



УДК 567/569: 591.478: 599.735.5

МИКРОСТРУКТУРА ВОЛОС ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОГО БИЗОНА С ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

О.Ф. Чернова¹ и И.В. Кириллова^{2*}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, 119071, Москва, Россия;
e-mail: chernova@sevin.ru

²Музей Ледникового периода, ВВЦ, павильон 71, 129223, Москва, Россия; e-mail: ikirillova@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

По находкам с северо-востока России (бассейны рек Тирехтях в Якутии и Раучуа на Чукотке) впервые изучена микроструктура волос двух особей первобытного бизона *Bison priscus* и проведено сравнение со строением волос у рецентных представителей рода *Bison*. Выявлены высокие термоизоляционные и прочностные свойства волосяного покрова в целом и волос разных категорий – остевых и пуховых. Микроструктура волос первобытного бизона сходна с таковой у рецентного бизона и зубра, однако его шерсть более дифференцированная и густая.

Ключевые слова: волосяной покров, микроструктура, многолетняя мерзлота, первобытный бизон, Россия, СЭМ, Чукотка, Якутия

HAIR MICROSTRUCTURE OF THE LATE QUATERNARY BISON FROM NORTH-EAST RUSSIA

O.F. Chernova¹ and I.V. Kirillova^{2*}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninskiy Pr. 33, 119071 Moscow, Russia;
e-mail: chernova@sevin.ru

²Ice Age Museum, All-Russian Exhibition Centre, Bld. 71, 129223 Moscow, Russia; e-mail: ikirillova@yandex.ru

ABSTRACT

For the first time the hair microstructure of two individuals of the bison *Bison priscus* found at the North East of Russia (the basins of Tirekhtyakh River in Yakutia and Rauchua River in Chukotka) have been studied using SEM in comparison with the hair structure of the recent representatives of genus *Bison*. The high thermo-insulating and hard-wearing characteristics of pelage and of different categories of the hair – guard hairs and wooly hairs – were revealed. The hair microstructure of ancient bison is similar to those of recent bison *B. bison* and aurochs *B. bonasus* but its pelage is more differentiated and thick.

Key words: hair, microstructure, permafrost, ancient bison, Russia, SEM, Chukotka, Yakutia

ВВЕДЕНИЕ

Современные обитатели арктических и субарктических регионов адаптированы к среде обитания, прежде всего благодаря термоизоля-

ционным свойствам шерсти. Особый интерес для реконструкции способов адаптации животных к условиям ледникового периода представляют их останки из многолетнемерзлых пород. Имеются данные по результатам изучения шерсти мамонта (Iacumin et al. 2006; Мазепа и др. 2010), бизона (Флёрв 1977; Guthrie 1990), плейстоценовой

* Автор-корреспондент / Corresponding author

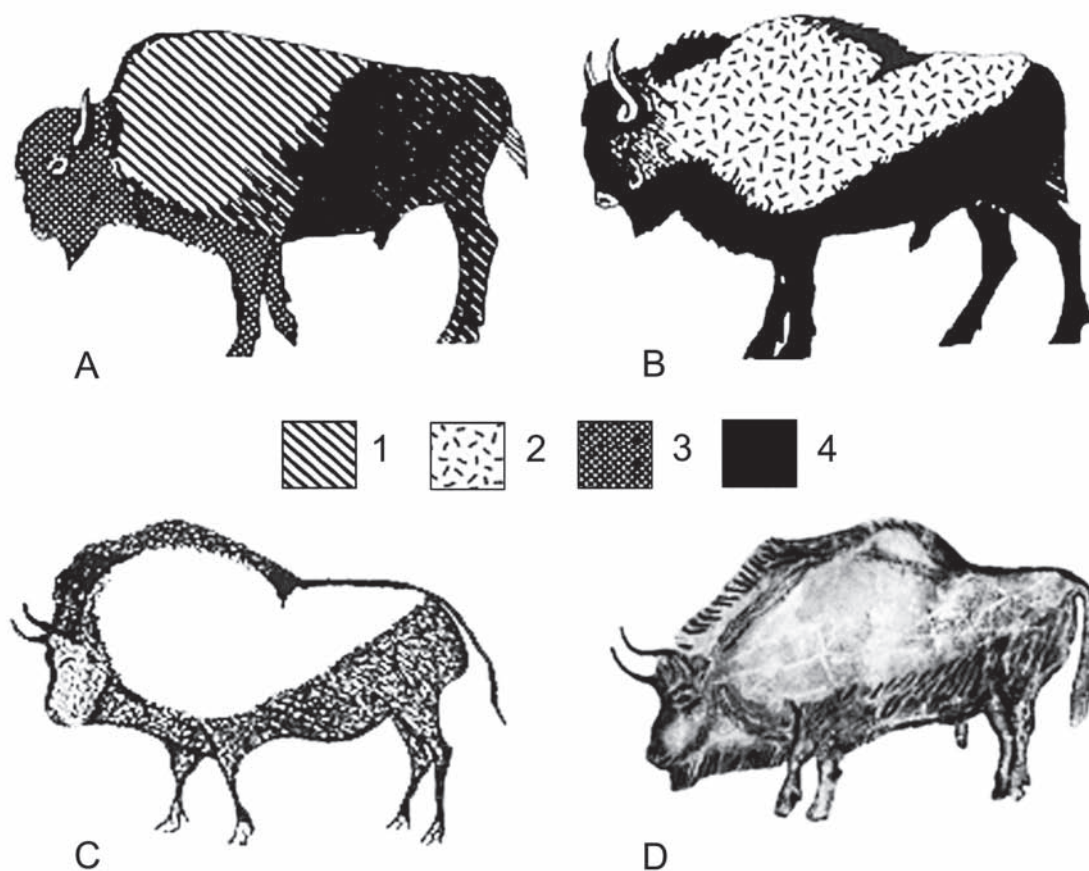


Рис. 1. Топография шерсти у бизонов: А – современный канадский бизон, *Bison bison athabascae*; В – первобытный бизон, *B. priscus*; С – изображение первобытного бизона (зеркальное отображение) из пещеры Сантамамине, Испания, поздний палеолит; D – изображение первобытного бизона из пещеры Нио, Франция, поздний палеолит. Обозначения цветов для изображений А и В: 1 – коричневый, 2 – тёмная охра, 3 – тёмно-коричневый, 4 – чёрно-коричневый и чёрный. Изображения А, В и С – по Р.Д. Гатри (Guthrie 1990), с изменениями; D – http://www.foxnews.com/photoessay/0,4644,4461,00.html/#/photoessay/image/0703081543_M_080703_cave_bison-jpg.

Fig. 1. Topography of the hair of the bison: А – recent Canadian Bison, *Bison bison athabascae*; В – ancient bison, *B. priscus*; С – a pictogram of ancient bison (a mirror reflection) from the Santamamine Cave, Spain, late Palaeolith; D – a pictogram of ancient bison from the Nio Cave, France, Late Palaeolith. Designation of colors on images А and В: 1 – brown, 2 – dark ochre, 3 – dark brown and black. Images А, В and С – according to Guthrie 1990, with changes; D – http://www.foxnews.com/photoessay/0,4644,4461,00.html/#/photoessay/image/0703081543_M_080703_cave_bison-jpg.

лошади (Чернова и др. 2011). Однако, несмотря на довольно многочисленные находки (Фауна... 1977; Лазарев 1980; Лазарев и др. 2011; Верещагин 1981; Гарутт В.Е. 2001; Гарутт Н.В. 2001; Mol et al. 2006; Voeskorov et al. 2011), специальных исследований волосяного покрова немного.

Находки мумифицированных трупов первобытного бизона *Bison priscus* Vojanus, 1827 с шерстью, ставшие предметом комплексного изучения, сделаны во второй половине XX века в северных районах Азии и Северной Америки. На Аляске

близ Фэйербэнкса в 1952 г. была найдена туша молодой самки бизона, а в 1979 г. – хорошо сохранившийся труп молодого самца, «Blue Babe» (Флёров 1977; Guthrie 1990).

На северо-востоке Азии мерзлый труп бизона с полностью сохранившимся волосяным покровом естественной окраски обнаружен в 1971 г. на р. Индигирка (Флёров 1977). Сравнение описаний, изображений и шерсти аляскинского и индигирского бизонов показали идентичность этих особей (Флёров 1977).

Топография волос на теле бизона позднего плейстоцена известна по многочисленным пиктограммам из пещер Испании и Франции. Первобытные художники изображали густую гриву, бороду, подвес и значительную оволошенность нижней части тела, причём граница с верхней (покрытой менее длинной и густой шерстью) частью тела проходила, как у рецетного канадского лесного бизона *B. bison athabasca* Rhoads, 1897, по диагональной линии (Рис. 1А–D). Анализ позднелепестолитических изображений из пещер и сравнение с топографией шерсти современных представителей рода *Bison* Hamilton Smith, 1827 показали, что распределение и окрас волос с разных участков тела позднелепестолитических бизонов Аляски ближе всего соответствуют именно *B. bison athabasca* (Флёров 1977; Guthrie 1990).

С начала XXI века число открытий возросло. Только с 2009 по 2012 гг. на северо-востоке России найдены полные или частично сохранившиеся мёрзлые туши первобытного бизона в бассейне оз. Чукчалах, в долине р. Батагайка (Якутия), а также в долине р. Малый Анюй и устье р. Раучуа (Чукотка). Во всех случаях сохранился волосяной покров, изучение которого обогатит знание биологии и среды обитания животных в ледниковом периоде.

Цель данной работы состоит в изучении микроструктуры волосяного покрова первобытного бизона с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) для выявления адаптивных особенностей волос, что вносит элемент научной новизны в настоящее исследование. Объектами исследования послужили материалы с северо-востока России, из коллекции Музея ледникового периода (МЛП; IAM, Ice Age Museum).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучены два образца волосяного покрова ископаемых бизонов из коллекции Музея ледникового периода (МЛП):

1) МЛП F-117 (далее – образец 1) взят с фрагмента шкуры первобытного бизона (Рис. 2), найденной в 2004 г. Павлом Ефимовым в нижнем течении р. Тирехтях (Якутия). Геологический возраст – поздний плейстоцен.

2) МЛП F-3246/1 (далее – образец 2) – волосы (Рис. 3) с неполной туши взрослого первобытного бизона (предположительно самки), найденной в

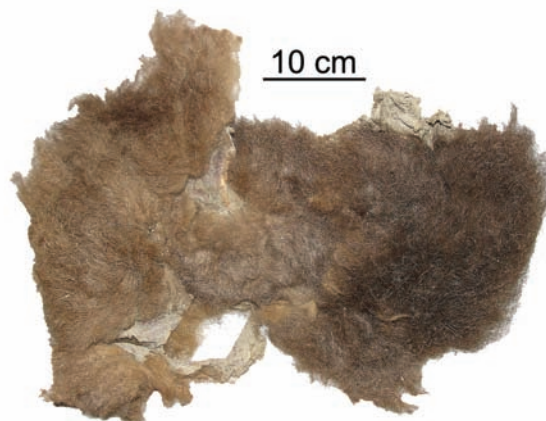


Рис. 2. Фрагмент шкуры первобытного бизона с р. Тирехтях, Якутия (образец 1; МЛП F-117).

Fig. 2. A skin fragment of the ancient bison from the Tirekhtyakh River, Yakutia (specimen 1; IAM F-117).

2012 г. жителем г. Билибино Аркадием Репиным в устье р. Раучуа (Чукотка). При обнаружении туша была покрыта шерстью, которая, однако, из-за оттаивания и проливного дождя к моменту сбора останков сошла полностью. После транспортировки в Москву «руно» частично сохранило связанное расположение пластов и отдельных прядей. Объём массы волос со шкуры бизона составляет около 50 л в высушенном виде. Радиоуглеродный возраст, определенный по фрагменту шкуры, составил 8030 ± 70 BP (SPb-743) (Кириллова и др. в печати). Это – самая поздняя находка трупа первобытного бизона.

В массе волос удаётся выделить четыре основные группы, отличающиеся по длине, жёсткости, толщине и цвету. С трёх из них взяты пробы волос для исследования. Первая группа: длинные (до 42 см) жёсткие чёрные пряди (проба 1, Рис. 3А). Вторая группа: чёрные, жестковатые, слегка вьющиеся «локоны» длиной до 16 см с коричневатым подшёрстком у основания (проба 2, Рис. 3В). Третья группа: рыжеватые, слегка волнистые, мягкие пряди с более плотными жёсткими чёрными волосами, длиной до 7 см (проба 3, Рис. 3С). Четвёртая группа: коричнево-чёрные или тёмно-серые мягкие волосы длиной до 7–9 см. Волосы второй, третьей и четвёртой групп составляют основную массу сохранившегося волосяного покрова.

Пробы волос разобраны на категории в зависимости от длины, толщины и конфигурации стерж-

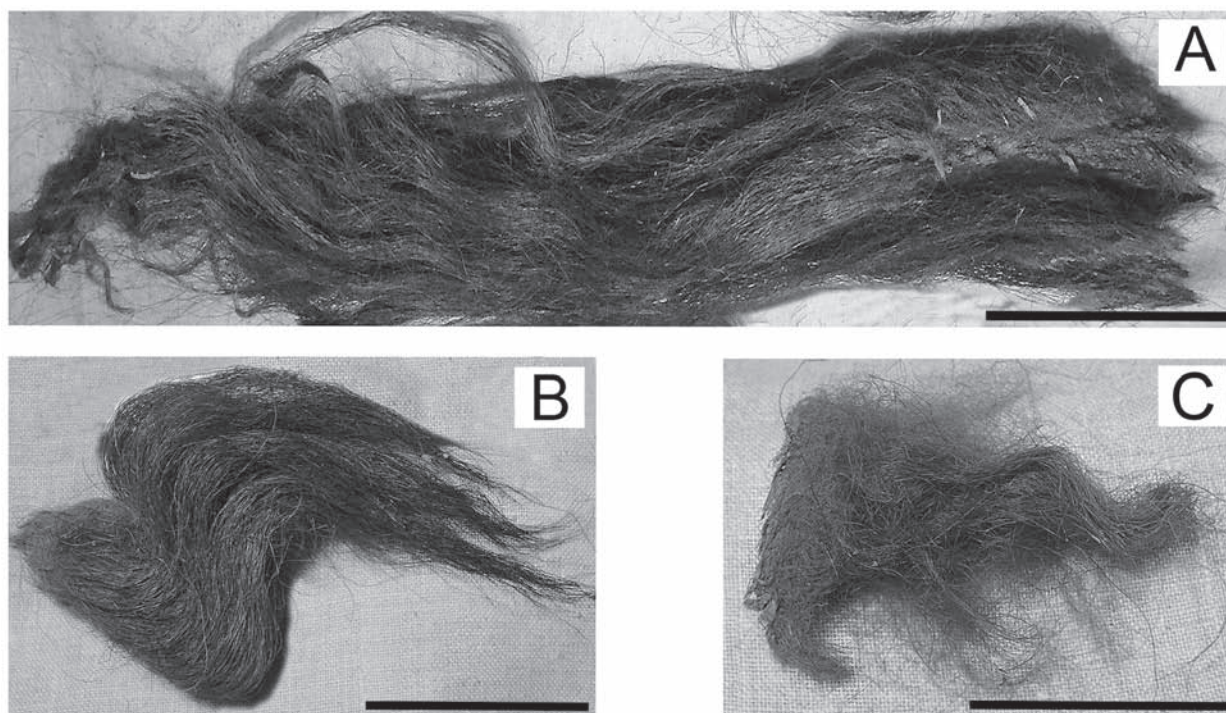


Рис. 3. Типы пучков шерсти первобытного бизона с р. Раучуа, Чукотка (образец 2; МЛП F-3246/1): А – прядь длиной до 42 см чёрных жёстких волос (проба 1); В – чёрный «локон» длиной до 16 см с коричневатым подшёрстком у основания (проба 2); С – рыжеватые слегка волнистые мягкие волосы длиной до 7 см (проба 3).

Fig. 3. Types of hair wispers of the ancient bison from the Rauchua River, Chukotka (specimen 2; IAM F-3246/1): A – the wisp of black strong hairs up to 42 cm in length (probe 1); B – the black «strand» up to 16 cm in length with brown undercoat near the base of the strand (probe 2); C – the reddish and slightly waved soft hairs up to 7 cm in length (probe 3).

ня, изучены в светооптическом микроскопе «Ампливал» (VEB Carl Zeiss, Jena) с использованием окуляра $\times 7$ и объективов $\times 10$; $\times 20$ в сканирующих электронных микроскопах JSM 840 A (Япония) и «TESCAN» (Чехия) (СЭМ). Для СЭМ волосы отмыты и обезжирены в шампуне, затем промыты в дистиллированной воде, проведены по возрастающим спиртам. Продольные и поперечные срезы были сделаны острым бритвенным лезвием и наклеены на предметные столики с помощью бесцветного лака. Подготовленные препараты напылены золотом методом ионного напыления на установке EdwardsS-150 A (Великобритания), просмотрены и сфотографированы в СЭМ при ускоряющем напряжении 15 кВ. Электронограммы сделаны с продольных и поперечных срезов основания и середины стержня, а также с поверхности кутикулы вдоль стержня от основания до середины или вершины. Их обработка проведена с помощью программы Adobe Photoshop CS2.

Орнамент кутикулы прорисован ввиду ее значительного повреждения.

Поскольку шерсть находится отдельно от кожи, такая важная информация, как сезонность покрова, не может быть определена уверенно. Однако небольшое количество и малые размеры колтунов, характерных для зимы и весны, а также относительно негустые клоки шерсти, сошедшие связными клоками, позволяют предположить, что волосяной покров бизона, скорее, соответствует диапазону времени от лета до зимы. Несомненно, сезонные изменения и половозрастные особенности в шёрстном покрове ископаемого бизона достойны отдельного исследования при наличии соответствующих материалов.

Определение топографической связи сохранившейся шерсти, собранной отдельно от шкуры, с телом зверя на первых порах также вызвало некоторые затруднения. Однако использование описаний находок первобытного бизона с рек Ин-

дигирка, Виллой, Яна, окрестностей г. Файрбенкс, Аляска, и материалов по рецентным бизону (*Bison bison* L., 1758) и зубру (*B. bonasus* L., 1758) (Соколов и др. 1979; Флёров 1977; Guthrie 1990) (Рис. 1А–С) позволило предположить следующее. Образец 1 представляет собой фрагменты шкуры со спины или боков зверя. Образец 2 включает шерсть с разных участков тела, кроме головы и шеи. Волосы первой группы, судя по их длине, толщине и жёсткости, а также угольно-чёрному цвету, явно соответствуют хвосту. Волосы второй группы («локоны») могли покрывать нижнюю часть туловища. Рыжеватые пряди, по-видимому, в основном происходят с боков и спины, а коричнево-черные и темно-серые, скорее всего, – подшерсток с разных участков тела.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Образец 1. В изученной пробе дифференцированы направляющие волосы, остевые волосы двух размерных порядков и пуховые волосы (Табл. 1). Все они отличаются по окрасу, длине и толщине стержня, что и позволило выявить разные категории. Наиболее сильно пигментированы направляющие волосы, а самые светлые – ости II и пуховые. Верхний ярус шёрстного покрова образуют редко растущие направляющие волосы, средний ярус – вкуче ости I и ости II, а нижний густой подшерсток состоит из многочисленных относительно коротких пуховых волос. Конфигурация стержня сходна у направляющих и остевых волос всех категорий – волнистый стержень цилиндрический, немного уплощённый, наиболее расширен в верхней половине стержня, но отчетливая гранна (наибольшее локальное утолщение) отсутствует (Рис. 4А, В). Лишь пуховые волосы имеют правильную цилиндрическую форму на всем протяжении волнистого стержня. Число «волн» изменяется от 2–3 у направляющих волос до 5–6 у пуха (Табл. 1).

Сердцевина развита средне, лучше всего в направляющих волосах (до 70% толщины стержня), и, соответственно, корковый слой довольно толстый у остей всех порядков (Табл. 1, Рис. 4). В пуховых волосах она отсутствует (Табл. 1), а корковый сильно разрыхлен, по-видимому, в результате мацерации (Рис. 5А, В). Сердцевинный канал тянется по центру стержня в выпрямленных участках стержня, а в области «волны» он

сдвинут к вентральной стороне, так что кора наиболее утолщена на противоположной дорсальной стороне стержня, что, безусловно, служит для улучшения прочностных свойств стержня на его дорсальной стороне – гребне «волны». В большинстве участков стержня сердцевина разрушена, но в некоторых фрагментах она всё же сохранилась (Рис. 4А, С, D). Сердцевина толстостенная ячеистая, в направляющем волосе ее полиморфные полости достигают относительно крупных размеров (до 8 μm) и разделены толстыми перегородками. Эти перегородки лишены перфораций, некоторые из них имеют немногочисленные пальцевидные выросты, направленные в полости (Рис. 4Е). У остей I сердцевина отличается тем, что имеет сравнительно мелкие округлые (диаметром не более 3 μm) полости, разделенные утолщенными или даже листовидными перегородками (Рис. 4F).

Кутикула колецвидного типа (одна чешуйка не охватывает стержень полностью) (Рис. 6). Орнамент образован крупными, неширокими чешуйками, свободный край которых – гладкий в основании стержня и выше середины стержня, но сильно изломан в расширенной середине стержня. Конфигурация и размеры чешуек сильно варьируют. В основании направляющего волоса встречаются мелкие чешуйки-вставки треугольной формы (Рис. 6А), а выше середины стержня остей I чешуйки лежат не строго поперек стержня, а под углом 20–35°. На поверхности некоторых чешуек различимы неглубокие складки. На направляющих волосах относительная высота чешуек (к ширине волоса) наибольшая в основании стержня (1 : 3.3 \pm 0.6; $n = 6$), а выше она уменьшается в 1.5–2 раза (1 : 6.2 \pm 2.1; $n = 8$), т.е. в середине стержня чешуйки уплощаются. У остей I выявлена такая же закономерность – относительная высота чешуек соответственно 1 : 2.2 \pm 0.8 ($n = 7$) и 1 : 4.5 \pm 1.3 ($n = 4$). У пуховых волос кутикула полу- или колецвидная (одна чешуйка обертывает стержень наполовину или полностью). Чешуйки однотипные и относительно крупнее, чем таковые на остевых волосах. Они имеют гладкий, слегка волнистый свободный край (Рис. 5С, Е). Их относительная высота (1 : 1.2 \pm 0.2; $n = 6$) почти не варьирует вдоль стержня, оставаясь неизменной даже в местах перегибов.

Образец 2. Проба 1. Обнаружено несколько пучков волос: самые длинные – до 35 см, а более короткие – длиной до 28 см. С одного из пучков

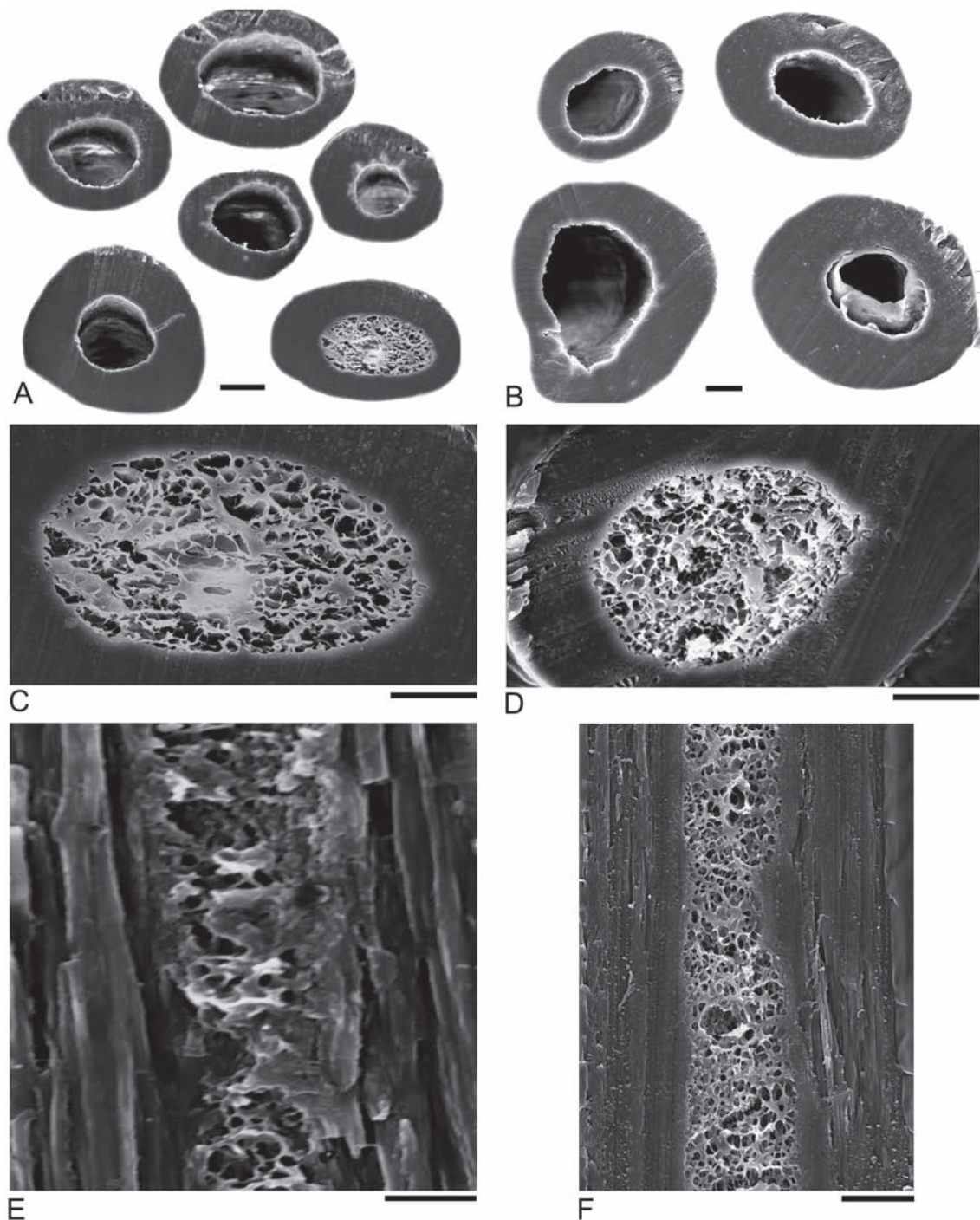


Рис. 4. Микроструктура направляющих и остевых волос первобытного бизона с р. Тирехтыях (образец 1; МЛП F-117); трансверсальные срезы разных участков стержня: А, С – направляющий волос; В, D – ость I; продольные срезы стержня: E – направляющий волос; F – ость I. СЭМ. Масштабная линейка = 10 μm .

Fig. 4. Microstructure of guard and zigzag hairs of the ancient bison from the Tirekhtyakh River (specimen 1; IAM F-117); transversal sections of different parts of the shaft: A, C – a guard hair; B, D – a zigzag hair I; longitudinal sections of the shaft: E – a guard hair; F – a zigzag hair I. SEM. Scale bar = 10 μm .

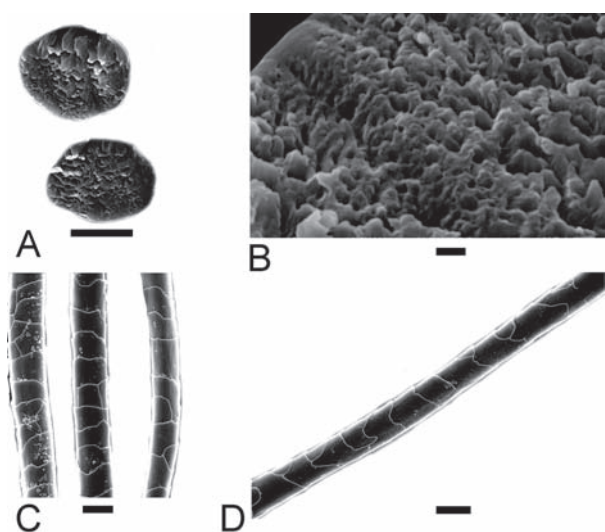


Рис. 5. Микроструктура пухового волоса первобытного бизона с р. Тиректыях (образец 1; МЛП F-117): А, В – трансверсальные срезы разных участков стержня; С – кутикула вдоль стержня от основания к середине стержня и выше в зоне изгиба (слева направо); D – то же в зоне изгиба стержня (прорисовка электронограмм). СЭМ. Масштабная линейка = 10 μm (А, С, D), 1 μm (В).

Fig. 5. Microstructure of woolly hairs of the ancient bison from the Tirektyakh River (specimen 1; IAM F-117): А, В – transversal sections of different parts of the shaft; С – cuticle along the shaft from the base to the middle of the shaft and above in the zone of bend (from left to right); D – the same in the zone of bend of the shaft (drawing on the electronic grafts). SEM. Scale bar = 10 μm (А, С, D); 1 μm (В).

(Рис. 1А) и взята проба – фрагменты волос. Строение наиболее многочисленных, самых длинных и толстых направляющих волос, действительно, напоминает строение волос хвоста (например, изученного нами у лошадей – Чернова и др. 2011). Они имеют слегка волнистый правильный цилиндрический стержень (Табл. 1; Рис. 7А). На тотальном препарате направляющего волоса сердцевина не видна из-за сильной пигментации волоса; в СЭМ она различима, развита средне (Табл. 1). Сердцевинный тяж имеет правильную цилиндрическую форму, но располагается не строго по центру волоса, а сдвинут к одной из сторон (Рис. 7А). Строение сердцевины описать не удалось, так как она полностью разрушена; лишь на продольном срезе волоса видны остатки перегородок сердцевинных полостей (Рис. 7В). Фрагменты остей I имеют темно-бурый цвет, их стержень образует 2–3 крупные «волны». Эти волосы немного тоньше направляющих (Табл. 1), особенно

на изгибах. Сердцевина развита средне. В области изгиба сердцевинный тяж сдвинут к вентральной стороне. Ости II и ости III более светлые, короче и тоньше остей I, более извиты, со средне- или слабо развитой, иногда фрагментарной сердцевиной (Табл. 1).

Кутикула направляющих волос некольцевидная, уплотнённая; чешуйки вытянуты поперек стержня или располагаются под небольшим углом (Рис. 7С, Е). Свободные края чешуек относительно гладкие, слабоволнистые. Относительная высота составляет $1 : 9.4 \pm 1.4$ ($n = 10$), что значительно меньше, чем у направляющих волос предыдущей пробы. Таким образом, кутикула волос «хвоста» более мелкая и нежная, и менее повреждена, чем кутикула направляющих волос предположительно с туловища бизона.

Помимо волос бизона, в пробе обнаружены прямые, тонкие (23–34 μm) и короткие (до 2 мм) волоски с тонкой заострённой вершиной, заполненные одно- двухрядной сердцевиной, занимающей 80–90% стержня. Местами сердцевинные полости содержат тёмный пигмент. Эти волосы напоминают таковые у грызунов (возможно, они успели полакомиться останками бизона).

Проба 2. Шерсть, практически локон, окрас почти черный, длина около 16 см. У основания локона видна сероватая подпушь (Рис. 2В). Дифференцированы направляющие волосы, ости трех порядков и пуховые волосы двух порядков (Табл. 1). Наиболее многочисленны черные направляющие волосы – значительной толщины, со слегка волнистым стержнем и среднеразвитой сердцевиной. Ости I – III имеют извитой стержень, с 2–3 (у остей III – до 5) волнообразными изгибами – «волнами». Тёмно-бурый окрас остей I постепенно переходит в оттенки светло-бурого у остей II – III порядков. Толщина их стержня также постепенно уменьшается, как и средняя степень развития сердцевины (Табл. 1). На тотальном препарате ости I различимы толстые поперечные перегородки, разделяющие сердцевинный тяж. Последний сдвинут в сторону стержня с меньшей кривизной, так что корковый слой утолщён на гребне «волны». Поперечники направляющих и остевых волос I овальной формы (Рис. 8А, В); следовательно, стержни волос – незначительно уплощённые. Сердцевина развита средне (Табл. 1), а сердцевинный канал проходит не по центру стержня.

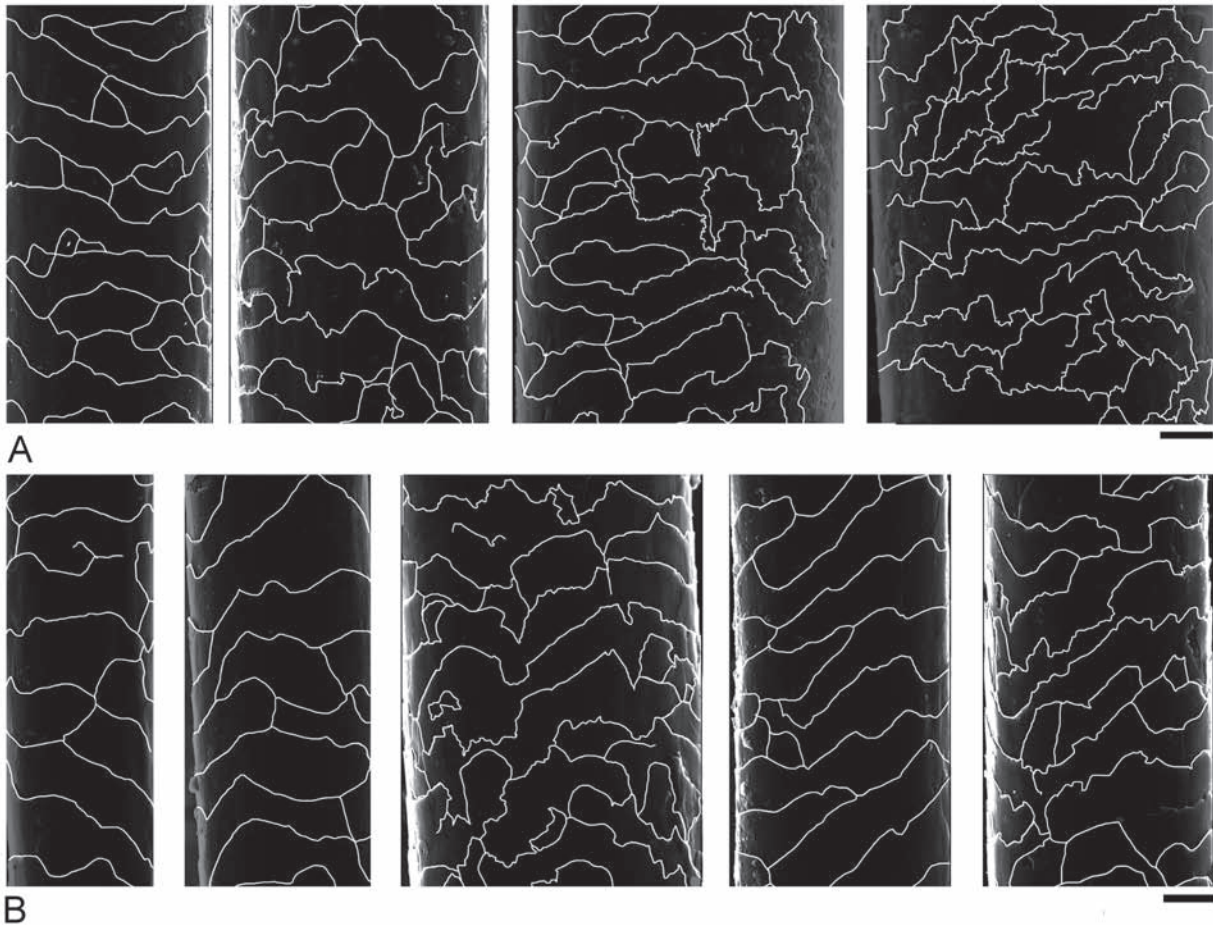


Рис. 6. Кутикула направляющих и остевых волос первобытного бизона с р. Тирехтыях (specimen 1; МЛП F-117): А – направляющий волос, по стержню от основания до середины (слева направо); В – ость I, по стержню от основания к середине и выше (слева направо). СЭМ. Прорисовка электронограмм. Масштабная линейка = 10 μm .

Fig. 6. Cuticle of guard and zigzag hairs of the ancient bison from the Tirekhtyakh River (specimen 1; IAM F-117): А – a guard hair, along the shaft from the base to the middle (from left to right); В – a zigzag hair I, along the shaft from the base to the middle and above (from left to right). SEM. Drawing on electronic grafts. Scale bar = 10 μm .

Полукольцевидная кутикула направляющих и остевых волос такая же, как у волос в образце 1. Чешуйки лежат поперек или под углом к поперечной оси стержня (Рис. 8Е, F). Они относительно крупнее в основании стержня и уплощаются в его середине, соответственно $1 : 2.5 \pm 0.5$; $n = 7$ и $1 : 5.8 \pm 1.2$; $n = 8$.

Светло-серые пуховые волосы двух порядков отличаются сильной извитостью (до 6–7 изгибов по стержню), небольшой толщиной, отсутствием сердцевинки, тонкой (5 μm) прямой длинной игловидной вершиной. Сердцевина отсутствует (Рис. 8С). Кутикула пуховых волос полукольцевидная, образована относительно крупными чешуйками

($1 : 2.2 \pm 0.7$; $n = 7$), конфигурация которых варьирует, а расположение не строго поперек стержня, а под углом 20–30° (Рис. 8Е).

Проба 3. Подшёрсток (подпушь), окрас светло-коричневый, длина около 7 см (Рис. 2В). Обнаружены направляющие волосы, остевые волосы трех порядков и пуховые волосы двух порядков (Табл. 1). Чёрные толстые направляющие встречаются крайне редко, имеют слабо извитой ровный утолщённый стержень со среднеразвитой сердцевинкой (Табл. 1). Ости I – III – более светлые, буроватые, с волнистым (2–3 «волны») стержнем. Их толщина и степень развития сердцевинки уменьшаются соответственно возрастанию выделенной катего-

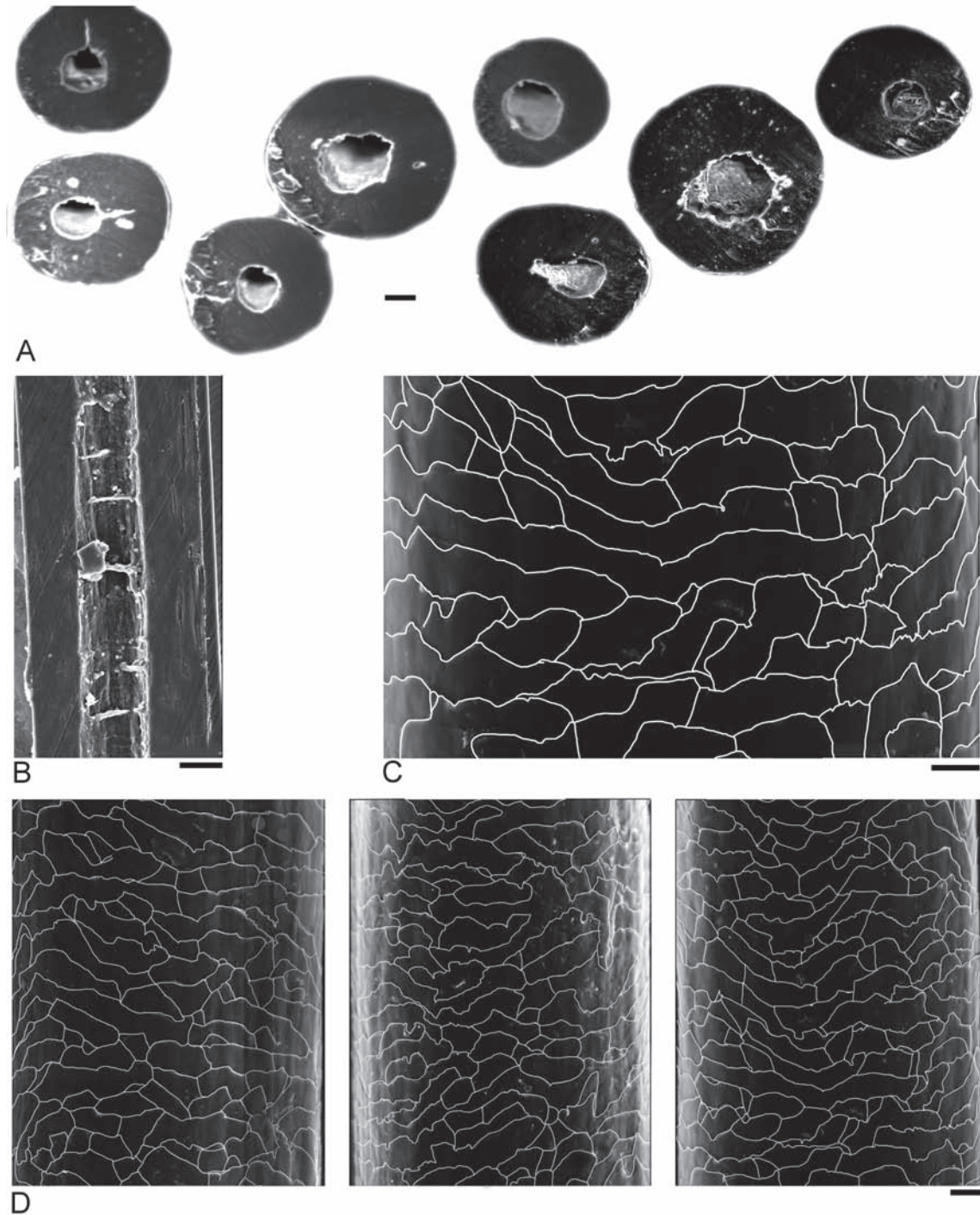


Рис. 7. Микроструктура фрагмента направляющего волоса «хвоста» первобытного бизона с р. Раучуа (образец 2; МЛП F-3246/1; проба 1): А – трансверсальные срезы разных участков стержня; В – продольный срез середины стержня; С–D – кутикула разных участков стержня (прорисовка электронограмм). СЭМ. Масштабная линейка = 20 μm (А, В); 10 μm (С–D).

Fig. 7. Microstructure of the guard hair's fragment from "the tail" of the ancient bison from the Rauchua River (specimen 2; IAM F-3246/1; probe 1): А – transversal sections of different parts of the shaft; В – longitudinal section of middle of the shaft; С–D – cuticle from different parts of the shaft (drawing of electronic grafts). SEM. Scale bar = 20 μm (А, В); 10 μm (С–D).

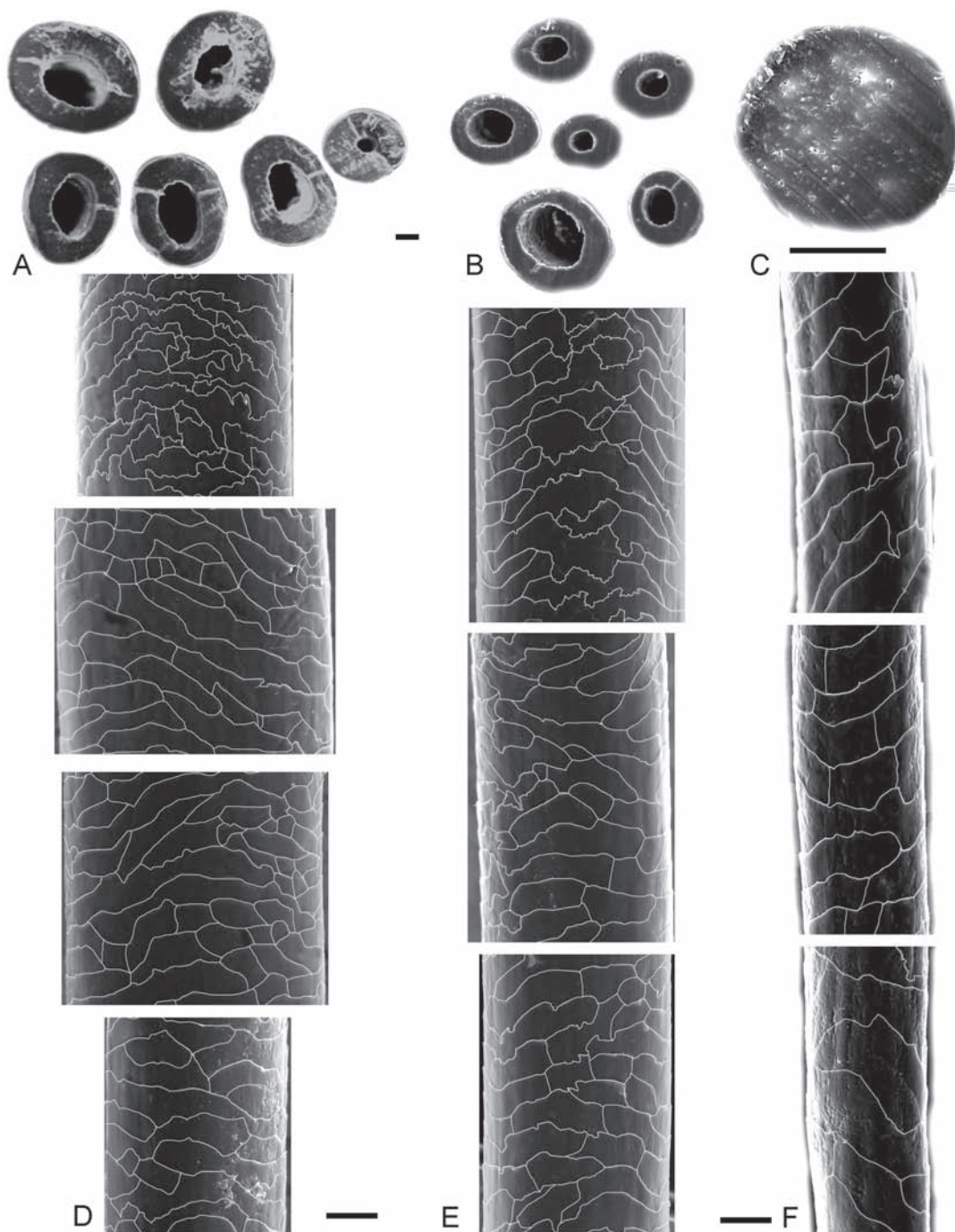


Рис. 8. Микроструктура направляющих и остевых волос первобытного бизона с р. Раучуа (образец 2; МЛП F-3246/1; пробы 2 и 3); трансверсальные срезы разных участков стержня: А – направляющий волос; В – ость I; С – пуховой волос; кутикула по стержню от основания до середины стержня и выше (прорисовка электронограмм): D – направляющий волос; E – ость I; F – пуховой волос. СЭМ. Масштабная линейка = 25 μ m.

Fig. 8. Microstructure of guard and zigzag hairs of the ancient bison from the Rauchua River (specimen 2; IAM F-3246/1; probes 2 and 3); transversal sections of different parts of the shaft: A – a guard hair; B – a zigzag hair I; C – a woolly hair; cuticle along the shaft from the base to the middle and above (drawing on electronic grafts): D – a guard hair; E – a zigzag hair I; F – a woolly hair. SEM. Scale bar = 25 μ m.

Таблица 1. Морфометрия фрагментов волос разных категорий ископаемых бизонов (мм, максимальные значения, $n = 10$).
Table 1. Morphometry of the hairs' fragments of different categories of the ancient bison (mm, maximum values, $n = 10$).

Образец (Specimen)	Категория волоса (Categories of hairs)	Окрас (Coloration)	Конфигурация стержня (Shaft configuration)	Длина растянутого стержня, см, <i>lim</i> (Length of a stretched shaft, cm, <i>lim</i>)	Толщина в верхней половине стержня, μm , <i>lim</i> (Width of the upper half of the shaft, μm , <i>lim</i>)	Толщина сердцевины в верхней половине стержня, % (Width of the medulla in the upper half of the shaft, % of the shaft width)	
1 (IAM F-117)	Направляющие (Guard hair)	Темно-бурый (Dark brown)	Цилиндрическая, утолщенная в верхней половине стержня, незначительно уплощенная, волнистая, с 2-3 изгибами (Cylindrical, wider in the upper half of the shaft, slightly flattened, coiled, with 2-3 bends)	15-17	90-124	60-70	
				Ость I (Zigzag hair I)	10-13	90-100	40-58
				Ость II (Zigzag hair II)	13-15	45-56	20-30
				Пух (Wooly hair)	5-7	11-23	Отсутствует (Absent)
2 (IAM F-3246/1), проба 1 (probe 1)	Направляющие (Guard hair)	Черный (Black)	Правильная, цилиндрическая, слегка извитая, одинаковой толщины (Regular, cylindrical, slightly coiled, with similar width along the shaft)	Фрагмент, 21-23 (A fragment)	147-158	40-50	
				Фрагмент, 15-17 (A fragment)	113-124	30-45	
	Ость I (Zigzag hair I)	Темно-бурый (Dark brown)	Правильная, цилиндрическая, с 2-3 изгибами (Regular, cylindrical, with 2-3 bends)	Фрагмент, 13-16 (A fragment)	79-90	20-30	
				Фрагмент, 10-13 (A fragment)	56-68	15-20, иногда фрагментарна (Sometimes fragmental)	
	Ость II (Zigzag hair II)	Светло-бурый (Light brown)	То же, с 3-4 изгибами (The same, with 3-4 bends)	То же (The same)	Фрагмент, 8-10 (A fragment)	34-45	Отсутствует (No)
					То же (The same)		
Ость III (Zigzag hair III)	Светло-серый (Light greyish)	То же (The same)	То же (The same)				
Пух (Wooly hair)	То же (The same)	То же (The same)	То же (The same)				

Таблица 1 (Продолжение).
Table 1 (Continued).

Образец (Specimen)	Категория волоса (Categories of hairs)	Окрас (Coloration)	Конфигурация стержня (Shaft configuration)	Длина растянутого стержня, см, <i>lim</i> (Length of a stretched shaft, cm, <i>lim</i>)	Толщина в верхней половине стержня, μm , <i>lim</i> (Width of the upper half of the shaft, μm , <i>lim</i>)	Толщина сердцевины в верхней половине стержня, % (Width of the medulla in the upper half of the shaft, % of the shaft width)
2 (IAM F-3246/1), проба 2 (probe 2)	Направляющий (Guard hair)	Черный (Black)	Правильная, цилиндрическая, слабо извитая (Regular, cylindrical, slightly coiled)	Фрагмент, 14–15 (A fragment)	113–203	45–55
	Ость I (Zigzag hair I)	Темно-бурый (Dark brown)	То же, с 2–3 крупными изгибами (The same, with 2–3 large bends)	Фрагмент, 13–14 (A fragment)	90–146	46–54
	Ость II (Zigzag hair II)	Светло-бурый (Light brown)	То же (The same)	Фрагмент, 10–11 (A fragment)	90–113	45–50
	Ость III (Zigzag hair III)	То же (The same)	То же, с 4–5 мелкими изгибами (The same, with 4–5 small bends)	Фрагмент, 8–9 (A fragment)	79–90	38–43
	Пух I (Wooly hair I)	Светло-серый (Light grey)	То же, с 6–7 мелкими изгибами (The same, with 6–7 small bends)	Фрагмент, 6–7 (A fragment)	34–45	Отсутствует (No)
2 (IAM F-3246/1), проба 3 (probe 3)	Пух II (Wooly hair II)	То же (The same)	То же (The same)	Фрагмент, 6–7 (A fragment)	17–23	То же (The same)
	Направляющий (Guard hair)	Черный (Black)	Правильная, цилиндрическая, слабо извитая (Regular, cylindrical, slightly coiled)	Фрагмент, 6–7 (A fragment)	105–113	50–55
	Ость I (Zigzag hair I)	Светло-коричневый (Light brown)	То же, с 2–3 крупными изгибами (The same, with 2–3 large bends)	Фрагмент, 4–5 (A fragment)	90–101	50–55
	Ость II (Zigzag hair II)	То же (The same)	То же, с 4–5 крупными изгибами (The same, with 4–5 large bends)	То же (The same)	45–56	30–40
	Ость III (Zigzag hair III)	То же (The same)	То же (The same)	То же (The same)	34–45	38–45
2 (IAM F-3246/1), проба 3 (probe 3)	Ость IV (Zigzag hair IV)	То же (The same)	То же (The same)	То же (The same)	45–56	Фрагментарная (Fragmental)
	Пух I (Wooly hair I)	Песочный (Sand color)	То же, с 5–6 мелкими изгибами (The same, with 5–6 small bends)	Фрагмент, 3–4 (The same)	34–45	Отдельные "клетки" (Individual "cells")
	Пух II (Wooly hair II)	То же (The same)	То же (The same)	То же (The same)	34–40	Отсутствует (Absent)

рии волос. У волос всех категорий сердцевинный тяж сдвинут по стержню в сторону наименьшей кривизны «волны». Ости IV отличаются наличием не сплошного сердцевинного тяжа, а лишь фрагментарной сердцевины. Светлые пуховые I и II имеют сильно извитой стержень, отличаются лишь толщиной (Табл. 1). Сердцевина в них отсутствует, однако в пуховых I редко встречаются мелкие полости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Волосной покров первобытных бизонов отличается хорошей дифференциацией, так как состоит из нескольких различных категорий волос, которые формируют многоярусную структуру с плотным подшёрстком. Безусловно, термоизоляционные свойства ярусного волосяного покрова очень высоки. Поскольку конфигурация волос всех категорий сходна – их стержень имеет несколько волнообразных изгибов, то высота шёрстного покрова может значительно изменяться за счет сжатия или растягивания стержней волос (например, под воздействием ветра, снега, дождя, трения и т.д.). Этот механизм способствует мобильному изменению как высоты, так и плотности шерсти и ее воздушной прослойки, а, следовательно, и степени термоизоляции. Причем количество «волн» увеличивается у более густо растущих пуховых волос подшёрстка примерно в 2 раза против такового у ости верхних ярусов (соответственно 5–6 волн у пуха и 2–3 у ости I), т.е. чем ближе к поверхности тела, тем более мощной становится тепловая защита.

Особенности дифференциации и плотности шёрстного покрова, а также спиральная конфигурация стержней волос у бизонов вполне обеспечивали хорошую термоизоляцию, поэтому их внутренняя архитектура более направлена на усиление механической прочности. О последнем свидетельствует незначительное уплощение стержня волос туловища, относительно умеренная толщина сердцевинного слоя и значительное утолщение коркового слоя, особенно на дорсальной (наружной) стороне. Очевидно, что волосы хвоста подвергаются меньшей механической нагрузке с постоянным вектором (например, давление сверху вниз) и поэтому их стержень имеет правильную цилиндрическую форму. Отодвига-

ние сердцевинного канала на вентральную сторону (направленную к поверхности тела) стержня приводит к утолщению коркового защитного слоя на дорсальной стороне волоса, наиболее сильно страдающей от механической нагрузки, и приводит к спиральной конфигурации стержня.

Волосной покров первобытного бизона дифференцирован сходно с таковым у рецентного зубра (Соколов и др. 1979), и конфигурация основных категорий волос сходна у обоих видов. Надо отметить, что редкие, самые крупные и темные волосы бизона и зубра могут быть отнесены к категории направляющих волос достаточно условно, так как они имеют довольно волнистый стержень без выраженной грани или перегиба апикальной части, накрывающей волосы нижележащего яруса. Можно их считать и остевыми волосами I. Сравнение показывает, что волосной покров первобытного бизона более дифференцирован, чем у зубра и рецентного бизона, так как в нем имеется большее количество категорий остевых и пуховых волос. У зубра толщина направляющих волос достигает 132 μm , ости I – 61–131 μm , ости II – 47–92 μm , а пуховых – 22–62 μm (Соколов 1973; Соколов и др. 1979). У рецентного бизона из Приокско-Террасного заповедника соответственно 123 μm у направляющих, 84–123 μm – у ости I и 39–50 μm – у пуховых (Соколов 1973; Соколов и др. 1979). У американского бизона толщина направляющих волос изменяется от 60 μm до 110 μm (Alaska fur ID project 2013). У изученных нами первобытных бизонов толщина направляющих волос значительно превышает таковую у этих видов, варьируя от 90 до 203 μm . Ости I также толще – 90–146 μm ; ости II – 45–113 μm а пуховые волосы более тонкие – 17–45 μm (Табл. 1). Очевидно, что ископаемые бизоны имели более толстые направляющие и остевые волосы, но более тонкие и нежные пуховые волоски по сравнению со сравниваемыми рецентными видами, т.е. обладали более плотным волосяным покровом, что особенно характерно для подпуши.

Что касается степени развития сердцевины в волосах первобытного бизона, зубра и рецентного бизона, то известно ее среднее значение для остевых волос и фрагментарность или отсутствие в пуховых волосах. Так, у зубра сердцевина занимает от 20 до 50% толщины стержня, у бизона из Приокско-Террасного заповедника – от 14 до 55% (Соколов 1973; Соколов и др. 1979). У амери-

канского бизона сердцевина имеет толщину 35 μm и занимает 38% толщины стержня, а пуховые волосы сердцевину не имеют (Alaska fur ID project 2009). У изученных нами бизонов степень развития сердцевины в остевых и пуховых волосах в целом такая же (Табл. 1). Исключением служат крупные направляющие волосы образца 1, у которых сердцевина может занимать до 70% толщины стержня (Табл. 1). Вероятно, все же у первобытного бизона сердцевина была развита немного сильнее, чем у рецентных видов; следовательно, и термоизоляционные свойства волос были лучше. Сравнение максимальной толщины пуховых волос у первобытного (до 45 μm) и американского бизона (до 35 μm) (Alaska fur ID project 2009) свидетельствует о том, что пуховые волосы у первого были толще, чем у второго.

Архитектоника сердцевины также показывает ее механическую прочность в ущерб термоизоляционным свойствам. Воздухоносные полости довольно мелкие, а перегородки между ними утолщенные. Такая «толстостенная» сердцевина характерна для волос представителей Bovinae (Чернова и Целикова 2004; Чернова и др. 2011). Сравнение сердцевин первобытного бизона и зубра показывает большое сходство ее архитектуры и топологии (Рис. 9), свидетельствуя о близком родстве этих двух представителей подсемейства Bovinae Gray, 1821. Кроме того, у американского бизона, как и у изученных нами первобытных бизонов, сердцевинный канал проходит не по центру стержня (Alaska fur ID project 2009).

Орнамент кутикулы и конфигурация чешуек сходны у волос основных категорий во всех трех изученных нами образцах, а также с этими паттернами у зубра и рецентного бизона (Соколов и др. 1979; Чернова и Целикова 2004; Alaska fur ID project 2009) и, видимо, характерны для представителей подсемейства Bovinae. Относительная высота чешуек (к толщине стержня) в середине стержня остевых волос у рецентных зубра и бизона (1 : 5.8 – 1 : 6.7) (Соколов 1973) немного меньше, чем в середине стержня волос первобытного бизона (1 : 4.5 – 1 : 6.2).

ВЫВОДЫ

1. При общем сходстве строения волосяного покрова первобытного бизона, рецентного бизона и зубра вымерший *Bison priscus* обладал более

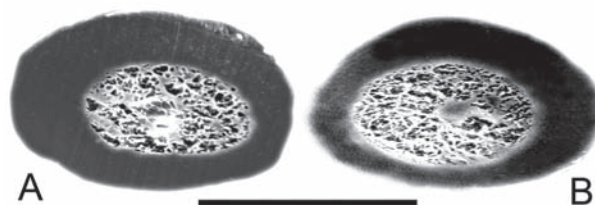


Рис. 9. Трансверсальные срезы ости I первобытного бизона (А) и рецентного зубра (В). СЭМ. Масштабная линейка = 100 μm .

Fig. 9. Transversal sections of a zigzag hair I of the ancient *Bison priscus* (A) and a recent *B. bonasus* (B). SEM. Scale bar = 100 μm .

плотной и сильнее дифференцированной шерстью, которая состояла из двух основных ярусов; особенно сильно развита подпушь, отдельные спиральные волоски которой собраны в плотную демпфирующую подушку наподобие войлока («свойлачиваются»).

2. Конфигурация стержней направляющих, остевых и пуховых волос в целом сходна у этих трех представителей Bovinae. Она отличается слабой извитостью направляющих волос, отсутствием локального расширения стержня (гранны), волнообразными изгибами остевых и особенно пуховых волос. Степень извитости стержня увеличивается примерно в 2 раза в нижнем ярусе по сравнению с волосами верхнего яруса. Такая конфигурация обеспечивает отличные термоизоляционные и демпфирующие свойства волосяного покрова.

3. Волосы первобытного бизона обладают механической прочностью за счет сильного развития коркового слоя в ущерб толстостенной сердцевине и сдвигания сердцевинного тяжа на вентральную сторону волоса, что аналогично волосам зубра.

4. Орнамент полу- или кольцевидной кутикулы и конфигурация ее чешуек сходны у первобытного бизона, рецентного бизона, зубра и домашней коровы, что позволяет считать эти паттерны специфичными для подсемейства Bovinae. Они 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 и складчатыми чешуйками обладал ископаемый бизон.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта президента Российской Федерации для ведущих научных школ (№ 5928.2012.4) и ООО «НАШ «Ледниковый период». Авторы благодарны Ф.К. Шидловскому за предоставление материалов для исследования, Т.Н. Целиковой – за техническую помощь.

ЛИТЕРАТУРА

- Верецагин Н.К. (ред.). 1981.** Магаданский мамонтонок. Наука, Ленинград, 296 с.
- Гарутт В.Е. 2001.** Двести лет со времени установления вида шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). В кн.: А.Ю. Розанов (Ред.). Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. ГЕОС, Москва: 7–21.
- Гарутт Н.В. 2001.** К истории изучения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). В кн.: А.Ю. Розанов (Ред.). Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. ГЕОС, Москва: 22–33.
- Кириллова И.В., Занина О.И., Кулькова М.А., Лаптева Е.Г., Трофимова С.С., Чернова О.Ф., Шидловский Ф.К. и Косинцев П.А. В печати.** Первая находка мёрзлой туши голоценового бизона (*Bison priscus* Vojanus, 1827) на Чукотке. Доклады Российской Академии наук, серия биологическая.
- Лазарев П.А. 1980.** Условия захоронения скелетных и трупных остатков плейстоценовых млекопитающих. В кн.: Возин В.Ф. (Ред.). Кайнозой восточной Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР: 45–53.
- Лазарев П.А. 2002.** Кадастр местонахождений фауны млекопитающих позднего кайнозоя Якутии. Наука, Новосибирск, 55 с.
- Лазарев П.А., Григорьев С.Е., Плотников В.В. и Савинов Г.Н. 2011.** Находки уникальных останков туш лошади и бизона в Верхоянском районе Якутии. *Проблемы региональной экологии*, 4: 13–18.
- Мазепа В.С., Смирнов Н.Г., Веливецкая Т.А., Кияшко С.И., Игнатьев А.В. и Косинцев П.А. 2010.** Изотопный состав углерода и азота шерсти Монгоченского мамонта. Динамика экосистем в голоцене. Материалы 2-й Российской научной конференции. Екатеринбург: 123–128.
- Соколов В.Е. 1973.** Кожный покров млекопитающих. Наука, Москва, 487 с.
- Соколов В.Е. 1979.** Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология. Наука, Москва: 496.
- Сумина Е.Б. 1977.** Гистологическое строение кожи бизона, найденного в вечной мерзлоте на берегу реки Индигирки. Мамонтовая фауна и среда её обитания в антропогене СССР. *Труды Зоологического института АН СССР*, 73: 56–59.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Спасская Н.Н., Киладзе А.Б. и Ибраев М.В. 2011.** Атлас микроструктуры волос лошадей. КМК, Москва, 60 с.
- Чернова О.Ф. и Целикова Т.Н. 2004.** Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. КМК, Москва, 429 с.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Киладзе А.Б., Жукова Ф.А., Новикова В.М. и Маракова Т.И. 2011.** Атлас микроструктуры волос млекопитающих – объектов биологической экспертизы. РФЦСЭ, Москва, 262 с.
- Флёров К.К. 1977.** Бизоны северо-восточной Сибири. Мамонтовая фауна и среда её обитания в антропогене СССР. *Труды Зоологического института АН СССР*, 73: 39–56.
- Alaska fur ID project 2009.** <http://alaskafurid.wordpress.com/2009/11/02/bison-american>.
- Boeskorov G.G., Lazarev P.A., Sher A.V., Davydov S.P., Bakulina N.T., Shchelchkova M.V., Binladen J., Willerslev E., Buigues B. and Tikhonov A.N. 2011.** Woolly rhino discovery in the lower Kolyma River. *Quaternary Science Reviews*, 30: 2262–2272.
- Guthrie R.D. 1990.** Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe. University of Chicago Press, 323 p.
- Iacumin P., Davanzo S. and Nikolaev V. 2006.** Spatial and temporal variations in the 13C/12C and 15N/14N ratios of mammoth hairs: palaeodiet and palaeoclimatic implications. *Chemical Geology*, 231: 16–25.
- Mol D., Shoshani J., Tikhonov A., Geel B. van, Sano S., Lazarev P., Boeskorov G. and Agenbroad L. 2006.** The Yukagir mammoth: brief history, 14C dates Individual Age, gender, size, physical and environmental conditions and storage. *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH)*, special volume 98: 299–314.

Представлена 11 марта 2013; принята 21 мая 2013.