent hair in black-tailed deer // Journal of Ultrastructure Research. V. 59. № 3. P. 223–230.
- Nowak R.M., 1999. Mammals of the World (6<sup>th</sup> ed.). Baltimore: John Hopkins Univ. Press. P. 1715–1720.
- Prost S., Knapp M., Flemmig J., Hufihammer A.K., Kosintsev P., Stiller M., Hofreiter M., 2010. A phantom extinction? New insights into extinction dynamics of the Don hare *Lepus tanaiticus* // Journal of Evolutionary Biology. V. 23. № 9. P. 2022–2029.
- Sidorchuk E., Bochkov A.V., Weiterschan Th., Chernova O.F., 2018. Case of mite-on-mammal ectoparasitism from Eocene Baltic amber (Acari: Prostigmata: Myobiidae and Mammalia: Erinaceomorpha) // Journal of Systematic Paleontology. V. 17. № 4. P. 331–347.
- Stanton D.W.G., Alberti F., Plotnikov V., Androsov S., Grigoriev S., Fedorov S., Kosintsev P., Nagel D., Vartanyan S., Barnes I., Barnett R., Ersmark E., Döppes D., Germon-pré M., Hofreiter M., Rosendahl W., Skoglund P., Dalén L., 2020. Early Pleistocene origin and extensive intra-species diversity of the extinct cave lion // Scientific Reports. № 10. P. 12621.
- Trifonov V., Shishlina N., Chernova O., Sevastyanov V., van der Plicht J., Golenishchev F., 2019. A 5000-year old soulik für garment from the megalithic tomb of a nobleman in the North Caucasus, Maykop culture // Paleorient. V. 45. № 1. P. 69–80.
- Van den Broeck, W. Mortier P., Simoens P., 2001. Scanning electron microscopic study of different hair types in various breeds of rabbits // Folia Morphology. V. 60. № 1. P. 33–40.
- Wolfe A., Long A.M., 1997. Distinguishing between the hair fibres of the rabbit and the mountain hare in scats of the red fox // Journal of Zoology. V. 242. P. 370–375.
- Wujek D., Cocuzza J.M., 1986. Morphology of hair of two- and three-toed sloths (Edentata, Bradypodidae) // Revista de Biologia Tropical. Tome. 34. № 2. P. 243–246.

## HAIR ARCHITECTURE OF THE DON HARE (*LEPUS TANAITICUS*, LEPORIDAE, LAGOMORPHA) FOUND FOR THE FIRST TIME IN THE PLEISTOCENE OF YAKUTIA

O. F. Chernova<sup>1</sup>, \*, G. G. Boeskorov<sup>2</sup>, \*\*

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup>Institute of the Geology of Diamond and Precious Metals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, 677000 Russia

\*e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

\*\*e-mail: gboeskorov@mail.ru

Using scanning electron microscopy (REM), we studied the architecture (external and internal design) of the hairs of an adult Pleistocene Don hare, a frozen mummy of which was first found in Yakutia. The architecture of the guard hairs of the Don hare, like that of other representatives of the genera *Lepus* and *Oryctolagus*, is shown to be unique (a furrowed shaft, a kind of columnar medulla and a chevron cuticle ornament). This varies in different areas of the pelage and is adapted to the habitation of this species in the extreme conditions of the Arctic (long fur, strongly developed hair medulla and its corrugated septum, peculiar hair on the soles of paws). A comparative morphological analysis of the hair of the (1) Don hare and Mountain hare (Holocene, Chukotka) has been performed, revealing a great similarity between these two species, (2) extinct and Recent species of hares, (3) hares and pikas, (4) hares and a number of other mammalian species. The features of hair architectonics in the hares and some other mammals are discussed in terms of species identification and adaptive traits.

**Keywords:** Arctic, Don hare mummy, hair structure, shaft, cuticle, medulla, comparative morphology, adaptation