

УДК: 591.477+591.478+599.322.2

КОЖНО-ВОЛОСЯНОЙ ПОКРОВ ТИБЕТСКОГО ХОМЯЧКА (*UROCRICETUS KAMENSIS*, CRICETIDAE, RODENTIA): СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2024 г. О. Ф. Чернова^{a,*}, Н. Ю. Феоктистова^{a,**}, И. Б. Солдатова^{a,***},
А. В. Суров^{a,****}

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

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

** e-mail: Feoktistovanyu@gmail.com

*** e-mail: ira-soldatova@mail.ru

****e-mail: Allocricetulus@gmail.com

Поступила в редакцию 18.01.2024 г.

После доработки 25.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Впервые с помощью световой и растровой электронной микроскопии изучена микроструктура кожи и ее дериватов (желез, волос, вибрисс) у взрослых самца и самки тибетского хомячка (*Urocricetus kamensis* Satunin 1903). Проведен сравнительно-морфологический анализ кожного покрова этого редкого вида хомячков, обитающего только в высокогорьях Тибетского плато. Показано, что наряду с чертами сходства с другими представителями подсемейства Cricetinae, у тибетского хомячка имеются характерные признаки строения кожи, способствующие адаптации к условиям сурового горного климата с резкими сезонными и суточными перепадами температур. Помимо обильной подкожной жировой клетчатки этот вид отличает особая структура волосяного покрова, обеспечивающая эффективную теплозащиту за счет увеличения объема инертного воздуха в шерсти (значительная густота шерсти, волнистое расположение рядов волос и профиль нижних отделов остевых волос). Присутствие в шерсти относительно длинных и толстых направляющих волос может способствовать защите шерсти у этого обитателя скальных биотопов. Набор специфических кожных желез невелик по сравнению с другими Cricetinae, среднебрюшная и боковые железы не обнаружены, что уникально для представителей подсемейства, однако требует подтверждения на более многочисленном материале.

Ключевые слова: микроструктура, кожные железы, гистология, РЭМ, межвидовые сравнения

DOI: 10.31857/S0044513424050098, **EDN:** URFILU

В последнее время в зоологии преобладают молекулярно-генетические исследования, включающие протеомику и транскриптомику, что, безусловно, формирует не только основу для филогенетических построений, но и позволяет выявлять механизмы адаптаций живых организмов, реконструировать картину эволюционных преобразований и др. Не вызывает сомнений и представление о том, что морфология кожи млекопитающих и кожных дериватов — желез и волос — непосредственно связана с образом жизни и специфическими адаптациями вида к условиям среды, а также отражает степень филогенетического родства на уровне разных таксонов. Поэтому данные о морфологии органов и тканей, наряду с молекулярно-генетическими данными,

по-прежнему не менее важны и необходимы при изучении любого таксона.

Настоящая работа является развитием ставших классическими исследований по сравнительной и функциональной морфологии кожно-волосяного покрова млекопитающих (Соколов, 1973; Соколов, Чернова, 2001; Чернова, Целикова, 2004) и трихоморфологии (Denforth, 1925; Hausmann, 1930, 1944; Teerink, 1991; Tóth, 2017) и посвящена микроструктуре кожи и ее дериватов (желез, волос, вибрисс) тибетского хомячка (*Urocricetus kamensis* Satunin 1903).

Род *Urocricetus* является отдельной кладой, филогенетически близкой к представителям рода *Phodopus* (Lebedev et al., 2018; Ding, Liao, 2019; Romanenko et al., 2021). Результаты молекулярного датирования позволяют предположить, что эти

два рода разделились в начале позднего миоцена (~ 10 млн лет назад). Однако, если представители рода *Phodopus* широко распространены в степях и полупустынях Монголии, Тувы, Забайкалья, Синьцзяна, Восточного Казахстана, Центрального и Северо-Восточного Китая, то род *Urocricetus* ограничен только Тибетским плато, обитает на высокогорных лугах, в кустарниковых болотах и открытых степях на высотах от 3300 до 4100 м над ур. м. Систематика рода является до сих пор дискуссионной (Lebedev et al., 2018). Традиционно тибетских хомячков рассматривали в рамках рода *Cricetulus* и признавали два вида: *C. kamensis* и *C. alticola* (Musser et Carleton 2005). Другие исследователи предлагают выделять четыре вида (Smith, Xie, 2013) либо объединять все формы в один полиморфный вид (Ding, Liao, 2019). Анализ ядерных и митохондриальных данных у представителей тибетских хомячков показал филогенетическую обособленность рода *Urocricetus*, т.е. скорее поддерживают представление о видовой самостоятельности *U. kamensis* и *U. alticola* (Lebedev et al., 2018; Romanenko et al., 2021).

Как сказано выше, *U. kamensis* – обитатель высокогорий, плотность населения обычно невелика, вид внесен в список МСОП в категории CR (виды, находящиеся под угрозой исчезновения) (Jiang et al., 2016). Длина (мм) тела от 88–112, хвоста 51–64, ступни 17–18, уха 16–18 (Smith, Hoffmann, 2008). Длина черепа 27–29 мм, вес тела 20–40 г. Окрас спины темно-коричнево-буро-серый, но возможно присутствие черных пятен или полос. На бедрах выделяются черные пятна. Нижняя сторона тела серовато-белая, волосы темные в основаниях, но с белыми кончиками. По бокам контрастная граница темной спины и светлого брюха образует волнообразный узор. Основание хвоста двухцветное с темной узкой полоской в дорсальной части, вентральная сторона и кончик хвоста полностью белые. Хвост довольно толстый и покрыт волосками (Smith, Hoffmann, 2008).

Кожно-волосистой покров тибетского хомячка ранее не исследовали. Вместе с тем сравнение особенностей его строения у этого горного вида с изученными ранее представителями подсемейства Cricetinae и, в частности, с представителями

сестринского рода *Phodopus* позволит оценить своеобразие *U. kamensis*, касающееся специфических адаптаций к обитанию в условиях высокогорья.

В связи с этим цель нашей работы состоит в детальном морфологическом описании кожно-волосистой покров тибетского хомячка и проведении сравнительного анализа видов в рамках подсемейства Cricetinae для выявления морфологических адаптаций хомячков к условиям существования, в том числе возможного участия специфических кожных желез в химической коммуникации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения микроструктуры кожи, волос, вибрисс и специфических кожных желез (далее СКЖ) послужили взрослые самец и самка тибетского хомячка, отловленные нами в Китае в провинции Цинхай, округ Нанкин в июле 2018 г. (31°52'56" с.ш., 96°33'16.2" в.д., 3900 м над ур. м.). Место поймки этих экземпляров расположено близко от терратипики *U. kamensis* Satunin 1902, которое описывалось как "...река Moktschjun, район Меконга, Северо-Восточный Тибет". В настоящее время образцы хранятся в коллекции Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (табл. 1).

Морфологические исследования проводили в Центре коллективного пользования "Инструментальные методы в экологии" ИПЭЭ РАН с применением морфометрии, световой и растровой электронной микроскопии (РЭМ) и гистологии. У самки были взяты пробы кожного покрова с холки, крестца, бока, груди, из угла рта, ано-генитальной области и с подошв задних лап. Образцы фиксировали в 10% нейтральном формалине. Подготовку гистологических препаратов осуществляли по стандартным методикам (Соколов и др., 1988) с использованием полуавтоматического специализированного гистологического оборудования фирмы "Medite" (Германия) – гистопроцессор TPC-15, заливающая станция TES-99, микротом Meditome M530. Срезы толщиной 6–8 мкм последовательно окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином, заливали жидким стеклом LEICA CV

Таблица 1. Морфометрия (мм) изученных особей тибетского хомячка (*Urocricetus kamensis*), добытых в Китае на Тибетском плато

№	Пол, возраст	L	C	A	PI	Место сбора материала, коллекторы	Дата сбора материала	Объект хранения	Кол. №, Зоомузей МГУ
1	Самец ad.	94.0	50.5	22.2	18.3	Китай, Тибетское нагорье, Сувор А.В., Феоктистова Н.Ю.	30.07.2018	Тушка	S-200977
2	Самка ad.	77.0	37.0	14.0	18.0			Спиртовой материал	S-200979

MOUNT. Микрофотографии препаратов получали с помощью моторизованного микроскопа Keyence Bioevo BZ-9000 (“Keyence”, Япония). К сожалению, сохранность этого уникального материала была крайне плохой (спиртовой материал), что отразилось на качестве препаратов.

Наиболее крупные вибриссы (из группы “усов”) выбирали из мистациальной области (вибриссной подушки). Образцы волос обеих особей разбирали на категории и порядки под бинокулярной лупой. Для изучения волос в проходящем свете методами светлого и темного полей использовали светооптический микроскоп LEICA DMR (Leica Microsystems, Germany), оснащенный фотокамерой JVC3 CCD C—MOUNT: волосы монтировали на предметные стекла. Для исследования материала в РЭМ изготавливали, помимо тотальных препаратов, препараты продольных и поперечных сечений волос. Для этого волосы очищали в шампуне, промывали в воде, проводили через спирты возрастающей концентрации и ацетон, высушивали в критической точке на установке Hitachi Critical Point Dryer HCP-1 (Hitachi, Япония), наклеивали на предметные столики. Затем для создания токопроводящей поверхности образцы напыляли золотом на оборудовании Q150R ES Plus (Quorum Technologies Ltd., Великобритания, ОКСМ-826). Полученные изображения (электроннограммы) изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа Tescan MIRA3 LMH ОКСМ-203 (Brno, s.r.o., Чешская Республика), оснащенного катодом Шоттки. Электроннограммы получали с поверхности волос и с трансверсальных и сагиттальных сечений стержня. Все рисунки были масштабированы, скомпонованы и отредактированы в программе Adobe Photoshop 11 (“Adobe”, США), но изменения касались лишь масштаба, контрастности и резкости изображений. Морфометрию структур кожи и волос анализировали в программах ATLAS (Tescan, Чехия) и ImageJ (Abramoff et al., 2004). Описательная статистика морфометрических данных сформирована с помощью программы STATISTICA 10 (StatSoft, США).

Для морфологического описания кожных структур и волос применили общепринятую терминологию (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988, рис. 83; Чернова, Целикова, 2004). Описана полиморфность (“дифференцировка” по: Церевитино, 1951) волосяного покрова (категории и размерные порядки волос). Термин “архитектура” волос обозначает трехмерную структуру наружных и внутренних компонентов волоса, полученных на объемных электроннограммах. “Кольцевидная кутикула” отличается тем, что одна длинная чешуйка полностью оборачивает стержень, “лентовидная кутикула” лежит поперек стержня в виде узкой

ленты, а “коронная” кутикула состоит из высоких чешуек, “вставленных” одна в другую наподобие стопки чашек (Чернова, Целикова, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Волосяной покров. *Окрас шерсти и волос.* Окрас шерсти различается на спинной и брюшной сторонах тела (рис. 1А-1Е). На спине шерсть буро-коричневая с более темной полосой, проходящей по хребту, и более темным оттенком в области плеч и бедер. Брюхо серовато-белое. Мордочка белая в области вибриссных подушек и на щеках, незначительно темнее над глазами, между ушами и на дорсальной стороне ушных раковин. Лапки белые, сверху с густыми и относительно длинными белыми волосками, покрывающими кончики пальцев и коготки, а волярная (рис. 1D) и плантарная подошвы лишены шерсти и имеют сильно развитые мозоли. Хвост длинный толстый и двухцветный: дорсальная сторона серая, а вентральная белая, прямая граница между ними проходит по латеральной стороне хвоста. Окрас волос изменяется от бесцветного (белого) до темно-серого и бурого. На вентральной стороне тела преобладают светлые волосы. Характерна “зонарная” окраска отдельных волос. На стержне имеются три примерно равные по высоте (вдоль стержня) цветовые зоны: как правило, белое основание, срединная часть темно- или светло-серая, или бурая, а вершина — белая или белая с черным, или с желтоватым кончиком.

Расположение волос. Волосы растут поодиночке на дорсальной поверхности тела (холка, крестец), образуя волнообразные ряды. На груди они формируют группы по 6–12 волосков в каждой, объединяясь в волнистые ряды, расположенные на расстоянии 245–350 мкм друг от друга. Среди этих волос четко выделяются волосы двух типов — более толстые с хорошо развитой двурядной лестничной сердцевинной и более тонкие с однорядной лестничной сердцевинной. Большинство волос пигментированы, но присутствуют и бесцветные. На площади 1 мм² кожи холки располагается 180 ± 10 волос, что в расчете на 1 см² равно 18000 волосам, на груди на 1 см² присутствует около 8000 волос. Луковицы крупных волос залегают глубоко в толстой подкожной жировой клетчатке, а луковицы мелких волосков не выходят ниже дермального слоя.

Полиморфность и архитектура волос. Туловище (холка, крестец, бок, грудь). У обеих особей волосяной покров длиннее на груди (11–12 мм), чем на спине и боку (8–10 мм), не имеет длинного ворса и густой подпуши, не разделен четко на ярусы. Шерсть дифференцирована слабо, но все же содержит редкие крупные направляющие волосы (толщиной 30.0–38.9 мкм) и более мелкие остевые трех

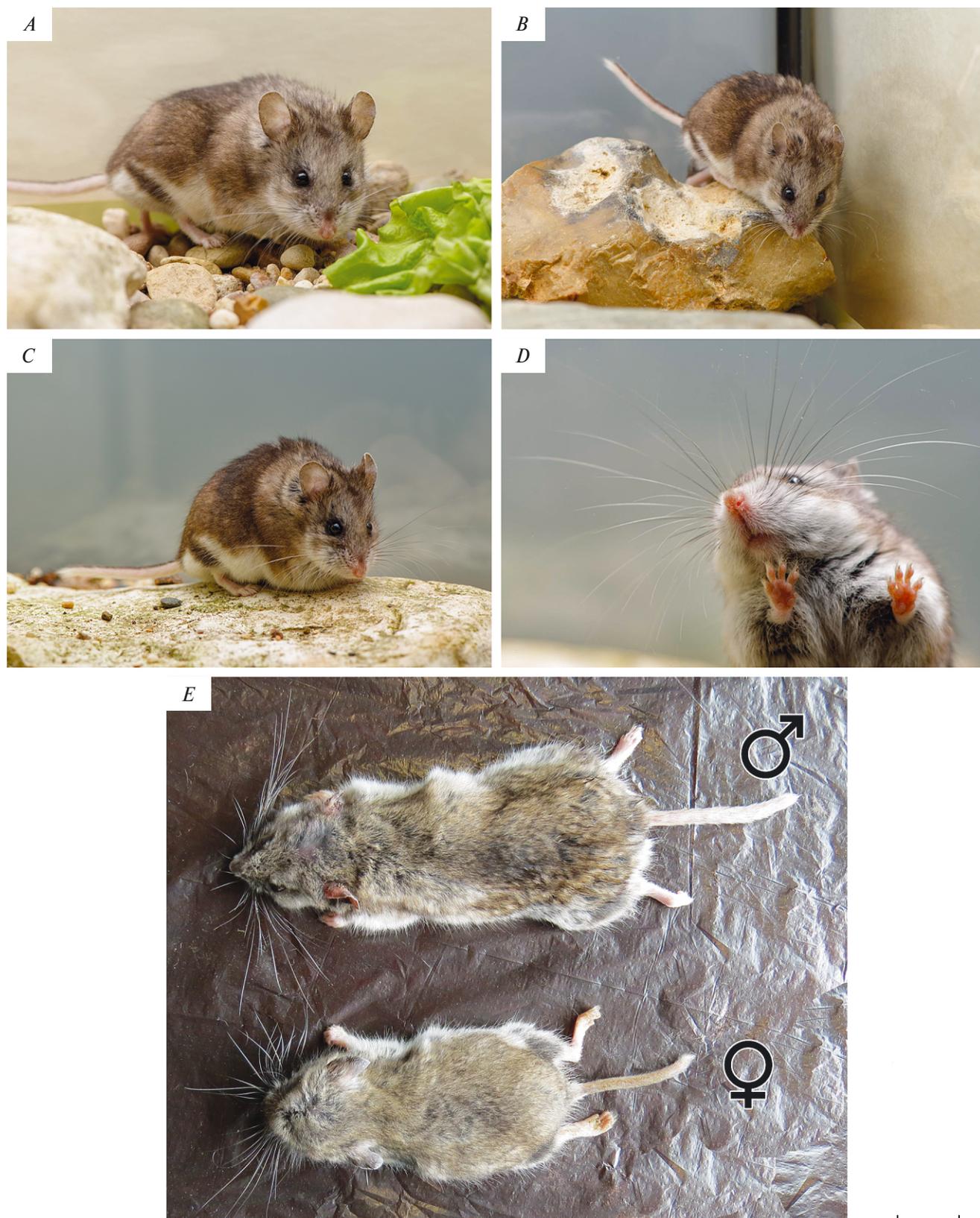


Рис. 1. Внешний вид взрослых особей *Urocricetus kamensis*: A–D – самка в условиях вивария ИПЭЭ РАН (D – фотоснимок через стекло вольера, хорошо различимы крупные подошвенные мозоли кисти); E – тушки изученных особей. Масштаб 10 мм. Фото А.В. Сурова.

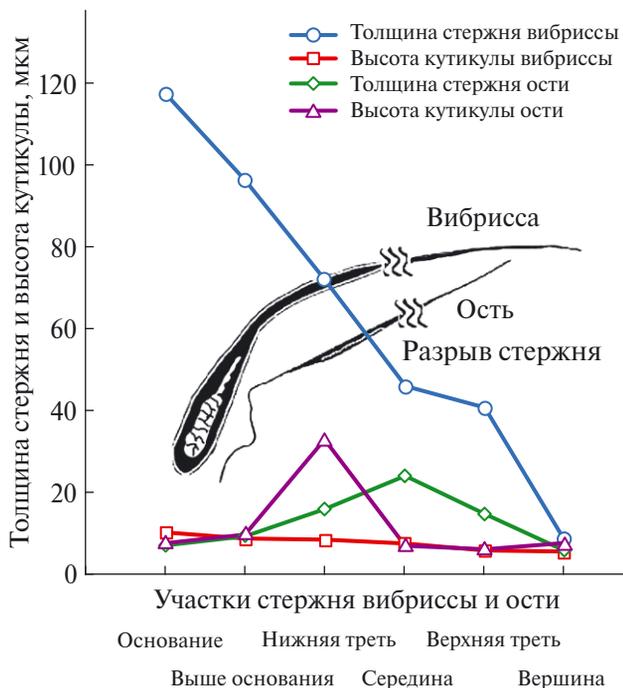


Рис. 2. Изменение толщины волос и высоты кутикулы вдоль стержня остевого волоса и вибриссы у взрослой самки *Urocrinetus kamensis*.

размерных порядков (ость I толщиной 22.6–23.0 мкм, ость II – 16–18 мкм и ость III – 6–8 мкм). Более крупные волосы имеют сходный профиль: длинное и тонкое основание, лишенное пигмента и сердцевины, постепенно переходит в слегка волнистую центральную часть стержня, в которой имеется или отсутствует пигмент, но присутствует лестничная сердцевина. Степень развития и пигментации различаются у волос разных категорий и размерных порядков. Выше центральной части стержень переходит в длинную и тонкую пигментированную или бесцветную вершину, которая лишена сердцевины. В местах изгибов стержень незначительно сужается. Профиль тонкого остевого волоса отличается слабо извитым основанием (две волны) и присутствием незначительного утолщения-гранны на участке, расположенном немного выше середины стержня (рис. 2). На разных участках туловища оственные волосы короткие, темные и светлые со слабо извитым тонким основанием, незначительно выраженной гранной в верхней трети стержня и длинным острым кончиком. Судя по форме поперечного сечения стержня, направляющие волосы незначительно уплощены в дорсо-вентральном направлении (рис. 3А, 3D, 3G, 3J). В волосах холки у самки сердцевина занимает 37% площади поперечного сечения волоса, а в волосах груди – 25% (у самца этот показатель 32.5%). Особенно хорошо

развита сердцевина у волос на боку у самца – 45%. На продольных сечениях толщина сердцевины изменяется от 42.4% у самца до 70.5% у самки. В направляющих же волосах пигментированная сердцевина лестничная двурядная, причем ее перегородки (“диски”) лежат не на одном уровне, а чередуются. Перегородки сердцевинных волос содержат многочисленные плотно упакованные овальные пигментные гранулы (рис. 3А, стрелка). Размеры гранул значительно варьируют, например, у волос холки самки – от 0.6 × 0.8 до 1.5 × 1.5 мкм, а у волос середины спины самца – от 0.7 × 0.8 до 0.9 × 1.5 мкм. Более крупных гранул мы не наблюдали. Толщина самих перегородок-дисков незначительно изменяется в разных участках волоса. У самца в направляющем волосе бока в основании стержня, где сердцевина однорядная, высота дисков составляет 4.6 ± 0.9 мкм, а в срединной расширенной части стержня, где сердцевина двурядная, но с чередующимися дисками, она равна 4.8 ± 0.3 мкм.

Орнамент кутикулы однообразный ленточный у направляющих волос, но на наиболее расширенном участке стержня (гранна, “shield”, англ.) чешуи ориентированы под углом 29.4°–34.6° к поперечной оси волоса (рис. 3С). У оственных волос орнамент кутикулы более разнообразен (рис. 3F, 3H, 3I, 3L). В основании стержня кутикула коронная (полукольцевидная), состоит из высоких чешуек, свободные края которых незначительно отходят от стержня под углом 33.5°–42.5° к его поперечной оси. Выше по стержню перед началом гранны чешуйки значительно вытягиваются вверх, располагаются под углом 58.1°–68.1° к поперечной оси волоса и образуют специфический орнамент (рис. 3L). В гранне орнамент кутикулы становится обычным, кутикула уплощается и ленточные чешуйки вытягиваются поперек стержня (рис. 3L).

Кисть. Тонкие (17–22 мкм) волоски в основном белые, дуговидно изогнутые, длиной до 5 мм, волосяные пучки покрывают пальцы и коготки, выступая за их кончики. Короткие вершины волосков очень тонкие (не более 5.6 мкм), копьевидные, но без следов потертостей или деформации. Однорядная лестничная пигментированная сердцевина присутствует лишь в некоторых волосках, занимая до 50% толщины стержня. Кутикула коронная.

Хвост. Волосы короткие (5–7 мм) с толстым (30.0–40.5 мкм) прямым основанием, занимающим до половины длины правильного цилиндрического стержня, и длинным тонким кончиком (до 6.4 мкм). Их стержни немного уплощены в дорсо-вентральном направлении. Однорядная лестничная сердцевина этих волос развита слабо, составляет 0.1–0.8% площади поперечного среза и до 30% на продольном срезе (при толщине

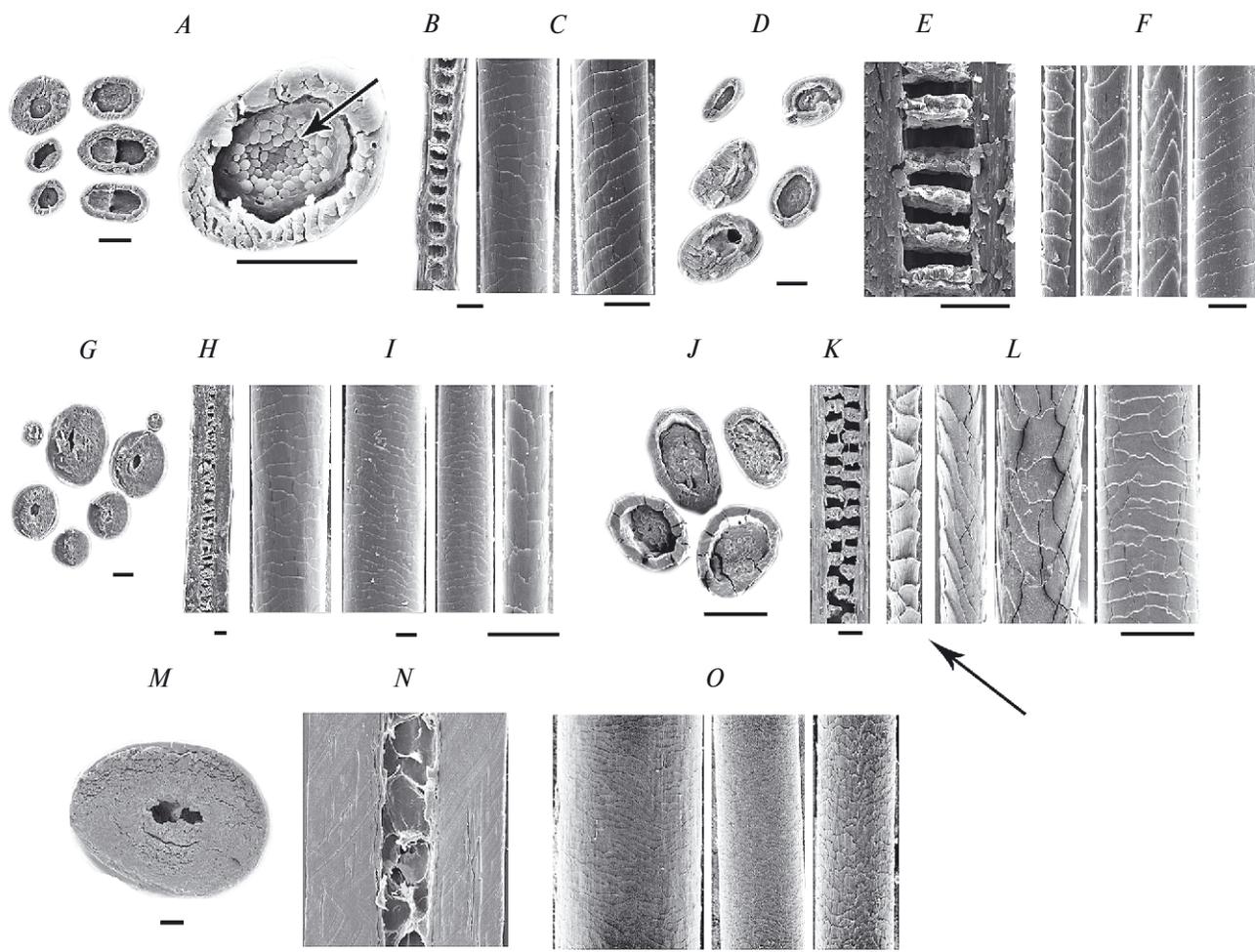


Рис. 3. Микроструктура волос (A–L) и вибриссы (M–O) взрослой самки *Urocricetus kamensis*. Волосы холки (A–C), груди (D–F), хвоста (G–I) и бока (J–L); вибрисса (M–O). A, D, G, J, M – поперечные сечения стержня, на A стрелкой указаны пигментные гранулы. B, E, H, K, N – продольные сечения стержня. C, F, I, L, O – орнамент кутикулы по стержню от основания к середине (слева направо), на L стрелкой указаны коронная кутикула и специфическая кутикула. Данные РЭМ. Масштаб, мкм: A – 10 и 5, B–O – 10.

волоса 43.1 мкм), располагается по середине стержня. Кутикула высокая в прикорневой зоне и в срединной части стержня (30.0–40.5 мкм), от середины до вершины стержня кутикула становится ниже (13.9–6.4 мкм).

Вибриссы и их архитектура. Длинные и многочисленные вибриссы в основном белые, но встречаются и темные (рис. 1A–1E). Самая крупная вибрисса у самца белая и толстая, длиной 42 мм, с утолщенным основанием (117.3 ± 0.6 мкм) и длинным и тонким (18 ± 5 мкм) немного загнутым кончиком, который имеет закругленную вершину. Профиль вибриссы имеет типичную “арочную конфигурацию” (рис. 2). Он незначительно уплощен в дорсо-вентральном направлении, что заметно на поперечном сечении (рис. 3M). Большой диаметр равен 94.8 мкм, а меньший – 70.5

мкм, соотношение этих величин составляет 1.3. Сердцевинный слой развит слабо, он занимает лишь 7.9% площади поперечника и 33% толщины вибриссы на продольном сечении (рис. 3N), т.е. сердцевинный канал имеет разную толщину на разных участках стержня и наиболее широк на участке, расположенном выше основания стержня. Сердцевинный тяж не пустой, а содержит тонкие перегородки пленочного типа (рис. 3N), разделяющие его на пустотелые ячейки. Перегородки могут располагаться строго поперек стержня или под небольшим углом в 30° – 40° к поперечной оси стержня. Кутикула имеет вполне сходный орнамент по всему стержню, включая основание и место перехода в вершину (рис. 3O). Она ленточная, состоит из невысоких чешуек с волнистым свободным краем, который ориентирован по стержню таким

образом, что в основании вибриссы ленты вытянуты по поперечной оси, а выше они могут быть ориентированы под углом 30° – 40° к поперечной оси. Сама ленточная чешуя уплощается в направлении от основания к вершине (рис. 2). Абсолютная высота чешуек в этом направлении меняется от 10.8 ± 1.1 до 6.7 ± 0.4 мкм. Однако относительная высота чешуек (к толщине стержня), напротив, незначительно растет, соответственно от 0.09 до 0.17. Таким образом, более тонкие участки стержня покрыты относительно более высокими чешуйками, т.е. здесь площадь перекрывания чешуйчатой кутикулы больше.

Микроструктура кожи. Строение кожных слоев и желез различается на разных участках тела тибетского хомячка. *Покров туловища* (кожа вместе с подкожной жировой клетчаткой) утолщен только за счет подкожной клетчатки, которая составляет 55.2–64.0% его толщины на холке и крестце и до 83.6% на груди, клетчатка четко отделена от дермального слоя кожи. Снизу жировую клетчатку подстилает слой подкожной мускулатуры, толщина которого гораздо больше на груди (до 175 мкм), чем на холке (33.9 мкм) и крестце (67.8 мкм). Собственно кожа (эпидермис с роговым слоем, сосочковый и сетчатый слои) гораздо тоньше. Так, толщина кожи на холке не превышает 65.2 мкм, на груди – 67.8 мкм, но на крестце немного больше – 82.7 мкм. Роговой слой и эпидермис очень тонкие (соответственно до 5.6 и 11.3 мкм). Роговой слой сильно отслаивается. Сосочковый и сетчатый слои не выражены. Кожа груди отличается сильной складчатостью. Все слои кожи лишены пигмента. Мелкие однодольчатые сальные железы в числе одной-двух имеются не у всех волос. Фолликулы волос, как указывалось выше, располагаются волнистыми рядами (рис. 4С), поодиночке или группами, среди них присутствуют крупные ости с двурядной лестничной сердцевинкой.

Строение кожи своеобразно на таких участках тела, как углы рта, вибриссная подушка, верхняя и нижняя губы, подошвы лап, которое мы опишем ниже при рассмотрении вибрисс и специфических кожных желез.

Вибриссная подушка. Микроструктура мистациальной кожи (рис. 4D) отличается от таковой на туловище как по метрическим параметрам, так и по степени развития структур. Здесь кожа сильно утолщена (1169.0 ± 28.1 мкм), в основном за счет сетчатого слоя. В этом слое присутствуют многочисленные крупные (толщиной до 102 мкм) пучки поперечнополосатой мускулатуры, которые ориентированы перпендикулярно поверхности кожи (рис. 4G, 4, 7). Роговой слой толстый (до 26 мкм), рыхлый и сильно отслаивается. Эпидермис без него тонкий (не более 12 мкм) и не образует

сосочков. Подкожная клетчатка почти не содержит жировых клеток. В коже эти клетки встречаются только в виде небольших кластеров и находятся глубже луковиц волос и вибрисс. Размеры жировых клеток не более 33.9×42.1 мкм. Кожа обильно иннервирована, в ее нижних отделах располагаются многочисленные пучки нервных волокон, толщина которых изменяется от 36.4 до 53.5 мкм. Кожа васкуляризована, присутствуют многочисленные сосуды, диаметр артериол достигает 57 мкм. Слой подкожной мускулатуры довольно тонкий (29.7–39.5 мкм). Фолликулы волос крупные (27.2–41.1 мкм), снабжены крупными (86.3×22.4 , 93.3×26.1 мкм) однодольчатыми сальными железами, которые, разрастаясь, полностью окружают волосную фолликул. Фолликулы вибрисс очень крупные, на поперечных срезах кожи они имеют размеры 477.0×907.2 , 824×418.7 мкм, снабжены толстой соединительнотканной капсулой (рис. 4G). Причем толщина капсулы неравномерная, изменяется от 27.0 до 116.0 мкм. В основании вибриссной сумки в нее проникает мощный (толщиной до 50.9 мкм) пучок нервных волокон, который делает характерный изгиб перед вхождением в фолликул. Поперечнополосатая мышца вибриссной сумки толстая (до 63 мкм), разветвляется на несколько пучков, которые охватывают нижнюю часть фолликула. Кавернозный синус хорошо развит (толщиной до 81 мкм), имеет типичное сетчатое строение. Сальные железы не крупные (72.6×30.2 ; 70.7×35.3 мкм), лежат по две в верхней части фолликула, но почти окружают фолликул.

Специфические кожные железы. Интересно, что у исследуемого вида не удалось обнаружить крупные СКЖ на туловище, такие как боковые (БЖ) и среднебрюшные железы (СБЖ), которые характерны для других видов подсемейства Cricetinae. Однако хорошо развиты сальные железы в углах рта, на губах, веках, а также мерокриновые потовые железы подошвенных мозолей.

Сальные железы углов рта. Железистое поле располагается в углах рта (рис. 4D, стрелка) и со стороны мездры имеет форму треугольника размером 8.1×7.6 мм (ширина к длине) и площадью 28.7 мм^2 , содержит 168 мелких (площадью 0.01 – 0.02 мм^2) округлых сальных желез (рис. 4E, 4F). Каждая железка может быть связана с одним белым тонким волоском (длиной 1.1–1.3) или может быть “свободной”. Кончики волосков обломаны. Толщина кожи вместе с подлежащим мощным мышечным слоем достигает 1232.5 ± 52.5 мкм. Волосные фолликулы диаметром 44–55 мкм могут залегать на такой глубине. Эпидермис незначительно утолщен (38–44 мкм), содержит слой зернистых клеток. Роговой слой толщиной до 34 мкм интенсивно отслаивается. Диаметр очень крупных сальных

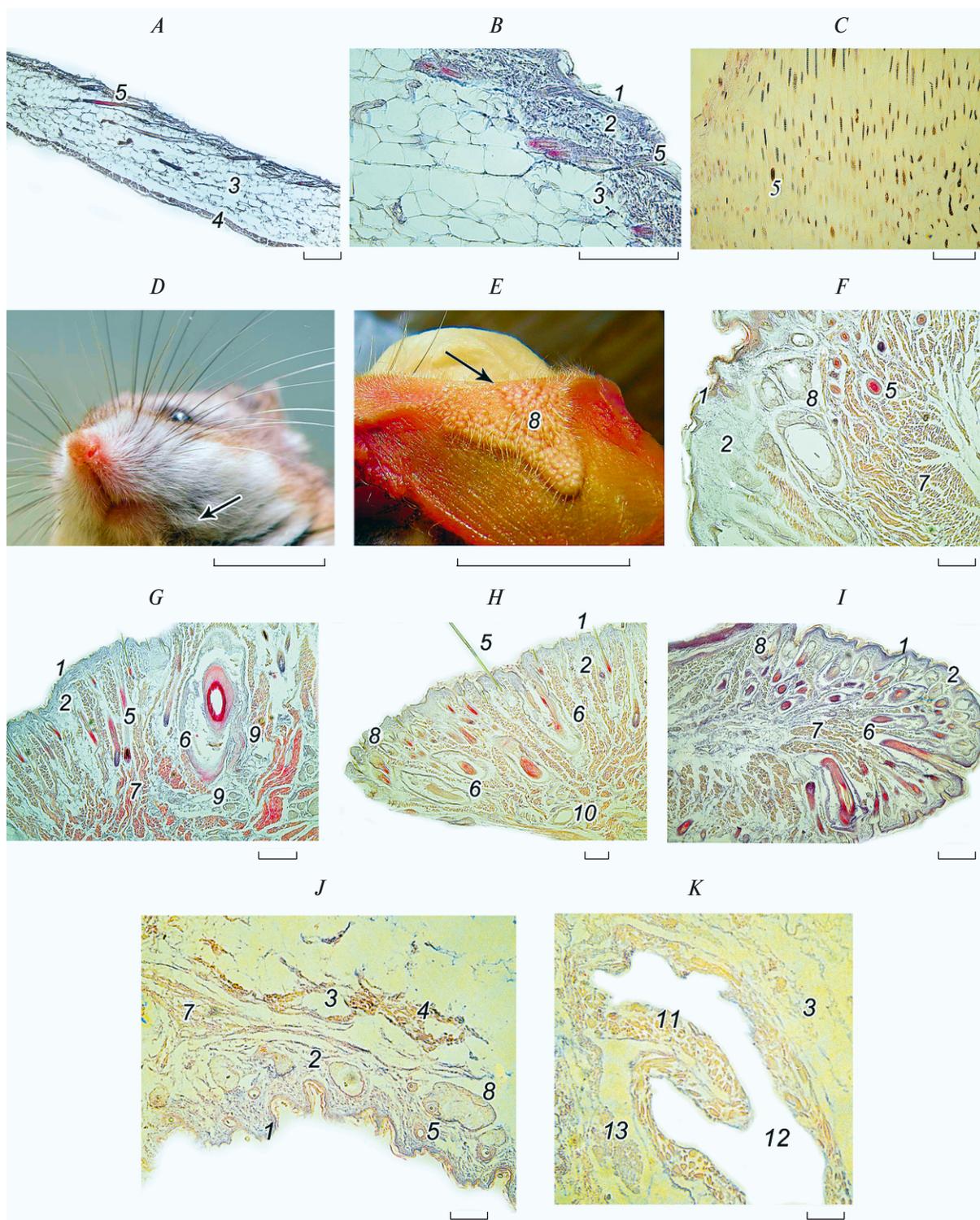


Рис. 4. Внешний вид кожи и микроструктура ее компонентов у взрослой самки *Urocrinetus kamensis*. *A, B* – кожа холки на продольном сечении; *C* – то же на поперечном сечении; *D* – морда хомячка, стрелкой указан угол рта; *E* – железистое поле угла рта; *F* – сальные железы угла рта; *G* – вибриссная подушка; *H* – верхняя губа; *I* – нижняя губа; *J* – циркумвагинальная кожа; *K* – проктодеальная кожа. Окраска гистологических срезов гематоксилин-эозином. 1 – эпидермис; 2 – дерма; 3 – подкожная клетчатка; 4 – подкожная мускулатура; 5 – волосяной фолликул, волос; 6 – фолликул вибриссы; 7 – пучок мышечных волокон; 8 – сальная железа; 9 – нерв; 10 – кровеносный сосуд; 11 – анальный сфинктер; 12 – анальный канал; 13 – проктодеальная железа. Микрофото. Масштаб: *A–C, F–I, L* – 100 мкм; *D–E, J, K* – 10 мм.

желез на поперечном срезе составляет 117–439 мкм. Железы активно секретируют, отличаются сильно расширенными центральными резервуарами, в которых присутствуют стержни некрупных волосков, и мелкими округлыми секреторными долями, располагающимися в ряд по периферии полости (рис. 4Н, 8).

Сальные железы нижней губы. Кожа нижней губы также утолщена (в среднем 512.0 ± 22.7 мкм) за счет проникновения в дерму мощной поперечнополосатой мускулатуры (рис. 4I, 7). Ее отличает наличие мелких, неглубоко залегающих волосков и вибрисс. Диаметр вибриссной сумки не превышает 100 мкм, кровеносные синусы хорошо развиты. Строение эпидермиса такое же, как в углах рта. Сальные железы волос некрупные, располагаются по две у каждого волосяного фолликула (рис. 4I, 8). Подкожная жировая клетчатка не развита, имеются лишь отдельные небольшие кластеры жировых клеток.

Мейбомиевые железы век. Кожа век тонкая не пигментированная и складчатая, с редкими мелкими и короткими ресницами. Подкожная жировая клетчатка и подкожная мускулатура развиты слабо. Мейбомиевые железы располагаются в ряд вдоль

ресничного края века, вытянуты поперек него. Железы имеют большие размеры (до 1.9×0.2 мм), открываются протоками на краю века. Они состоят из мелких долей и лишены крупных полостей.

Подошвенные эккриновые железы. Кожа подошв сильно отличается от кожи туловища, но в целом сходна с таковой у других млекопитающих, имеющих подошвенные мозоли и неоволощенную волярную и плантарную кожу. Подошвенные мозоли (tori metatarsales, central pad, thenar, hypothenar) и пальцевые мозоли (tori digitalis) крупные, хорошо сформированные, овальные или округлые (рис. 5А, 5В). На кисти тенар и центральная мозоль наиболее велики, их площадь равна соответственно 38.6 и 20.8 мм², а пальцевые мозоли почти в два раза мельче (11.1 – 12.5 мм²). На кисти площадь подошвы, занимаемая мозолями, составляет 43% от общей площади подошвы. На стопе толщина кожи максимальна в центральной части метатарзальной мозоли. Она достигает 5% толщины мозоли за счет толстого и слоистого эозинофильного рогового слоя и нижележащих слоев эпидермиса. Внутренняя поверхность эпидермиса представляет собой короткие сосочки (рис. 5С, 7, 8), внедряющиеся в сетчатый слой дермы, что формирует прочное сочленение по типу “замка” между эпидермисом и дермой.

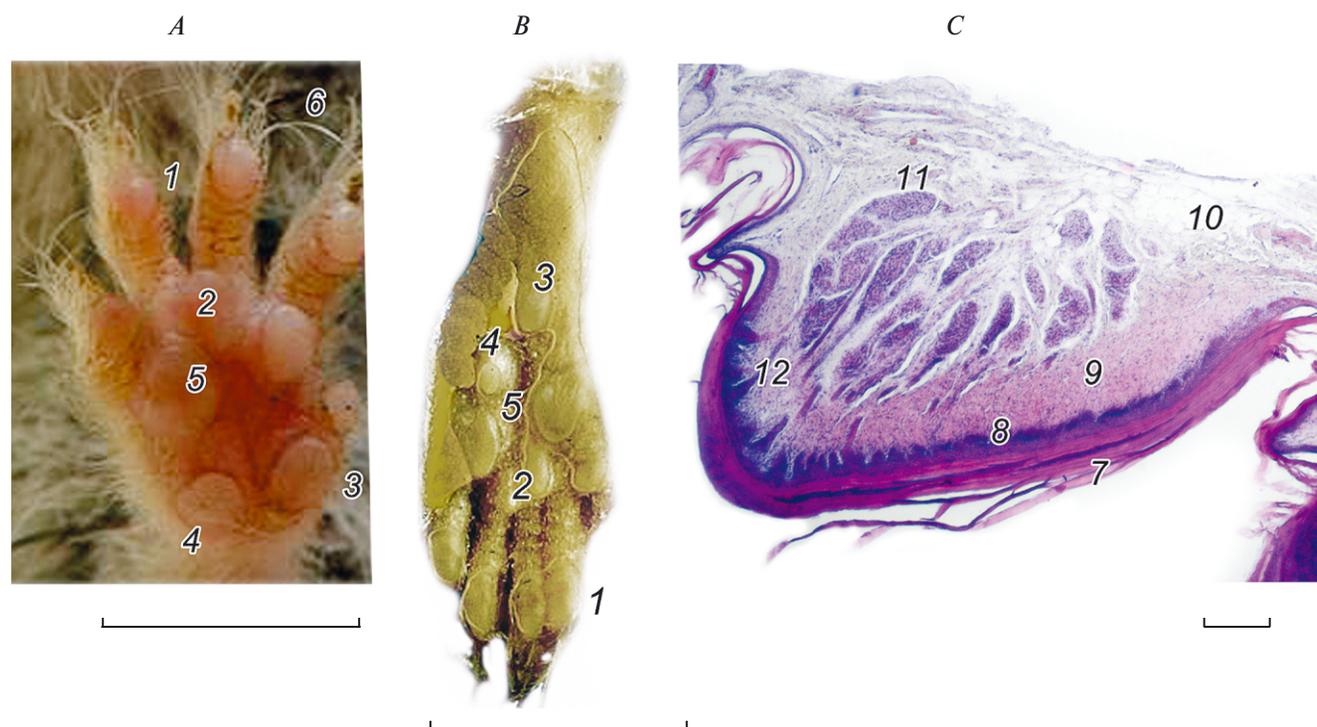


Рис. 5. Расположение и микроструктура подошвенных мозолей у взрослой самки *Urocrinetus kamensis*. А – волярная поверхность кисти; В – плантарная поверхность стопы; С – продольное сечение подошвенной мозоли кисти, окраска гематоксилин-эозином. Мозоли: 1 – пальцевые; 2 – метакарпальные/метатарзальные; 3 – тенар; 4 – гипотенар; 5 – центральная; 6 – волос; 7 – роговой слой; 8 – сосочковидный эпидермис; 9 – дерма; 10 – подкожная жировая клетчатка; 11 – эккриновая железа; 12 – проток эккриновой железы. Микрофото. Масштаб: А, В – 10 мм; С – 100 мкм.

В эти сосочки открываются протоки эккринных желез (рис. 5С, 12). Сосочковый слой дермы эластичный, так как состоит из очень тонких коллагеновых и эластиновых волокон. Сетчатый слой, напротив, плотный, поскольку образован тесно переплетающимися толстыми пучками коллагеновых волокон. Основная масса эккринных желез располагается глубоко в центральной части мозоли. На сагитальном срезе центральной мозоли площадь железистого поля, образованного 10–12 вытянутыми в дорсо-вентральном направлении трубчатых железами, составляет 177178.6 мм², что занимает 30.4% площади всего продольного сечения мозоли (рис. 5С, 11). Секреторные отделы эккринных желез свернуты в плотные сжатые с боков клубки, длинная ось которых проходит перпендикулярно поверхности мозоли. Размеры клубков изменяются от 420 × 57 до 244 × 69 мкм. Диаметр секреторной трубки колеблется от 10 до 16 мкм. Секреторный эпителий активно функционирует. Жировые клетки образуют небольшие скопления в донной части мозоли (рис. 5С, 10), а не сплошной слой, как в коже туловища (рис. 4А, 4В, 3). Кожа между мозолями очень тонкая, складчатая и непигментированная, покрыта тонким роговым слоем, не содержит желез и волос. Волоски, снабженные незначительно увеличенными сальными железами, обрамляют подошву и пальцы. По две крупные мешотчатые сальные железы полностью окружают некоторые волосы.

Железы генитальной области. Значительно увеличенные, но однодольчатые сальные железы кольцевидно окружают анальное отверстие и вагину (рис. 4J, 8). В толстой (236.2 ± 22.0 мкм) и складчатой непигментированной коже вагины их размеры достигают 106.5 × 63.4, 208.6 × 100.8 мкм. Крупные сальные железы активно функционируют и связаны протоками с мелкими (диаметром 38–65 мкм) волосяными фолликулами. Пигмент в этих железах отсутствует. Роговой слой очень тонкий (23 мкм) и активно десквамирующий. Кожа подстилается нетолстым слоем подкожной мускулатуры (рис. 4J, 7). Подкожная клетчатка развита очень сильно и содержит крупные кластеры жировых клеток (рис. 4J, 3).

Железы проктодеума. Кожа анальной области покрыта тонким эпидермисом с тонким роговым слоем. Сетчатый слой сильно развит, но жировая ткань отсутствует. На уровне сильно складчатого и толстого анального сфинктера располагаются типичные альвеолярно-трубчатые проктодеальные железы (рис. 4K, 13). Размеры доли железы равны 275.0 × 124.5 мкм, диаметр альвеол составляет 50–60 мкм. Узкие протоки желез открываются в проктодеум.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительно-морфологический анализ. *Волосяной покров.* Ранее мы исследовали кожу, волосы и специфические кожные железы у девяти видов, принадлежащих к шести родам подсемейства Cricetinae (*Cricetus*, *Nothocricetulus*, *Allocricetulus*, *Phodopus*, *Mesocricetus* и *Cricetulus*). Были описаны особенности строения кожи и волос, а также специфических кожных желез у представителей каждого рода. Выявлены три морфотипа СБЖ: железа-сумка без волос (у представителей рода *Allocricetulus*), железа-поле со специализированными волосами (у представителей рода *Nothocricetulus*) и железа-сумка, покрытая специализированными волосами (у представителей родов *Phodopus* и *Cricetulus*) (Чернова и др., 2022). Впервые у взрослых особей *A. curtatus* и *A. evermanni* изучены специфические БЖ, располагающиеся в виде железистых полей билатерально на уровне косто-verteбрального угла (Чернова и др., 2021). Показано, что у представителей рода *Phodopus* имеются также специфические железистые комплексы в углах рта (Феокистова, 2008). Причем у представителей этого рода присутствуют только СБЖ, а БЖ отсутствуют. Сочетание БЖ и СБЖ отмечается у эволюционно близких родов *Allocricetulus* и *Cricetus*. Однако, если у двух видов рода *Allocricetulus* боковые железы выражены слабо, а СБЖ — хорошо, то у обыкновенного хомяка (*C. cricetus*) — единственного представителя рода *Cricetus* — железы обоих типов хорошо развиты и активно используются зверьком при маркировочном поведении (Чернова и др., 2022). У представителей рода *Cricetulus* развиты СБЖ, а БЖ наряду с СБЖ обнаружены нами у *Cricetulus sokolovi* (Чернова и др., 2022). У представителей рода *Mesocricetus* имеются только БЖ, которые играют существенную роль в межвидовой коммуникации.

Таким образом, у всех изученных нами ранее представителей Cricetinae присутствуют либо СБЖ, либо БЖ, либо оба типа желез. Однако в данном исследовании, проведенном на тибетском хомячке, мы не обнаружили ни СБЖ, ни БЖ, что требует подтверждений на более обширной выборке.

Полиморфность шерсти. Сравнительно-морфологический анализ показал, что волосяной покров тибетского хомячка в целом сходен с таковым у других представителей Cricetinae. Например, пестрый окрас шерсти *U. kamensis* также обусловлен зонарным окрасом волос разных категорий. Как и у представителей рода *Phodopus*, у тибетского хомячка отмечаются слабая дифференциация волосяного покрова, отсутствие ворса, мягкость и пушистость остей, неразвитая подпушь. Волосы средней длины (8–10 мм), пигментированные или бесцветные, напоминают пуховые. Однако в волосяном покрове тибетского хомячка отмечен

и ряд особенностей. Так, у этого вида направляющие волосы хорошо выражены и достигают толщины 38.9 мкм, что больше, чем у других представителей подсемейства. В то же время у *Phodopus* крупные направляющие волосы не обнаружены, а остевые условно разделяются на три размерных порядка, толщина самых крупных волос в зимней шерсти не превышает 34 мкм (Феоктистова, 2008, табл. 7.1). У *Nothocricetulus migratorius* самые толстые волосы достигают всего лишь 27–28 мкм (Соколов, 1973, вид указан как *Cricetulus migratorius*, с. 188). У *Allocricetulus* короткие направляющие волосы имеют толщину 34 мкм (Чернова и др., 2021, с. 1292).

Мы полагаем, что относительно толстые и длинные волосы у тибетского хомячка обеспечивают хорошую защиту покровов от механических повреждений, особенно предохраняя вентральную поверхность тела от истирания о каменистый субстрат. Эти волосы защищают и тонкие ости, прикрывая их сверху, что также обеспечивает эффективную теплозащиту, особенно необходимую при обитании в горах.

Расположение волос в целом сходно у большинства представителей сравниваемых таксонов: волосы растут пучками и группами (Феоктистова, 2008; Феоктистова, Чернова, 2008). Однако у тибетского хомячка они растут в основном поодиночке, образуя волнистые ряды, разделенные относительно большими промежутками безволосой кожи. Эту особенность можно связать с созданием объемной воздушной прослойки в шерсти. Шерсть у этого вида способна сильно распушаться, буквально превращая зверька в надутый “шарик”, что значительно усиливает теплозащитные свойства его волосяного покрова. Кроме этого, число волос на единицу площади у тибетского хомячка достигает 18000 на 1 см² на холке и 8000 на 1 см² на груди. Для сравнения у *N. migratorius* плотность волос почти вдвое меньше – 10000 на 1 см² (Соколов, 1973, с. 188), а у крупного *Cricetus cricetus*, у которого волосы растут пучками и имеются не только направляющие и остевые, но и многочисленные пуховые волосы, число волос на холке составляет всего лишь 2140 на 1 см² и на брюхе – 1255 на 1 см² (Чернова и др., 2022, табл. 2). Таким образом, шерсть тибетского хомячка служит ему отменной защитой от неблагоприятных погодных условий.

Волярная и плантарная кожа подошв лапок исследуемого вида лишена волос. Однако густые и длинные волосы растут на наружной поверхности лапок. Они покрывают сверху пальцы и коготки. На подошвах хорошо выражены мозоли (рис. 5А, 5В). У *Cricetulus* подошвы лап голые или покрыты волосами (Млекопитающие фауны СССР, 1963, с. 269), у *Cricetus cricetus* волосы растут лишь на задней части стопы (Соколов, 1977,

с. 198, 202), а у *Allocricetulus* подошвы лап не только имеют хорошо выраженные мозоли, но и опушены (Чернова и др., 2021).

Интересным представляется сравнение характера опушения подошв, микроструктуры подошвенных волос, расположения и степени развития подошвенных мозолей у всех рассмотренных видов с целью выявления адаптивных особенностей к обитанию на разном субстрате, а также особенностей пахучего следа, оставляемого эккриновыми железами, развитыми в мозолях. Поскольку разные виды имеют разное расположение мозолей на подошвах лап, то ожидается, что рисунок их пахучих отпечатков будет различаться, как и характер нанесения секрета (оттиском или при помощи волосяной кисточки) на субстрат.

Профиль остевого волоса тибетского хомячка такой же, как у других представителей подсемейства. Однако помимо характерного для большинства видов хомячков незначительного уплощения и утолщения стержня в верхней его части, а также тонких и лишенных сердцевин основания и вершины волоса, волосам тибетского хомячка присуща слабая волнистость (две-три перетяжки) нижней части стержня, напоминающая волнистость пуховых волос (рис. 2). У *Allocricetulus* и *Cricetulus* стержень остевого волоса прямой и без изгибов и перетяжек (Чернова и др., 2021, с. 2021), аналогичный волос *Nothocricetulus migratorius* имеет до двух перетяжек (Соколов, 1973, с. 188). У *Phodopus* самые тонкие ости также имеют три-четыре изгиба (Феоктистова, 2008, с. 92). Извитость тонких остей у хомячков, вероятно, восполняет отсутствие настоящей пуховой подпуши, так как, помимо усиления демпфирующих свойств волос, волнистое основание способствует распушению или сжатию шерсти и соответственно, увеличению или уменьшению объема воздушной прослойки.

Сердцевина волос. Толщина сердцевин изменяется в зависимости от толщины волоса и участка, на котором проводятся измерения, максимальна в расширенной части стержня. У тибетского хомячка, содержавшегося в виварии и погибшего весной, сердцевина развита так же (70% толщины волоса), как и у других представителей подсемейства Cricetinae, добытых весной или летом (*N. migratorius* – 76.5%) (Соколов, 1973, с. 188), *P. sungorus* (40–60%) (Феоктистова, 2008, табл. 7.1). В зимнее время толщина сердцевин больше примерно на треть, достигает 90% (Соколов, 1973, с. 188; Феоктистова, 2008, табл. 7.1). К сожалению, у нас не было зимней и летней особей тибетского хомячка из природы. Все же можно утверждать, что у этого вида относительно слабое развитие сердцевин сопровождается усилением механических

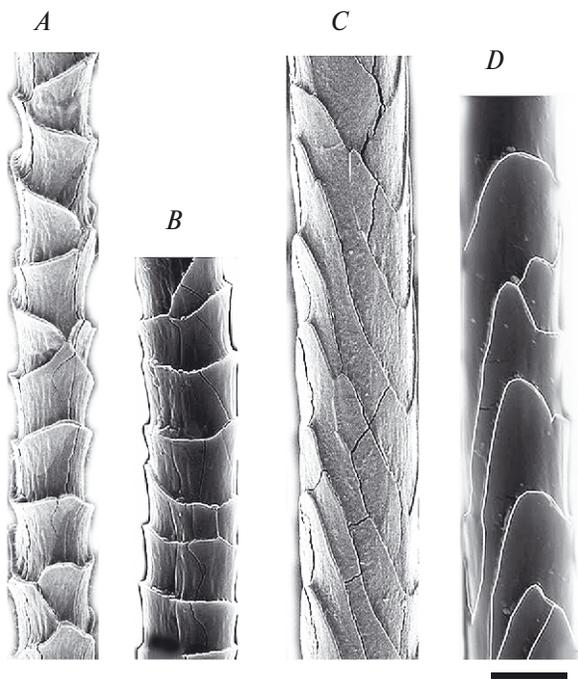


Рис. 6. Сходство орнамента кутикулы остевых волос хомяка *Urocricetus kamensis* (A, C), *Phodopus sungorus* (B) и *Ph. campbelli* (D). A, B – основание волоса; C, D – выше по стержню перед гранной. Данные РЭМ. Масштаб 10 мкм.

свойств стержня волоса, противостоящего механическому воздействию на волосяной покров и кожу.

Сердцевина лестничная одно- или двухрядная в зависимости от толщины волоса у всех хомячков. Перегородки сердцевин (диски) одинаковой толщины располагаются через равные промежутки в один ряд или двумя рядами. Видимо, имеется корреляция между толщиной сердцевинного канала и толщиной дисков, лимитирующая размеры последних: смещение дисков относительно друг друга происходит из-за того, что они просто не умещаются по два в один ряд поперек канала. Как и у других видов хомячков, диски сердцевин окрашенных волос содержат многочисленные пигментные гранулы типичных размеров и формы. Требуется специальное исследование на многочисленном сравнительном материале для выяснения разницы в толщине дисков в разных волосах, у разных особей (в зависимости от сезона, возраста) и у разных видов.

Орнамент кольцевидной или полукольцевидной кутикулы постепенно меняется по стержню – становится более плоским в толстой середине стержня, что вполне обычно для тонких волос млекопитающих в целом (Чернова, Целикова, 2004) и для хомячков, в частности (Феоктистова, 2008; Чернова и др., 2021). Известно, что для межвидового

сравнения обычно наиболее информативен участок стержня, расположенный выше основания волоса. Например, у *Allocricetulus* он покрыт вытянутыми вертикально крупными чешуйками, полностью или наполовину охватывающими стержень (Чернова и др., 2021, рис. 2D, 3D). Однако у тибетского хомячка этот участок имеет квадратные чешуйки (коронная кутикула) с сильно отодвинутыми от стержня краями, лежащими в один ряд (рис. 6A) и выше по стержню формирующими шевронный орнамент (рис. 6C). Сходный орнамент был найден нами на аналогичных участках стержня волос *Phodopus sungorus* (рис. 6B) и *P. campbelli* (рис. 6D), что может свидетельствовать о филогенетической близости родов *Urocricetus* и *Phodopus*.

Видоизменение орнамента по стержню направлено на обеспечение механической защиты волоса, в первую очередь его тонких участков (лишенных сердцевин и толстого коркового слоя), на которых размеры чешуи и площадь перекрытия между чешуйками велики. Возможно, такая кутикула способствует самоочищению волоса (“направленный эффект трения” по: Fraser, MacRae, 1980; Swift, 1999). Интересно, что сходная кутикула типична для волос летучих мышей и функции ее разнообразны (Чернова, Целикова, 2004, с. 194–207).

Вибриссы. Профиль вибриссы тибетского хомячка и степень развития в ней сердцевин вполне обычны для хомячков (рис. 2), а микроструктура (рис. 3M, 3N) сходна с таковой у *Phodopus* (Феоктистова, 2008, рис. 7.8). Сердцевина крупноячеистая, с тонкими и толстыми перегородками между полостями, и в некоторых отделах стержня отличается от сердцевин обычных волос, что подтверждает самостоятельный путь происхождения вибрисс (Чернова, 2006). У *Phodopus* в вибриссе сильно развита сердцевина в нижних отделах стержня, где она занимает 40–60% толщины стержня (Феоктистова, 2008, с. 100), для у *Allocricetulus* – лишь 20% стержня (Чернова и др., 2021). У тибетского хомячка сердцевина составляет до 33% стержня, т.е. хомячки этого вида по степени развития сердцевин занимают промежуточное положение среди других хомячков. У тибетского хомячка микроструктура волос хвоста напоминает таковую у вибрисс. Эти волосы обеспечивают не только механическую защиту хвоста, но, возможно, участвуют в тактильной ориентации, которая важна для тибетского хомячка, обитающего в норах и расщелинах скальных пород.

Микроструктура кожи. Кожа туловища хомячков тонкая и складчатая, непигментированная, с тонким эпидермисом, а если утолщена, то за счет жировой клетчатки. Граница между сосочковым, сетчатым слоями и жировой клетчаткой нечеткая. Крупные волосяные фолликулы могут залегать

в подкожной жировой клетчатке. Сальные железы развиты слабо, потовые апокриновые железы отсутствуют. Строение кожи и специфических желез варьируется в зависимости от участков тела.

Строение кожи тибетского хомячка сходно с таковым у других представителей подсемейства *Cricetinae* (Феоктистова, 2008; Чернова и др., 2021). Кожа тонкая и складчатая, непигментированная, а подкожная жировая клетчатка очень толстая, примерно в пять раз толще собственно кожи. Таким образом, как и у других хомячков, покровы (волосы, кожа, подкожная клетчатка и подкожная мускулатура) тибетского хомячка должны обладать хорошими теплозащитными свойствами, что важно для обитания в горных условиях (Smith, Hoffmann, 2008).

Тибетский хомячок обладает набором специфических кожных желез, в целом типичным для большинства грызунов и представителей семейства *Cricetidae* (Соколов, Чернова, 2001). К таким железам относятся (1) гипертрофированные сальные железы, образующие поверхностные железистые поля на губах, в углах рта, циркуманальной и вагинальной коже, (2) потовые эккриновые железы, собранные в железистые кластеры в толще волярных и плантарных мозолей, (3) мерокриновые альвеолярно-трубчатые проктодеальные железы, окружающие неплотным кольцом зону проктодеума анального канала. Однако, насколько нам позволяет судить изучение ограниченного материала (самца и самки), у тибетского хомячка отсутствуют крупные специфические железистые органы (непарная СБЖ и парные БЖ, характерные для других представителей подсемейства *Cricetinae* (*Phodopus*, *Allocricetulus*, *Cricetulus* и *Cricetus*) (Феоктистова, 2008; Чернова и др., 2021; Суров, Феоктистова, 2023). Для окончательного выяснения этого вопроса необходимо изучить более многочисленный материал. Железистое поле углов рта у тибетского хомячка по размеру и внешнему виду очень похоже на аналогичное поле хомячка Роборовского, наиболее древнего представителя рода *Phodopus*. У двух более молодых видов этого рода (джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла) железистое поле углов рта устроено более сложно и имеет еще дополнительные мешотчатые структуры (Феоктистова, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный морфологический анализ кожного покрова и его дериватов у тибетского хомячка, наряду с чертами сходства их с таковыми у других представителей подсемейства *Cricetinae*, выявил ряд характерных признаков, участвующих в адаптации этого вида к условиям сурового

горного климата с резкими сезонными и суточными перепадами температур. Помимо обильной подкожной жировой клетчатки, это, например, изменение объема инертного воздуха в шерсти за счет структуры волосяного покрова, что обеспечивает эффективную теплозащиту при отсутствии многочисленной пуховой подпуши и яркого полиморфизма волос. Эффективную теплозащиту обеспечивает значительная густота шерсти, механизмы запасаения и увеличения объема воздушной прослойки в шерсти за счет волнистого расположения рядов волос и волнистого профиля нижних отделов остевых волос. Кроме того, присутствие в шерсти относительно длинных и толстых направляющих волос служит защитным механизмом для волосяного покрова этого обитателя скальных биотопов. Набор специфических кожных желез невелик по сравнению с таковым у других представителей подсемейства. Сильное развитие неопушенных подошвенных мозолей и присутствие в них комплексов активно секретирующих потовых эккриновых желез предполагают участие этих желез в химической коммуникации путем оставления мозаичного пахучего следа.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (FFER-2021-0002; FFER-2021-0004). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Исследование проводилось в соответствии с рекомендациями ARRIVE. Все эксперименты были одобрены Комитетом по этике исследований на животных и человеке при ФИЦ ИЦиГ СО РАН, Россия (протокол № 01/20 от 11 февраля 2020 г.), с соблюдением всех соответствующих инструкций и правил. Данная статья не содержит экспериментов на человеке, проведенных кем-либо из соавторов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Млекопитающие фауны СССР, 1963. Ч. 1 / Под общим руководством И.И. Соколова. Москва-Ленинград: Издательство Академии наук. 482 с.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.

- Соколов В.Е., 1977. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Издательство “Высшая школа”. 494 с.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В., Шабдаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 647 с.
- Суров А.В., Феоктистова Н.Ю., 2023. Обыкновенный хомяк. М.: Академия наук. 374 с.
- Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 444 с.
- Феоктистова Н.Ю., Чернова О.Ф., 2008. Глава 7. Кожно-волосая покров / Н.Ю. Феоктистова. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 89–133.
- Церевитинов Б.Ф., 1951. Дифференцировка волосяного покрова пушных зверей // Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего промысла. Вып. 10. С. 6–17.
- Чернова О.Ф., Курьянов В.П., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2021. Особенности строения кожи и ее дериватов у некоторых представителей подсемейства Cricetinae (Cricetidae, Rodentia): почему это важно знать // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1288–1304.
- Чернова О.Ф., Хацаева Р.М., Курьянов В.П., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2022. Структурные особенности кожи, волос и специфических желез обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 101–116.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 428 с.
- Chernova O.F., 2006. Evolutionary aspects of hair polymorphism // Biology Bulletin. V. 33. № 1. P. 43–52.
- Abràmoff M.D., Magalhães P.J., Ram S.J., 2004. Image processing with ImageJ // Biophotonics International. V. 11. № 7. P. 36–42.
- Danforth C.H., 1925. Hair in its relation to questions of homogeneity and phylogeny // American Journal of Anatomy. V. 36. P. 47–68.
- Ding L., Liao J., 2019. Phylogeography of the Tibetan hamster *Cricetulus kamensis* in response to uplift and environmental change in the Qinghai – Tibet Plateau // Ecology and Evolution. V. 9. № 46. P. 7291–7306.
- Fraser R.D.B., MacRae T.P., 1980. Keratins // Symposia of the Society for Experimental Biology. V. 34. P. 211–246.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea / In: D.E. Wilson, D.M. Reeder (Eds). Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. 3-rd. edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Hausmann L.A., 1930. Recent studies of hair structure relationships // Scientific Monthly. V. 30. P. 258–277.
- Hausmann L.A., 1944. Applied microscopy of hair // Scientific Monthly. V. 59. P. 195–202.
- Jiang Zh., Wang Y., Zhang E., et al., 2016. Red List of China’s Vertebrates // Biodiversity Science. V. 24. № 5. P. 500–551.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Neumann K., et al., 2018. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): Description of a new genus and reinstatement of another // Zootaxa. № 4387. P. 331–339.
- Romanenko S.A., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Pavlova S.V., 2021. Karyotypic and molecular evidence supports the endemic Tibetan hamsters as a separate divergent lineage of Cricetinae // Scientific Reports. V. 11. P. 10557.
- Swift J.A., 1999. Human hair cuticle: Biologically conspired to the owner’s advantage // Journal of Cosmetic Science. V. 50. P. 23–47.
- Smith A.T., Hoffmann R.S., 2008. Subfamily Cricetinae / In: A.T. Smith, Xie Yan (eds). A Guide to the Mammals of China. Princeton. Oxford: Princeton University Press. P. 239–247.
- Smith A.T., Xie Y., 2013. Mammals of China. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 400 p.
- Teerink B.J., 1991. Hair of West-European Mammals: Atlas and Identification key. Cambridge University Press. 224 p.
- Tóth M., 2017. Hair and Fur Atlas of Central European Mammals. Nagykovácsi, Hungary. Pars. Ltd. www.hairatlas.hu. <https://doi.org/10.18655/hairatlas>. 307 p.

**SKIN AND HAIR OF THE TIBETAN HAMSTER
(*UROCRICETUS KAMENSIS*, CRICETIDAE, RODENTIA):
A COMPARATIVE MORPHOLOGICAL ANALYSIS**

O. F. Chernova^{1,*}, N. Yu. Feoktistova^{1,}, I. B. Soldatova^{1,***}, A. V. Surov^{1,****}**

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

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

***e-mail: Feoktistovanyu@gmail.com*

****e-mail: ira-soldatova@mail.ru*

*****e-mail: allocricetulus@gmail.com*

For the first time, using light and scanning electron microscopy, the fine structure of the skin and its derivatives (glands, hairs, whiskers) was studied in adult male and female Tibetan hamsters (*Urocricetus kamensis* Satunin 1903), a unique species of the subfamily Cricetinae that lives only in the highlands of the Tibetan Plateau. A comparative morphological analysis of the skin, along with features of its similarity with the skin of other hamsters, revealed a number of characteristic features in the Tibetan hamster that contribute to the adaptation of this species to the harsh mountain climate conditions with sharp seasonal and daily temperature fluctuations: abundant subcutaneous fatty tissue, a special hair structure that provides effective heat protection due to a significant change in the volume of inert air in the fur: significant hair density, wavy arrangement of rows of hairs and the profile of the lower sections of the guard hairs. The presence of relatively long and thick guide hairs in the fur serves to protect the coat in rocky habitats. The array of specific skin glands is little compared to other Cricetinae; no mid-ventral and flank glands were found, this being unique for representatives of the subfamily, but this requires confirmation based on more abundant material.

Keywords: fine structure, skin glands, histology, SEM, interspecific comparisons