

УДК: 572.7+599.6/73+599.722

ВОЛОСЯНОЙ ПОКРОВ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ ШЕРСТИСТОГО НОСОРОГА (*COELODONTA ANTIQUITATIS*†): СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2025 О. Ф. Чернова^{a,*}, Г. Г. Боецкоров^{b,**}

^a Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^b Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН,
Якутск, 677007 Россия

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

** e-mail: gboeskorov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.08.2024

После доработки 26.09.2024

Принята к публикации 09.10.2024

Сравнение разновозрастных особей шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) (ШН), найденных в разное время в Якутии (годовалый сосунок (*juvenis*=*infantulus*), два 4–5-летних подростка (*subadultus*), *adultus* – 20-летняя и *adultus*=*senex* – 30-летняя самки, взрослая особь (*adultus* неизвестного пола), позволяет реконструировать возрастные изменения их волосяного покрова. Вероятно, по мере взросления особи, окрас шерсти менялся от светлого до темно-коричневого, с возможным присутствием локальных цветовых пятен (от светло-бежевых до рыжеватых). Шерсть становилась разнообразнее (полиморфной), темнее, длиннее, гуще и толще за счет отрастания волос верхнего яруса (ворс – направляющие и ости) и густой подпушки (пуховые волосы). Наиболее мощная многоярусная шерсть покрывала область крупы. Из основных микроструктур волос, изученных с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), развиты плотная кора и многослойная кутикула сходного орнамента у вымершего ШН и рецентного индийского носорога (*Rhinoceros unicornis*). Основная тенденция адаптации волосяного покрова ШН заключалась в усилении механической прочности шерсти, достигавшейся за счет неравномерного развития разных структур волос – толстых грубых кутикулы и коры и слабо развитой или вообще отсутствующей менее прочной ячеистой сердцевины, а также формирования верхнего защитного яруса шерсти из грубого ворса. Многоярусность густой шерсти, особенно присутствие обильной подушки, обеспечивала волосяному покрову ШН отменные теплозащитные и механические свойства, эффективно защищавшие этих зверей от климатических и травматических внешних воздействий. Сравнение шерсти ШН с шерстью крупных вымерших копытных мамонтовой фауны (шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*†), первобытного степного бизона (*Bison priscus*†) и рецентных овцебыка (*Ovibos moschatus*, существует со времен мамонтовой фауны), бизона (*Bison bison*), зубра (*Bison bonasus*), а также пещерного льва (*Panthera spelaea*†)) выявляет общие закономерности адаптаций волосяного покрова ШН и других представителей мамонтовой фауны к обитанию в суровых климатических условиях ледникового периода в Арктике.

Ключевые слова: шерстистый носорог, структура шерсти и волос, сравнение, мамонтовая фауна, Якутия, адаптации, СЭМ

DOI: 10.31857/S0044513425020033, **EDN:** ssxugg

Выявление адаптивных свойств, видовой специфики и внутривидового разнообразия шерсти млекопитающих представляется перспективным направлением зоологии, дающим понимание путей приспособления млекопитающих к условиям обитания (Соколов, 1973). Для палеозоологии особый интерес представляет волосянной покров ископаемых видов,

в том числе обитавших в суровых условиях плейстоцена Арктики. Это направление активно развивается благодаря новым находкам шерсти ископаемых млекопитающих в Якутии.

Настоящее исследование продолжает серию работ, в том числе наших, по изучению волосянного покрова, его видовой специфиности, возрастной

изменчивости и адаптивных свойств у таких вымерших плейстоценовых видов, как пещерный лев (*Panthera spelaea*† Goldfuss 1810) (Kirillova et al., 2015, 2015a; Chernova et al., 2016, 2016a; Чернова и др., 2020), шерстистый мамонт (*Mammuthus primigenius*† Blumenbach 1799) (Соколов, Сумина, 1981, 1982; Tridico et al., 2014; Chernova et al., 2015, 2015a) и шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*† Blumenbach 1799) (далее ШН) (Tridico et al., 2014; Chernova et al., 2015a, 2016, 2016a). При сравнении разновозрастных особей (*juvenis*, *adultus*) пещерного льва и recentного африканского льва (*P. leo* Linnaeus 1758), и разновозрастных мамонтов (*juvenis*, *subadultus*, *adultus*) выявлены межвидовые и возрастные различия как дифференцировки шерсти, так и микроструктуры волос, что позволило обсудить адаптивное значение возрастной изменчивости волосяного покрова. Ранее нами была изучена шерсть ШН: детеныша-сосунка (*juvenis*), взрослых молодой (*adultus*) и старой (*senex*) самок (Chernova et al., 2016a), а в настоящем сообщении эти данные дополняются изучением волос двух особей подросткового возраста (*subadultus*) и взрослой особи (*adultus*) неизвестного пола.

Цель настоящего исследования состоит в более углубленном изучении шерсти ювенильных особей (~4.0–4.5 года) “Абыйского носорожка” и носорожка “Саши” (~1.0–1.5 года) и двух взрослых самок (~20 и 30 лет) ШН для подтверждения достоверности ранее полученных нами результатов, с привлечением новых данных, что расширяет диапазон сравнительно-морфологического анализа волосяного покрова ШН с целью выявления адаптивных черт его строения. Для сравнение привлечены данные по другим крупным копытным – представителям мамонтовой фауны, таких как шерстистый мамонт, первобытный бизон (*Bison priscus*† Bojanus 1827) и доживший до наших дней овцебык (*Ovibos moschatus* Zimmeermann 1780) (Bovidae, Artiodactyla), а также пещерный лев (*Panthera spelaea* Goldfuss 1810). Для установления диагностического сходства волос на уровне отряда Rhinocerotidae провели сравнение с индийским носорогом (*Rhinoceros unicornis* Linnaeus 1758) (Perissodactyla).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной статьи послужили волосы из разных частей тела шести особей ШН, найденных на территории Якутии (рис. 1). Характеристика остатков ШН, от которых были взяты пробы волос, и изученные нами пробы волос представлены в табл. 1. В табл. 1 и 3 описания разных носорогов и их шерсти соответствуют номерам этих особей на карте (рис. 1). В тексте полученные данные о шерсти разных носорогов представлены в порядке, соответствующем полноте исследования проб. Работа была выполнена с использованием оборудования Центра коллективного

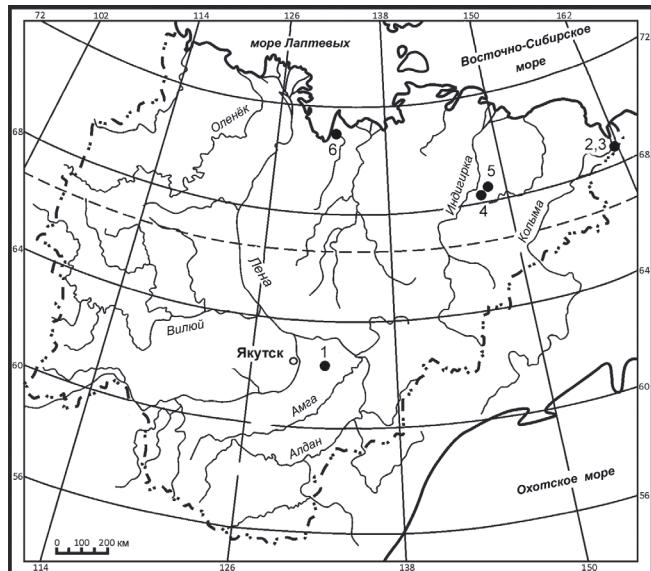


Рис. 1. Карта находок исследованных особей *Coelodonta antiquitatis*: 1 – “Чурапчинский носорог”, 2 – “Колымский носорог”, 3 – “Черский носорог”, 4 – “Абыйский носорожек”, 5 – носорожек “Саша”, 6 – “Омоловский носорог”. Номера находок совпадают с таковыми в табл. 1 и 3.

использования “Инструментальные методы в экологии” при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Среди исследованных носорогов было идентифицировано три самки, что подтверждалось следующими признаками: “Чурапчинский носорог” – форма таза, некрупные размеры черепа и относительно тонкие кости конечностей (Лазарев и др., 1998); “Колымский носорог” – наличие млечных желез; “Черский носорог” – присутствие вульвы с *rima pudendi* и удлиненными *labia pudendi* (Boeskorov, 2012; Boeskorov et al., 2011). Возраст зверей определяли по степени развития рогов, размерам и стертости зубов, размерам тела и толщине кожи (“Чурапчинский”, “Колымский”, “Абыйский” носороги и носорожек “Саша”); по размерам сохранившихся ног (“Черский носорог”); по толщине кожи и свидетельству находчиков (“Омоловский носорог”).

С помощью методов световой и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) мы изучили морфометрические параметры и архитектуру волос с разных участков тела “Абыйского носорожка” (рис. 2A) и волосы двух взрослых самок (рис. 2C, 2D). Шерсть сканировали с помощью сканера HPLaser Jet 1320 (Hewlett-Packard, США). Изготовленные препараты волос (обезжиренные, обезвоженные, просветленные в ксиоле, заключенные в канадский бальзам) исследовали и промеряли в цифровом флуоресцентном микроскопе Keyence Biorevo BZ-9000 (Eurotek Inc.,

Таблица 1. Пробы волос особей шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis*, найденных в Якутии

№ находки	Пол, индивидуальный возраст особи, возрастная категория. Название экспоната	Место и время находки. Место хранения, коллекционный номер	Геологический возраст, радиоуглеродная датировка	Примечания. Литературный источник	Расположение исследованных волос
1	Старая самка, ≈ 30 лет, <i>adultus</i> (=senex) “Чурапчинский носорог”	Пос. Чурапча в центральной Якутии, 1971 г. Геологический музей ИГАБМ СО РАН, № 2114	19500±120 лет (ГИН-9594)	Скелет старой самки с остатками кожи с волосами. Отдельно сохранилось много волос от разных частей тела (Лазарев и др., 1998; Гарретт, Боескоров, 2001; Boeskorov, 2001)	Бок, стопа
2	Взрослая самка, ≈ 20 лет, <i>adultus</i> , “Колымский носорог”	Р. Колыма, нижнее течение, окрестности пос. Черский, ручей Малая Филиппова, прииск. Музей мамонта, № 7938	39140±390 лет (OxA-18755)	Часть мумифицированного трупа и остатки скелета. Волосы сохранились на верхней части задней ноги (Boeskorov, 2012; Boeskorov et al., 2011)	Бедро
3	Молодая самка, возможно, 4–5 лет, <i>sub-adultus</i> , “Черский носорог”	Р. Колыма, нижнее течение, окрестности поселка Черский, ручей Малая Филиппова, прииск. Музей мамонта № 7940	Каргинский интерстадиал. По-видимому, около 40 тыс. лет назад	Волосы сохранились на нижней части задней ноги (Boeskorov, 2012; Boeskorov et al., 2011)	Голень
4	Молодая особь, 4.0–4.5 года, <i>subadultus</i> пол неизвестен. “Абыйский носорожек”	Бассейн р. Индигирка, р. Тирехтях, Абыйский район	32440 ± 140 лет (UGAMS65491)	Волосы с разных частей тела (ухо, нижняя челюсть, спина, брюхо, ноги) (Боескоров и др., 2024; Boeskorov et al., 2024)	Холка, спина, лопатка, брюхо, нижняя челюсть, ушная раковина, бедро, голень
5	Детеныш, 1.0–1.5 года, <i>juvenis</i> (= <i>infantulus</i>), пол неизвестен. Носорожек “Саша”	Бассейн р. Индигирка, р. Семюэлях, Абыйский район	34700±550 лет (GrA Nr 63289) 42 тыс. л. н. (GrA63290)	Волосы с боковой стороны шеи и с дорсальной поверхности стопы (Chernova et al., 2015; Protoporopov et al., 2015)	Шея и стопа
6	Взрослая особь, <i>adultus</i> , пол неизвестен. “Омоловский носорог”	Впадение р. Омолов в море Лаптевых, Усть-янский район 71°15'00.5"N 131°59'08.8"E	Поздний плейстоцен	Части скелета с остатками кожи и волос	Локализация неизвестна

США, Германия, Россия, Польша). Ошибка измерений всегда равна 5.5 мкм.

Для изучения в СЭМ волосы с разных участков тела животных 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 НСР-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 (электронограммы) орнамента кутикулы на тотальных

препаратах и микроструктуры волос на трансверсальных и сагиттальных срезах стержня. Электронограммы редактировали в программе “Adobe Photoshop Element 11” (США), но изменения касались лишь их компоновки, яркости и контраста. Полученные данные анализировали в программах “ATLAS” (Tescan, Чехия) и “ImageJ” (Abramoff et al., 2004); морфометрические данные статистически обработали в программе “STATISTICA 10” (США). Все другие иллюстрации взяты из нашей личной коллекции электронограмм микроструктуры волос млекопитающих.

Примеяли максимальную и минимальную толщину стержня на поперечных срезах (D, d) и вычисляли их соотношение (D/d), ширину стержня

и высоту чешуек кутикулы на интактном волосе и их соотношение (M/H) (рис. 3A). Эти промеры обрабатали статистически (средняя арифметическая с ошибкой арифметического ожидания, дисперсия).

Под термином “полиморфность волосяного покрова” мы подразумеваем его разнообразие, т.е. разделение шерсти на несколько ярусов по длине волос, а также на волосы нескольких категорий (направляющие, остьевые, пуховые) от самых толстых до тонких в зависимости от размерных характеристик и конфигурации стержня (Церевитинов, 1951; Соколов, 1973; Соколов и др., 1988). В категориях остьевых и пуховых волос выделяем размерные порядки (ость I, II, III), различающиеся по уменьшающейся толщине стержня. У многих волос из разных проб промерить длину не удалось по причине их фрагментарности. “Кольцевидная” ленточная кутикула отличается тем, что ее чешуйки полностью об包围ивают стержень, “половинка кольцевидная” кутикула альтернативна ей (Соколов и др., 1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная идентификация волосяного покрова изученных особей шерстистого носорога. Гибель детеныша “Саши” произошла в период интенсивного роста волос (возможно, линьки), по-видимому, в летне-осенний период. Исходя из тафономических условий захоронения “Чурапчинского носорога”, можно предполагать, что эта старая самка провалилась и погибла в прибрежном болоте незадолго до осенних морозов (Лазарев и др., 1998) (которые в Якутии в настоящее время наступают в начале октября – примечание Г.Г. Боецкорова). Наличие участков кожи с шеи и стопы с сохранившейся длинной шерстью (до 24 см) доказывает, что самка успела перелинить осенью, т.е. была покрыта зимней шерстью.

“Колымский носорог” (взрослая молодая самка), по-видимому, тоже погиб ближе к осени, когда в Якутии наблюдаютсяочные заморозки. Этот носорог провалился в грязевую ловушку на берегу речки, увяз и утонул в ней. На последнее обстоятельство указывает положение трупа в первоначальном залегании – он находился в льдистых едомных отложениях на левом боку с вытянутой вверх головой. Вероятно, левую половину туловища животногодерживали тиксотропные жидкые и вязкие грунты талых едомных отложений и, задыхаясь, носорог поднимал голову над уровнем грязевой ловушки. Голова и шея, оставшиеся на поверхности, были объедены хищниками. Большая часть туши, находившаяся в жидкой грязи, сохранилась (Boeskorov et al., 2011; Boeskorov, 2012). Если бы самка погибла в теплое время, то туши наверняка бы разложилась и была бы расташена падальщиками. У этого носорога длинные волосы не сохранились (а только короткие фрагменты),

по-видимому, в результате многократного замораживания и оттаивания.

Окрас шерсти. Шерсть 4–5-летнего “Абыйского носорожка” довольно однообразная (рис. 2A). Ее светло-бурый окрас определяется сочетанием белых, светло- и темно-бежевых и светло- и темно-коричневых волос, а также количественным соотношением волос разного типа в двух ярусах шерсти – ворсе и подпушни. Ворс (направляющие и остьевые волосы) всегда темнее нижней подпушки (пуховые волосы) за счет темно-коричневых, иногда почти черных крупных направляющих волос и остьевых волос разных оттенков бежевого цвета. Наиболее пигментированы направляющие волосы, у которых кластеры пигмента могут концентрироваться продольно в медиальных участках стержня. Плотная подпушнь имеет более светлый окрас, так как содержит многочисленные светло-серые, светло-бежевые или даже белые пуховые волоски. Из изученных нами проб наиболее темная шерсть обнаружена на ухе и стопе, а наиболее светлая (бело-светло-серая и светло-бежевая) шерсть покрывает лопатку, брюхо и заднюю конечность носорожка (рис. 2A). Надо отметить, что окрас нативной шерсти, вероятно, несколько искажен за счет загрязнения вмещающими отложениями, но для микроскопирования волосы тщательно отмывали.

Окрас шерсти у полуторагодовалого “Саши” гораздо светлее, чем у “Абыйского носорожка”. Короткая шерсть равномерно покрывает все тело “Саши”. Шерсть густая, однотонная светлая (до блонд), относительно небольшой длины (до 14–15 см), расстет по всему телу, в том числе на шее и задней ноге (рис. 2B). У “Саши” направляющие волосы не обнаружены. Его шерсть состоит из остьевых волос двух размерных порядков и немногочисленных пуховых волос. Причем у него полиморфность шерсти (по длине и толщине волос) сходна на таких разных участках тела, как шея и задняя нога (рис. 2B).

У “Черского носорога” (4–5-летней самки) волосы на задней конечности рыжеватые, а на туловище насыщенного бежевого цвета. У “Чурапчинского” и “Колымского” носорогов – взрослых самок разного возраста – изученные пробы волос значительно различаются по внешнему виду и размерным характеристикам, что отражает топографические и возрастные особенности шерсти, так как сравниваются молодая (≈ 20 лет) и старая (≈ 30 лет) взрослые самки, а также волосы с туловища и задней ноги (рис. 2C, 2D). Направляющие волосы окрашены в темные цвета разной интенсивности. Лежащие под ними остьевые волосы более светлые, а пуховые волосы еще светлее.

Волосы взрослого “Омолойского носорога” светло-рыжие или темно-бежевые.

Разнообразие и морфометрия волос. У “Абыйского носорожка” с помощью морфометрии (длина

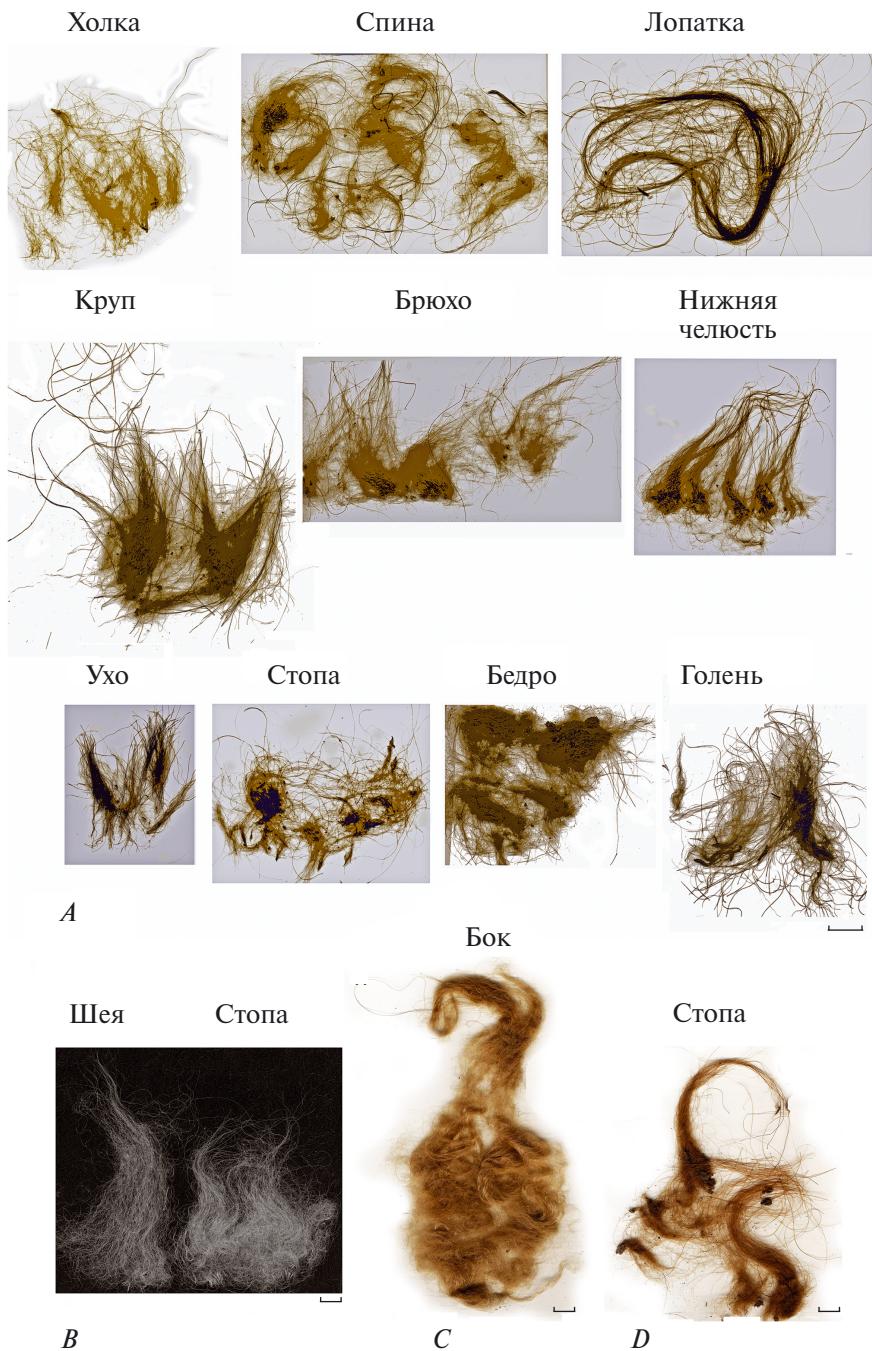


Рис. 2. Пробы волос из разных участков тела изученных особей *Coelodonta antiquitatis*: A – “Абыйского носорожек”, B – “Саша”, C – “Колымский носорог”, D – “Чурапчинский носорог”. Сканированное изображение. Масштаб 10 мм.

фрагментов, толщина стержня) (табл. 2) (схема размеров представлена на рис. 3A, 3B) обнаружены направляющие волосы (отсутствуют на ушной раковине и стопе), ости трех размерных порядков (ость I, II, III) и пуховые волосы трех размерных порядков (пух I, II, III) (рис. 4A). Волосы этих категорий и размерных порядков характеризуются четкой вертикальной

иерархией по длине и толщине стержня, а также его конфигурации. У направляющих и оставших волос стержень правильный цилиндрический, незначительно уплощенный (рис. 3A), а у пуховых волос встречаются как толстые прямые, так и самые тонкие сильно извитые стержни. Поскольку мы имеем дело с фрагментами волос, то об их длине можем судить

Таблица 2. Морфометрия ($M \pm m, \sigma$) самых крупных остеевых волос из топографически разных участков тела “Абыйского носорожка”, по данным СЭМ

Параметр	Проба волос						
	Холка	Спина	Брюхо	Нижняя челюсть	Ушная раковина	Бедро	Голень
Средняя толщина волоса, мкм, $D+d+M/3$	105.6 ± 12.9 $\sigma = 15.5$	96.7 ± 13.7 $\sigma = 16.7$	109 ± 7.2 $\sigma = 8.6$	125.5 ± 2.5 $\sigma = 3.5$	82.3 ± 5.1 $\sigma = 6.8$	99.5 ± 4.6 $\sigma = 5.2$	112.2 ± 3.7 $\sigma = 5.2$
Площадь поперечника стержня, мкм^2	9701 ± 1224 $\sigma = 1621$	7707 ± 1627 $\sigma = 2405$	10053 ± 101 $\sigma = 143$	11621 ± 105 $\sigma = 125$	4749 ± 259 $\sigma = 343$	7734 ± 578 $\sigma = 810$	10951 ± 766 $\sigma = 108$
Высота чешуек кутикулы, мкм, Н	27.0 ± 4.6 $\sigma = 5.2$	26.4 ± 6.1 $\sigma = 7.4$	32.7 ± 5.7 $\sigma = 8.0$	28.5 ± 5.5 $\sigma = 6.9$	28.7 ± 3.1 $\sigma = 4.1$	30.8 ± 4.5 $\sigma = 5.4$	26.3 ± 1.6 $\sigma = 4.3$
D/d	1.3	1.1	1.15	1.0	1.15	1.1	1.2
M/H	4.2	4.4	4.0	4.1	2.8	3.2	4.0

Примечания. $M \pm m$ – средняя арифметическая с ошибкой математического ожидания, σ – дисперсия, $n = 5$. Промеры на поперечных срезах стержня: D – больший диаметр, d – меньший диаметр. То же на тотальном препарате: M – толщина стержня в месте взятия промера высоты (Н) кутикулы (см. рис. 3A).

лишь по длине (высоте) шерсти в пробах из разных участков тела (рис. 2A). На передней части дорсальной поверхности туловища (холка, спина, лопатка) максимальная длина шерсти составляет соответственно 85, 110 и 179 мм, но на крупье она достигает 260 мм, т.е. примерно в 1.4–2.5 раза больше, а высота подпушки здесь равна 60 мм (против 30 мм в передней части спины). На вентральной стороне туловища (брюхо) шерсть короче (60 мм), чем на дорсальной. На задней ноге (бедро, голень, стопа) шерсть самая короткая (соответственно 45, 75 и 33 мм). Толщина самых крупных направляющих волос на дорсальной поверхности тела (холка, спина, лопатка) соответственно равна 136, 113 и 113 мкм. На брюхе многочисленные направляющие волосы толщиной 125 мкм. На нижней челюсти, напротив, толщина направляющих волос равна 147–158 мкм и максимальна среди волос изученных проб. На бедре направляющие волосы гораздо тоньше – 96 мкм, на голени – 113 мкм, а на стопе они отсутствуют. Практически из всех проб толщина ости I, II и III составляет соответственно 79, 68 и 45–56 мкм, а пуха I, II, III, IV – соответственно 32, 23, 17 и 11 мкм. Лишь на нижней челюсти и голени ости I более толстые. На голени их толщина достигает 113 мкм. Более точные промеры толщины и площади поперечного среза остеевых волос, полученные в автоматическом режиме на электронограммах, позволили представить их изменения в зависимости от топографии волос (рис. 5A, 5B). Причем профили изменения толщины волос (рис. 5A) и площади их поперечников (рис. 5B) практически совпадают, что свидетельствует о высокой точности измерений. Судя по этим профилям, толщина остеевых волос значительно больше на нижней челюсти и голени, а минимальна – на ушной раковине, что соответствует колебаниям толщины и направляющих волос. У “Черского носорога”

на задней ноге шерсть также двухъярусная: верхний ярус образован длинными направляющими и остью, а нижний ярус – короткими пуховыми волосами; промежуточный же ярус из остеевых волос отсутствует. На ноге толщина волос резко уменьшается от верхнего к нижнему ярусу.

У “Саши” толстые и длинные ости первого порядка (ости I) слабо извитые, а более тонкие ости II сильно извитые, с изгибами и поворотами по оси, в основном в верхней части стержня. Направляющие волосы отсутствуют. У ости I и ости II профиль волоса веретеновидный со слабым расширением в верхней четверти стержня. Соответственно, поперечные срезы по всей длине волоса правильной округлой формы или немного уплощенные. У ости I верхушки волос обычно обломаны и зашлифованы, а у ости II истончены. Пуховые волосы довольно длинные, толстые и сильно извитые. Степень их полиморфности мала в отличие от таковой у пуховых волос взрослых особей, у которых можно различать до трех размерных порядков пуха.

Волосы “Чурапчинского носорога” более жесткие и темные, чем у “Кольмского носорога”. У обеих этих самок шерсть трехъярусная. У старой самки верхний ярус состоит из довольно редких направляющих волос. Основную массу шерсти образуют остеевые волосы трех размерных порядков и пуховые двух размерных порядков (рис. 2B, 2C). Замечено, что стержни остеев утолщены крайне неравномерно (рис. 4B). Волосы молодой самки представлены толстыми (192–226 мкм) направляющими волосами и остями двух размерных порядков (113 и 79 мкм), а слабо извитые тонкие (23–34 мкм) пуховые волосы немногочисленны (рис. 2B). У старой самки толщина прямых направляющих волос равна 146–180 мкм, остеев I, II

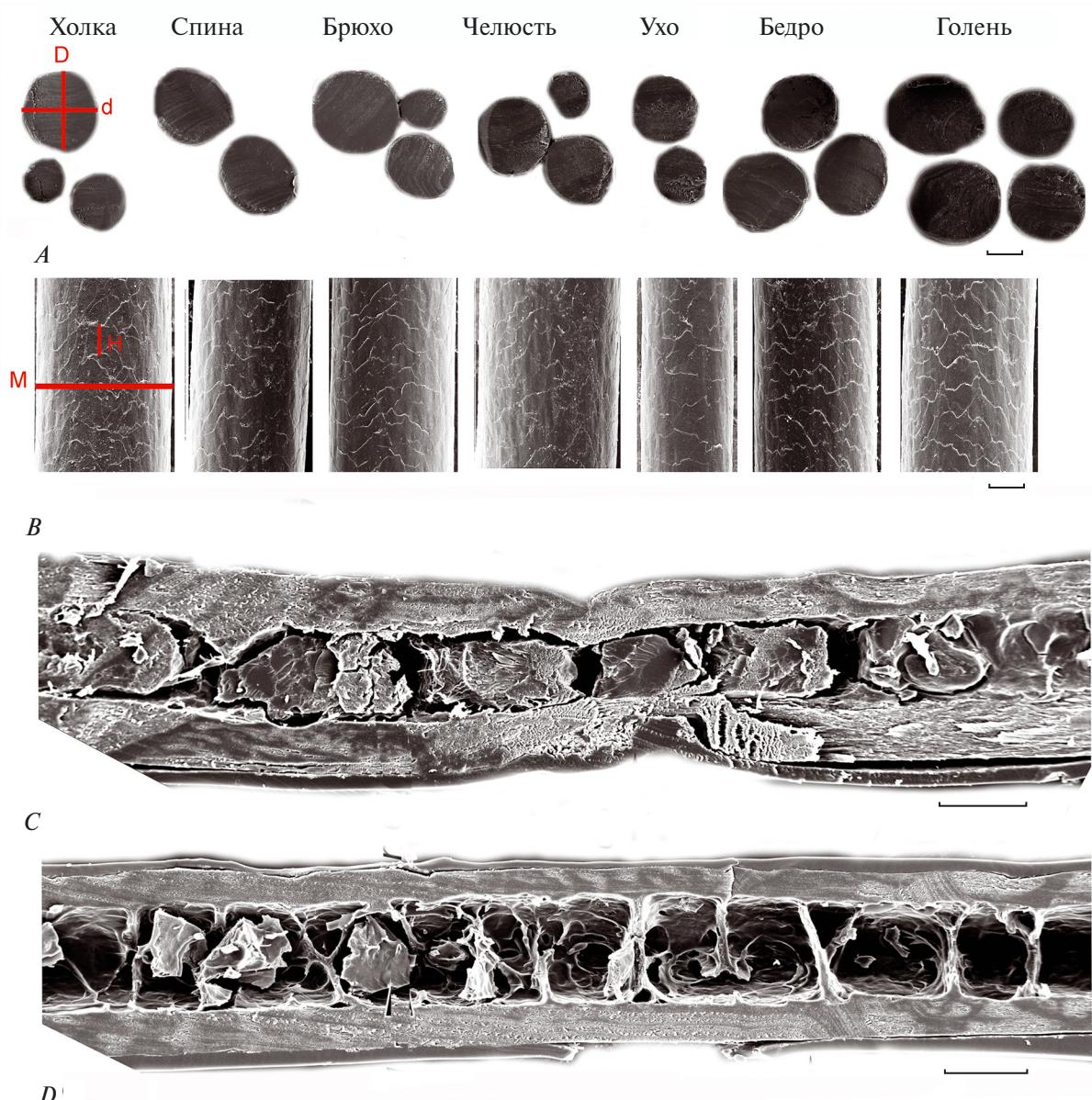


Рис. 3. Микроструктура и промеры волос *Coelodonta antiquitatis*: “Абыйский носорожек” (A, B), “Колымский носорог” (C), “Чурапчинский носорог” (D). A – поперечные срезы волос; B – орнамент кутикулы; C, D – ячеистая сердцевина волос. Данные СЭМ. Масштаб 100 мкм.

и III соответственно 113–124; 80–90 и 68–79 мкм, а слабо извитого пуха I и II – 23–45 мкм и 11–17 мкм соответственно (рис. 2D).

У “Омолойского носорога” волосы толстые: направляющие достигает 339–350 мкм, ости I – от 158 до 282 мкм, а ости II – 113–136 мкм. Толщина редких пуховых волос не превышает 34 мкм. Судя по толщине волос, это, возможно, волосы хвоста или ноги.

Микроструктура остеевых волос. В волосах “Абыйского носорожка” развиты только два слоя из трех, обычно формирующих стержень, – мощная плотная

кора и покрывающая ее черепичная кутикула, а сердцевина не обнаружена. Наибольший интерес представляет строение кутикулы, которая имеет сходный орнамент у волос из разных участков тела, за исключением немногочисленных и более крупных чешуек у тонких волос ушной раковины (рис. 3B). Кутикула довольно тонкая и негрубая, полу- или кольцевидная, состоит из крупных чешуек с сильно изрезанным апикальным краем и треугольными апикальными выростами. Многие чешуйки ориентированы не перпендикулярно поперечной оси стержня, под углом 20°–25° к ней. Абсолютная высота чешуек кутикулы

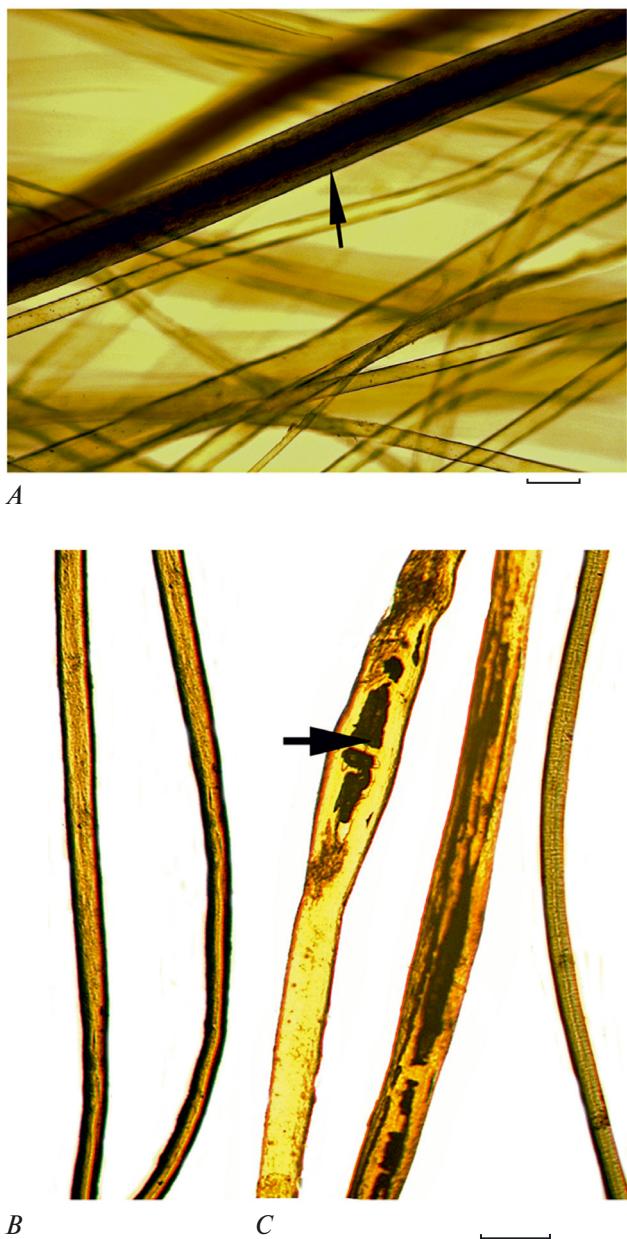


Рис. 4. Полиморфность шерсти (A) и неравномерность толщины волос (B, C) *Coelodonta antiquitatis*: A – брюха “Абыйского носорожка”, B – “Колымского носорога”, C – “Чурапчинского носорога”. A – направляющий волос с сильно пигментированной центральной частью стержня указан стрелкой, C – сердцевина указана стрелкой. Микрофото. Масштаб, мкм: A – 100; B, C – 300.

вдоль волоса (рис. 5B) изменяется незначительно у волос из разных участков тела, но немного больше у волос брюха и бедра (табл. 2, рис. 5A). Чешуйки имеют стабильные параметры относительно толщины волос в месте их расположения за исключением более

высоких чешуйек волос у волос уха и бедра (табл. 2, рис. 5A, M/H).

В волосах “Саши” сердцевина также отсутствует. Орнамент лентовидной кутикулы и высота ее чешуйек незначительно изменяются по стержню ости I. В основании стержня кутикула – кольцевидная с волнистым слаженным апикальным краем. Выше по стержню она полукольцевидная, а ее чешуйки более крупные (19–26 мкм), с треугольными вершинами и сильно изрезанным апикальным краем. В целом же существенных различий в орнаменте кутикулы у волос разных категорий не наблюдается.

У взрослых особей кутикула волос очень плотная и толстая (до 36 мкм), вероятно, многослойная, но состоит из невысоких уплощенных клеток. Сердцевина не обнаружена у носорога неизвестного пола, но у “Чурапчинского” и “Колымского” носорогов она все же имеется (рис. 3C, 3D; 4C). Сердцевинный канал развит в слабой или средней степени, а если отсутствует, то на его месте обнаружена обильная пигментация, тянувшаяся посередине стержня, а также отдельные островки сердцевинных клеток. Сердцевина занимает от 28 до 50% толщины волоса у взрослых самок и имеет ячеистое строение. Ячей окружные или вытянутые вдоль стержня. Размеры ячей составляют $94.8 \pm 20.1 \times 119.3 \pm 29.9$ мкм ($n = 20$). Кроме того, перегородки содержат многочисленные крупные перфорации.

ОБСУЖДЕНИЕ

Внутривидовые различия. Фрагментарность изученного в настоящей статье материала не позволила бы нам провести полноценное сравнение топографических и индивидуальных морфометрических и типологических различий между разными особями шерстистого носорога, так как, если у “Абыйского носорожка” были изучены пробы волос с разных участков тела, то у взрослых особей были доступны волосы лишь с отдельных участков тела (табл. 1, 3). Однако, учитывая ранее опубликованные нами данные об индивидуальной и внутривидовой изменчивости волосяного покрова (Chernova et al., 2015a, table 1, fig. 2, 2016a), нам удалось оценить изменение окраса, качественных и количественных показателей шерсти у разновозрастных особей, что отражено в табл. 3.

У “Саши” окрас шерсти был гораздо светлее, чем у взрослых самок, а волосы туловища заметно светлее (блонд) волос ноги (светлый пепельный), что свидетельствует о возрастных и топографических особенностях окраса ШН (Chernova et al., 2016a). В самых крупных волосах различим пигментированный корковый слой, тянувшийся по середине стержня, а периферические отделы волоса пигментированы слабо. Относительно короткая шерсть детеныша – равномерная по всему телу, что отличает ее от гораздо более

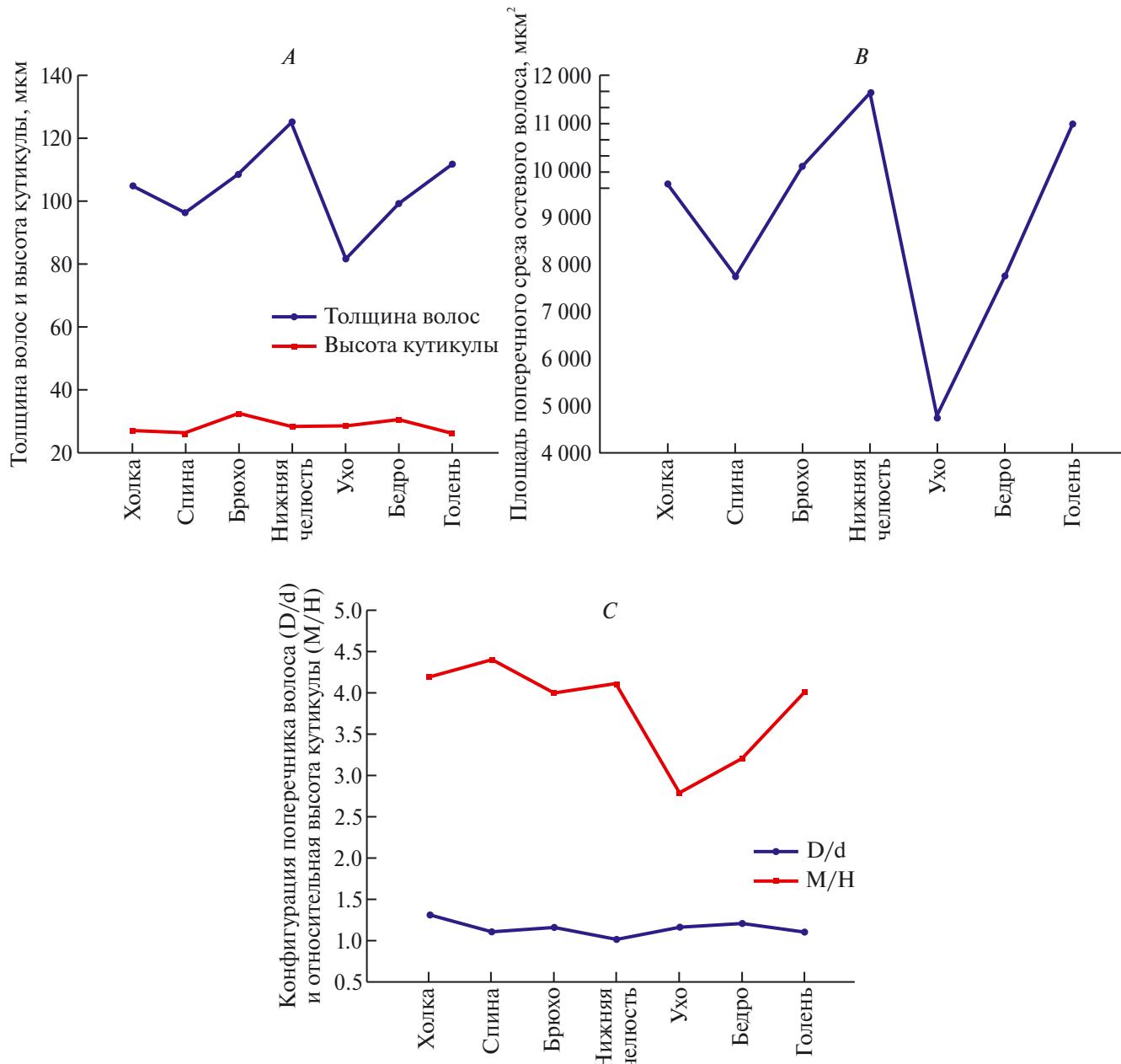


Рис. 5. Изменение метрических показателей волос в разных участках тела “Абыйского носорожка”: *A* – толщина волос и высота кутикулы, *B* – площадь поперечного среза остеевого волоса, *C* – конфигурация поперечника волоса и относительная высота кутикулы.

длинной шерсти взрослых ШН. В отличие от взрослых ШН, волосяной покров “Саши” слабо полиморфный, лишен грубого ворса, направляющих волос и многоярусного слоя остеевых и пуховых волос. Конфигурация и толщина стержней волос, микроструктура кутикулы и коркового слоя соответствующих категорий волос вполне сходны у изученных особей (*juvenis*, *subadultus*, *adultus*), за исключением редкого присутствия в волосах специфической сердцевины у взрослых самок ШН. Сравнивая с волосами

взрослых ШН толщина волос детеныша предполагает, что относительно короткие, но толстые остеевые волосы способствовали защите от механических повреждений.

Наши данные о морфологии шерсти у “Абыйского носорожка” дополняют представление о волосяном покрове ШН. Сравнение новых данных с таковыми у “Саши” (Chernova et al., 2016a) показывает, что окрас шерсти у “Абыйского носорожка” гораздо

Таблица 3. Сравнение дифференцировки шерсти изученных особей шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis*

№	Особь, возраст	Пробы	Внешний вид шерсти	Окрас волос	Профиль волос	Категории волос	Волосы разных категорий, направляющие—пух
1	“Чуралчинский носорог”*, senex	Бок, стопа	Темно-бурая, длинная, неравномерной длины по телу, сдавлившаяся	Темно-бурый разной степени интенсивности у волос верхнего яруса до жестко-золотистого у полупушни	Ворс прямой, ости слабо извитые, пух сильно извитой	Направляющие, ости I—III, пух I—III	250—80 Фрагменты
2	“Колымский носорог”*, adultus	Туловище, задняя нога	То же	Красноватый	Ворс прямой, цилиндрический, пух сильно волнистый	То же	282—23 То же
3	“Черский носорог”*, subadultus	Туловище	Насыщенного пепельно-бежевого цвета с неизначительной примесью темно-коричневых или почти черного длинного и толстого ворса, сдавлившаяся	От черного и темно-коричневого до бежевого разных оттенков	Прямой цилиндрический у ворса и ости, прямой и извитой у пуха	Направляющие, ости I—III, пух I—III	260—17 180—60
	Голень	Рыжеватый					
4	“Абыйский носорог”, subadultus	Холка, спина, лопатка, брюхо, нижняя чешуя, ушная раковина, бедро, голень	Однообразная, светло-бурая с выступающим темным ворсом	То же	Рыжеватый	Направляющие, ости I, пух I—II	282—23 Фрагменты
5	Носорожек “Саша”*, juvenis	Шея, задняя нога	Однообразный равномерный по всему телу,	То же	То же	Направляющие, ости I, пух I	136—11 260—60
6	“Омоловский носорог”, adultus	Данные отсутствуют	Данные отсутствуют	Светло-рыжий и темно-бежевый	То же	Направляющие, ости I—II, пух I	350—34 Фрагменты

Примечание. * Ранее опубликованные нами данные (Chernova et al., 2015; 2016a).

темнее, чем у “Саши”; короткая шерсть “Саши” равномерно покрывает все тело, в отличие от гораздо более длинной шерсти (длина которой неодинакова на всей поверхности тела) “Абыйского носорожка” и особенно длинной у взрослых самок (Chernova et al., 2015, 2016a). У “Саши” полиморфность волоссяного покрова на шее и ноге незначительна, так как отсутствуют направляющие волосы, грубый ворс и многоярусный слой остьевых и пуховых волос (Chernova et al., 2016a, b), а у “Абыйского носорожка” все эти параметры вполне сходны с таковыми у “Чурапчинского” и “Колымского” носорогов (Chernova et al., 2015a, table 1). У всех изученных особей имеются возрастные и топографические различия в толщине волос разных категорий, которая максимальна у взрослых особей. Так, толщина направляющих волос “Абыйского носорожка” максимальна на нижней челюсти (до 158 мкм), а у молодой и взрослой самок достигает 271 мкм. Ости I у “Саши” имеют толщину 170 мкм на ноге, а на шее – 96 мкм. У взрослых самок толщина ости I составляет 125 мкм. Размеры волос других категорий и порядков вполне сходны у всех изученных особей, за исключением более толстых пуховых волос (до 60 мкм) у взрослых самок, у которых они сильно извитые, в отличие от более прямого пуха детенышей. Профиль стержней волос, микроструктура кутикулы и коркового слоя соответствующих категорий волос вполне сходны у сравниваемых особей и на разных участках тела, за исключением специфической сердцевины в волосах взрослых самок. Таким образом, изученные пробы волос разных особей ШН значительно различаются по внешнему виду и размерным характеристикам, что отражает топографические и возрастные особенности шерсти. Самые толстые волосы (до 350 мкм) обнаружены у особи неизвестного пола, возможно, это волосы хвоста или ноги.

Расширенное исследование волос самок подтвердило достоверность ранее полученных нами результатов (Chernova et al., 2015, 2016, 2016a). Вновь исследованная шерсть полиморфна так же, как и ранее изученная, демонстрирует топографические и возрастные различия в толщине волос и численности волос разных категорий. Так, волосы ноги “Колымского носорога” значительно грубее и толще волос тулowiща “Чурапчинского”, а пуховые волосы на ноге развиты слабее по сравнению с таковыми на тулowiще.

Межвидовые различия. Интересно отметить, что у индийского носорога орнамент кутикулы отличается от такового у НШ, так как более узкие чешуйки располагаются плотнее на стержне (за счет их небольшой высоты), но конфигурация многих чешуек сходна с таковой у ШН (Чернова, Целикова, 2004, с. 418, 419) (рис. 6A–6B), что позволяет считать треугольные выросты крупных чешуек общей чертой кутикулы у представителей семейства Rhinocerotidae.

Толщина остей тулowiща взрослых особей ШН, не превышающая 226 мкм, позволяет отличать волосы ШН от волос тулowiща шерстистого мамонта, так как у последнего волосы могут достигать толщины 300–400 мкм (Соколов, Сумина, 1982; Chernova et al., 2015). Однако и у ШН встречаются и более толстые волосы (до 350 мкм) на ногах и хвосте. В этом случае отличить их от волос мамонта можно по наличию сердцевины (Chernova et al., 2015a, figs 4, 6), хотя ее присутствие отрицается рядом авторов (Kubiak, Dziurdzik, 1973; Tridico et al., 2014). У мамонта сердцевина в волосах встречается редко, имеет вид узкой щелевидной полой полости (Chernova et al., 2015a, fig. 6D) или “...образована ороговевшими клетками неправильной формы с глубоковырезанными краями, расположеннымными рыхло и перпендикулярно поверхности волос.” (Соколов, Сумина, 1982, с. 101). Кутикула волос ШН чрезвычайно утолщена и, вероятно, многослойная, что показано нами впервые (Chernova et al., 2015). Сердцевина все же имеется в некоторых волосах ШН, и впервые показано, благодаря хорошо сохранившимся и не содержащим заполнителей участкам, что она имеет типичное крупноячеистое строение и перфорированные перегородки, что довольно обычно для большинства копытных Ungulata (Чернова, Целикова, 2004) (рис. 4).

Судя по длине и полиморфности шерсти детенышней, она не играла столь существенной роли в теплозащите, как у взрослых ШН. Тем не менее шерсть даже “Саши” длиннее или такая же, как зимой у взрослых северных оленей (*Rangifer tarandus* Linnaeus 1758) или лосей (*Alces alces* Linnaeus 1758) (Соколов, 1973).

У взрослых особей шерстистого мамонта и ШН трехярусная структура шерсти относительно хорошо и одинаково формируется, поскольку именно она была основной адаптацией шерсти этих видов к суровому климату (Chernova et al., 2016). Верхний ярус состоит из редких длинных и толстых направляющих волос. Средний ярус образован многочисленными остьями (плюс промежуточные волосы) двух-трех порядков, тогда как нижний плотный ярус представлен тонким слабо волнистым пухом нескольких размерных категорий. Максимальная толщина и количество направляющих и остьевых волос у мамонта, конечно, больше, чем у ШН, и эти показатели можно использовать для различения указанных видов. Окрас волос разных категорий у обоих видов схож, исключением является наличие красно-коричневых волос на некоторых участках тела мамонта. Конфигурация волос разных категорий одинакова у обоих сравниваемых видов – имеются слегка скатые ости с продольной бороздкой у основания стержня. Как было показано ранее (Tridico et al., 2014), кутикула и кора волос схожи у обоих видов и неспецифичны для конкретного вида. Действительно, орнамент кутикулы и наличие

треугольных выростов апикального края чешуек сходны у обоих видов (рис. 6A–6D). Кора имеет множество щелей между корковыми клетками, что характерно для толстых волос. Основные межвидовые различия в микроструктуре волос заключаются в иногда встречающейся сердцевине у ШН (Chernova et al., 2016). Микроструктура сердцевины служит основным диагностическим признаком для различения этих видов. В целом у обоих видов сердцевина дегенеративна и существенно не влияет на теплозащитные свойства волос.

Сравнение полученных нами данных с результатами многочисленных исследований (в том числе на гистологическом уровне) волосяного покрова другого обитателя Арктики, современника ШН, благополучно дожившего до наших дней – овцебыка (Spassov, Stoytchev, 2003), свидетельствует, что у этого зверя и у ШН разнообразие шерсти было сходным, но у овцебыка полиморфизм шерсти выражен ярче. У овцебыка имеется грубый верхний ярус из направляющих и оставших волос и подпушь (qiviut) из многочисленных пуховых волос (Wilkinson, 1975). Всего выделено четыре категории волос восьми размерных порядков (направляющие, оставевые I, II, III, промежуточные I, II, и пуховые волосы I, II) (Якушкин, 1998), что также свидетельствует о более широком разнообразии волос у овцебыка, по сравнению с ШН. Длина волос овцебыка, по данным разных авторов, может достигать 60 см, длинная и густая шерсть свисает до земли. У пятилетнего самца крупные направляющие волосы имеют толщину 159.1–352.6 мкм, оставевые – 141.9–240 мкм, пуховые – 21.5–60.2 мкм (Якушкин, 1998, табл. 11). Согласно результатам детальных измерений фрагментов волос разных категорий у пятилетней особи ШН, толщина направляющих волос достигает 359.9–372.9 мкм, ости I – 214.7–237.3 мкм, а ости II – 113.0–148.9 мкм. Таким образом, можно утверждать, что направляющие волосы ШН немного толще таковых у овцебыка, но оставевые волосы имеют сходную толщину у обоих видов. Такие толстые волосы надежно защищали нежную подпушь от механических воздействий.

С приближением арктической весны, в зависимости от особенностей климатических условий у особей из разных популяций овцебыка подшерсток линяет в период с мая по июнь, а к августу отрастает заново (Tener, 1965; Gray, 1987; Flood et al., 1989; Muus et al., 1990; Якушкин, 1998). Волосы ворса линяют постепенно в течение всего года (Rowell, 1990). В отличие от подшерстка, который сбрасывается ежегодно, оставевые волосы продолжают расти в течение нескольких лет и полностью вырастают примерно через три-четыре года (Flood et al., 1989). Ости, растущие на крупье, образуют характерную “юбку” овцебыков, они самые длинные и растут непрерывно круглый год (Flood et al., 1989). Присутствие такой “юбки”

помогает овцебыкам переживать периоды штормов и сильных ветров, так как в это время звери ложатся спиной и крупом к ветру. Можно предположить, что и у ШН линька проходила сходно, а на крупье шерсть была длиннее и гуще, и, вероятно, ШН также отворачивались от ветра, подставляя ему спину и круп. Это подтверждается фактом удлинения волос на крупье у “Абыйского носорожка”.

У ШН кутикула отличается от таковой у представителей подсемейства Bovinae (Чернова, Целикова, 2004): крупные чешуйки не имеют складок, снабжены треугольными выростами, образуют более простой орнамент, а сама кутикула толстая и многослойная, что значительно укрепляет волос.

Вымерший первобытный (степной) бизон при общем сходстве строения его волосяного покрова с таковым у рецентных канадского бизона (*B. bison athabascae* Rhoads 1897) и кавказского зубра (*B. bonasus caucasicus* Turkin & Satunin 1904) обладал более плотной и более разнообразной шерстью, которая, как и у ШН, состояла из двух-трех основных ярусов (Зубр ..., 1979; Кириллова и др., 2013; Чернова, Кириллова, 2013; Kirillova et al., 2015). У него была особенно сильно развита подпушь, отдельные спиральные волоски которой были собраны в плотную демпфирующую подушку наподобие войлока (“свойлачивание”), что не наблюдается и у ШН. Конфигурация стержней направляющих, оставевых и пуховых волос в целом сходна у этих трех представителей Bovinae. Она отличается слабой извивостью направляющих волос, отсутствием локального расширения стержня (“гранны”), волнообразными изгибами оставевых и особенно пуховых волос. Степень извивости стержня увеличивается примерно в два раза в нижнем ярусе по сравнению с волосами верхнего яруса. Такая конфигурация обеспечивает отличные термоизоляционные и демпфирующие свойства волосяного покрова. У ШН извивость волос не выражена, но стержень бывает неравномерно утолщен, что, вероятно, отражает неравномерное обеспечение формирования волос вследствие погрешностей питания. Толщина направляющих волос у бизонов не превышает 158–203 мкм (Чернова, Кириллова, 2013, табл. 1), что значительно меньше, чем у взрослых особей ШН (до 350 мкм). Таким образом, у бизонов и ШН механизмы увеличения толщины шерсти различны. У первых это происходит за счет свойлачивания подпушки и демпфирующих свойств волос, позволяющих изменять толщину шерсти и соответственно ее воздушной прослойки, играющей основную роль в теплозащите. У вторых основную роль играет увеличение общей массы шерсти за счет их толщины и, вероятно, общей численности.

Волосы первобытного бизона обладали высокой механической прочностью за счет сильного развития коркового слоя, при этом происходит утолщение

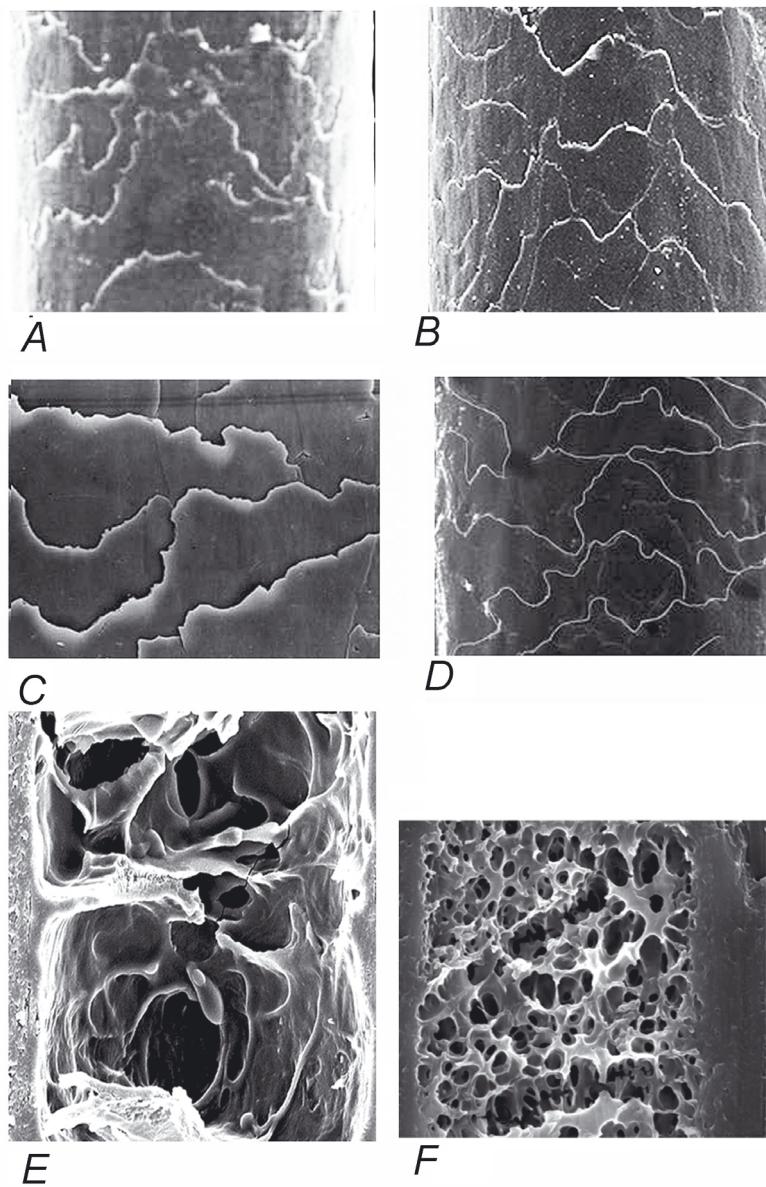


Рис. 6. Орнамент кутикулы (A–D) и сердцевины (E, F) остьевых волос сравниваемых видов. *Coelodonta antiquitatis*: “Колымского носорога” (A, E), “Абынского носорожка” (B), взрослых особей *Rhinoceros unicornis* (C), *Mammuthus primigenius* (D), *Bison priscus* (F). Данные СЭМ. Рисунки не масштабированы.

сердцевины и сдвигание сердцевинного тяжа на центральную сторону волоса, что аналогично волосам зубра. У ШН сердцевина практически отсутствует, за редким исключением, т.е. этот слой не принимает участия в обеспечении теплозащиты, а мощный корковый слой придает волосам механическую прочность, которая имеет наиболее важное значение. Микроструктура сердцевины различается у бизонов и ШН. У первых она мелкочешуйчатая и более “ажурная” (Чернова, Кириллова, 2013, рис. 4), а у ШН – крупночешуйчатая с относительно большими полостями (рис. 6E). В отличие от представителей подсемейства *Bovinae*, у которых сердцевинные перегородки

испещрены мелкими перфорациями (Чернова, Целикова, 2004, с. 411, 412; Чернова и др., 2011, рис. 146, 148, 149), у ШН относительно крупные округлые полости разного размера разделены толстыми перегородками (рис. 6E). Присутствие таких крупных полостей в сердцевине, безусловно, обеспечивает запасание инертного воздуха в волосах и усиливает их теплозащитные свойства.

Орнамент полу- или кольцевидной кутикулы и конфигурация ее чешуек сходны у первобытного бизона (рис. 6F), recentного бизона, зубра и домашней коровы, что позволяет считать эти паттерны

специфичными для подсемейства Bovinae (Чернова, Целикова, 2004, с. 411; Чернова и др., 2011, рис. 146, 147). Он не схож с таковым у ШН. Чешуйки различаются в основании и середине стержня по высоте, конфигурации, уплощенности, степени изрезанности свободного края и складчатости фронтальной поверхности. Из всех сравниваемых по этим паттернам видов наиболее крупными, тонкими и складчатыми чешуйками обладал древний бизон.

Сравнение шерсти разновозрастных особей ШН и пещерного льва (Чернова и др., 2020; Chernova, 2024) выявляет общие закономерности полиморфизма и возрастных изменений у обоих видов. Как и у ШН, детеныши-сосунки пещерного льва обладают малодифференцированной своеобразной шерстью с сильно развитой извитой подпушью, надежно защищавшей их от холода и механических травм. В отличие от детенышей ШН, пуховые волосы у них содержат хорошо развитую сердцевину. Такая шерсть компенсирует немногочисленность еще не отросших остьевых и направляющих волос, которые сильно развиты в шерсти взрослой особи. Интересно, что у детенышей и взрослых особей *африканского льва* (*Panthera leo* Linnaeus 1758) сердцевина развита в значительной степени, что повышает ее теплозащитные свойства как от перегрева, так и от охлаждения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами исследован в сравнительном аспекте волосяной покров разновозрастных особей шерстистого носорога, что позволило реконструировать изменение шерсти в постнатальном онтогенезе от ювенильных особей до старых. Шерсть “Абыйского носорожка” однообразная светло-бурая благодаря сочетанию белых, бежевых и коричневых волос разных оттенков, а также разной густоте волос. Верхний ярус (ворс) всегда темнее нижнего (подпушь) за счет темно-коричневых, иногда почти черных крупных направляющих волос и остьей бежевого цвета. Подпушь более светлая, так как содержит многочисленные бежевые и белые пуховые волоски. Шерсть темнее на ухе и стопе, а светлее на спине, брюхе и задней ноге. Морфометрия позволяет выделять направляющие волосы, остьевые и пуховые волосы трех размерных порядков. Самые толстые волосы покрывают нижнюю челюсть и голень, а самые тонкие растут на ушной раковине. Ости правильной цилиндрической формы, а пух слабоизвитой. Из слоев волоса развиты только два – тонкая черепичная кутикула и мощная плотная кора, а сердцевина отсутствует.

Сравнение с изученными особями разного возраста (*juvenis*, *subadultus*, *adultus*) показывает, что (1) сосунки имели однообразную, светлую (вплоть до блонд) и относительно тонкую шерсть без темного и грубого ворса, (2) подросшие 4–5-летние детеныши

становились более темными, с длинной (особенно на крупе) полиморфной ярусной шерстью, у них отрастал длинный, толстый и темный ворс, (3) взрослые были покрыты мощной и грубой, темно-коричневой шерстью с черным ворсом и белыми, светлобежевыми или рыжеватыми локальными цветовыми пятнами, обладающей отменными теплозащитными и механическими свойствами, и эффективно защищавшей этих зверей от внешних воздействий. (4) У взрослых особей шерстистого носорога крупноячеистая сердцевина иногда присутствует в волосах, что позволяет отличать их от волос шерстистого мамонта, которые полностью лишены сердцевины или имеют лишь узкий полый сердцевинный канал, а также от бизонов, овцебыка и пещерного льва, волосы которых с хорошо развитой сердцевиной. Эти сведения служат надежным критерием для видовой идентификации волос. (5) Сопоставление волосяного покрова крупных копытных мамонтовой фауны и пещерного льва выявляет общие закономерности адаптаций их волосяного покрова к обитанию в суровых климатических условиях Арктики времени Ледникового периода: длинная густая многоярусная и полиморфная шерсть, обладавшая отменными теплозащитными и прочностными качествами, надежно защищавшая всю поверхность тела и конечностей в разные периоды постнатального онтогенеза. Верхний ярус шерсти выполнял защитную функцию, а нижний пуховой ярус – теплозащитную функцию кожного покрова, причем соотношение этих ярусов было различным в разные периоды онтогенеза: у детенышей, в отличие от взрослых, преобладала пуховая подпушь, которая обеспечивала эффективную защиту от холода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской Академии наук (госзадание ИПЭР РАН, проект FFER-2024-0014 “Адаптации позвоночных животных к обитанию в разных средах”) (О.Ф. Чернова) и Института геологии алмаза и благородных металлов Сибирского отделения Российской Академии наук (госзадание ИГАБМ СО РАН, проект FUFG-2024-0005) (Г.Г. Боецкоров). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе не использовались люди или живые животные, исследование основано на легальном музейном материале.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Т.Н. Целиковой и А.Н. Неретиной за техническую помощь при работе на сканирующих электронных микроскопах, а также Н.Е. Прилепской за передачу на исследование образца волос шерстистого носорога из устья р. Омолой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боескоров Г.Г., Чернова О.Ф., Протопопов А.В., Неретина А.Н., Щелкова М.В., Беляев Р.И., Котов А.А., 2024. Нахodka замороженной мумии молодой особи ископаемого шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) в верхнем плеистоцене Якутии // Доклады Российской академии наук. Науки о Земле. 12 с.
- Гарутт Н.В., Боескоров Г.Г., 2001. Шерстистые носороги: к истории рода // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Изд-во "ГЕОС". С. 157–167.
- Зубр: European bison: морфология, систематика, эволюция, экология, 1979. / Соколов В.Е. (ред.). М.: Наука, 495 с.
- Кириллова И.В., Занина О.Г., Косинцев П.А., Кулькова М.А., Лаптева Е.Г., Трофимова С.С., Чернова О.Ф., Шидловский Ф.К., 2013. Первая находка мерзлой туши гоноценового бизона (*Bison priscus* Bojanus, 1827) на Чукотке // Доклады Академии наук. Т. 452. № 4. С. 466–469.
- Лазарев П.А., Боескоров Г.Г., Томская А.И., Гарутт Н.В., Васильев Е.М. и др., 1998. Млекопитающие антропогена Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН. 167 с.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Сумина Е.Б., 1981. Морфология волосяного покрова Магаданского мамонтенка / Н.К. Верещагин, В.М. Михельсон (ред.). Магаданский мамонтенок. Ленинград: Наука. Ленинградское отделение. С. 85–104.
- Соколов В.Е., Сумина Е.Б., 1982. Морфология волосяного покрова Юрибейского мамонта / В.Е. Соколов (ред.). Юрибейский мамонт. С. 99–103.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В., Шабадаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Черевитинов Б.Ф., 1951. Дифференцировка волосяного покрова пушных зверей // Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего промысла. Вып. 10. С. 6–17.
- Чернова О.Ф., Кириллова И.В., 2013. Микроструктура волос позднечетвертичного бизона Северо-Востока России // Труды Зоологического института. Т. 317. № 2. С. 202–216.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Жукова Ф.А., Киладзе А.Б., Новикова В.М., Маракова Т.И., 2011. Атлас микроструктуры волос млекопитающих – объектов судебной экспертизы. М.: Российский Федеральный Центр Судебной Экспертизы. 286 с.
- Чернова О.Ф., Протопопов А.В., Боескоров Г.Г., Павлов И.С., Плотников В.В., Сузуки Н., 2020. Первое описание шерсти двух детенышней ископаемого пещерного льва *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810), найденных в Якутии в 2017 и 2018 гг. // Доклады Академии наук. Науки о жизни. Т. 492. С. 260–266.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остьевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 429 с.
- Якушин Г.Д., 1998. Овцебыки на Таймыре / Г.Д. Якушин; Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. отд-ние, НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера. Новосибирск: [б.и.] (без указания издательства). 236 с.
- Abramoff M.D., Magalhaes P.J., Ram S.J., 2004. Image Processing with ImageJ // Biophotonics International. V. 11. № 7. P. 36–42.
- Boeskorov G.G., 2001. Woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) distribution in Northeast Asia // Deinsea. № 8. P. 15–20.
- Boeskorov G.G., 2012. Some specific morphological and ecological features of the fossil woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) // Biology Bulletin. V. 39. № 8. P. 692–707.
- Boeskorov G.G., Chernova O.F., Protopopov A.V., Neretina A.A., Kотов А.А., Shchelchkova M.V., Belyaev R.I., 2024. A frozen mummy of a young specimen of the fossil Woolly Rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) in the Late Pleistocene of Yakutia // Doklady Earth Sciences. V. 1527. Part 1. P. 127–1533. <https://doi.org/10.1134/S1028334X24602438>
- Boeskorov G.G., Lazarev P.A., Sher A.V., Davydov S.P., Bakulina N. T., Shchelchkova M.V., Binladen J., Willerslev E., Buigues B., Tikhonov A.N., 2011. Woolly rhino discovery in the lower Kolyma River // Quaternary Science reviews. V. 30. № 17–18. P. 2262–2272.
- Chernova O.F., 2024. Comparative analysis of hair microstructure in the Cave lion (*Panthera spelaea*): A review // Journal of Earth History and Biodiversity. V. 2. № 100014. <https://doi.org/10.1016/j.hisbio.2024.100014>
- Chernova O.F., Kirillova I.V., Boeskorov G.G., Shidlovskiy F.K., 2015. Identification of hairs of the Woolly Mammoth *Mammuthus primigenius* and Woolly Rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* using scanning electron microscopy // Doklady Biological Sciences. V. 463. P. 205–210.
- Chernova O.F., Kirillova I.V., Boeskorov G.G., Shidlovskiy F.K., and Kabilov M.R., 2015a. Architectonics of the hairs of the Woolly Mammoth and Woolly Rhino // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 319. № 3. P. 441–460.
- Chernova O.F., Kirillova I.V., Shapiro B., Shidlovskiy F.K., Soares A.E.R., Levchenko V.A., Bertuch F., 2016. Morphological and genetic identification and isotopic study of the hair of a cave lion (*Panthera spelaea* Goldfuss, 1810) from the Malii Anyui River (Chukotka, Russia), Quaternary Science reviews. V. 142. P. 61–73.
- Chernova O.F., Protopopov F.V., Perfilova T.V., Kirillova I.V., Boeskorov G.G., 2016a. Hair microstructure of the first time found calf of Woolly Rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* // Doklady Biological Sciences. V. 471. P. 291–295.
- Flood P.E., Stalker V.J., Rowell J.E., 1989. The hair follicle density and seasonal shedding cycle of the muskox

- (*Ovibos moschatus*) // Proceedings of Second International Muskox Symposium. Saskatoon, National Research Council of Canada. P. 1143–1147.
- Gray D.R., 1987. The Muskoxen of Polar Bear Pass. Markham, Ontario. Fitzhenry & Whiteside and National Museum of Natural Sciences (Canada), Natural Museum of Canada. 191 p.
- Kirillova I.V., Tiunov A.V., Levchenko V.A., Chernova O.F., Yudin V.G., Bertuch F., Shidlovskiy F.K., 2015. On the discovery of a cave lion from the Maly Anyu River (Chukotka, Russia) // Quaternary Science Reviews. V. 117. P. 135–151.
- Kirillova I.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Lebedev V.V., Tiunov A.V., Soares A.E.R., Shidlovskiy F.K., Shapiro B., 2015a. Ancient bison from the Rauchua River mouth (Chukotka, Russia) // Journal of Quaternary Research. V. 84. P. 232–245.
- Kubiak H., Dziurdzik B., 1973. Histological characters of hairs in extant and fossil rhinoceroses // Acta Biologica cracoviensis. Series: Zoologia. V. 41. P. 55–61.
- Muus B., Salomonsen F., Vibe C., 1990. Grønlands fauna (Fisk, Fugle, Pattedyr). 2nd edn. Gyldendal, Copenhagen. 464 p. (In Danish).
- Protopopov A., Potapova O., Plotnikov V., Maschenko E., Boeskorov G., Klimovskii A., Banderov A., Ivanov S., Kolesov S., Pavlov I., 2015. The frozen mummy of the woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* Blum., 1799 calf: a new data on early ontogenesis of the extinct species. Abstracts 75th Annual SVP meeting, October 14–17th, 2015, Dallas, TX. P. 199.
- Rowell J.E., 1990. The Muskox // International studbook for Muskox (*Ovibos moschatus*). Copenhagen Zoo. P. 2–22.
- Spassov N., Stoytchev T., 2003. On the origin of the Wisent, *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758): Presence of the Wisent in the Upper Palaeolithic rock art of Eurasia // Advances in Paleontology “Hent to Pantha”, papers in honour of C. Radulescu and P.M. Samson. P. 125–130.
- Tener J.S., 1965. Muskoxen in Canada: A biological and taxonomical review. Ottawa. Canada Wildlife Series. Monographs series. 166 p.
- Tridico S.R., Righy P., Kirkbride K.P., Haile J., Bunce V., 2014. Megafaunal split ends: microscopical characterization of hair structure and function in extinct woolly mammoth and woolly rhino // Quaternary Science Reviews. V. 83. P. 68–75.
- Wilkinson P.F., 1975. The length and diameter of the coat fibres of the Muskox // Journal of Zoology. V. 117. № 3. P. 363–375.

HAIR COAT OF WOOLLY RHINO (*COELODONTA ANTIQUITATIS*†) OF DIFFERENT AGES: COMPARATIVE MORPHOLOGICAL ANALYSIS

O. F. Chernova^{1,*}, G. G. Boeskorov^{2,***}

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Diamond and Precious Metals Geology Institute, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677007 Russia

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

**e-mail: gboeskorov@mail.ru

Comparison of woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) (Rh) individuals of different ages found at different times in Yakutia, i.e. a one-year old suckling (juvenis=infantulus), two 4–5-year old juveniles (subadultus), a 20-year old (adultus) and a 30-year old female (adultus=senex), and an adult of unknown sex, allows for age-related changes in their hair coat to be reconstructed. As the individual grew older, the colour of its coat seems to have changed from light to dark brown, with the possible presence of local colour spots (from light beige to reddish). The fur became more diverse (polymorphic), darker, longer, denser and thicker due to the growth of the upper tier hair (pile – overhair and guards) and thick underfur (downy hairs). The most powerful multi-layered fur covered the croup area. Of the main fine structures of hairs studied using scanning electron microscopy (SEM), a dense cortex and a multilayered cuticle with similar patterns developed in the extinct Rh and the recent Indian rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). The main trend of adapting the hair coat of Rh was aimed at improving the mechanical strength of the fur, achieved due to an uneven development of the different hair structures – thick, rough cuticle and bark, and a poorly developed or completely absent less durable cellular medulla, as well as the formation of the upper protective tier of wool from a coarse pile. The multi-tiered nature of thick wool, especially the presence of underfur, provided the hair with excellent heat-protective and mechanical properties that effectively protected these animals from climatic and traumatic external impacts. A comparison of the fur of Rh with the wool of large ungulates of the mammoth fauna, such as the Woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*†), the primitive Steppe bison (*Bison priscus*) and the Muskox (*Ovibos moschatus* that exists since the time of the mammoth fauna), with the Bison (*Bison bison*), the Wisent (*Bison bonasus*), the Cave lion (*Panthera spelaea*†) and other representatives of the mammoth fauna reveals general patterns of adaptation of their hair to living in the harsh climatic conditions of the Ice Age in the Arctic.

Keywords: woolly rhinoceros, structure of fur and hairs, comparison, mammoth fauna, Yakutia, adaptations, SEM