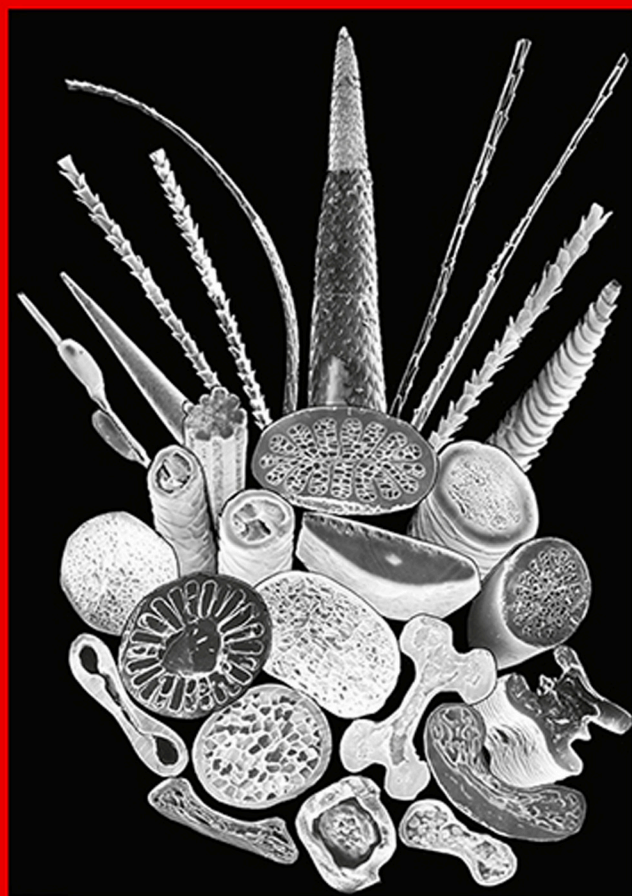


О.Ф. ЧЕРНОВА, Т.Н. ЦЕЛИКОВА

АТЛАС ВОЛОС МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Тонкая структура остевых волос и игл
в сканирующем электронном микроскопе



Москва ♦ 2004

УДК 591.478 : 599.0

Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. — Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 430 с.

Атлас представляет собой первую в научной литературе сводку данных о тонком строении остевых волос и игл млекопитающих, полученных при помощи сканирующей электронной микроскопии. Теоретическая часть посвящена проблеме происхождения и эволюции волосяного покрова, систематизации полученных данных с применением оригинальной терминологии, выявлению таксономически значимых и адаптивных черт строения волос и игл. Иллюстративная часть охватывает 322 вида, представляющих 238 родов, 64 семейства и 18 отрядов. Она включает целый ряд редких, исчезающих и находящихся под угрозой исчезновения видов, а также несколько ископаемых форм. Повидовая демонстрация тонкого строения волос и игл предполагает использование Атласа для идентификации видов в самых разных целях (таксономия, экология, судебная экспертиза, криминалистика), а также выявления их адаптаций к условиям обитания (подземные, наземные, полуводные, водные, воздушные формы).

Для зоологов, морфологов, систематиков, экологов, криминалистов, судебных биологических экспертов, преподавателей биологии.

Илл. 380. Библ. 332.

Ответственный редактор академик *В.Н. Большаков*

Редактор кандидат биологических наук *В.Ф. Куликов*

Рецензенты *Т.П. Евгеньева, В.Н. Орлов*

ISBN 5-87317-190-4

© Институт проблем экологии и эволюции
РАН, 2004

© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2004

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ ВОЛОС

Из всех животных волосы присущи лишь млекопитающим (Mammalia), что послужило причиной обозначения этого класса как Trichozoa (“волосатые животные”) или Pilifera (“несущие волосы”) (см. Bonnet, 1892; Meijere, 1931). Они, как дериваты эпидермиса, привлекают внимание исследователей в самых разных аспектах, служат объектом различных исследований, в том числе эволюционных (Botezat, 1913, 1914; Матвеев, 1932, 1945, 1949; Noback, 1951; Татаринев, 1965, 1974, 1976; Perkins, Meyer, 1980) и таксономических (Hausman, 1920a,b, 1925, 1944; Lyne, 1959; Hicks, 1977; Кисин, 2001; Чернова, 2001, 2002a,б и др.), в которых широко используются как макро- так и микроскопические признаки. Не умаляя значения первых (Toldt, 1935; Dearborn, 1939; Schmidt, 1951; Соколов, 1973б; Spearman, 1977; Debrot *et al.*, 1982; Dathe, Schöps, 1986; см. Соколов и др., 1988; Teerink, 1991), а также других методов (например, Matoltsy, 1953), в том числе гисто-физиологических и генетических, мы рассмотрим архитектуру волос и желез и обсудим их эволюцию на основе наших данных и оригинальной классификации (Чернова, 1996; Соколов, Чернова, 2001; Чернова, 2001a, 2002a,б, 2003) с привлечением обширной литературы.

Волосистой покров — очень древнее приобретение млекопитающих. Находки волос имеют возраст от 1,8 до 200–210 млн. лет (см. Maderson, 1972; Burres, 1995, 1996; Meng, Wyss, 1997). У териодонтов (Theriodontia) — вероятных предков млекопитающих, на конце морды и по всей верхней “губе” имелось сенсорное поле и, возможно, присутствовали “протовибриссы” (Watson, 1931; Brink, 1956; Татаринев, 1967, 1969, 1974, 1976; Findlay, 1968; дискуссия — Estes, 1961). Вопрос о происхождении волос широко дискутируется с конца XIX века, следуя за развитием методологии (см. Danforth, 1925; Matveiev, 1932; Матвеев, 1932, 1949; Татаринев, 1969, 1970, 1974, 1976; Соколов, 1973б). Предположения о гомологии¹ волос с чешуями пресмыкающихся (Reptilia), плакоидной чешуей, “жемчужинами” и зубами хрящевых рыб (Chondrichthyes) (Львов, 1884; Emery, 1893; Poulton, 1894; Keibel, 1895; Beard, 1889; Leydig, 1889; Brandt, 1900; Pinkus, 1905; Холодковский, 1914; см. Danforth, 1925; Findlay, 1970) (рис. 1) не выдерживают критики.

Расположение волос группами и рядами предполагает, что у предковых форм волосы росли по три позади каждой чешуи или прямо на ней и постепенно, по мере наступления ледникового периода, вытеснили чешуйчатый покров или представляют собой его остатки (см. Холодковский, 1914; см. Danforth, 1925; Решетов, 1966). Однако развитие волос происходит не за счет мезодермы как у чешуй пресмыкающихся, а в основном за счет эпидермальной пролиферации (Матвеев, 1932) (рис. 2). Сходство зачатка волоса с таковым органов боковой линии личинок водных хвостатых земноводных (Caudata) предполагает их гомологию и изменение функций вторых в связи с выходом на сушу (Maurer, 1892; см. Danforth, 1925). Обсуждается гомология зачатков волос с кожными железами (Leidig, 1898; см. Матвеев, 1949; Бочаров, 1961): ороговение эпидермиса — секретор-

¹ В понятия “гомология” (см. обзор — Цессарский, 2001) и “филогенез” разные авторы вкладывают разный смысл, например употребляя выражение “филогенез волос”; мы применяем последний термин лишь к таксонам (Северцов, 1949).

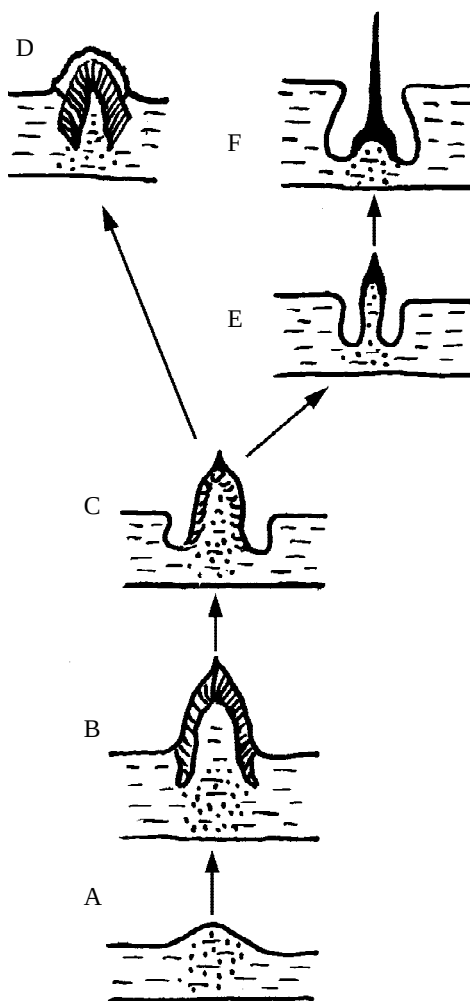


Рис. 1. Предполагаемая преемственность между зубами и волосами в филогенезе (прорисовка с модифицированной схемы Brandt, по: Danforth, 1925). А — продольный срез кожи гипотетического предка позвоночных; В — кожный зуб селаший; С — кожный зуб преамниот с внутренней костью и наружным ороговевающим элементом; D — зуб млекопитающего перед прорезыванием; E, F — поздние стадии эволюции волоса

Филатов, 1943). Наша попытка исследования чешуй, волос и желез показывает, что процесс образования чешуй всегда сопровождается возникновением желез: генеративных чешуй или железистого эпителия у пресмыкающихся; формирование перьев — копчиковой железой у птиц; у млекопитающих — гетерохронии закладок волос с последую-

ный процесс, и чешуи, перья и волосы являются железистыми структурами, секрет которых (кератин) играет защитную роль (Бочаров, 1961). Возможно происхождение волос от роговых осязательных волосков ("Haareorgane") чешуйчатых пресмыкающихся (Squamata) (Ellias, Bortner, 1957), так как аналогичные (или гомологичные) волосам роговые структуры найдены у некоторых ископаемых (Broili, 1927, 1941) и рецентных Squamata, а также у бесхвостых земноводных (Anura) ("прототрихий") (см. Татаринов, 1976). "Haareorgane" очень напоминают эмбриональные волосы и, возможно, гомологичны прототрихиям, осязательным волоскам и волосам (Ellias, Bortner, 1957). У человека при заболевании "черный волосатый язык" нитевидные сосочки языка гипертрофируются и приобретают вид настоящих "волос", т.е. в принципе такое видоизменение роговых структур возможно. Отмечается сходство дермальных сосочков волос и перьев (Cohen, 1964, 1969; Ede *et al.*, 1971; Maderson, 1972), а также присутствие в перьях характерного для волос α -кератина (Rudall, 1941). На основе теории *филэмбриогенеза* (Серверцов, 1949) доказано происхождение волос из чешуевидных органов рептилеобразных предков путем эволюции органа по типу *архалаксиса* (Матвеев, 1932, 1949): у зародышей млекопитающих (в том числе и у человека — Stöhr, 1903) развитию чешуй и волос предшествует чешуевидная пролиферация покровов, что истолковано как кратковременная *эмбриональная рекапитуляция* чешуйчатого покрова зародышей предков или *вторичная рекапитуляция*. Чередование чешуй и волос в покровах млекопитающих объясняется не тем, что они являются разнородными образованиями, а тем, что они принадлежат к различным генерациям одних и тех же "*формообразовательных аппаратов*" (Матвеев, 1949; термин по:

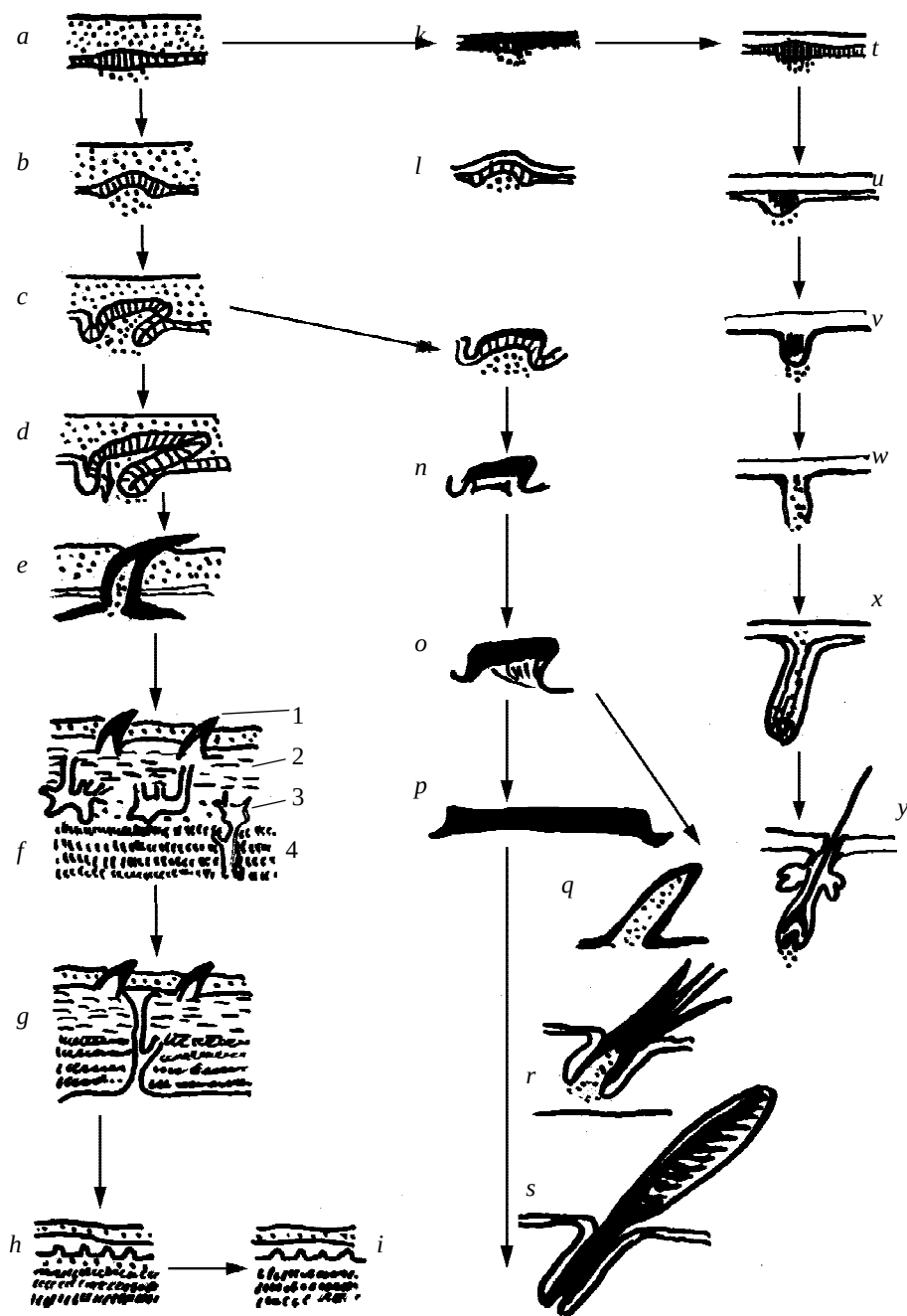


Рис. 2. Онто-филогенетическое развитие костных и роговых чешуй, перьев и волос позвоночных в филогенезе (по: Матвеев, 1932). а-е — стадии развития плакоидной чешуи *Heptanchus cinereus*; f — схема строения чешуи *Polypterus*, 1 — плакоидный зуб, 2 — ганоин, 3 — космин, 4 — изопедин; g — то же *Lepidosteus*; n — то же *Amia*; i — то же костных рыб; k-o — стадии развития роговых чешуй *Lacerta muralis*; p — преобразование роговой чешуи в щиток змей; q-s — схемы развития пера птиц; t-y — то же волоса. f, g, n, i — из Л. Плате.

щим синхронным формированием желез (Чернова, 1996). В раннем эмбриогенезе хордовых (Chordata) покровный эпителий имеет, вероятно, генетически обусловленные, потенциально различные способности к производству тех или иных структур, а общим для всех таксонов служит его *герминативный слой*. Этот слой и взят за основу в эволюционных построениях “морфо-генетических линий секретирующих эпидермальных клеток” (Quay, 1972; см. Соколов и др., 1994). Ороговевающие эпидермальные клетки, возникшие у рыб и земноводных, дали начало чешуям, генеративным железам, специализированным сальным и потовым железам. На основе чешуй и “протеиноподобных” желез пресмыкающихся возникли перья, а соединение липоидных и генеративных желез могло дать начало копчиковой железе. Волосы и кожные железы млекопитающих связаны с чешуйчатым покровом пресмыкающихся и липоидными железами (рис. 3). Многие авторы не учитывают собственно филогенетические взаимоотношения таксонов, а также экто-мезодермальные взаимодействия в процессе образования роговых придатков, которые генетически определяют пути формирования и “фенотип” эпидермального производного (см. Jahoda *et al.*, 1984; Chuong *et al.*, 2001). Кроме того, их гипотезы страдают тем самым характерным недостатком, на который указывает Б.С. Матвеев (1932) — неправомерностью применения для анализа структур прямого последовательного филогенетического ряда рецентных форм, и, как следствие, в их построениях не выявляются эволюционные связи структур, так как сравниваются не прямые потомки, а сформировавшиеся конечные формы боковых ветвей родословного древа.

У четвероногих (Tetrapoda) прогрессивное развитие шло по нескольким ветвям: стегоцефалы—земноводные; котилозавры — зауропсиды — пресмыкающиеся; котилозавры — зауропсиды — птицы; котилозавры—терапсиды — териодонты — цинодонты — млекопитающие (Татаринов, 1970, 1976). Различия строения покровов зауропсид (Sauropsida) и терапсид (Therapsida) проявляют различия в строение кожи и ее производных, с одной стороны, птиц и пресмыкающихся, с другой — млекопитающих. Терапсиды вели водный и полуводный образ жизни, имели мягкую эластичную неороговевающую и, видимо, железистую кожу (Heller, 1966; Чудинов, 1968, 1970). При их выходе на сушу, сопровождавшемся перестройкой всех систем органов, возникла ороговевающая, влагонепроницаемая кожа; железы опустились в дермальный слой и изолировались от кератиновых структур, а последние превратились в волосы и чешуи млекопитающих. Зауропсиды, напротив, изначально были покрыты многослойным чешуйчатым ороговевающим нежелезистым эпидермисом и сохранили этот план строения наружного покрова, а у птиц появилось оперение. В настоящее время превалирует представление, что волосы — новоприобретение млекопитающих (“*de novo*” по: Danforth, 1925) в процессе филогенеза класса, которые эволюционно не связаны с какими-либо производными наружных покровов предков, и их возникновение сопровождалось становлением теплоизолирующей функции наружного покрова и гомойотермии (см. Решетов, 1966; Кокшайский, 1998). Впрочем имеется мнение, что первоначальной функцией волосяного покрова у древних млекопитающих была защита от перегрева (Cowles, 1946, 1957), так как неспособность интенсивно отдавать тепло тормозила эволюцию класса в условиях жаркого и влажного климата мезозоя (Crompton, 1968). Эта гипотеза представляется сомнительной, так как кератиновые структуры обладают низкой теплопроводностью (Baxter, 1946; Davis, Birkebak, 1974; Hind, Gurney, 1997). Возникновение волосяного и перь-

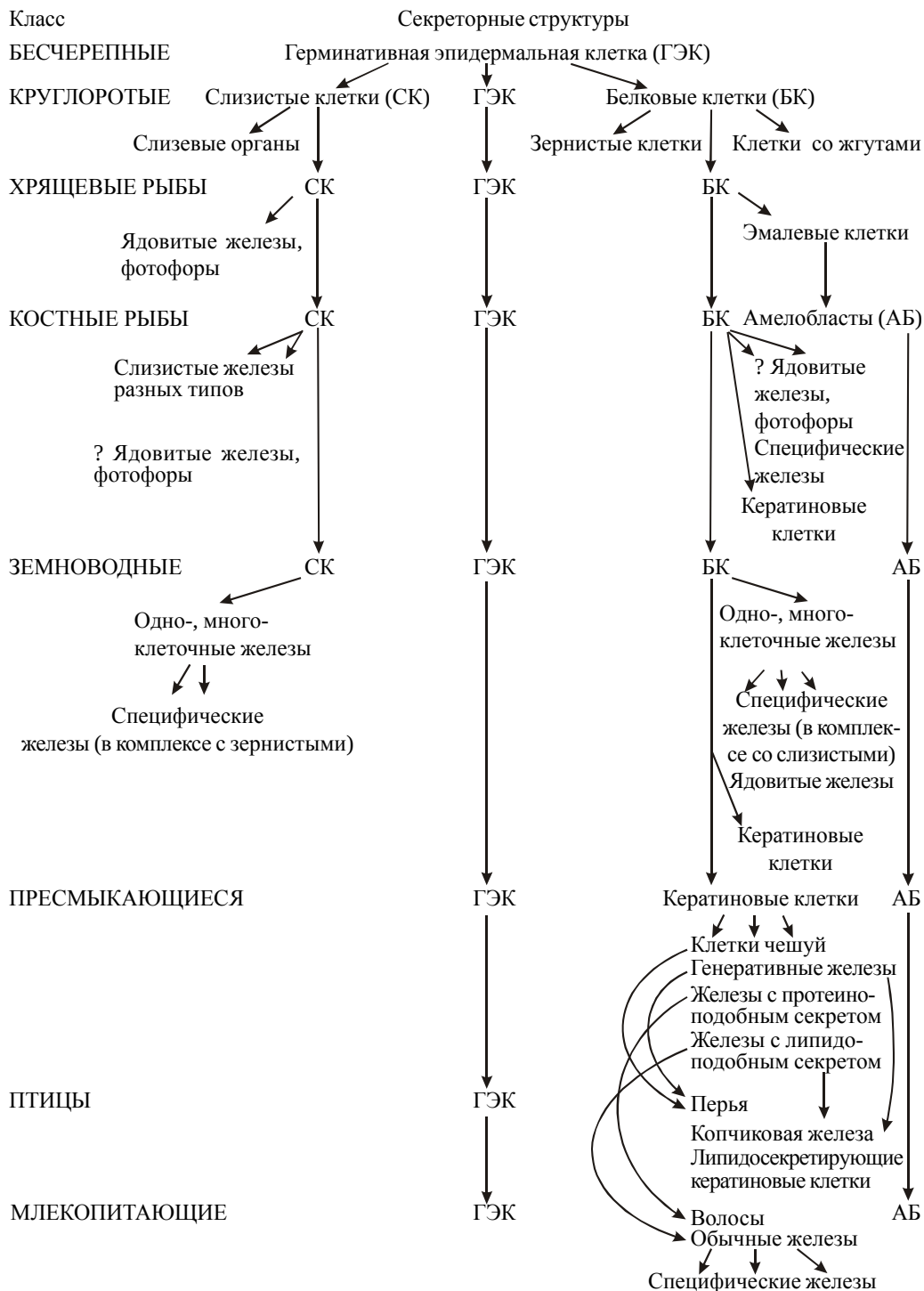


Рис. 3. Основные морфо-генетические линии секреторных структур кожи Хордовых (с сокращениями, по: Quay, 1972).

евого покровов приводятся как пример *ароморфозов* (Шмальгаузен, 1969), поднявших всю организацию этих классов на качественно более высокий уровень (критика — Татаринов, 1976).

Волосы, несмотря на *полиморфность* (*вибриссы* — от латинского “*vibrio*” — вибрирующий, иглы, полуйглы, колючки, полуколючки, щетины, кроющие, направляющие, остевые разных категорий, пуховые, *тилотрихии*, *монотрихии*, *осметрихии* и др.), отличаются общим типом архитектоники. Стержень волоса — ороговевший цилиндр различной конфигурации, покрытый одно-многослойной *кутикулой*, заполненный плотными веретенновидными прочными *корковыми клетками* и не всегда присутствующим центральным хрупким *сердцевинным слоем* — ороговевшими остатками стенок сердцевинных клеток метаболически активного фолликула (Hausman, 1920a,b, 1944; Schneider, 1972; см. Chapman, 1986; Соколов и др., 1988). Полиморфность волос определяется существованием нескольких генераций в онтогенезе, а специфичность их топографии и строения обусловлены как генетическими причинами (например, генные мутации у “голых” мышей и крыс — Raphael, 1987, и человека — Frank *et al.*, 1999), так и различными факторами, в том числе последовательным преобразованием форм обмена веществ в онтогенезе. Фолликул — динамичная комплексная система с достаточно большой пластичностью, позволяющей изменять параметры волоса (Всеволодов, 1979), подверженная возрастным и сезонным изменениям под гормональным контролем (Rougeot *et al.*, 1984). Считается, что фолликулы возникают лишь единожды в онтогенезе, однако экспериментально доказано новообразование волос при регенерации кожи (Аспиз, 1949; см. Montagna, 1962). Их герминативные клетки (“стволовые”, “stem cells”) способны давать до 10 специализированных линий клеток, в то время как таковые эпидермиса — лишь однотипные клетки (см. Соколов и др., 1988; Chuong *et al.*, 2000). Они могут продуцировать различные по своим свойствам кератины (Leblond, 1951), отличные от кератинов пера (Fraser, MacRae, 1980). Герминативные клетки волосяных фолликулов способны наращивать эпидермис у взрослых особей, в том числе после его повреждения (Lichti *et al.*, 1995; см. Travis, 2000; Lavker, Sun, 2002). *Гетерохрония* различных волос служит характерной чертой дифференциации волосяного покрова. Самые ранние генерации формируют самые сложные структуры — вибриссы и тилотрихии, которые снабжены капиллярами и нервами, а более поздние — разные типы волос от сложных остевых (из *первичных фолликулов*, снабжены мышцами и железами) до просто устроенных пуховых из самостоятельных закладок или из *вторичных фолликулов*. Первичный фолликул происходит из эпидермиса, а вторичный — продукт почкования первичного. Сроки развития фолликулов известны для диких и одомашненных видов и пород млекопитающих (Всеволодов, 1979, Кацы, 1988; Соколов, Петрищев, 1997). У некоторых половогих (Bovidae; Artiodactyla) и ластоногих (Pinnipedia) в пренатальном онтогенезе возникают только первичные фолликулы; у мышинных (Muridae; Rodentia) и волчьих (Canidae; Carnivora) многие фолликулы развиваются после рождения, а у однопроходных (Monotremata) и сумчатых (Marsupialia) — во время вынашивания детеныша в сумке (см. Chapman, 1986). Полагают, что мелкие теплокровные животные рождаются голыми в силу “критических” размеров и массы тела, при которых наличие покровных выростов (волос или оперения) уже не уменьшает, а, наоборот, увеличивает теплоотдачу, что впрочем, не подтверждено для перьевого покрова (см. Turner, Schroter, 1986), что неудивительно, так как кератин, как указывалось выше, обладает низкой теплопроводностью.

Волосы сильно различаются у представителей филогенетически близких таксонов, а также в онтогенезе (Noback, 1951), т.е. они чрезвычайно пластичны в плане адаптации к условиям обитания и отражают широкую адаптивную радиацию в филогенезе класса.

Развитие вибрисс обычно предшествует появлению волос (Dun, 1959; см. Ahl, 1986; Klauer *et al.*, 2001), но у некоторых сумчатых (Didelphidae; Marsupialia) они не появляются, пока все тело не покроется ювенильной короткой и нежной шерстью (Lyne, 1959). Вибриссы сохраняются при редукции волосяного покрова (у некоторых речных дельфинов Delphinidae; Cetacea — см. Соколов, 1979; Куликов, 1979; Ahl, 1986) и даже могут равномерно распределяться по телу (сиреновые Sirenia — Соколов и др., 1986; голые землекопы *Heterocephalus*; Rodentia — см. Соколов, 1977). На голове у малых полосатиков (*Balaenoptera*; Cetacea) присутствуют многочисленные вибриссы — не рудиментарные остатки некогда хорошо развитого волосяного покрова (Kükenthal, 1909), а специализированные органы чувств, сформировавшиеся на протяжении эволюции (Яблоков, 1963). У зубатых китов (Odontoceti; Cetacea) вибриссы имеются только у эмбрионов (см. Соколов, 1979). У взрослых особей большинства дельфиновых (Delphinidae) в коже морды остаются “ямки” после дегенерации ювенильных вибрисс, и даже полагают *инволюцию* их фолликулов в специализированные тактильные органы, реагирующие на изменение давления воды и низкочастотные колебания (Palmer, Weddell, 1964). Однопроходные (Monotremata) (Pocock, 1914), сумчатый крот (*Notoryctes typhlops*; Marsupialia) (Jones, 1921; Lyne, 1959) и муравьедовые (Myrmecophagidae; Edentata) (Pocock, 1914) вообще лишены вибрисс, а первые имеют железистые электро- и механорецепторы (см. Соколов, Чернова, 2001). Гетерохрония вибрисс в онтогенезе носит адаптивный характер: у зрелорождающихся форм вибриссы закладываются раньше, но развиваются медленнее и оформляются в более поздний эмбриональный период, чем у незрелорождающихся (Игнатьева, 1959). Вибриссы могут двигаться волевым усилием (“активные”) либо произвольно либо вообще не двигаться (“пассивные”). У человекообразных обезьян (Pongidae; Primates) 2–3 пучка лицевых вибрисс не имеют собственных мышц и приводятся в движение мимической мускулатурой; у лошадиных (Equidae; Perissodactyla), быков (*Bos*; Bovidae) и свинных (Suidae; Artiodactyla) они неподвижны; у грызунов (Rodentia) вибриссы снабжены крупными мышцами и активно двигаются (см. Куликов, 1979; Ahl, 1986).

Представления об эволюции волос и вибрисс в процессе филогенеза класса окончательно не сложились и опираются на построения, предложенные в начале XX века (Botezat, 1913, 1914). Гипотетический предковый волос дал две дихотомические ветви — волосы с кровеносными синусами (вибриссы) и волосы без них. Далее линия вибрисс дихотомически ветвится на “активные” и “пассивные” вибриссы, которые бывают с кольцевым кровеносным синусом и без него. Ветвь волос делится на кроющие (иглы, щетины, остевые) и подшерсток (пуховые). Таким образом, выделено семь основных категорий волос, развившихся в процессе филогенеза класса. Однако в схему заложены разнокачественные признаки, а также не учитываются отличия между основными категориями волос.

В онтогенезе генерации волос изменяются от более сложных до более простых за редким исключением (иглы формируются позже волос), что достаточно необычно, но объяснимо: вибриссы возникли в филогенезе раньше волос, а волосы являются их производными (известны “переходные” формы — Lyne, 1959). Вибриссы развились из зак-

ладок механорецепторов (производных не чешуй, а экто-мезодермы) у предков терапсид сначала как редкие, но упорядоченно расположенные тактильные органы, затем (возможно вследствие генной мутации) они стали многочисленными и начали выполнять термоизолирующую функцию (Maderson, 1972). Предположение о присутствии у териодонтов протовибрисс послужило основанием для вывода о наличии у них волосяного покрова и теплокровности, что вовсе необязательно (Татаринов, 1976). По нашему мнению, вибриссы могли появиться раньше волос, а последние — позже, как производные эпидермиса. Яркие различия морфологии волос и вибрисс (см. Ahl, 1986) поддерживают наше предположение. Присутствие либо поперечно-полосатой (вибриссы) либо гладкой мускулатуры (волосы — Kanaizuka, 1926), за исключением волос однопроходных (Monotremata), имеющих поперечно-полосатые мышцы и когтистой бурозубки (*Sorex unguiculatus*; Insectivora), у которой вибриссы снабжены и теми и другими—Yohro, 1977). Толщина соединительнотканной капсулы; степень развития желез (вибриссы не имеют потовых желез, а сальные развиты очень слабо). Характер кровоснабжения (кавернозные и/или кольцевые синусы вибрисс) и иннервации (вибриссы иннервируются ветвями лицевого нерва и снабжены многочисленными нервными окончаниями—Halata, 1980); степень “индивидуализации” (см. Danforth, 1925) или видовой специфичности (например, у сумчатых — Marsupialia — Lyne, 1959; у крыс рода *Rattus* — Klauer *et al.*, 2001); отсутствие сердцевинного слоя у вибрисс; характер линьки (стершиеся вибриссы сменяются по одной по мере стирания, независимо от общей линьки); глубина и направление залегания в коже. Принцип функционирования (вибрисса как подвижный рычаг) и самой функций (прежде всего тактильной у вибрисс и теплоизолирующей у волос), а также участие вибрисс в формировании сенсорных участков мозга в онтогенезе и представительство каждой вибриссы в них (см. Ahl, 1986). Если при построении гипотетических схем эволюции волос брать первичным признаком степень развития кровеносных синусов, то, в этом случае, волосы рассматриваются как вибриссы, утратившие этот признак, что мы считаем ошибочным. В органогенезе вибрисс и волос имеются значительные количественные и качественные различия. *In vivo* вибриссы дифференцируются быстрее волос, с интенсивной пролиферацией эпидермиса, слабым развитием слоя Гексли и слоя Генли, с более активным участием мезодермы, формирующей соединительнотканную капсулу. *In vitro* (без кровоснабжения и иннервации) эти различия сохраняются, хотя у вибрисс и не формируются синусы и специальные нервные окончания (Hardy, 1951), а дермальные клетки волосяного фолликула, в отличие от таковых вибрисс, не образуют скоплений и более подвержены гормональному воздействию, чем дермальные клетки фолликула вибрисс (Thornton *et al.*, 1996). Различие волос и вибрисс позволяет утверждать, что, хотя они и являются гомологичными образованиями в широком смысле этого понятия, и известны переходные формы (Botezat, 1897; Danforth, 1925), но относятся они к различным генерациям (Hardy, 1951), а примеры лучшего развития вибрисс у “примитивных” форм (например, среди даманов — Hyracoidea — Росcock, 1914), гетерохрония их закладок и вероятное развитие у предковых форм свидетельствуют, что вибриссы — более древнее образование, а по нашему мнению, возможно, и совершенно самостоятельная ветвь эволюции волосяного покрова. Жесткий прямой стержень вибрисс и отсутствие у них характерного для волос направления ворса позволяют предполагать, что вибриссы первыми появились у таких предковых форм, у которых толстая шкура не была прочно прикреплена к подкожной мускулатуре туловища, а волосы возникли у более поздних форм, у которых, по

мере оформления подкожных структур, кожа стала более тонкой, но прочнее соединялась с мускулатурой. Развивающиеся волосы приобрели наклон вследствие натягивания, растягивания и роста такой "закрепленной" кожи (Landauer, 1925 — цит. по: Harrington, 1951). Это подтверждается положительной корреляцией между углом наклона, толщиной волоса и толщиной кожи (Harrington, 1951), а также опережающими сроками закладок вибрисс в онтогенезе. Существование же "переходных" форм вполне можно объяснить *адаптивной радиацией* этих структур, приведшей к их значительной полиморфности и параллелизму, расхождению этих ветвей от одного ствола с более ранним формированием вибрисс. У предковых форм вибриссы могли произойти от эмбриональных закладок примитивных механорецепторов, в то время как обычные волосы — от чешуевидных эпидермальных закладок. Помимо активной роли мезодермы в формировании вибрисс, косвенным доказательством возможности такого пути эволюции служат опережающее развитие иннервации еще не сформированного фолликула вибриссы в онтогенезе, возможность инволюции вибрисс (в том числе в рецепторы), глубокое залегание фолликулов вибрисс в подкожной клетчатке и обособление их мышц от подкожной поперечно-полосатой мускулатуры, а также сходство иннервации вибрисс и боковой линии водных земноводных (Maurer, 1892).

Приняв за основу древнейшее расхождение трех ветвей класса от разных териодонтов (Theriodontia), можно полагать, что предки ветви яйцекладущих млекопитающих Prototheria (Triconodonta, Multituberculata, Monotremata) вообще не имели вибрисс (как и рецентные Monotremata), а ответвившиеся от общего ствола Pantotheria (Trituberculata, Metatheria и Eutheria) в процессе филогенеза сохранили вибриссы предков — терапсид (Therapsida), у которых они развились из механорецепторов котилозавров (Cotylosauria) экто-мезодермального происхождения. У Metatheria (сумчатые — Marsupialia) вибриссы присутствуют на морде и конечностях, что связано с древесным образом жизни, а у плацентарных (Eutheria) их топография разнообразнее, отражает адаптивную радиацию многочисленных таксонов. Волосы же, вероятно, имелись уже у потомков цинодонтов (Synodontia), живших 230 млн. лет назад, причем у ветви, давшей Prototheria — только волосы, а у ветви, разделившейся на Metatheria и Eutheria — и волосы и вибриссы. В дальнейшем во всех трех ветвях шла параллельная интенсивная адаптивная радиация, приведшая к сильной дифференциации волосяного покрова и появлению волос разных категорий, вибрисс разного строения, а также многочисленных "переходных" форм. Одним из подтверждений такого параллелизма служит наличие не гладкой (Metatheria, Eutheria), а поперечно-полосатой мускулатуры в волосах однопроходных (Monotremata; Prototheria) (Spencer, Sweet, 1899), а также присутствие специализированных чувствующих волос "Haarscheiben" (Tylostrichii — *тилотрихий*), снабженных капиллярами и нервами (Pinkus, 1905; Straile, 1960). Функционально тилотрихии замещают вибриссы, равномерно распределяясь по всему телу (в том числе и у человека). Предлагаемая нами гипотеза основана на представлениях о широком распространении у териодонтов параллельного формообразования признаков, характерных для их потомков (млекопитающих) (Татаринов, 1976), а также на теории параллелизма (Шмальгаузен, 1947, 1969; Заварзин, 1986), представлениях о полифилии разных ветвей млекопитающих (Татаринов, 1976) и ранней дивергенции плацентарных млекопитающих (Benton, 1999; Esté, 1999).

Образование игл также шло параллельно в разных таксонах при их адаптивной радиации и объясняется модификацией волос, поскольку известны многочисленные пере-

ходные формы (щетины, полуиглы). В эмбриогенезе обыкновенных ежей (*Erinaceus europaeus*; Insectivora) иглы закладываются позднее волос и образуются путем слияния нескольких фолликулов, что довольно обычно у видов с растущими из общего фолликула пучками волос (см. Соколов, 1973а; Всеволодов, 1979). Это не механическое объединение фолликулов (Sprenger, 1898), а более сложный процесс, объяснимый на основе теории филэмбриогенеза (Северцов, 1949), эмбриональных изменений (Матвеев, 1932), гетерохроний и волнообразного формирования волосяного и иглистого покровов (Chase, Eaton, 1959; Kratochvil, 1974; Štěrbá, 1975, 1976). Игла формируется в результате гетерохронии группы фолликулов, в которой быстрее развивающийся центральный самый крупный фолликул (“Leithhaare”), разрастаясь, “захватывает” периферические более мелкие и медленнее растущие фолликулы (“Deckhaare”) (Štěrbá, 1976) синхронно с обособлением и ее гладкой мышцы (Haffner, Ziswiler, 1983) от подкожной мускулатуры (Michelsson, 1922). Это объясняет архитектуру игл ежовых (см. Erinaceidae): игла (“spine”) состоит из разделенных толстыми продольными перегородками тяжей сердцевинных клеток, среди которых центральный тяж наиболее крупный. У дикобразовых (см. Hystricidae) иглы (“quill”) устроены проще: перегородки гораздо тоньше, а сердцевинные клетки либо одинаковы и по форме и по размерам (американские дикобразы — Erethizontidae), либо немного крупнее в центральной части стержня (см. Hystricidae) (Соколов, Чернова, 1998а). Очевидно, что иглы обоих типов (“spine” и “quill”) формируются либо из группы одинаковых по размерам и темпам роста закладок либо, как и у ежей (см. *Erinaceus*), из одного крупного и нескольких мелких фолликулов. В бороздчатых иглах и полуиглах хомяковых (см. Cricetidae) и мышинных (см. Muridae) сердцевина сохраняется лишь в боковых частях иглы и разделена утолщенным корковым слоем (Чернова, 2000а; Чернова, Кузнецов, 2001), что предполагает формирование этих иголок из одной крупной закладки волоса без сердцевины и двух более мелких закладок волос с сердцевиной. Щетины свиных (см. Suidae) и пекариевых (см. Tayassuidae) очень похожи на “комбинированные” иглы и также состоят из разделенных толстыми перегородками тяжей сердцевинных клеток. В иглах тенреков (Tenrecidae; Insectivora) и ехидны (см. *Tachyglossus*; Monotremata — Spencer, Sweet, 1899; наши данные) продольные перегородки отсутствуют, сердцевинные клетки имеют сходные размеры и отличаются утолщенными стенками и слабым развитием полостей, т.е. формируются из единой закладки.

Эмбриональные волосы (*лануго*, *vellus*) человека развиваются раньше более грубых и крупных “терминальных” волос (Garn, 1951). Закладки волос появляются в разное время на лице и голове, затем по всему телу сверху вниз (Pincus, 1905; Montagna, Parakkal, 1974; см. Chapman, 1986). У человека нет даже закладок вибрисс. Считают, что волосы плода человека — *рекапитуляция* волос взрослых человекообразных обезьян (Pongidae). Однако доказана их функциональная значимость: реакция этих волос в ответ на движение околоплодных вод (ворс направлен против него, и волосы действуют как рычаги с длинным плечом) усиливает деятельность кожных рецепторов, и эта афферентная импульсация поддерживает мышечный тонус, обеспечивающий определенную “позу” плода (Аршавский, 1955). Другой пример рекапитуляции — развитие в онтогенезе голых подошв и ладоней человека, топографически соответствующих формообразовательной области конечностей земноводных (Бочаров, 1957). Редукцию волосяного покрова у человека связывают со становлением *бинедии* (двуного-

сти) (см. Решетов, 1966; Wheeler, 1984; Фоули, 1990; см. Дерягина, 1999; Richmond *et al.*, 2001), *фетализацией* (Bolk, 1926 — цит. по: Рогинский, 1977), а также с половым отбором — предпочтением безволосых половых партнеров (см. Рогинский, 1948). По-видимому, тепловой стресс как важный фактор отбора сформировал адаптивный “тропический тип” конституции ранних гоминид (Hominidae), у которых основным механизмом терморегуляции стало интенсивное потоотделение. При передвижении они могли терять с потом до 10% массы тела. Волосыной покров затруднял отдачу тепла и был утерян. Согласно другой весьма сомнительной гипотезе предки гоминид жили в водной среде и изначально не имели волосяного покрова, а, как все водные звери, отличались хорошо развитой подкожной клетчаткой, плотно соединенной и проникающей в дерму (Hardy, 1960 — цит. по: Morgan, 1984; Morgan, 1984; критика — Krywaniuk, 1996; см. Дерягина, 1999). Фетализацию объясняют *ретардацией* (Bolk — цит. по: Рогинский, 1933; 1969) — замедленным развитием человека под гормональным контролем (отрицательная *анаболия* — Северцов, 1949), которая приводит к подавлению ряда признаков, в частности волосяного покрова. Как и у человека, зародыши и выношенные плоды шимпанзе (*Pan troglodytes*) и гориллы (*Gorilla gorilla*; Pongidae) имеют длинные волосы на голове, но слабо оволосенные морду и туловище, а облысение у этих обезьян проходит сходно с таковым у человека. Возможно, и предки человека были такими же, и эти черты сохраняются у современного человека, т.е. человек рассматривается как зародыш примата, достигший половой зрелости — своеобразная *неотения* (см. Рогинский, 1933, 1969). *Алопецию* (облысение) можно рассматривать как продолжение исторического процесса исчезновения волос у взрослого человека (см. Рогинский, 1933). При гормональной недостаточности или вследствие генных мутаций (например, под воздействием радиации) возникает патология, например, облысение или появление таких “глубоко скрытых” признаков, как чрезмерная волосатость — *гипертрихоз*: зародыш покрыт длинными, тонкими, шелковистыми и волнистыми (как у болонки) волосами (“люди-собаки”), которые растут и остаются на всю жизнь (“волосатый человек Андриан Евстихiev”) (см. примеры — Danforth, 1925), или в эксперименте образование волос на десне (Chuong *et al.*, 2001). Расовые различия строения волос человека могут быть объяснены как с позиций *полицентризма* или *широкого моноцентризма* (см. Рогинский, 1969), так и адаптивной радиацией. Они существенны, и в ранней антропологии служили основной характеристикой рас и подразделения на людей с прямыми (“*Leiotrichi*”) и с извитыми волосами (“*Urotrichi*”) (см. Rook, 1975). По мере выявления более ярких расовых различий, интерес антропологов к волосам ослаб, но затем возродился в криминалистике (Hrды, 1973; Hutchinson *et al.*, 1974; Павлов, 2000а, б). Имеются макро- (например, форма поперечного среза) и микроструктурные расовые различия волос (Павлов, 2000а, б), которые не зависят от биохимического состава волоса (Hrды, Baden, 1973).

Заканчивая обсуждение вопроса о путях эволюции волос и других роговых производных эпидермиса, мы подчеркиваем, что скудость палеонтологических и эмбриологических данных делает необходимым применение методов гисто-физиологии, тканевой инженерии, молекулярной биологии и цитогенетики для его решения. Такие исследования уже проводятся. Например, представлена молекулярная модель гистологического формирования волоса, пера и зуба (в том числе образование зубов в ротовой полости у цыплят) (Chuong, 1993; Widelitz *et al.*, 1997; Oro, Scott, 1998; Chuong *et al.*,

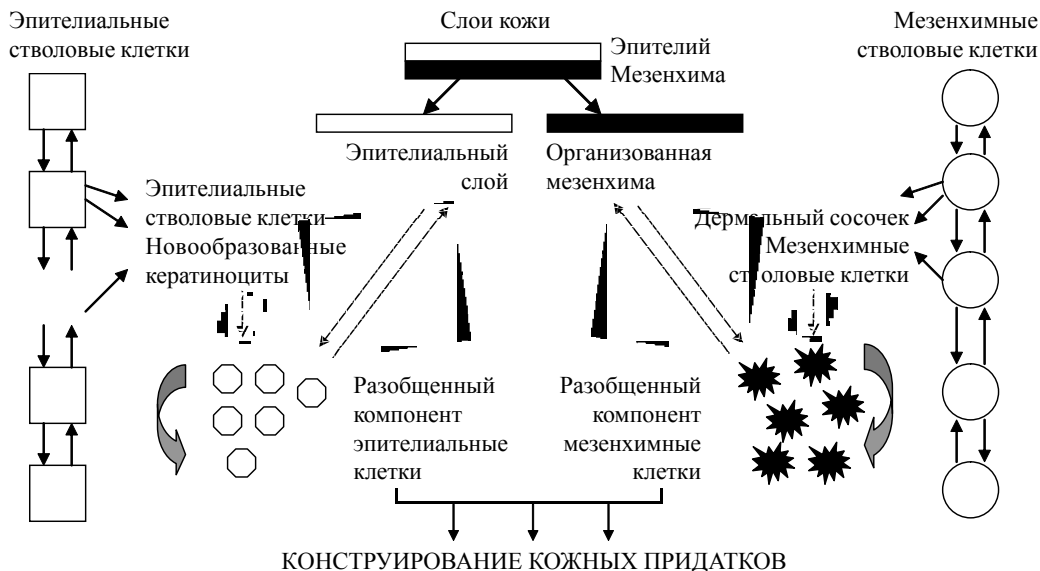


Рис. 4. Стратегия кожной инженерии с использованием эпителиальных и мезенхимных клеток-предшественников (с сокращениями, по: Chuong *et al.*, 2001). Путем рекомбинации и генных замещений характеризуются особенности различных стадий развития эпителиальных и дермальных стволовых клеток и определяется регенерация различных структур наружного покрова (волос, зубов, желез и т.д.) в различных комбинациях. Стрелки обозначают прогресс и обратимость процесса.

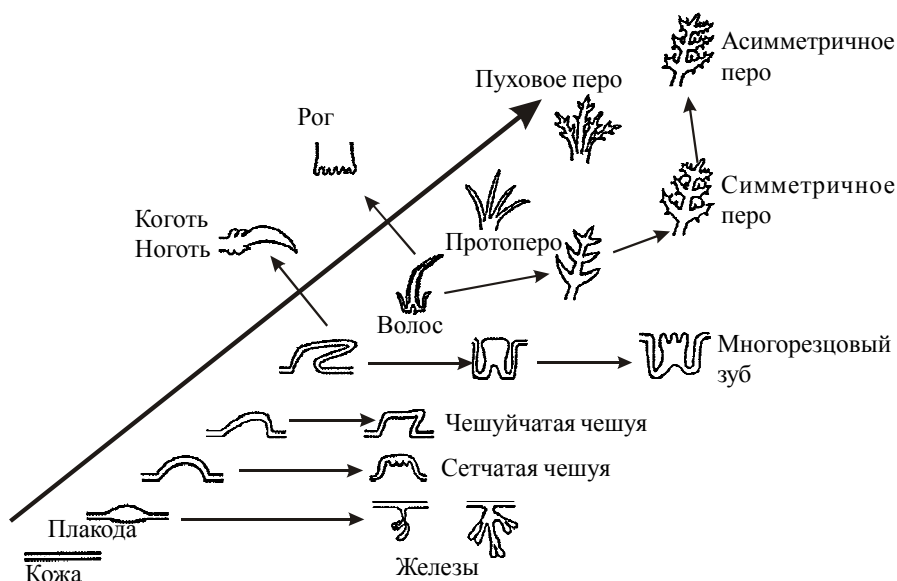


Рис. 5. Концептуальная модель формирования кожных придатков (с сокращениями, по: Chuong *et al.*, 2001). Стрелки обозначают переходы от более простых к более сложным формам (на примере рецентных или ископаемых видов). Стрелки не обозначают ни специфические ступени эволюции ни происхождение одних форм из других. Иногда эволюция проходила в направлении, противоположном вектору стрелки (например, утеря птенцами зубов и когтей на крыльях).

2000, 2001). Тканевая инженерия наружного покрова (рис. 4) позволила создать молекулярную модель эволюции и развития этих его органов и показала генную природу морфогенеза волос (Gat *et al.*, 1998). Концептуальная модель, основанная на данных генной инженерии (Widelitz *et al.*, 1997; Chuong *et al.*, 2001) (рис. 5) дает представление о путях прогрессивного развития кожных придатков, вершиной которого являются сложные асимметричные перья. Волосы же занимают низшее положение: они устроены не так сложно как перья, растут медленнее пера, в отличие от пера распадаются на слои и т.д. Соединение морфо-физиологических, эмбриологических и генетических подходов служит основным путем для решения вопроса о путях возникновения и эволюции различных кожных придатков.

ПОЛИМОРФНОСТЬ И ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АРХИТЕКТониКИ ВОЛОС И ИГЛ

Строение волос отличается полиморфностью, и некоторые черты имеют диагностическую ценность, позволяя определить принадлежность изучаемого образца к таксону разного ранга. Строение волос может сильно различаться у филогенетически близких видов, подвидов и пород (домашних животных), а также у одной особи на разных стадиях онтогенеза (Noback, 1951), т.е. волосы чрезвычайно пластичны в плане адаптации к условиям обитания.

Волосы, на первый взгляд, устроены очень просто: стержень представляет собой трехслойный ороговевший кутикулярный цилиндр различной формы, заполненный плотным слоем веретенновидных прочных и грубых корковых клеток, и не всегда присутствующим центральным хрупким сердцевинным слоем — ороговевшими остатками стенок сердцевинных клеток метаболически активного фолликула. Развитие микроскопической техники, биофизических и биохимических методов исследования закономерно привело к усложнению этой изначальной простой схемы и пониманию функциональной значимости и диагностической ценности основных структур волоса (Hausman, 1920a,b, 1930, 1934, 1944; Schneider, 1972; Chapman, 1986; Соколов и др, 1988; Kisin, Golovin, 1992; Кисин, Головин, 1993; Кисин, 2001).

Для идентификации волос и выявления их роли в приспособлении животных к условиям обитания широко используются как макро- так и микроскопические черты строения. К первым относится степень дифференциации волосяного покрова: волосы различных категорий и порядков образуют одно- или многоярусный волосяной покров и характеризуются различной окраской, формой, длиной и толщиной, а также расположением (топографией, густотой, оформлением в группы, направлением ворса) на теле животного (см. например, ревизию неотропических дикобразов с использованием морфологии игл — Voss, Da Silva, 2001). Ко вторым — особенности архитектоники волосяного стержня: соотношение степени развития всех трех слоев (кутикулы, коры и сердцевины), неоднородность и пигментация коркового слоя, орнамент кутикулярного рисунка и форма кутикулярных чешуй, форма, размеры, пигментация и расположение сердцевинных “клеток” и пустот между ними или внутри них.

Единая унифицированная система терминологии и классификации основных микроструктур волоса с целью их применения для видовой идентификации и выявления адаптаций до сих пор отсутствует, и восполнить этот пробел — задача настоящего исследования.

Кутикула

Кутикула (“эпидермикула” — по: Dathe, Schöps, 1986) стержня волоса представляет собой аморфное белковое, богатое серой и кератином вещество (Fraser *et al.*, 1959; Rogers, 1959a; Fraser, MacRae, 1980), и каждая кутикулярная чешуйка состоит из нескольких слоев (эпи-, экзо- и эндокутикула), разделенных мембранными комплексами и различающихся по содержанию серы (Rogers, 1959b; Swift, 1979; Chapman, 1986). Белки (в том числе кератин) кутикулы волос отличаются от кератина эпидермиса (Fraser *et al.*, 1959;

Fraser, MacRae, 1980; Соколов и др., 1988). Известно, что кутикула бывает одно- и многослойной. Строго говоря, кутикула не бывает однослойной, если чешуйки перекрываются; в этом случае она, по меньшей мере, двухслойная. Угол наклона чешуй относительно стержня волоса настолько мал, а высота (вдоль стержня) чешуек настолько относительно велика, что у многих видов имеется многослойное перекрывание: например, у человека — 6 (Swift, 1981), у кенгуровых прыгунов (*Dipodomys*) — 4 или 10–16 (Bradbury, Leeder, 1970), у американской норки (*Mustela vison*) — 40, а у енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) — 10 слоев (Rudall, 1941; Noback, 1951; Chapman, 1986; Blomstedt, 1987). Считается, что именно значительная толщина кутикулы отличает волос человека от волос других млекопитающих (Appleyard, Wildman, 1969). Толщина кутикулы определяется числом перекрывающихся кутикулярных чешуек (Noback, 1951) и может быть вычислена математически как произведение длины свободной поверхности чешуйки (высоты вдоль стержня) и синуса угла между стержнем и чешуйкой (Rudall, 1941). У изученных нами крыланов (Megachiroptera; Chiroptera) высота свободной поверхности кутикулярной чешуи колеблется от 8 мкм у коротконосого крылана (см. *Cynopterus sphinx*) до 15 мкм у египетской летучей собаки (см. *Rousettus aegyptiacus*), а угол наклона чешуек — от 8° у тонганской летучей лисицы (см. *Pteropus tonganus*) до 39° у крылана Вальберга (см. *Epomophorus wahlbergi*). Соответственно математической зависимости, чем больше высота свободной поверхности чешуйки и угол между ней и стержнем (чем более “оттопырена” чешуя и чем выше ее свободная поверхность), тем толще кутикулярный слой. У некоторых видов велики как угол отклонения чешуи от стержня, так и высота свободной поверхности чешуи, и кутикула утолщена до 5–6 мкм. Такая кутикула образуется за счет перекрывания двух-трех относительно толстых чешуек, а толщина кутикулы коррелирует с толщиной стержня волоса и характером орнамента. Особое положение занимает многослойная кутикула ленинцевых (Bradypodidae; Edentata), служащая для прикрепления водорослей (см. ниже) (Соколов, Чернова, 1994; Чернова, 2000б).

Орнамент кутикулы чрезвычайно разнообразен (например, известно 12 различных типов кутикулы — Brunner, Coman, 1974), но общепринятая единая классификация, позволившая бы систематизировать многочисленные данные отсутствует. Авторы предпочитают оригинальные красочные термины, наиболее точно подходящие для описания формы кутикулы и, как показывает проведенный нами анализ, нередко смешивают признаки различной категории. За основу классификации орнамента берутся два основных признака — число чешуек, охватывающих весь стержень и форма самой чешуйки, в сочетании с формой ее свободного края. На основе этого и строятся многочисленные морфологические разграничения орнамента и обсуждаются вопросы диагностики таксонов, вплоть до вида (см. например, ревизию таксономии галаро Galagoninae; Primates — Anderson, 2001; то же у оленевых Cervidae — Meyer *et al.*, 2001). Специальные исследования, в том числе с использованием различных морфометрических относительных показателей, обычно проведенные на многочисленном материале (50–150 видов), демонстрируют ограниченность использования орнамента в идентификации волос, так как он сильно меняется вдоль стержня и более зависит от толщины и формы волоса, чем от таксономической принадлежности особи (Hausman, 1930; Smith, 1933; Хмелевская, 1965; Short, 1978). Орнамент не дает возможности определить местоположение волос на теле животного, сезонные, географические и возрастные характеристики особи, отличать диких и содержащихся в неволе зверей (Хмелевская, 1965; Uhr, 1987). Он опре-

деляется более крупными характеристиками волоса — его толщиной, формой, участком стержня (Dгу, 1926) и может служить лишь дополнительным признаком при идентификации таксона. Предполагается индивидуализация строения кутикулы (Short, 1978), хотя известно, что у человека определение пола и возраста, а также части тела только по строению кутикулы волоса невозможно (Verhoeven, 1972; Schneider, 1981). Попытка математического анализа относительных размеров условно выделенных кутикулярных структур позволила графически изобразить пространственное разделение произвольно выбранных видов и наметила еще один путь идентификации таксонов (Соколов и др., 1997; Meyer *et al.*, 2002). Количественные показатели строения кутикулы (Wyatt, Riggott, 1981; Chakraborty *et al.*, 1996, 1999), да и весь огромный накопленный описательный опыт с графическим изображением орнамента, все-же дают основание считать его диагностическим признаком, который, в комплексе с другими признаками, может использоваться и используется в практике определения таксонов (Waldeyer, Grimm, 1884; De Meijere, 1894; Friedenthal, 1911; Lochte, 1934, 1938, 1954; Stains, 1958; Appleyard, Wildman, 1969; Dziurdzik, 1973; Koppikar, Sabnis, 1976, 1977; Keller, 1978, 1980a,b, 1981, 1983, 1984, 1992; Valente, Woolley, 1982; Dathe, Schöps, 1986; Oli, 1993; Wallis, 1993; Bahuguna, Mukherjee, 2000; Кисин, 2001).

Форма кутикулярных чешуй генетически детерминирована (Raphael, 1987), обусловлена биомеханическими закономерностями деформации клеток во время дифференциации и ороговения в фолликуле (Birbeck, Mercer, 1957b; Kassenbeck, 1981), а также цикликой роста волос (Brunner, Coman, 1974). Эти процессы формируют таксономическую специфичность орнамента кутикулы в основном в прикорневой части волосяного стержня, а не выше по стержню. Полагают, что именно в прикорневой зоне остевых волос заложены родовые признаки строения кутикулы (Хмелевская, 1965), а орнамент кутикулы пуховых волос несет родовые и видовые черты (Мамотюк, 1968), хотя, напротив, имеются данные о невозможности идентификации волос на родовом или видовом уровнях (Хмелевская, 1965; Kubiak, Dziurdzik, 1973; Keller, 1980b). Приспособительное значение строения кутикулы отрицается некоторыми авторами (Хмелевская, 1965), как и ее участие (из-за небольшой толщины) в механической защите волоса (Fraser, MacRae, 1980). Однако это не так, и кутикула волос принимает участие в основных функциях кератинизированных структур (Fraser, MacRae, 1980). Ниже, давая характеристику кутикуле, мы приведем примеры адаптивного характера ее строения.

Учтя все вышеизложенное, мы попытались разграничить орнамент кутикулы, используя альтернативные признаки (рис. 6, 7) (Чернова, 2002a). Кутикула, у которой одна чешуйка охватывает весь стержень волоса названа нами, вслед за предшествующими авторами (Hausman, 1924, 1930; Toldt, 1935; Волжина, 1951; Benedict, 1957; Соколов, 1973a; Соколов и др., 1988 и др.) — *кольцевидной* (*венечной*, *коронной*). Соответственно, альтернативна *некольцевидная* кутикула, у которой поперек стержня укладывается несколько чешуек.

Кольцевидная кутикула характерна для тонких волос рукокрылых (Chiroptera), насекомых (Insectivora), а также для тонкого основания остевых волос у других млекопитающих (Edentata, Rodentia, Carnivora). Неперекрывающаяся кутикула встречается практически во всех таксонах. Число клеток, охватывающих стержень волоса изменяется от 2 (Megachiroptera), 5—8 (Artiodactyla) до 10—15 (иглы грызунов Rodentia). В обеих ветвях схемы сразу же выделяются два противоположных типа строения ку-

тикулы: “обычная” — *неинвертированная* (свободный край чешуи направлен вверх по стержню) и, реже встречающаяся, — *инвертированная* (свободный край чешуи направлен вниз по стержню). Некольцевидная инвертированная кутикула описана в иглах дикобразов (см. *Hystrix*, *Erethizon*, *Coendou*, *Echinoprocta*, *Sphigurus*), у полосатого тенрека (см. *Hemicentetes semispinosus*; Tenrecidae) (Соколов, Чернова, 1998а; Чернова, 2002б), где служит защитным целям, а также в переходной зоне между прикорневой частью и выше по стержню в остевых волосах домового мыши (*Mus musculus*) и лесных мышей (*Apodemus*) (Day, 1966). Однако нами она не обнаружена у *M. musculus*, *Apodemus sylvaticus* и *A. speciosus*. Далее, в дихотомических ветвях нашей схемы кутикула разделяется на *прилегающую* — чешуи плотно примыкают к стержню и *неприлегающую* (*раструбную* или “осметрихии” — по: Müller-Schwarze *et al.*, 1977) — чешуи отходят от стержня под большим углом, иногда даже формируя обширные пазухи. Прилегающая кутикула довольно обычна для разных таксонов, а раструбная характерна для рукокрылых (Волжина, 1951; Benedict, 1957; Sabnis, 1980). Прилегающая кутикула подразделяется на *черепичную* (*черепицевидную*, *перекрывающуюся*) и *нечерепичную*. Первая — обычна как для кольцевидной неинвертированной (например, основания волос рукокрылых, насекомоядных, неполнозубых), так и для некольцевидной кутикулы (все отряды оволосенных млекопитающих). Взаимное перекрытие чешуек в разной степени проявляется у представителей разных таксонов. Нечерепичная встречается реже. Она может быть *мозаичной* (чешуйки располагаются встык, иногда разделены заметными щелями (Соколов, Чернова, 1998а) и сходны с клетками рогового слоя эпидермиса (см. *Atherurus macrourus*, *Erinaceus*) и *немозаичной* или *террасной* (чешуйки располагаются в виде ступеней-террас). Мозаичная кутикула встречается в



Рис. 6. Морфологическая характеристика орнамента кутикулы волос и игл млекопитающих (? - признак пока еще не обнаружен).

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ	4
СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ	
О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ ВОЛОС	17
ПОЛИМОРФНОСТЬ И ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ	
АРХИТЕКТониКИ ВОЛОС И ИГЛ	30
Кутикула	30
Кора	38
Сердцевина	40
НЕКОТОРЫЕ АДАПТИВНЫЕ СВОЙСТВА АРХИТЕКТониКИ ВОЛОС И ИГЛ	47
Механическая защита, участие в питании и локомоции	47
Защитная функция	49
Участие в терморегуляции	51
Участие в химической коммуникации	54
Участие в акустической коммуникации	55
Волосы как компонент симбиоза кожного покрова	56
ЛИТЕРАТУРА	60
МИКРОФОТОГРАФИИ ВОЛОС И ИГЛ	
РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	73
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	420
УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	426