

МОРФОЛОГИЯ РОГОВ ШЕРСТИСТОГО НОСОРОГА (*COELODONTA ANTIQUITATIS*)

© 1998 г. О. Ф. Чернова¹, А. В. Шер¹, Н. В. Гарутт²

¹ Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 117071

² Горный институт, С.-Петербург 199164

Поступила в редакцию 14.05.96 г.

Дано описание макро- и микроструктуры носового и лобного рогов *Coelodonta antiquitatis* (Blum.), найденных на Яно-Колымской низменности в Якутии в 1988–1989 г. Носовой рог – самый крупный из известных рогов шерстистого носорога: его длина по передней кривизне достигает 130–135 см. Он сильно уплощен по всей длине, имеет резкую поперечную полосчатость и глубокую сточенность вентральной поверхности. Лобный рог небольших размеров, а по форме отличается от всех ранее известных (хотя и весьма немногочисленных) рогов. Оба рога имеют типичную для этих кожных образований микроструктуру: состоят из полых трубочек – “филаментов”, ориентированных вдоль длинной оси рога и помещающихся в ячеи роговой основы – “матрикса”. Приведен сравнительный анализ архитектоники рогов с таковой волос шерстистого носорога, рогов и волос рецентного черного носорога *Diceros bicornis*, копыт лошади и цедильной пластины (уса) серого кита *Eschrichtius gibbosus*. Описаны детали строения филаментов и их связи с другими элементами архитектоники рогов носорогов, которые могут быть предположительно связаны с особенностями их роста и функционирования.

Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) – один из наиболее ярких представителей крупных плейстоценовых млекопитающих, вымерших всего около 10 тыс. лет назад. Возникнув в Центральной Азии в начале четвертичного периода, этот носорог исключительно широко распространялся в Евразии в эпохи самого сурового холодного климата, но в отличие от некоторых других видов, не смог проникнуть в Новый Свет. Мерзлота севера Сибири сохранила многочисленные костные остатки, а иногда даже мягкие ткани шерстистого носорога, а охотники каменного века оставили несколько десятков его наскальных изображений в пещерах Франции. Строение и внешний вид этого вымершего зверя успешно восстанавливается по ископаемым остаткам и по рисункам первобытных очевидцев. Шерстистому носорогу посвящена обширная научная литература, восходящая ко второй половине XVIII в. Тем не менее, этот вид остается одним из самых загадочных крупных млекопитающих. До последнего времени не утихают споры о его морфологии и экологии, в частности, о строении и функциональном значении рогов этого животного.

Рога шерстистого носорога весьма своеобразны как по форме, так и по функциональному использованию, и отличают этот вид от рецентных видов носорогов. С общебиологических позиций это не удивительно, так как, вероятно, связано со своеобразным адаптивным типом этого зверя, единственного представителя семейства Rhinocerotidae,

приспособленного к условиям Арктики. Однако анализ происхождения и эволюции этого адаптивного типа наталкивается на пробелы в наших знаниях о шерстистом носороге, и, в том числе, о таком его специфическом органе, как рога. Можно предполагать, что архитектоника рогов должна отражать особенности их роста и функционирования в специфических экологических условиях, а также положение в эволюции производных кожного покрова млекопитающих. Если архитектоника рогов рецентных видов носорогов в той или иной мере исследовалась, то по шерстистому носорогу аналогичные данные до сих пор отсутствовали. В настоящей работе, наряду с описанием внешнего строения, сообщается о первом опыте изучения внутренней структуры рогов *Coelodonta antiquitatis*. Объектом исследования послужили уникальные и еще не описанные экземпляры носового (переднего) и лобного (заднего) рогов шерстистого носорога, недавно найденные на Яно-Колымской низменности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные нами рога шерстистого носорога происходят из позднеплейстоценовых отложений р. Большой Хомус-Юрях, впадающей в Восточно-Сибирское море между р. Индигирка и р. Алазея. В 1988–1989 гг. здесь работала экспедиция Института проблем экологии и эволюции РАН (ИПЭЭ РАН, Москва), и Института почвоведения и фотосинтеза РАН (ИПФС РАН, Пушкино).

На левом берегу р. Большой Хомус-Юрях имеется невысокая терраса, сложенная песками и алевритами с жильными льдами и костями млекопитающих. На склоне двух соседних обнажений террасы (в районе устья ручья Диринг-Юрях) и на берегу реки под ними было собрано более 110 остатков млекопитающих – бизона, носорога, северного оленя, мамонта, лошади и других. Необычно высокой (более 25%) оказалась доля остатков шерстистого носорога. На обнажении 88Л в 1988 г. С.В. Губин (ИПФС РАН) нашел череп и крупный носовой рог носорога. Оба остатка прекрасно сохранились, но вряд ли принадлежат одной особи, так как имеют, по-видимому, разный индивидуальный возраст. Позднее А.В. Шер собрал здесь еще несколько костей носорога, но особенно богатым оказалось соседнее обнажение 88ЛБ, где среди двух десятков костей носорога удалось найти хорошо сохранившийся лобный рог. Обнаруженные в этих точках скопления остатков носорога – одни из самых богатых, причем среди них встречены геологически наиболее молодые кости этого животного. По радиоуглеродным датировкам, полученным Л.Д. Сулержицким в Геологическом институте РАН, Москва, по костям носорогов с р. Большой Хомус-Юрях, эти животные обитали здесь 31–15 тыс. лет назад.

Изученные носовой и лобный рога шерстистого носорога хранятся в коллекции ИПЭЭ РАН, NN 165-075 и 165-370. Внутреннее строение рогов исследовано с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM 840 А (топография проб – см. рис. 1а, 1б). Для сравнения изучена архитектура: волос головы (нижняя челюсть, за ухом) шерстистого носорога; основания лобного рога и волос туловища взрослого самца черного носорога *Diceros bicornis* из Таллинского зоопарка; а также цедильной пластины серого кита *Eschrichtius gibbosus* из коллекции Зоологического музея МГУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Макроструктура, морфометрия, реконструкция

Кожа и ее производные у носорогов издавна привлекают внимание исследователей своей уникальностью (толщиной, складчатостью, упругостью, развитием рогов, шишек, горбов, металлическим блеском). Рога носорогов – кожные образования, состоят из кератина и не срстаются с костями черепа. Они прикрепляются к шероховатому костному основанию посредством подушки из соединительной ткани и дополнительно крепятся “муфтой” из кожных тканей и сухожилий, охватывающей рог у основания. У рецентных видов рога представлены одним (*Rhinoceros*) или двумя (*Diceros*, *Ceratotherium*, *Dicerorhinus*), но

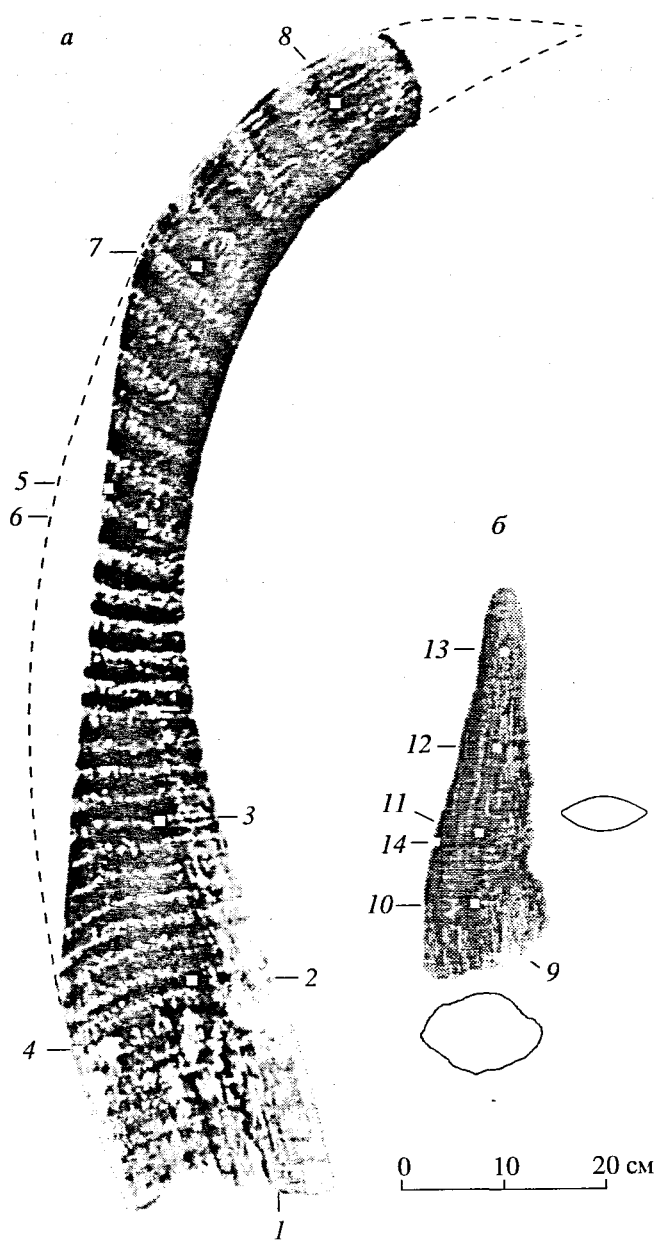


Рис. 1. Носовой (а) и лобный (б) рога шерстистого носорога с р. Бол. Хомус-Юрях, северо-восток Якутии. Внешний вид, поперечное сечение и топография проб. Коллекция ИПЭЭ РАН, № 165-075 (а) и № 165-370 (б). Номерами обозначены места взятия проб для изучения структуры рога (см. табл. 3 и текст).

иногда их число увеличивается до трех или даже пяти (*Diceros*). Как правило, носовой рог больше лобного; его длина варьирует от 20 до 60 см, достигая в отдельных случаях 138 (*Diceros*) и даже 158 см (*Ceratotherium*). Не только размеры, но и форма рогов значительно различаются у разных видов. Например, у черного носорога (*Diceros bicornis*) основание рога округлое, а у белого носорога (*Ceratotherium simum*) – трапецевидное.

Вымерший *Coelodonta antiquitatis*, как и большинство носорогов подсемейства *Dicerorhinae*, к которому он относится, имел на голове два рога: передний, располагавшийся на носовых костях, и задний – на лобных. После гибели животного рога отторгаются от черепа вместе с мягкими тканями, и их захоронение вместе со скелетом очень маловероятно. Из самых полных находок (три скелета из разных районов Якутии и две мумии из озеритов Старуни в Галиции) рога найдены только в двух случаях – у неполной мумии молодой особи в Старуни и со скелетом носорога с р. Чурапча (бассейн р. Алдан), причем здесь они были уже отделены от черепа. Вообще рога несомненно менее устойчивы против разрушения, чем кости. Всего в музейных и частных коллекциях сейчас насчитывается едва ли больше 40 экз. рогов шерстистого носорога, и это, в основном, носовые рога и их фрагменты, а известные лобные рога вообще единичны.

Носовые рога намного крупнее лобных, длина их по передней кривизне достигает 130 см. В боковом ракурсе они довольно сильно загнуты назад и плавно сужаются к дистальному концу. Изученный нами носовой рог – самый крупный из известных рогов шерстистого носорога (рис. 1а; табл. 1). С учетом реконструкции обломанного дистального конца, его длина по передней кривизне достигает 130–135 см (сохранившийся фрагмент имеет длину 125 см). У этого рога в максимальной степени выражены все характерные черты передних рогов шерстистого носорога: сильная уплощенность по всей длине, включая основание, весьма отчетливая поперечная полосчатость и глубокая сточенность передней (вентральной) поверхности.

Сильная уплощенность носовых рогов шерстистого носорога по всей длине от самого основания (некоторые ископаемые экземпляры плоские как доска), резко отличающая рога этого вида от таковых у рецентных видов, служит предметом многолетних дискуссий. Многие исследователи справедливо указывают, что при таких размерах и столь узком основании рог не мог прочно крепиться на черепе, и полагают, что эта уплощенность вторичная. Судя по результатам последних исследований (Fortelius, 1983; Гарутт, 1995), носовые рога *Coelodonta antiquitatis* действительно были более плоскими, чем у других видов носорогов, но чрезмерная уплощенность их основания вторична и возникает за счет мацерации и отпадания боковых волокон.

Уплощенность изученного нами рога такова, что его максимальная толщина в основании (в задней части) составляет всего 43 мм, но еще тоньше рог в середине основания (26 мм). На всех известных черепях шероховатая площадка на носовых костях, к которым крепится рог, в несколь-

ко раз шире, поэтому очевидно, что боковые части основания данного рога утрачены. Снизу на основании рога видна глубокая канавка, которая должна соответствовать продольному гребню на площадке крепления рога на черепе.

Поперечная полосчатость на рогах образуется за счет чередования полос (зон) с различной плотностью “упаковки” волокон. Зоны с более плотной “упаковкой” образуют более или менее плоские валики (на описываемом роге они имеют более светлый цвет), а с более рыхлой – ложбины. На рогах рецентных африканских носорогов также отмечаются поперечные полосы, но у шерстистого носорога они значительно контрастнее; очевидно, это результат неравномерного разрушения зон различной плотности при мацерации. Минимальная ширина полос обнаруживается у основания рога, максимальная – у вершины. Выдвинутое еще в прошлом веке предположение, что поперечные валики и ложбины являются отражением сезонного роста рога, разделяется и современными исследователями (Fortelius, 1983; Гарутт, 1995). При этом их расширение в дистальной части рога интерпретируется как результат повышенной скорости роста в молодом возрасте. На носовом роге с р. Большой Хомус-Юрях сохранились 35 пар валиков и ложбин (первоначально их, вероятно, было не менее 37) – рекордное число для всех известных рогов носорога; обычно оно не превышает 25. Ширина валиков изменяется от 3–4 см у вершины рога до 1 см и менее у основания. Несомненно, рост рога замедлялся с возрастом, а возможно и вообще прекращался в старости. У рецентных носорогов максимальная продолжительность жизни может достигать 50–60 лет, поэтому число пар поперечных полос нужно, вероятно, рассматривать как указание на минимальный возраст данной особи (в нашем случае 37 лет).

Изученный рог не имеет себе равных по стертости вентральной поверхности: длина передней фаски составляет 70 см. Судя по реконструкции, в срединной части стерто более 36% первоначальной ширины рога, поэтому сохранившийся рог сильно заужен в середине. На рис. 1а хорошо видно, что на большем протяжении передняя фаска почти прямая, лишь очень слабо выпуклая в продольном направлении; только у своего дистального конца стертая поверхность плавно закругляется и сходит на нет. Прямолинейность передней фаски несомненно указывает на то, что стирание рога обгоняло его прирост, что подтверждает замедление роста рога у старых животных. Интересно также отметить, что на передней рабочей поверхности рога, в отличие от задней и боковых, ложбины и валики не выражены. Это может указывать либо на прижизненное существование рельефа поверхности рога (затертого на передней фаске), либо на дополнительное укрепление

Таблица 1. Промеры носовых рогов *Coelodonta antiqitatis*

Промеры в мм*	Место находки										n	min	max										
	Якутия																						
	р. Бол. Хол-мус-Юрях	р. В. Бер-хонька	р. Сартанг у Берхонька	р. н. т. Якутска	пос. Чурапча	Точное место не известно								О-в Вран-Гель***									
						Чукотка																	
	Место хранения, инвентарный номер																						
	Зоологический институт РАН, СПб																						
											ГМ СПб												
											82/112												
											82/112 а												
												УКМ 46480	ЭКМ 6/Н	ГЗОВ 6/Н									
1. Прямая длина от средней точки основания до вершины	ИПЭЭ 165-075 (1060)	457	-	10782	10783	10785	10786	10787	10788	11477	6/Н	6/Н	747	795	530	815	810	13	385	1088	Среднее	738	
2. Длина рога по передней кривизне	(1250) 1320**	543	1250	1289	1022	868	893	1275	865	512	962	935	1005	728	840	915	1060	19	512	1320	967		
3. Длина рога по задней кривизне	1090	432	980	1113	980	678	616	1005	673	365	810	765	795	516	710	755	-	18	365	1113	775		
4. Передне-задняя ширина рога в основании	219	136	188	230	247	235	210	204	210	246	185	212	188	222	186	216	235	255	19	136	255	213	
5. Поперечник (толщина) рога в основании максимальный	43	43	45	80	-	78	65	96	45	60	94	30	85	29	33	57	82	72	18	29	96	62	
5а. Поперечник (толщина) рога в основании минимальный	26	27	27	60	-	42	35	28	40	40	40	22	40	34	26	35	32	38	17	22	60	35	
6. Передне-задняя ширина рога в середине длины	93	106	95	170	-	102	137	151	85	134	135	128	150	117	150	131	122	162	17	85	170	128	
7. Поперечник (толщина) рога в середине длины	33	40	39	55	-	57	-	63	43	48	34	25	70	-	28	40	43	58	15	25	70	45	
11. Число пар поперечных по-лос	(35) 37**	9	22	29	-	24	-	25	25	21	14	8	20	28	17	11	30	26	30	17	8	37	22
12. Длина фаски стирания на передней стороне рога	700	158	400	530	-	456	-	210	349	549	367	134	нет	-	42	240	310	380	165	15	42	700	333

Примечания: Краеведческие музеи: ВКМ – Верхоянский, ЯКМ – Якутский, УКМ – Ульяновский, ЭКМ – Эвекинотский, ЯММ – Якутский Музей Маамонта, ГЗОВ – Гос. заповедник “Остров Врангеля”, ГМ СПб – Горный Музей, С.-Петербург.

n – число измеренных экземпляров; прочерк – нет данных.

* Промеры 1–11 соответствуют промерам, использованным Фортелиусом (Fortelius, 1983, Table 1).

** Реконструированные промеры (в скобках – фактические промеры неполных экземпляров).

*** – промеры А.Н. Тихонова.

Таблица 2. Промеры лобных рогов *Coelodonta antiquitatis*

Промеры в мм*	Место находки			
	Якутия		Чукотка	
	р. Бол. Хомус-Юрях	пос. Чурапча	бассейн р. Анадырь, прииск Отрожный	бассейн р. Экитыки, притока р. Амгуэмы
ИПЭЭ 165-370	ЯММ скелет	**	ЭКМ б/Н	
1. Прямая длина от средней точки основания рога до вершины	392	—	335	—
2. Длина рога по передней кривизне	400	400	360	(180)
3. Длина рога по задней кривизне	>350	—	305	—
4. Передне-задняя ширина рога в основании	122	185	175	150
5. Поперечник (толщина) рога в основании максимальный	78	—	155	100
6. Передне-задняя ширина рога в середине длины	80	—	—	—
7. Поперечник (толщина) рога в середине длины	34	—	—	—
11. Число пар поперечных полос	>26	—	25	11

Примечания: прочерк — нет данных; сокращения — см. табл. 1.

* см. табл. 1. ** Рог находился в личной коллекции С.В. Томирдиаро и по его сообщению (1996) утерян.

структуры рога в рабочей зоне. В поперечном направлении передняя фаска имеет выпуклый профиль, а в нижней трети рога — двугранный. Такой характер стирания носового рога единодушно объясняется как результат использования рога при добывании корма из-под снега (Fortelius, 1983). Наиболее вероятно, что носороги разгребали снег рогом поперечными маховыми движениями головы. Эта трактовка функционального значения носового рога хорошо согласуется с общепринятыми представлениями об адаптивном типе шерстистого носорога и его экологии. Все данные, начиная со строения черепа и скелета и кончая наскальными изображениями, свидетельствуют о том, что *Coelodonta antiquitatis* — типичный травоядный зверь с почти отвесной постановкой головы и соответственно почти горизонтальным положением носового рога во время пастьбы.

Лобные рога шерстистого носорога изучены гораздо хуже, чем носовые не только потому, что число их известных экземпляров значительно меньше, но и в связи с досадным историческим недоразумением. Еще Брандт (Brandt, 1849) описал четыре крупных рога из коллекции Зоологического музея в С.-Петербурге, которые имели этикетки "Сибирь", и поэтому всегда считались ископаемыми и принадлежащими шерстистому носорогу, а по своей форме относились к лобным

рогам. Однако внимательное изучение этих рогов показывает, что они скорее всего принадлежат современным африканским носорогам (причем три из них — носовые, и только один, вероятно, лобный), а их этикетировка ошибочна. Если исключить эту сомнительную серию из рассмотрения, оказывается, что лобные рога намного короче носовых (до 40 см), более округлые в сечении, прямые или слабо изогнутые. На них также выражена поперечная полосчатость, хотя валики и ложбины гораздо уже и менее отчетливы, чем на носовом роге. Следы прижизненного стирания лобных рогов не обнаружены. Изученный нами лобный рог с р. Большой Хомус-Юрях (рис. 1б) имеет небольшие размеры (табл. 2), незначительный продольный изгиб, овальное основание без продольной канавки, и приостренный передний край без всякого намека на стирание, что не оставляет сомнений в том, что это именно лобный рог. Вместе с тем, он заметно отличается по форме от других известных лобных рогов шерстистого носорога, как правило, массивных, конусовидных, имеющих округлое основание. Изученный рог очень тонкий и сравнительно плоский; его поперечное сечение, овальное в основании, быстро переходит в линзовидное, с острым передним и задним краями (рис. 1б). Даже с учетом возможной утери коротких боковых волокон в проксимальной части лобного рога (как при образова-

нии “досковидных” носовых рогов), он, вероятно, был достаточно тонким и “стройным”. Существование лобных рогов такой формы подтверждается некоторыми наскальными изображениями. Вообще, на пещерных рисунках лобные рога гораздо разнообразнее, чем носовые. Они варьируют от небольших бугорков до массивных, коротких конусов на одних рисунках и до тонких, длинных и слегка изогнутых на других. На одном из рисунков в Фон-де-Гом длинный тонкий лобный рог изогнут вперед и почти параллелен носовому, в то время как в Ружфиньяке есть изображение, на котором лобный рог сходной формы изогнут в противоположную сторону. Таким образом, вопрос об ориентировке (направлении изгиба) исследованного нами лобного рога остается открытым. Описываемый лобный рог имеет поперечную полосчатость, отчетливо выраженную в проксимальной и средней части рога и неясную в дистальной. Валики и ложбины очень узкие и неглубокие по сравнению с таковыми на носовом роге, и не различаются между собой по окраске. Ширина валиков варьирует от 4 до 8 мм; ложбины обычно еще уже. Подсчет числа полос затруднен тем, что некоторые из них как бы двойные, а в верхней четверти рога границы валиков неясны. Четко выражено не менее 30 валиков; реконструируемое их полное число было, вероятно, около 40, что намного больше известных ранее значений и безусловно свидетельствует о старости данной особи.

Микроструктура

Рога носорогов состоят из полых трубочек (“филаментов”), вытянутых вдоль длинной оси рога, пространство между которыми заполнено ячеистым роговым веществом (“матриксом”)¹. Причем, разные участки носового рога различаются по характеру соединения филаментов.

В основании описываемого здесь носового рога (рис. 1а, пробы № 1–4) филаменты легко разделяются скальпелем и выглядят как заполненные гомогенным веществом цилиндрические трубки, из которых выходят стерженьки. В пробах № 5 и 6, в срединной части рога, боковые поверхности цилиндрических филаментов не столь гладкие, как в основании рога, а рыхлые. В пробах № 7 и 8 – филаменты выделяются с трудом, они плотно сцементированы. Сходную картину наблюдаем в коротком лобном роге (рис. 1б): пробы № 9–14 в проксимальной части рога отбираются легко; их филаменты выделяются без усилий; пробы № 12

и 13 – с трудом из-за сильного уплотнения рогового вещества. Все это подтверждает возможность естественного отчленения боковых проксимальных частей носового и лобного рогов, что и придает им соответственно уплощенность или “стройность”.

Форма поперечника филаментов изменяется от правильной округлой, овальной до треугольно-многоугольной со сглаженными углами (рис. 2а–2г). Диаметр поперечника филаментов в целом сходен в разных участках носового рога (150–300 мкм), и лишь в середине его наиболее стертой вентральной поверхности (проба № 5) он гораздо меньше – 64–88 мкм.

На поперечных срезах слои и сердцевина, характерные для филаментов рогов современных носорогов (рис. 2д, 2е), у шерстистого носорога выражены плохо (рис. 2б–2г), возможно, из-за плохой сохранности ископаемого материала. В большинстве филаментов различимы отдельные фрагменты, контуры слоев, иногда разделенные значительными по толщине ламеллярными пространствами. В пробе № 2 толщина слоев неравномерна, изменяется от 4 до 10 мкм, причем более узкие слои лежат ближе к сердцевине стержня, а более широкие – к его периферии. Число различимых слоев не превышает четырех–пяти.

Сердцевинная часть филаментов представлена полостью разного диаметра, округлой, овальной или треугольно-многоугольной формы. Иногда в ней различим клапановидный вырост, состоящий из компактного плотного вещества (Проба № 1, рис. 2б), возможно остатков дермального сосочка. В этом случае полость имеет полулунную форму. Площадь сердцевинной полости сильно изменяется на поперечных срезах в разных филаментах (табл. 3) и минимальна в пробе № 5 с самыми тонкими филаментами носового рога.

Филаменты с разных участков лобного рога по размерам вполне сходны с таковыми носового рога, лишь в пробах № 9 и 13 их диаметр достигает 430–440 мкм. Срединная полость занимает 3–5% площади поперечника в дистальных отделах рога, а в его основании развита сильнее и занимает обычно 17, иногда 40%. Внутренние стенки полости слоистые, губчатые, образованы сплюснутыми, вытянутыми по окружности филамента клетками.

У шерстистого носорога наружная боковая поверхность филамента негетогенная, может быть сравнительно ровной и у основания и в середине переднего рога (рис. 3а), или иметь хорошо различимые валики, идущие вокруг стержня поперек его длинной оси (пробы № 12 и 13, рис. 3б). Возможно, наличие этих валиков, как и макрополосчатости рогов, связано с сезонными особенностями роста. Чешуи, образующие поверхность филаментов, сильно изломаны и разрушены, однако,

¹ Использование терминов “филаменты” и “матрикс” в данном контексте (Ryder, 1962) нельзя признать удачным, так как эти термины общеприняты в цитологии для описания внутриклеточных структур, однако мы вынуждены сохранить их для обеспечения терминологической преемственности с более ранними работами по данной тематике.

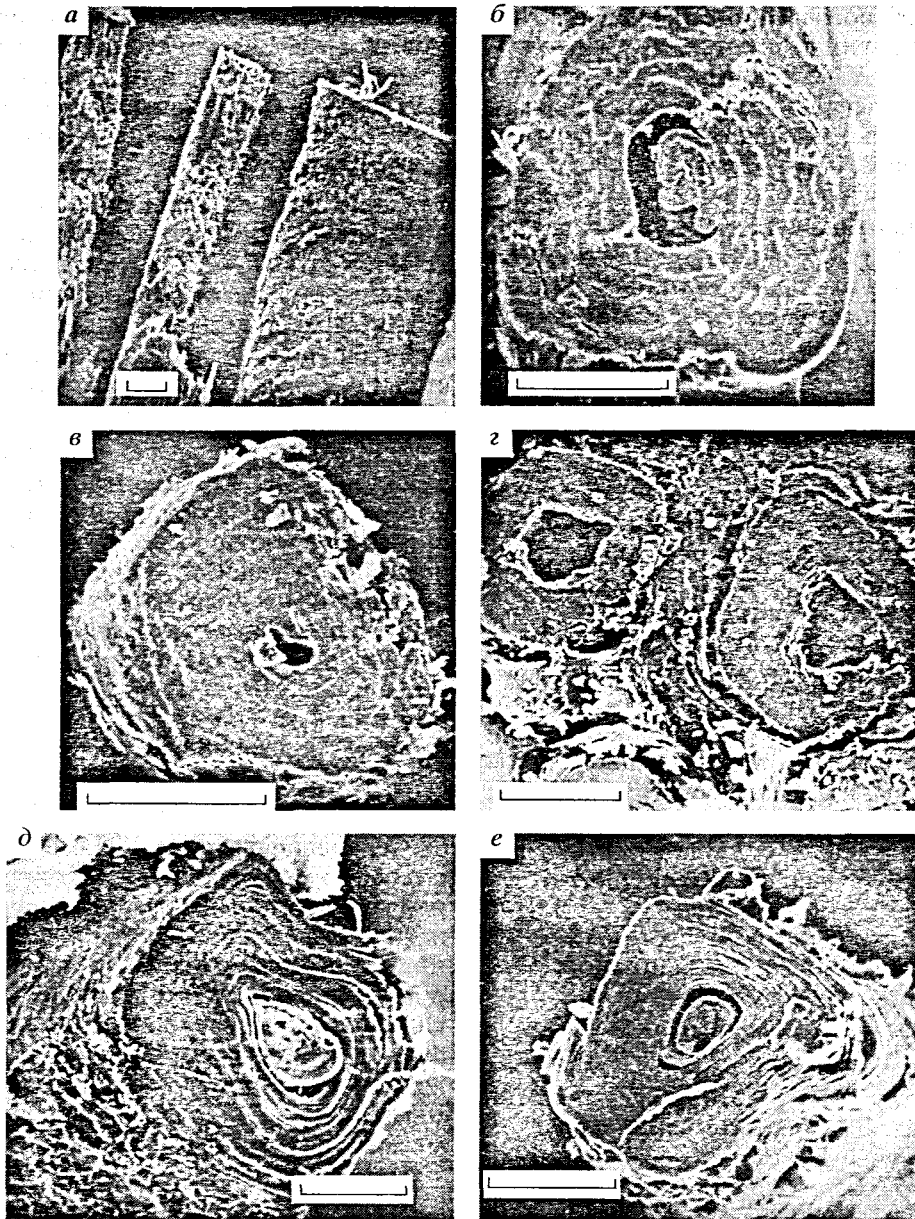


Рис. 2. Строение филламентов носового рога шерстистого носорога (а-с) и лобного рога черного носорога (д, е) на поперечных срезах. Масштаб 100 мкм.

в некоторых местах хорошо различимы (проба № 14, рис. 3в). Их высота (№ 6) равна 3–5 мкм, ширина поперек стержня 7–9 мкм. Поверхность чешуй покрыта складками и сосочковидными выростами (рис. 3г, 3д). Под чешуями обнаруживается каркас из клеточных выростов (рис. 3е), которые, по-видимому, соединяют слои этих клеток, протягиваясь через ламеллярные пространства.

Межфилламентное роговое вещество образует ячеистую структуру, в которой располагаются филламенты: внутренние стенки ячеек имеют волокнистую структуру, выстилающие их клетки вытянуты по окружности ячеек. Толщина межфи-

ламентных перегородок (стенок ячеек) составляет 30–160 мкм.

Таким образом:

– оба рога имеют сходную микроструктуру: состоят из полых трубочек – “филламентов”, ориентированных вдоль длинной оси рога и погруженных в ячеек роговой основы – “матрикса”;

– толщина филламентов разнообразна и не зависит от топографии, но минимальна на сточенной поверхности носового рога, где, вероятно, филламенты просто не успевали достигнуть значительных (как, например, в лобном роге) размеров;

Таблица 3. Промеры роговых структур некоторых млекопитающих (на поперечных срезах)

Вид	Роговое образование	N пробы	Диаметр филамента, мкм (lim)	Относительная площадь (в % к площади поперечника филамента)		Число слоев в филаменте (lim)	Толщина, мкм (lim)	
				сердцевины	сердцевинной полости		слоев филамента	межфиламентного промежутка
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	Носовой рог	1	260-300	Сердцевина не выражена	2.0	4-5	4-10	30-160
		2	250-300		4.0			
		3	290-320		0.9			
		4	270-330		14.0-20.0			
		5	64-88		0.02-0.05			
		6	170-180		14.0			
		7	250-252		1.0			
		8	150-350		20.0			
	Лобный рог	9	240-440	Сердцевина не выражена	17.0*	4-5	4-10	30-160
		10	260-330		5.0			
		11	200-300		5.0			
		12	200-220		5.0			
		13	230-430		4.5			
		14	200-320		3.0			
<i>Diceros bicornis</i>	Основание лобного рога	1	120-350	4.0-12.0	Отсутствует	9-10	3-8	50-150
	Волос	2	116-136**	Сердцевина и слои филамента не выражены				
<i>Rhinoceros unicornis</i> ***	Рог	1	300-500	1.0	“Имеется небольшая” (промеров нет)	40	“Несколько мкм”	-
<i>Equus caballus</i> ****	Копыто	1	25-50	-	≈40.0	-	-	50-100
<i>Eschrichtius gibbosus</i>	Цедильная пластинка (китовый ус)	1	133-400	17-41	7.0-9.0	9-16	6-10	-

Примечание. Прочерк – данные отсутствуют.

* На отдельных участках достигает 40%.

** Толщина стержня.

*** По: Ryder, 1961.

**** По: Trautmann & Fiebiger, 1961.

– отдельный филамент составлен из вложенных друг в друга 4-5 цилиндрических трубок разной толщины с центральной сердцевинной полостью, степень развития которой больше в филаментах основания рога, чем на его вершине, и меньше в самых тонких филаментах по сравнению с толстыми, что свидетельствует о заполнении этой полости в прижизненном состоянии васкуляризованной соединительной тканью (дермальными сосочками), питающей растущий рог;

– боковые поверхности цилиндрических слоев филамента соединены между собой каркасом из клеточных выростов, а его ребристая наружная поверхность имеет кутикулярные чешуи, входя-

щие в пазухи боковых стенок ячеек межфиламентного рогового вещества;

– межфиламентное роговое вещество значительно уплотняется по направлению от основания рога к его вершине, а волокнистая структура стенок его ячеек способствует закреплению филаментов;

– описанная архитектоника обеспечивает не только прочность рога, способного противостоять большим механическим нагрузкам, но и его упругость, так как составляющие филамент роговые цилиндры не жестко закреплены в ячейках матрикса, а как бы подвешены на соединяющих их балках.

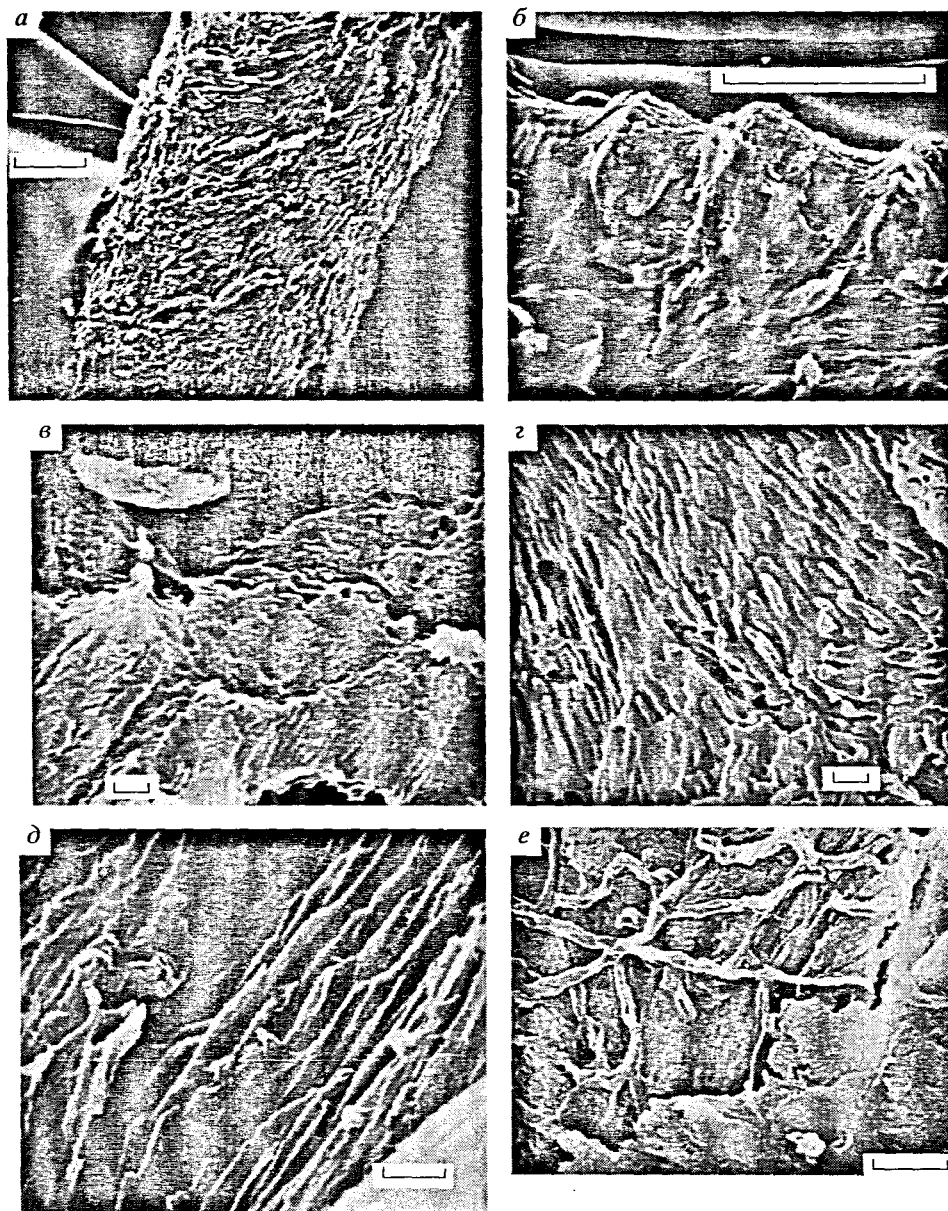


Рис. 3. Строение наружной боковой поверхности филаментов носового (а, з-е) и лобного (б, е) рогов шерстистого носорога. Масштаб (мкм): а, б – 100; з-д – 1; е – 10.

Сравнительный анализ

Вопрос об архитектонике и происхождении рогов носорогов широко обсуждается в литературе (см. обзор: Ryder, 1962): например, образованы ли они соединенными волосами или кератином, продуцируемым эпидермисом, или кератиновыми волокнами, сцементированными вместе (Montagna, 1959), и какое место в эволюции кератиновых производных кожи занимают рога. Поэтому мы провели сравнительно-морфологическое изучение рогов шерстистого носорога, сравнивая их с его волосами, с рогами и волосами

рецентного черного носорога, с копытом лошади и китовым усом.

В общем плане, рога носорогов имеют достаточно сходное строение с другими кожными производными рогового типа, известными у млекопитающих и образованными утолщенным кератинизированным эпидермисом – роговыми копытами, чехлами рогов полорогих (Bovidae), цедильными пластинами усатых китов (Mysticeti), или китовым усом (Соколов, 1973). Данные изучения рога носорога на молекулярном уровне показывают, что он, наряду с китовым усом, занимает по структуре промежуточное положение

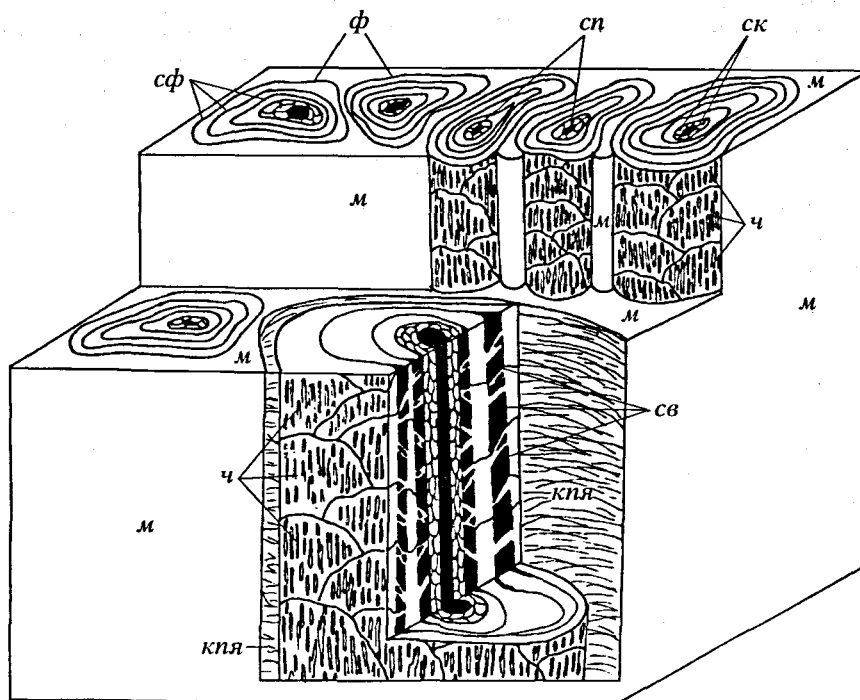


Рис. 4. Схема строения рога носорогов: *ф* – филламент, *сф* – слои филламентов, *ск* – сердцевинная клетка, *сп* – сердцевинная полость, *ч* – чешуя со складками и сосочками, *св* – соединительные выросты, *м* – межфилламентное роговое вещество, *кпя* – клетка полости ячеек межфилламентного рогового вещества.

между волосом и чехлом рогов крупного рогатого скота, причем, рога азиатских носорогов более похожи на чехлы рогов крупного рогатого скота, чем таковые африканских видов носорогов (Earland et al., 1962). Впрочем, роговые чехлы полорогих состоят не из трубочек (“филламентов”), как у носорогов, а из “щеток” (Trautmann, Fiebigler, 1960).

Ориентация кератинов в рогах носорогов, как и в роговых образованиях других млекопитающих, способствует противостоянию этих структур механическому воздействию постоянного вектора. Сравнение микроструктуры выявляет четкие различия у двух групп носорогов (африканских и азиатских), а исследование в рентгеновских лучах отделяет единственный вид – индийского носорога, обладающий сильным апатитным отражением, т.е. протеиновые молекулы по-разному ориентированы у индийского и у других видов носорогов. Исследование эластичной анизотропии α -кератина рога носорога (к сожалению, вид не указан) путем измерения скорости распространения расширяющихся эластичных волн вдоль основных осей показывает крайнюю поперечную изотропию рога в направлении филламентов, что прямо связано с его архитектурой и молекулярной структурой (Makinson, 1954). Волны распространяются перпендикулярно и параллельно направлению роста рога.

Рог рецентных видов носорогов также образован филламентами диаметром 100–500 мкм (у изученного нами черного носорога – 120–350 мкм), что вполне сопоставимо с размерами филламентов у шерстистого носорога; как и у последнего, он легко распадается на филламенты в основании, тогда как верхушка рога обычно плотная и отполированная. Это подтверждается исследованиями с помощью поляризационного микроскопа (Earland et al., 1962). Микроскопическое изучение выдержанного в течение месяца в глицерине рога индийского носорога (столетней давности) (Ryder, 1962) и африканского белого носорога (Lynch et al., 1973) позволило установить, что эти цилиндрические филламенты тесно прижаты друг к другу и вследствие этого деформированы и имеют треугольно-многоугольную форму на поперечном срезе, что характерно и для изученного нами рога черного носорога (рис. 2д, 2е). Иногда они сгруппированы по несколько штук. Архитектоника лобного рога у черного и шерстистого носорогов в целом сходна с описанной в литературе у других рецентных видов, что позволяет нам представить обобщенную схему строения рога (рис. 4).

У африканского белого носорога вокруг сердцевинки (занимающей примерно десятую часть радиуса поперечника филламента) лежат концентрические слои, состоящие из одного ряда упло-

ценных корковых клеток длиной 50–80 мкм и толщиной в несколько микрон (Lynch et al., 1973). У индийского носорога в отдельном филamente насчитывают примерно 40 концентрических (на поперечном срезе) слоев, располагающихся вокруг “сердцевины” (размером 20 × 60 мкм) (Ryder, 1962), которая обнаруживает сходство с сердцевинной волоса: в ней после специальной обработки различимы клетки, сходные с клетками коркового слоя волоса (Earland et al., 1962). У изученного нами черного носорога слой, образующие филamente, хорошо различимы, их число достигает девяти-десяти (против четырех-пяти у шерстистого), а толщина неравномерна в разных участках: изменяется от 3 до 8 мкм (против 4–10 мкм у шерстистого) и, пожалуй, больше по углам треугольного поперечного среза филамента. Сердцевина располагается по центру стержня, размером 23 × 43 мкм, овальной формы, плотная и гомогенная. Она составляет примерно 4–12% площади поперечного среза филамента и отделена от слюистой части узким пространством.

Обнаруженное нами соединение стенок цилиндров, составляющих филamente, с помощью выростов-балок подтверждается литературными данными о том, что у африканского белого носорога клетки внутренней стороны филамента толще, более вытянуты, и связаны с наружными отделами филамента (Lynch et al., 1973).

Сведения о присутствии кутикулярных чешуй на наружной поверхности филамента в литературе отсутствуют, но по нашим данным и у черного, и у шерстистого носорогов на боковых наружных поверхностях филаментов хорошо видны чешуи, плотно прилегающие друг к другу. Они гораздо крупнее у черного носорога, чем у шерстистого: высота чешуй вдоль стержня (32–60 мкм против 3–5 мкм у шерстистого) лишь немного больше ширины (21–60 мкм против 7–9 мкм у шерстистого) поперек стержня. Края чешуй сильно изрезаны, а сама поверхность не гладкая, а покрыта сосочковидными складками или выростами, ориентированными вдоль стержня. Толщина выростов не превышает 0.3 мкм.

Волосной покров по-разному развит у разных видов носорогов: у белых африканских носорогов и индийских носорогов волосы растут на краях ушей и на конце хвоста; у суматранских носорогов тело покрыто негустыми щетинковидными волосками; у ископаемого шерстистого носорога – густая длинная шерсть. Считается, что волосы у носорогов растут по всему телу, но у большинства рецентных видов стержень волоса не выходит на поверхность кожи или стирается из-за механического воздействия, или подвергается естественной атрофии. Гомология волос и рогов у носорогов не доказана, однако отмечается их сходство, например, наличие дермальных со-

сочков, что подтверждает филогенетическую связь этих кератиновых производных кожи (Ryder, 1962). По нашему мнению, в филаментах рогов корковые клетки, по-видимому, лишь окружают сердцевину, а кутикулярные клетки (не найдены у индийского носорога – Ryder, 1962) образуют многослойную оболочку вокруг сердцевинны. Сердцевинная полость и сердцевинные клетки, обнаруженные у индийского носорога, сходны не с сердцевинными клетками волоса, а с клетками его коркового слоя (Ryder, 1962). Отсутствие настоящих сердцевинных клеток в роговых филаментах носорогов требует биохимического и электронно-микроскопического подтверждения, так как существует значительная разница в процессах кератинизации в сердцевине волос (“мягкая кератинизация”, идущая через стадию образования кератогиалиновых гранул) и в их корковом и кутикулярном слоях, а также в толстом эпидермисе китообразных, сиреновых, хоботных, а возможно и носороговых (“твердая кератинизация”, без образования кератогиалиновых гранул) (см. Соколов и др., 1988).

Проведенное нами сравнение рогов черного и шерстистого носорогов с их волосами показывает, что в упругих, прямых или слегка изогнутых и лишенных грани волосах обоих видов сердцевина отсутствует, а корковые и кутикулярные клетки нормально развиты, причем корковый слой очень плотный и гомогенный, а кутикулярные клетки плотно прилегают к стержню волоса. У черного носорога стержни волосков тела явно дегенеративные: на поперечных срезах они имеют округлую форму, диаметром всего лишь 116–136 мкм, бессердцевинные, иногда по центру в радиальном направлении идет узкая щель. Клетки коркового слоя мелкие, плотно прилегают друг к другу, изредка образуют рыхлую структуру (возможно, повреждены при изготовлении поперечного среза). Кутикулярные клетки вытянуты поперек стержня, высотой 5–8 мкм, с сильно изломанными краями. Строение кутикулярных клеток сходно в рогах и волосах черного и шерстистого носорогов. Например, относительная ширина чешуек (к ширине стержня) почти одинакова у волос (16%) и филаментов рога (17%) черного носорога; их высота значительно больше в рогах (15 против 4% в волосах); складки и сосочковидные выросты найдены в чешуях рогов у черного и шерстистого носорогов, и их относительная ширина больше у первого, чем у второго (соответственно 7 и 4% ширины чешуи). Возможно эти сосочки и складки способствуют укреплению филамента в роговой ячейке, внедряясь в ее пористые стенки. Кутикулярные клетки филамента располагаются в несколько слоев. Их число соответствует числу слоев вокруг сердцевинны, что не редкость в роговых образованиях млекопитающих. Например, в волосах человека 6–10

слоев кутикулярных клеток, в вибриссах опоссума – 14 слоев, в щетине свиньи – 3–6 слоев (см. Соколов и др., 1988). У носорогов слой кутикулярных клеток связаны между собой отростками, что создает мощный внутренний каркас всей структуры и определяет не только ее прочность, но и упругость.

В копыте лошади также имеются филаменты диаметром 25–30 мкм, длиной 80–120 мкм, содержащие овальную в поперечнике сердцевину относительно крупного размера (ширина 10–20 мкм; на сагиттальных срезах 20–40 мкм) (Trautmann, Fiebiger, 1960). В копыте лошади межфиламентное вещество не плотное, как в роге носорогов, а довольно рыхлое, состоит из мелких клеток, длинная ось которых вытянута вдоль филамента. Развитие филаментов в копытах и роге носорога и утеря их или слабое развитие в роговых чехлах полорогих, возможно, связаны с обеспечением прочности (негибкости) вторых. Сравнение степени развития межфиламентного рогового вещества носорогов с таковым в копыте лошади показывает частичную его деградацию у носорога: у лошади межфиламентные промежутки очень толстые (50–100 мкм), содержат пигментные клетки. Эта деградация определяет повышение упругости рога носорога. В межфиламентном веществе рога носорога отсутствуют также спирально расположенные клетки, которые имеются в копыте лошади, где способствуют повышению его эластичности (Trautmann, Fiebiger, 1960). По-видимому, функционально они замещены подвижной системой крепления цилиндров филамента.

Поразительное сходство выявляется между строением китового уса и рогом носорога: совпадают размеры и общий план строения филаментов, однако в китовом усе сильнее развита сердцевина и сердцевинная полость филаментов (рис. 5). По нашим данным пластинка уса кита, как и рога носорогов, состоит из филаментов, “вцементированных” в межфиламентное вещество и сильно расщепленных на свободных сторонах уса. Их строение сходно с таковым у носорогов, отличаясь лишь более сильным развитием сердцевинной и сердцевинной полости (табл. 3). Поперечные срезы филаментов на свободных концах уса имеют округлую или овальную форму (так как не сдавлены матриксом, как у носорогов), диаметр 133–400 мкм (как у рецентных и ископаемого носорогов). В филаментах уса кита плотная сердцевина занимает до 41% площади поперечного среза, а на продольном срезе ее толщина равна 100 мкм; полость сердцевинной тянется по центру филамента, хорошо различима, составляет до 25% толщины филамента на продольном срезе. Микроструктура сердцевинной полости не гомогенна: она содержит щелевидные полости. Внутренние стенки сердцевинной центральной полости

неровные, иногда в нее вдаются клапановидные стенки сердцевинной. Каждый филамент состоит из тонких (6–10 мкм), вставленных друг в друга однослойных цилиндров, которые в числе шестидесяти окружают сердцевину. Наружная поверхность филамента покрыта частично разрушенными чешуйками, имеющими, как и у носорогов, ребристую поверхность. Эти морфологические данные вполне подтверждают выводы биофизических исследований, показывающих сходство китового уса и рогов носорогов на молекулярном уровне (Earland et al., 1962).

Как показывают полученные нами данные, архитектура рога носорогов имеет много черт, сходных с таковыми в утолщенной коже и роговых образованиях млекопитающих, например, в копытах и подошвах лап (Петрищев, Чернова, 1988) или всего туловища (китообразные – Соколов, 1973; ламантин – Соколов и др., 1986; хоботные, тапиры и бегемоты – Чернова, 1996). Прежде всего, это ячеистая внутренняя поверхность эпидермиса, вращение дермальных сосочков в эпидермальные ячеи, что характерно для кожи, подвергающейся большой механической нагрузке. Возможно, обнаруженная у шерстистого носорога центральная полость сердцевинной филамента была заполнена, как в копытах, “живой” (метаболически активной) дермой, но не сохранившейся в ископаемом материале. Вторая характерная черта строения копыт, рогов и китового уса – их комплексность, слоистость, совокупность сцементированных в матриксе роговых выростов, “роговых столбиков”, “роговых трубочек” (Тиняков, 1967) или “филаментов” (Ryder, 1962). Вероятно, именно такая архитектура (система вставленных друг в друга и подвешенных на поперечных перекрывающихся балках полых цилиндров) обеспечивает, наряду со специфическими свойствами кератинов, не только механическую прочность этих структур, но и их эластичность.

Сходство архитектуры рогов носорога и китового уса вряд ли можно объяснить с филогенетических позиций, поскольку по всем параметрам это далеко разошедшиеся группы, в которых эволюция кератиновых производных кожи шла по пути весьма оригинальной специализации. Объединяет эти два случая лишь то, что ни у кого из млекопитающих кератиновые органы не приобрели столь самостоятельного в функциональном смысле (хотя и разного по функции) значения, как у усатых китов и носорогов. Роговые копыта Ungulata и роговые чехлы Bovidae, имеющие жесткое костяное основание, несут протекторные, сенсорные и прочие функции, но не имеют автономной подвижности. Рога носорогов и щелевидные пластины китового уса – самостоятельные органы, к которым их функция предъявляет непосредственные требования опре-

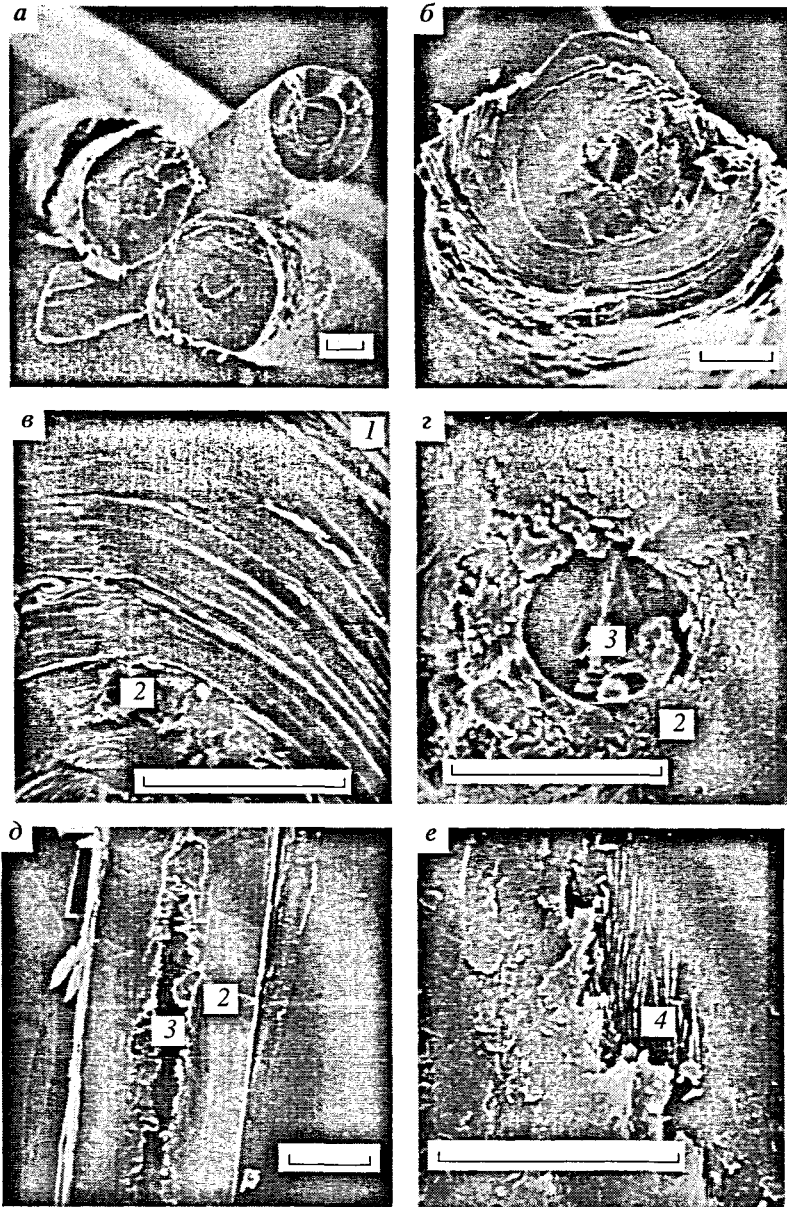


Рис. 5. Строение филamentos цеидильной пластины (уса) серого кита: *a, б* – поперечные срезы; *в* – структура наружных слоев (1) и сердцевины (2); *з* – сердцевина (2) и сердцевинная полость (3); *д* – продольный срез филамента (3 – сердцевина); *е* – наружные кутикулярные чешуи (4 – ребристая поверхность). Масштаб (мкм): *a-d* – 100; *e* – 10.

деленных динамических нагрузок, и главные из них – это прочность в сочетании с определенной эластичностью. Этим требованиям должна отвечать определенная гибкость элементов и их структуры. Отсюда, как мы предполагаем, возникает это удивительное сходство, функциональное по своей сути и конвергентное по форме морфологической реализации.

Ряд вопросов архитектоники рогов шерстистого носорога подлежит дополнительному изучению на более обширном материале. Однако, если

предложенная нами выше гипотеза о функциональной основе специфики строения рогов носорога верна, можно надеяться, что дальнейшие исследования смогут помочь глубже понять экологические условия и образ жизни этого загадочного вымершего зверя.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (96-04-48104; 95-04-12816).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гарутт Н., 1995. Новые данные о строении рога шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) // Цитология. Т. 37. № 7. С. 608–609.
- Петрищев Б.И., Чернова О.Ф., 1988. Строение подошвенной кожи млекопитающих // Эколого-функциональная морфология кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. С. 81–91.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. С. 1–487.
- Соколов В.Е., Скурлат Л.Н., Степанова Л.В. и др., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. С. 1–280.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., Степанова Л.В., Петрищев Б.И., 1986. Сравнительная морфология кожного покрова млекопитающих // Ламантин. Морфологические адаптации. М.: Наука. С. 44–67.
- Тиняков Г.Г., 1967. Гистология мясопромышленных животных. М.: Пищевая промышленность. С. 1–460.
- Чернова О.Ф., 1996. Железы наружных покровов в эволюции Chordata. Дис. ... докт. биол. наук. М. С. 1–2523.
- Brandt J.F. von, 1849. De rhinocerotis antiquitatis seu tichorini seu pallasii structura externa et osteologica observationes e reliquiis quae in museis Petropolitans servantur erutae // Academie Imperiale des Sciences de Saint-Petersbourg. Memoires Ser. V. 6. № 5. P. 161–146.
- Earland C., Blakey P.R., Stell J.G.P., 1962. Molecular orientation of some keratins // Nature. V. 196. № 4861. P. 1287.
- Fortelius M., 1983. The morphology and paleobiological significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia: Rhinocerotidae) // J. Vert. Paleont. V. 3. № 2. P. 125–135.
- Lynch L.J., Robinson V., Anderson C.A., 1973. A scanning electron microscope study of the morphology of rhinoceros horn // Aust. J. Biol. Sci. V. 26. № 2. P. 395–401.
- Makinson K.R., 1954. The elastic anisotropy of keratinous solids // Aust. J. Biol. Sci. V. 7. № 3. P. 336–347.
- Montagna W., 1959. Comparative anatomy. N.-Y.: Wiley. P. 1–596.
- Ryder M.L., 1962. Structure of rhinoceros horn // Nature. V. 193. № 4821. P. 1199–1201.
- Trautmann A., Fiebiger J., 1960. Fundamentals of the histology of domestic animals. L.: Bailliere, Tindall and Co. P. 1–545.

MORPHOLOGY OF HORNS IN WOOLLY RHINOCEROS, *COELODONTA ANTIQUITATIS*

O. F. Chernova¹, A. V. Sher¹, N. V. Garutt²

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117071 Russia

² Mining Institute, St. Petersburg, 199164 Russia

Macro- and microstructure of nasal and frontal horns in *Coelodonta antiquitatis* found in the Yana-Kolyma Lowland in 1988–89 are described. The nasal horn is the largest one among the known specimens, the length of its anterior curvature is 130–135 cm. The horn is flattened along the whole length, has a pronounced transverse banding and deeply worn ventral surface. The frontal horn is of relatively small size, differs in shape from all the known frontal horns. Both horns demonstrate microstructure, characteristic of this kind of dermal derivatives. They consist of hollow tubes (“filaments”) oriented along the horn long axis and placed in cells of the corneous base (“matrix”). Architectonics of woolly rhinoceros horns is compared with that in hairs of the same species, with horns and hairs of recent *Diceros bicornis*, with architectonics of horse hoof and gray whale (*Eschrichtius gibbosus*) baleen. Some details of filament morphology and their association with other elements of architectonics are supposed to be related to specific features of horn growth and functioning.