

УДК 591.478

СТРОЕНИЕ, ТЕПЛОЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА И ЛИНЬКА ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА ЕВРОПЕЙСКОГО КРОТА (*TALPA EUROPAEA* L.)

Э. В. Ивантер^{1,2*}, Е. А. Моисеева¹

¹ Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *ivanter@petrsu.ru

² Отдел комплексных научных исследований ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

На основе исследования, выполненного на 68 шкурках европейского крота, установлен характерный для него слабовыраженный относительно низкий, ровный и густой волосяной покров без выраженного ворса и однородный (эквальный) тип опушения с общей выровненностью его по отдельным частям тела. Вместе с напоминающим пружину сегментным строением волосяного стержня такая своеобразная структура меха позволяет зверьку свободно двигаться в узких ходах нор и одновременно обеспечивает ему необходимое сохранение теплового баланса. Весьма характерна общая выровненность волосяного покрова по отдельным частям тела и сближение волос разных категорий по линейным размерам. Специфичное для волос крота относительно слабое развитие сердцевинного слоя волоса (и соответственно, более сильное – коры) способствует улучшению механических и теплоизоляционных свойств всего меха. Стержень волос всех типов состоит из трех слоев клеток: чешуйчатого (кутикулярного), коркового и сердцевинного. Их микроструктура видоспецифична и может использоваться как для видовой диагностики, так и в таксономии. Несмотря на обильную жировую смазку, повышенную прочность волос и их способность сгибаться и укладываться в любом направлении, шерсть крота от постоянного соприкосновения с почвой довольно быстро вытирается. Ее восстановлению служит особая компенсационная линька – важная адаптивная особенность, характерная только для настоящих подземных млекопитающих. Осенняя и весенняя линьки носят характер полной сезонной смены волосяного покрова, и каждая протекает по своей схеме. Летняя же и зимняя линьки носят компенсаторный характер и протекают без четкой последовательности.

Ключевые слова: европейский крот; коллекционные шкурки; дифференцировка и морфометрия волос; строение стержня; топография волосяного покрова; удельная теплопроводность; линька

Для цитирования: Ивантер Э. В., Моисеева Е. А. Строение, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова европейского крота (*Talpa europaea* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 67–81. doi: 10.17076/eco1532

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (ОКНИ КарНЦ РАН).

E. V. Ivanter^{1,2*}, E. A. Moiseeva¹. FUR STRUCTURE, THERMAL PROTECTIVE PROPERTIES, AND MOULTING IN THE EUROPEAN MOLE (*TALPA EUROPAEA* L.)

¹ Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *ivanter@petrsu.ru

² Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

A detailed study of the structure of fur, its thermal conductivity and hair histological composition using 68 European mole pelts revealed some adaptive features of the fur associated with the burrowing lifestyle. Mole fur is relatively short, even, and thick. Segments of the hair shaft resemble a spring, allowing the mole to move freely in narrow tunnels, both forwards and backwards. Down hair is highly homogeneous (equatorial type), pelage is evenly distributed over the body, and hairs of different categories are of approximately the same size. European mole hairs are noted for the medulla which is poorly developed compared to the stronger cortex. This structure enhances the mechanical and thermal insulation properties of the animals' pelage. Mole fur is divided into four categories of hairs: guard hairs, level I and II awn hairs, and down hairs. Guard hairs are slightly curved, springy, rising above the other layers, mainly performing the tactile sensation and support functions. Awn hairs are pleated in the form of a stretched-out concertina, distinctly segmented, with a strong hair shield region, serving to forming and maintain pelage integrity. Down hairs are segmented, wavy, thin, with extremely narrow and short hair shield region. The underfur performs an important thermal insulation function. A hair shaft consists of three layers of cells: cuticle, cortex and medulla. Their microstructure is species-specific and can be used both for species diagnosis and in taxonomy. Despite affluent greasing, very high strength of the hair, and its ability to bend and recline in any direction, mole fur quickly gets worn out from constant contact with the soil. Fur recovery is achieved through special compensatory moulting – an important adaptive feature found only in true underground mammals. There are two full-scope seasonal moults in spring and autumn, each following its specific pattern. The autumn moult starts from the rump and the back, moving towards to the head and the sides, and ending on the belly and the neck underside. The spring moult, on the contrary, begins on the back and the belly, then gradually involves the head and the scruff, and ends on the rump.

Keywords: European mole; collectible pelts; hair differentiation and morphometry; hair shaft structure; pelage topography; thermal conductivity; moulting

For citation: Ivanter E. V., Moiseeva E. A. Fur structure, thermal protective properties, and moulting in the European Mole (*Talpa europaea* L.). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:67–81. doi: 10.17076/eco1532

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS (DMSR KarRC RAS).

Введение

Из всех мелких насекомоядных млекопитающих крот (*Talpa europaea* L.) в отношении структуры меха удостоился, пожалуй, наибольшего внимания специалистов, и прежде всего благодаря былому развитию охотничьего промысла. И тем не менее к настоящему времени, в том числе и в связи с повсеместным падением интереса к заготовкам дикой пушнины, исследования структуры его волосяного покрова почти полностью прекратились. Что же касается сведений, которые были получены по этому вопросу ранее, то они и не-

многочисленны, и достаточно противоречивы. Ф. Хошкорн [Hauchecorne, 1927] выделяет у крота остевые, пуховые и переходные волосы, Тольдт [Toldt, 1928] – направляющие, остевые и пуховые, а Келлер [Keller, 1978] – направляющие и три типа остевых. Между тем Кузнецов [1952] описывает у этого вида лишь две слабо отличающиеся категории волос – остевые и пуховые, а Депарма [1951а, б] – четыре: направляющие, остевые, промежуточные и пуховые. Наконец, по данным Когтевой [1963] и Соколова [1973], близким к выводам Тольдта, волосяной покров крота, кроме вибрисс, состоит из трех типов волос, различных по раз-

мерам, форме и микроскопическому строению: направляющих, остевых (которые, по Соколову, делятся на два порядка – остевые I и остевые II) и пуховых.

Не менее дискуссионным остается и вопрос о сезонной линьке. Если одни исследователи [Башкиров, Жарков, 1934; Кузнецов, 1952; Бородулина, 1953; Stein, 1954; Строганов, 1957; Юдин, 1971] считают, что крот линяет три раза в году – весной, летом и осенью, то по мнению других [Hauchecorne, 1927; Церевитинов и др., 1948; Депарма, 1951а, б; Когтева, 1963; Keller, 1978] – четыре: весной, летом, осенью и зимой. Последняя точка зрения представляется нам более справедливой.

Между тем изучение приспособительных особенностей волосяного покрова крота представляет большой научный интерес, прежде всего с позиций эволюционной морфологии, экологической физиологии и таксономии. Обитание этих животных в ходах неглубоких нор в условиях постоянных термических дефицитов, а также общее несовершенство химической терморегуляции выработало в процессе их эволюции целый комплекс экологических и морфофизиологических приспособлений, направленных на сохранение оптимального энергетического баланса организма со средой при низких и крайне неустойчивых окружающих температурах [Ивантер и др., 1985]. Отсюда важны подробные исследования таких атрибутов физической терморегуляции крота, как строение и теплозащитные свойства шерсти, микроструктура волос, географическая, сезонно-возрастная и популяционная изменчивость этих показателей, выявление особенностей строения волосяного покрова крота, связанных с обитанием в специфических температурных условиях приземного слоя воздуха и т. п. Надо учитывать и общее недостаточное освещение этих вопросов в специальной литературе, особенно применительно к ведущим подземный образ жизни насекомоядным млекопитающим, да к тому же и обитающим на северной периферии ареала. В этих обстоятельствах нам видится целесообразным представить заинтересованному читателю полученные нами данные, тем более что, по крайней мере по полноте изучения термозащитных свойств меха и адекватности используемых для этого методик, они значительно превосходят большинство предшествующих публикаций, причем как в нашей стране, так и за рубежом.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили 68 шкурок кротов, отловленных в разные се-

зоны в южных районах Карелии, где как раз и проходит северная граница распространения вида: 37 – в заповеднике «Кивач» (Кондопожский р-н), 17 – на Ладожском териологическом стационаре Института биологии КарНЦ РАН (Питкярантский р-н) и 14 – во время кратковременных остановок экспедиций в Сортавальском, Медвежьегорском и Пудожском районах Карелии.

Изучение расположения волос на шкурке, строения стержня отдельного волоса, плотности, высоты, дифференцировки и топографии волосяного покрова, а также сроков и последовательности линьки проводили по общепринятым методикам [Toldt, 1928; Кузнецов, 1932, 1952; Церевитинов, 1958; Когтева, 1963; Мамотюк, 1968; Dziurdzik, 1973; Соколов, 1973; Brunner, Coman, 1974; Соколов и др., 1986; Соколов, Чернова, 2001; Чернова, Целикова, 2004]. Микроструктуру волос исследовали под микроскопом при 1350-кратном увеличении (15 × 90, иммерсионный объектив). Отпечатки кутикулярного слоя делали на парфюмерном лаке № 1 [Хмелевская, 1965]. О термоизоляционных свойствах меха крота судили по коэффициенту теплопроводности сухих коллекционных шкурок. Для этого использовали изготовленный по нашему заказу в Киевском институте технической теплофизики специальный прибор ИТ-3, пригодный для изучения не крупных неметаллических объектов. Существенное преимущество данного прибора состоит в большой чувствительности и точности, а также в том, что все необходимые для определения коэффициента теплопроводности величины получают непосредственным измерением. В общей сложности для взятия проб на теплопроводность было использовано 25 шкурок крота.

Изучение линьки волосяного покрова крота проводили обычными, уже применявшимися в аналогичных исследованиях методами [Кузнецов, 1932; Церевитинов и др., 1948; Депарма, 1951а, б; Когтева, 1963]. При этом широко применялся метод «картирования» – зарисовка на карточках с трафаретами контура шкурки, изменений окраски мездры и расположения линных пятен. Кроме того, в световом микроскопе определяли функциональное состояние наружных покровов, дифференцировали зрелые волосы от растущих, различали пигментированные и непигментированные участки закладки волоса у изученных образцов кожи и волос. Необходимость световой микроскопии была в данном случае вызвана тем, что только с ее помощью можно, например, безошибочно отличить растущий зимний волос от окончательно выросшего летнего той же длины.

Для этого достаточно рассмотреть под бинокулярным микроскопом строение волосяной луковицы: у зрелых волос оно закрытого (колбовидного) типа, а у растущих – открытого (сосочкового). Кроме того, закладка волос не везде сопровождается потемнением мездры.

В дополнение к этому для установления сроков и стадий линьки в 1958–1970 гг. на заготпунктах Карелпотребсоюза было просмотрено (в том числе с помощью бинокулярного микроскопа) более 150 шкурок крота и привлечены данные о линьке зверьков, содержащиеся в 45 коллекционных карточках лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Общая характеристика волосяного покрова

Волосяной покров крота своеобразен. Как у большинства других насекомоядных, он относительно низкий, бархатистый, мягкий и очень густой. На первый взгляд шерсть однородна, но при рассмотрении под бинокулярным стереоскопическим микроскопом хорошо видна дифференциация волос на четко различающиеся четыре типа: 1) слабоизогнутые, упругие, возвышающиеся над остальными – направляющие; 2) изогнутые в виде растянутой гармошки, отчетливо сегментированные, с мощной концевой гранной – остевые I порядка; 3) сегментированные, с концевой гранной, не отличающейся по размерам от нижележащих сегментов – остевые II порядка; сегментированные, волнистые, тонкие, с очень узкой и короткой концевой гранной – пуховые (рис. 1). Расположены волосы поодиночке, почти перпендикулярно к поверхности кожи. Благодаря сегментному строению они легко укладываются в любом направлении и не мешают кроту двигаться в узких ходах нор не только головой вперед, но и пятясь назад. Ворс выражен слабо, наклон волос незначителен и потоков не образуется.

В статье используются термины «сегмент» и «перетяжка», которые требуют особого пояснения. Дело в том, что хотя под микроскопом волосы кротов и других насекомоядных выглядят сегментированными, т. е. состоящими из более широких участков – сегментов и узких – перетяжек, в действительности это только кажущийся, чисто зрительный эффект. Если при изготовлении препарата волос случайно раскручивается, то хорошо видно, что он представляет собой сплошную постепенно расширяющуюся ленту, которая в нескольких местах поворачивается



Рис. 1. Летние волосы европейского крота:

1 – направляющий;
2 – остевой I порядка;
3 – остевой II порядка;
4 – пуховой

Fig. 1. Summer hairs of the European mole:

1 – guard; 2 – level I awn; 3 – level II awn; 4 – down

вдоль оси на 180°. Число таких поворотов строго определенное для каждой категории волос и изменяется посезонно. Впечатление сегментированности создается за счет закономерно повторяющихся расширений и сужений сердцевинного канала и неравномерности распределения в нем пигмента.

Сегменты волос, как правило, хорошо выражены и представляют собой утолщенные, интенсивно пигментированные участки, расположенные под углом 130° по отношению друг к другу. Такая сегментация характерна для всех типов волос крота, кроме направляющих, которые не играют существенной роли в образовании волосяного покрова и, видимо, в какой-то степени выполняют осязательную, а отчасти также скрепляющую функцию. В целом сегментация волос, скорее всего, выполняет у крота приспособительные функции. В местах сужения волосы согнуты под прямым углом и в связи с этим приобретают эффективные амортизирующие свойства, не сминаются и, действуя по принципу рессоры, выполняют функцию пружинящего каркаса при передвижении крота в узких ходах нор.

Окрас шерсти относительно однородный, от черно-серой и темно-бурой до почти черной, с металлическим блеском. На спине, боках и верхней стороне хвоста шерстный покров насыщенного черно-бурого цвета, нижняя же сторона тела светлее верхней и, как правило, более тусклая. Из необычных цветовых вариаций чаще других встречаются экземпляры, окрашенные в светлые свинцово-серые тона, реже – рыжевато-коричневые и пегие.

Дифференциация волос

Каждый из выделенных в мехе крота четырех типов волос характеризуется четкими морфологическими отличиями, обусловленными выполняемой функцией (табл. 1 и 2). Направляющие волосы наиболее длинные и толстые, почти прямые или слегка саблевидно изогнутые. Форма стержня веретеновидная, в поперечном сечении округлая. Сегментация отсутствует, гранна растянута вдоль всего стержня и занимает более половины его длины. К вершине направляющий волос постепенно утончается и образует заостренный, узкий и почти бесцветный кончик, по направ-

лению к корню толщина стержня уменьшается. Кутикула представлена одним слоем ороговевших плоских чешуек некольцевидного типа с неровными верхними краями, неплотно прилегающими к стержню. У основания и вершины волоса они удлиненные и расположены более рыхло, но по мере расширения стержня в гранну укорачиваются и уплотняются. Корковый слой, служащий каналом для сердцевинки, достигает у направляющего волоса довольно большой мощности в гранне (12,7 мкм), но к корню и вершине толщина его постепенно уменьшается (до 2–3 мкм). Построен корковый слой из плотно спаянных веретеновидных роговых «клеток» фибриллярного строения, его развитие определяет прочность волоса на разрыв [Кузнецов, 1952]. Для крота, пробирающегося по узким норам и постоянно испытывающего трение и повышенную нагрузку на поверхность меха, это особенно важно.

Сердцевинный слой представлен одним рядом вытянутых «клеток-дисков», чередующихся с воздухоносными полостями. Пигмент в волосах распространен неравномерно и просвечивает в виде темных глыбок и зерен. Диаметр сердцевинного канала направляющего

Таблица 1. Морфометрия летней шерсти европейского крота

Table 1. Morphometry of summer hairs of the European mole

Категория волос Categories of hairs	<i>n</i>	Число волос на 4 мм ² Number of hairs per 4 mm ²	Длина волоса, мм Hair length, mm	Толщина волоса, мкм Hair thickness, μm	Число сегментов Number of segments
Спина Back					
Направляющий Guard hairs	18	1,9 ± 0,1	8,5 ± 0,04	50,2 ± 0,5	1
Остевой I Level I awn hairs	25	198,1 ± 5,6	7,9 ± 0,02	32,4 ± 0,3	6
Остевой II Level II awn hairs	23	56,6 ± 4,0	7,1 ± 0,08	28,9 ± 0,4	7
Пуховой Down hairs	29	264,4 ± 7,1	6,5 ± 0,02	10,9 ± 0,2	7
Бок Side					
Направляющий Guard hairs	16	2,3 ± 0,1	8,3 ± 0,06	50,1 ± 0,4	1
Остевой I Level I awn hairs	18	131,4 ± 5,0	7,7 ± 0,01	30,9 ± 0,3	6
Остевой II Level II awn hairs	21	48,7 ± 2,0	6,9 ± 0,08	29,1 ± 0,3	7
Пуховой Down hairs	25	186,5 ± 5,0	6,4 ± 0,03	11,3 ± 0,1	7
Брюшко Belly					
Направляющий Guard hairs	25	3,0 ± 0,1	7,1 ± 0,03	50,3 ± 0,5	1
Остевой I Level I awn hairs	18	157,9 ± 4,2	6,4 ± 0,04	31,0 ± 0,3	6
Остевой II Level II awn hairs	25	52,8 ± 3,6	6,1 ± 0,02	30,0 ± 0,2	7

Таблица 2. Морфометрия зимней шерсти европейского крота

Table 2. Morphometry of winter hairs of the European mole

Категория волос Categories of hairs	<i>n</i>	Число волос на 4 мм ² Number of hairs per 4 mm ²	Длина волоса, мм Hair length, mm	Толщина волоса, мкм Hair thickness, μm	Число сегментов Number of segments
Брюшко Belly					
Пуховой Down hairs	25	244,2 ± 5,6	5,1 ± 0,01	11,6 ± 0,1	7
Спина Back					
Направляющий Guard hairs	16	2,1 ± 0,1	11,8 ± 0,07	46,9 ± 0,6	1
Остевой I Level I awn hairs	19	264,3 ± 4,2	11,2 ± 0,05	27,8 ± 0,5	9
Остевой II Level II awn hairs	19	120,1 ± 4,6	10,9 ± 0,04	23,2 ± 0,3	10
Пуховой Down hairs	25	342, ± 5,1	10,1 ± 0,02	9,7 ± 0,2	10
Бок Side					
Направляющий Guard hairs	14	2,2 ± 0,1	11,2 ± 0,06	46,3 ± 0,4	1
Остевой I Level I awn hairs	18	194,3 ± 5,0	10,9 ± 0,08	28,0 ± 0,5	9
Остевой II Level II awn hairs	19	57,1 ± 7,1	10,4 ± 0,03	24,1 ± 0,3	10
Пуховой Down hairs	20	284,5 ± 8,2	9,4 ± 0,01	9,2 ± 0,1	10
Брюшко Belly					
Направляющий Guard hairs	15	3,4 ± 0,1	10,9 ± 0,08	47,0 ± 0,7	1
Остевой I Level I awn hairs	19	131,9 ± 5,3	10,0 ± 0,06	27,9 ± 0,5	9
Остевой II Level II awn hairs	18	120,1 ± 6,1	9,7 ± 0,05	25,0 ± 0,6	10
Пуховой Down hairs	25	316,6 ± 6,4	8,9 ± 0,02	9,0 ± 0,2	10

волоса закономерно меняется от основания к вершине (табл. 3).

Направляющие волосы распределяются по телу крота относительно равномерно (обращает на себя внимание лишь некоторое увеличение их количества на брюшке (табл. 1 и 2), но доля их в волосяном покрове ничтожна (0,5–0,8 %), так что вряд ли они могут выполнять какую-либо иную функцию, кроме поддерживающей и осязательной.

Остевые волосы крота делятся на два типа (остевые I и II порядков), отличающиеся линейными размерами, количеством сегментов и степенью развития концевой гранны. По длине и толщине стержня волоса остевые I порядка превосходят остевые II порядка (толщина и длина составляют в среднем 29,6 и 9,0 мкм и 26,7 и 8,5 мкм соответственно, а число сегментов, напротив, у остевых II порядка на один больше (табл. 1 и 2). Кроме того, у остевых волос I порядка гранна относительно длиннее, чем у II. По остальным признакам, и прежде всего по отчетливой сегментности с характерными продольными поворотами в области пе-

ретьяжек (отсюда типичная для волос этой категории волнообразная изогнутость стержня), а также по резкой выраженности концевой гранны, составляющей 15–22 % общей длины волоса, остевые обоих порядков очень близки и легко отличимы от волос других категорий.

Хорошо развитая расширенная и уплощенная концевая (апикальная) гранна остевого волоса имеет глубокие боковые бороздки, которые в месте продольного поворота стержня и ближе к кончику волоса замыкаются. Утолщенные концевые сегменты остевых волос выполняют у крота важную адаптивную функцию. Отгибаясь и прикрывая подпушь, они образуют мощный теплозащитный воздухоносный слой, обеспечивающий зверьку важную для не впадающего в зимнюю спячку животного более совершенную в холодный сезон терморегуляцию.

Кутикула остевых волос построена из одного слоя чешуек неколецевидного типа с волнистым свободным краем, обращенным к вершине волоса. В местах продольных поворотов и у корня волоса чешуйки уменьшаются

Таблица 3. Толщина сердцевинного слоя волос европейского крота

Table 3. Thickness of the core layer of the European mole hairs

Категория волос Categories of hairs	Летняя шерсть Summer hairs			Зимняя шерсть Winter hairs		
	<i>n</i>	толщина сердцевинны, мкм core layer thickness, μm	% от общей толщины волоса % of total hair thickness	<i>n</i>	толщина сердцевинны, мкм core layer thickness, μm	% от общей толщины волоса % of total hair thickness
Спина Back						
Направляющий Guard hairs	18	24,8 ± 0,7	49,6	16	30,1 ± 0,7	64,3
Остевой I Level I awn hairs	25	16,5 ± 0,5	50,9	17	18,3 ± 0,5	66,1
Остевой II Level II awn hairs	23	15,0 ± 0,2	52,1	19	15,9 ± 0,3	68,9
Пуховой Down hairs	19	5,9 ± 0,2	54,2	25	6,7 ± 0,2	70,1
Бок Side						
Направляющий Guard hairs	16	25,2 ± 0,7	50,3	14	28,1 ± 0,6	60,9
Остевой I Level I awn hairs	18	15,8 ± 0,4	54,6	18	18,4 ± 0,4	65,9
Остевой II Level II awn hairs	21	15,4 ± 0,4	53,0	17	16,7 ± 0,4	69,3
Пуховой Down hairs	25	6,2 ± 0,1	55,0	20	6,5 ± 0,1	71,2
Брюшко Belly						
Направляющий Guard hairs	15	25,2 ± 0,6	50,1	15	31,0 ± 0,5	66,0
Остевой I Level I awn hairs	18	16,2 ± 0,6	52,0	19	19,5 ± 0,4	70,0
Остевой II Level II awn hairs	25	16,8 ± 0,3	56,0	18	18,0 ± 0,3	72,1
Пуховой Down hairs	25	6,7 ± 0,1	58,2	25	6,0 ± 0,2	72,4

в размерах, удлиняются, края их более сглажены и не так плотно охватывают стержень. Ороговевшие бесцветные чешуйки кутикулы на протяжении стержня закономерно меняются по форме и размерам. В прикорневой части волосы покрыты удлиненными чешуйками с ровным округлым краем, но по мере расширения волоса в гранну клетки кутикулы становятся короче, в месте сужения они опять сильно вытягиваются, а затем сменяются совсем короткими и широкими, с зазубренными краями на концевой части волоса. Чем шире гранна, тем шире и короче чешуйки и ярче выражены зазубренные края. Клетки кутикулы располагаются черепицеобразно, налегая одна на другую так, что их свободные края обращены к кончику волоса (рис. 2). Как считает Кузнецов [1952], такое положение клеток чешуйчатого слоя (раструбом к концу волоса) и наличие зазубрин на их верхнем крае затрудняет скатывание капелек воды, попавших на волосистой покров, к коже. Кроме того, черепицеобразное расположение чешуек на корне волоса обеспечивает прочное прикрепление его к стенке

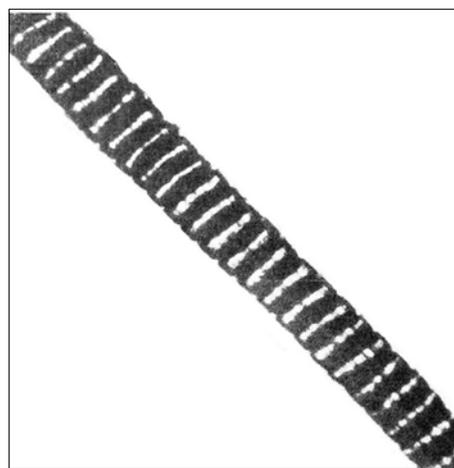


Рис. 2. Микроструктура стержня волоса европейского крота (просвечивающие сквозь кутикулу пигментированные диски сердцевинны). Микрофото. Ув. ×600

Fig. 2. Microstructure of the hair shaft of the European mole (pigmented discs of the core showing through the cuticle). Microphoto with ×600 magnification

волосяного влагалища, которое выстлано такими же по форме и размерам чешуйками, но края их направлены в противоположную сторону. К этому следует добавить, что такое расположение кутикулярных чешуй способствует правильной укладке волос, препятствует их свойлачиванию и мешает закрепляться эктопаразитам.

Корковый слой остевых волос развит слабее, чем у направляющих, причем толщина его изменяется асинхронно изменениям диаметра сердцевинного канала (табл. 3). Наибольшей мощности достигает корковый слой в межсегментных участках. Этим обеспечивается так нужная передвигающемуся в тесных норových ходах кроту прочность волоса на разрыв и предохранение его от переломов. Сердцевинный канал просматривается на протяжении всего стержня, за исключением кончика и прикорневой части волоса. В расширении концевой грани диски сердцевинины располагаются в два ряда, а в остальных сегментах – в один. В перетяжках клеточное строение сердцевинины не обнаружено, она имеет вид трубки с редко разбросанными в ней зернами пигмента. Распределение пигмента по длине волоса неравномерное. В концевой грани сконцентрирован темно-коричневый пигмент, в нижележащих сегментах – черный, а местами он вообще отсутствует. При этом, в отличие от наблюдавшегося нами у других насекомоядных (землероек-бурозубок, например), у крота пигмент имеется не только в сердцевине ости, но и в корковом слое, где он распределен диффузно в виде отдельных мелких включений.

Однако особенно велико адаптивное значение специфической сегментной структуры остевых волос крота, действующих в качестве пружин, поддерживающих постоянный объем волосяного покрова, препятствующих его сжатию и придающих упругость. Это должно способствовать и повышению теплоизоляционных свойств меха, причем даже в большей степени, чем наличие полостей в волосе. Наконец, изогнутая структура остевых волос препятствует их излому и придает им необходимую прочность. Благодаря такому строению остевые волосы могут свободно сгибаться в разные стороны либо отклоняться от касающихся твердых предметов. Вероятно, снижению ломкости волос способствует и специфичное для крота относительно слабое развитие сердцевинного (и более сильное коркового) слоя волос, также улучшающее их механические свойства. При этом увеличение прочности ведет и к увеличению теплоизоляционных свойств самого волосяного покрова.

Вероятно, именно поэтому упругость меха, создаваемая за счет поддержки его объема остевыми волосами, особенно важна для поддержания теплового баланса.

Строение остевых волос изменяется по сезонам. Летом они более толстые и короткие и состоят из шести (ости I порядка) или семи (II порядка) сегментов, а зимой становятся тоньше и длиннее и число сегментов увеличивается на три (табл. 1 и 2). Заметно меняется по сезонам и соотношение коркового и сердцевинного слоев. У летних волос относительно более развит корковый слой, а у зимних – сердцевина (табл. 3). Последнее имеет важное адаптивное значение, поскольку известно, что утолщение сердцевинного канала способствует увеличению теплозащитных свойств зимней шерсти [Кузнецов, 1952].

Пуховые волосы расположены равномерно по всей шкурке и составляют наиболее многочисленную группу волос. Как и остевые, они волнообразно изогнуты, отчетливо сегментированы, но в отличие от них имеют очень короткий и тонкий апикальный сегмент, значительно уступающий по этим показателям нижележащей грани, да и сами волосы тоньше и короче. По строению кутикулы пуховые волосы почти не отличаются от остевых, но соотношение коркового и сердцевинного слоев в них несколько иное: первый развит у пуховых слабее, а второй – сильнее, чем у остевых. Зато характер распределения пигмента точно такой же, как у остевых волос. Расположен он в корковом и сердцевинном слоях и в небольшом количестве сконцентрирован в утолщенных частях стержня, в перетяжках пигмента почти нет. Вообще же пигмент в волосах распределен неравномерно. Наиболее интенсивно окрашены расширенные части стержня волоса, а переходы между сегментами более светлые.

На брюшке апикальные грани остевых волос пигмента не содержат, поэтому в их окрасе нет бурых тонов и низ тела выглядит серым. При этом клетки сердцевинины волос брюшка из-за большей ее толщины в большей степени, чем на спине и боках, заполнены воздухом (табл. 3), что существенно компенсирует относительно невысокие сами по себе теплозащитные свойства редкого и короткого здесь волосяного покрова. Апикальные же кончики волос брюшка бесцветны. Они не содержат пигмента и выглядят прозрачными, придавая брюшку характерный серебристый блеск. Кстати, верхушки волос крота первыми снашиваются, обламываются, секутся, волосы иначе отражают свет, поэтому «ношенная» шкурка старых кротов

сверху выглядит тусклой, а у только что перелинявших молодых – блестящей и яркой.

Плотность волосяного покрова

Несмотря на кажущееся однообразие и равномерность распределения волос по телу зверька, густота их на различных участках шкурки неодинакова (табл. 1 и 2). В частности, на спине и брюшке волосы обычно расположены гуще, чем на боках. Но особенно хорошо заметны сезонные различия: зимняя шерсть примерно в 1,4 раза гуще летней, причем происходит это исключительно за счет остевых и особенно пуховых волос, тогда как число направляющих остается постоянным. И все же наибольшей густоты шерсть крота достигает в период линьки, когда еще не выпавшие старые волосы соседствуют с пробивающимися молодыми. Зависит плотность меха и от возраста животных. Так, наибольшая густота волос отмечается на шкурке кротов-сеголетков перед ювенильной линькой, их шерсть превосходит по данному показателю даже зимнюю шерсть взрослых животных. Это особенно важно для сохранения внутреннего тепла у молодых зверьков, которые и в силу меньших размеров (закон Рубнера), и в связи с несовершенством находящихся в стадии становления механизмов терморегуляции испытывают с этим серьезные трудности [Ивантер и др., 1985].

Толщина волос

Этот показатель изменяется у крота по сезонам. Зимние волосы примерно в 1,2–1,3 раза тоньше летних, что в равной мере касается волос всех категорий и в одинаковой степени наблюдается на разных участках тела (табл. 1 и 2). В соответствии с этим меняется и так называемый «коэффициент мягкости» (отношение толщины волоса к длине в тысячных долях). Если летом он составляет для остевых волос спины в среднем 4,5, то зимой – 2,3, на боках эти показатели соответственно равны 4,1 и 2,5, а на брюшке – 4,9 и 2,7. Иначе говоря, у крота наибольшей мягкостью отличаются зимние волосы всех категорий, причем по всей шкурке.

Из отдельных категорий волос наибольшей толщиной у крота обладают направляющие волосы, за ними в порядке убывания следуют остевые I и II типа и пуховые. В то же время диаметр сердцевинного канала изменяется в обратном порядке: наибольшей относительной величины он достигает у пуховых, средней – у остевых, минимальной – у направляющих

волос (табл. 3). Таким образом, чем тоньше волос, тем относительно большую долю занимает в нем сердцевинный слой и меньшую – корковый. Эта закономерность проявляется и при сопоставлении летних и зимних волос одноименных категорий. Так, если в летней шерсти толщина сердцевинных направляющих волос на разных участках шкурки составила в среднем 50 % от общей толщины волос, то в зимней – 63,7. Для остевых I порядка сравниваемые величины равны 52,5 и 67,3 %, остевых II – 53,7 и 70,1 %. В результате от лета к зиме параллельно общему утончению волос наблюдается соответствующее увеличение относительной толщины сердцевинного канала. Зимой же, если брать его абсолютные и относительные размеры (см. табл. 3), он лучше развит, чем летом, что и способствует значительному улучшению теплозащитных свойств зимней шерсти.

По данным Когтевой [1963], у кротов Ленинградской и Новгородской областей толщина летних остевых и пуховых волос спины составляет в среднем 41,4 и 12,9 мкм, зимних – 35,1 и 10,5 мкм, относительная толщина сердцевинного канала у остевых и пуховых летом составляет соответственно 48 и 60 %. Таким образом, остевые волосы у этих кротов летом на 10,8, а зимой на 9,6 мкм толще, чем у карельских. Существенно различаются кроты сравниваемых популяций и по толщине пуховых волос: в летнем мехе на 2,0, в зимнем – на 0,8 мкм.

Длина волос

Сезонная изменчивость волосяного покрова крота затрагивает не только густоту и толщину волос, но и их длину, что хорошо заметно даже при простом осмотре шкурки, без каких-либо специальных измерений. Летний мех значительно короче зимнего (табл. 1 и 2), причем и зимой, и летом его высота различна на разных участках шкурки. В частности, наблюдается постепенное укорочение волос всех категорий по направлению к вентральной стороне туловища. Наиболее длинные волосы растут на спине, ближе к хвосту, а наиболее короткие – на брюшке. Что же касается длины волос разных категорий, то по данному признаку они составляют тот же ряд, что и толщина волос. Самые длинные – направляющие волосы (летом – 7,1–8,5, зимой – 10,9–11,8 мм), далее следуют остевые I, затем II порядка и замыкают этот список пуховые волосы, характеризующиеся наименьшей длиной стержня (летом – 5,1–6,5, зимой – 8,9–10,1 мм).

По высоте меха на шкурке крота можно установить четыре зоны (рис. 3). Первая, с максимальной длиной волос, расположена на крестце, вторая занимает большую часть спины, третья – бока, четвертая (здесь растут самые короткие волосы) – брюшко. Однако разница в длине волос соседних зон не превышает обычно 0,5–0,9 мм. Это позволяет отнести крота к млекопитающим с эквальным (равномерным) типом топографии волосяного покрова, характерным для подземных млекопитающих [Церевитинов, 1958].

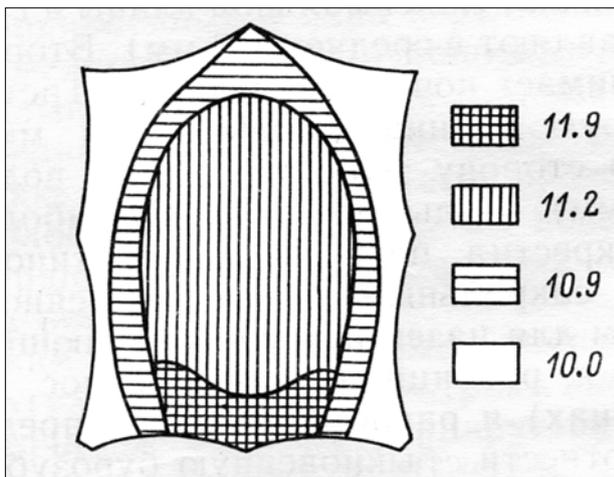


Рис. 3. Топография высоты волосяного покрова европейского крота, мм

Fig. 3. Topography of the pelage height of the European mole, mm

Сезонная изменчивость длины волос крота, как и у землероек, связана с увеличением числа сегментов от лета к зиме, но длина сегмента при этом уменьшается. Длина шестисегментного остевого волоса летом составляет на спине 7,9 мм; зимой эти волосы становятся девятисегментными и средняя длина их достигает 11,2 мм. То же наблюдается у пуховых: летние – семисегментные со средней длиной

6,5 мм – заменяются после осенней линьки десятизегментными длиной 10,1 мм. Длина зимних направляющих также увеличивается по сравнению с летними на 3,3 мм (прирост такой же, как и у волос других категорий), хотя у них отсутствует сегментация. В среднем прирост волос от лета к зиме составляет по длине около 28–30 %.

Интересно отметить, что, судя по нашим данным, волосяной покров у карельских кротов выше, чем у животных из более южных областей Северо-Запада России (Ленинградская и Новгородская области), у которых летом длина волос не превышает в среднем 6,6 мм, а зимой 9,5 [Когтева, 1963].

Таким образом, зимой волосы крота истончаются, но становятся длиннее за счет увеличения числа сегментов стержня. Это, наряду с более развитой, чем летом, сердцевинной, еще более улучшает их теплозащитные свойства.

Теплоизоляционные свойства покровов

О теплозащитных свойствах волосяного покрова крота мы судили по коэффициенту теплопроводности сухих коллекционных шкурок (табл. 4). При этом известно, что термоизоляционные способности меха млекопитающих зависят главным образом от слоя неподвижного (инертного) воздуха, находящегося между отдельными волосками. Количество и распределение этого воздуха определяется их густотой, толщиной и длиной, а также структурой («распушенностью») меха. Чем больше такая распушенность (несминаемость и пышность) и чем тоньше и длиннее волосы, тем больше воздушная прослойка между волосками и, следовательно, лучше сохраняется тепло. Теплозащита зависит и от воздуха, находящегося в полостях сердцевинной волос (она тем выше, чем сильнее развита сердцевина) и в порах кожной ткани, а значит, от толщины и плотности кожи.

При этом коэффициент теплопроводности, как и другие показатели, характеризующие

Таблица 4. Коэффициент теплопроводности (10^3 Вт/м $^{\circ}$ К) сухих шкурок крота

Table 4. Thermal conductivity coefficient of dry mole fur (10^3 W/mK)

Сезон Season	<i>n</i>	Пределы Limits	<i>M</i> ± <i>m</i>
Лето Summer	9	24,2–30,0	26,7 ± 0,3
Зима Winter	8	19,0–22,4	20,5 ± 0,3
Осень Autumn	8	18,9–21,0	19,1 ± 0,3

волосистой покров крота, демонстрируют достаточно отчетливую сезонную изменчивость, несмотря на относительную стабильность температурного режима в его подземных жилищах в течение всего года. Из всех исследованных нами мелких млекопитающих [Ивантер и др., 1985] крот обладает наиболее толстой кожей, густым и сравнительно высоким волосистым покровом. Взаимосвязь теплозащитных свойств меха с определенными морфологическими характеристиками и общим состоянием наружных покровов подтверждается и нашими исследованиями теплопроводности сухих коллекционных шкурок зверьков, относящихся к трем периодам: лету, зиме и стадиям осенней линьки (табл. 4). Обнаруженные различия в коэффициентах теплопроводности шкурок мы объясняем выявленными выше особенностями волосистого покрова. Чем длиннее, тоньше и гуще волосы, больше относительная толщина сердцевинного канала и чем толще кожа, тем ниже коэффициент теплопроводности и, следовательно, выше теплозащитные свойства.

Результаты измерений показали, что шкурки животных в период линьки удерживают тепло не только не хуже, но даже лучше шкурок зверьков в период между линьками в состоянии покоя. Именно линные шкурки характеризуются наименьшим коэффициентом теплопроводности, на втором месте – зимние шкурки, на третьем – летние. Более высокие термоизоляционные качества шкурок линяющих зверьков объясняются несколькими причинами: (1) кожа у них приблизительно в 5 раз толще во время линьки, чем в период покоя; (2) плотность шерсти на линной шкурке возрастает за счет совмещения не выпавших еще старых волос с пробивающимися новыми; (3) к объему термоизолирующего воздуха, складывающегося из неподвижного воздуха, находящегося между волосами, и инертного – в сердцевине старых и новых волос, прибавляется инертный воздух в сердцевине растущих волос, еще не пробившихся и находящихся в толще расслаивающейся линной кожи. Таким образом, во время линьки механизмы физической терморегуляции не только не теряют значения, а напротив, служат важным звеном в поддержании оптимального температурного гомеостаза животных и снижают непроизводительные траты энергии и потери тепла в сложные для их жизни переходные периоды. Как видно из табл. 4, наилучшими с точки зрения сохранения тепла являются шкурки крота в разгар линьки. Почти не уступают им в этом отношении зимние шкурки, летние же удерживают тепло слабее.

Линька

Анализ коллекционных карточек, непосредственный, в том числе с помощью бинокля, осмотр шкурок (состояния волосистого покрова и мездры) и микроскопическое изучение срезов кожи позволяют сделать вывод о наличии у крота четырех линек в течение года (с момента рождения): ювильной, осенней, весенней и летней (компенсационной). Зимняя компенсационная линька, о которой пишут отдельные авторы [Депарма, 1951а, б; Когтева, 1963], на нашем материале, относящемся в основном к бесснежному периоду, естественно, не прослеживается. Однако о ее существовании вполне может свидетельствовать обнаружение у нескольких пойманных в ноябре-декабре зверьков небольших по размеру темных пятен, в беспорядке разбросанных по всей мездре, правда, это могут быть и случаи позднего окончания затянувшейся осенней линьки.

Рождение кротов в Карелии происходит в самом конце мая – начале июня [Ивантер, 1968], во второй декаде июля молодые особи начинают попадаться в кротовки, но все они имеют еще детскую шерсть. По высоте и плотности она заметно превосходит таковую у взрослых особей (средняя длина остевых на спине 8,5 мм против 7,9 у взрослых, число волос на 4 мм² – 746 и 520 соответственно), но сами волосы более тонкие (25,2 мкм против 27,8 у взрослых). У прибылых, отловленных в первой половине июля, линные пятна на мездре отсутствуют, а состояние волосистых луковиц свидетельствует об окончании роста детской шерсти.

С третьей декады июля, но особенно часто в августе, стали попадаться молодые зверьки с линными пятнами на мездре – детская шерсть меняется у них на более грубую шерсть летнего типа взрослых кротов. Это ювильная линька, характеризующаяся у большинства зверьков неполной сменой волосистого покрова (обычно не вылинивают огузок и нижняя часть боков) и весьма причудливым, неопределенным ее рисунком. Приблизительно в это же время (в конце июля – августе) происходит летняя компенсационная (восстановительная) линька у взрослых кротов. Как и у молодых, она заключается в полной или частичной смене летней шерсти на такую же летнюю, но новую, очень растянутую и различается по срокам и рисунку у самцов и самок. Взрослые самцы линяют одновременно с молодыми кротами и по аналогичной с ними схеме неполной линьки. Сначала появляются небольшие линные пятна, разбросанные по всей шкурке, затем, сливаясь, они захватывают область крестца,

постепенно распространяются на хребет, идут к голове и на брюшко. В той же последовательности, т. е. с крестца на брюшко, происходит подрост нового волоса и выпадение старого.

Летняя линька взрослых самок начинается обычно на несколько дней раньше, чем у самцов и прибылых, и в большинстве случаев со-

провождается полной сменой шерсти. Отличается она и по направлению: сначала линные пятна появляются на брюшке (обычно в виде темных пятен в области сосков), далее переходят на спину и постепенно захватывают всю шкурку, задерживаясь на нижней стороне тела (рис. 4).

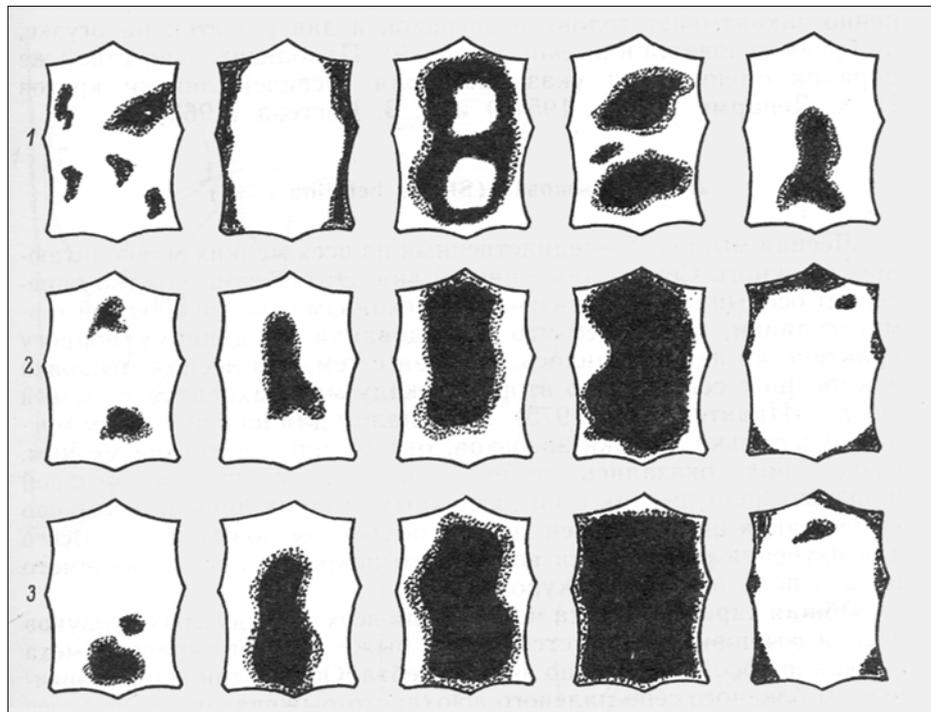


Рис. 4. Последовательность появления линных пятен на мездре у европейского крота:

1 – ювенильная линька; 2 – весенняя; 3 – осенняя

Fig. 4. The sequence of molting spots appearance on the inner side of hide of the European mole:

1 – juvenile molting; 2 – spring; 3 – autumn

К концу лета молодые кроты достигают обычно размеров взрослых и по внешнему виду почти не отличаются от них. Волосы у тех и других были растущими, и лишь не успевшие выпасть «ювенильные» позволяли, не прибегая к специальным методам, дифференцировать шкурки прибылых зверьков.

Сразу же после окончательного формирования летней шерсти, во второй декаде сентября, стали попадаться зверьки с явными признаками новой линьки. В условиях нашего региона осенняя линька проходит с середины сентября по ноябрь в одни и те же сроки и одинаково у всех возрастных и половых групп. Она носит характер полной смены волосяного покрова и протекает по единой схеме: в пер-

вую очередь линька завершается на крестце и в области хребта, затем на голове и боках, и последними вылинивают волосы на брюшке и нижней части шеи. Приблизительно в том же порядке происходит подрост новых волос и постепенное посветление мездры. Причем к тому времени, когда линное пятно еще покрывает вентральную сторону тела, на спине нередко уже видны частично пробившиеся наружу зимние волосы.

Судя по тому, что взрослые самки, отловленные в первых числах июня, были уже в летнем мехе лишь с остатками зимних волос, можно предположить, что весенняя линька у них произошла в мае. На шкурках взрослых самцов, пойманных в это время, имелись линные

пятна, кожа была утолщена, при ее микроскопировании просматривались сформированные концевые сегменты закладывающихся летних волос. Лишь в конце июня, т. е. почти на месяц позже самок, стали попадаться самцы в полном летнем мехе. Последовательность весенней линьки у крота установить затруднительно, так как у самцов не выявляется определенного порядка появления линных пятен, а отловленные самки оказались уже с чистой мездрой, причем рост волос на брюшке и спине был закончен, а на боках волосы еще росли. Из этого можно заключить, что весенняя линька кротов идет в несколько ином направлении, чем осенью: начинается на хребте и брюшке, постепенно захватывает голову и загривок и завершается на огузке, по бокам туловища и на лапах (рис. 4). Приблизительно такой же порядок смены меха указывают для весенней линьки кротов Депарма [1951а, б] и Когтева [1963].

Заключение

Настоящее исследование, посвященное европейскому кроту – типичному представителю группы подземных млекопитающих, позволило выявить в строении его волосяного покрова ряд специфических адаптивных черт, связанных с подземным образом жизни, а также с обитанием близ северных границ распространения. Как и у других типичных представителей данного адаптивного типа, шерсть у крота относительно низкая, ровная и густая, со слабовыраженным ворсом и почти без наклона к хвосту. Вместе с напоминающим по функции пружину сегментным строением волосяного стержня такая своеобразная структура шерсти позволяет зверьку свободно двигаться в узких ходах нор как головой вперед, так и пятясь назад. Весьма характерна относительная выравненность волосяного покрова, проявляющаяся в однообразии опушения отдельных частей тела (эквальный тип топографии по высоте и густоте шерсти) и в сближении волос разных категорий по линейным размерам. Явные признаки адаптивности несут на себе и некоторые особенности микроструктуры волос. Специфичное для крота относительно слабое развитие сердцевинного (и соответственно, более сильное коркового) слоя волос способствует улучшению их механических свойств. Если же учесть, что шкурка крота обладает к тому же и более густым и высоким волосяным покровом и кожа у него толще, чем у близких в систематическом и экологическом отношении наземных животных (например, землероек-бурузубок), то не приходится удивляться более

совершенным теплозащитным свойствам его наружных покровов.

Несмотря на обильную жировую смазку, повышенную прочность волос крота и их способность сгибаться и укладываться в любом направлении, мех его от постоянного соприкосновения с грунтом довольно быстро вытирается. Восстанавливается он у крота в процессе особой компенсационной линьки – важной адаптивной особенности, характерной только для настоящих подземных млекопитающих.

Литература

- Башкиров И. С., Жарков И. В. Биология и промысел крота в Татарии // Ученые записки Казанского государственного университета имени В. И. Ульянова-Ленина. 1934. Т. 94, вып. 3. С. 18–31.
- Бородулина Т. Л. К биологии алтайского крота // Труды Института морфологии животных. Вып. 9. М.: АН СССР, 1953. С. 250–280.
- Депарма Н. К. Линька кротов, ее последовательность и сроки // Труды ВНИО. Вып. 10. М., 1951а. С. 93–127.
- Депарма Н. К. Крот. М.: Заготиздат, 1951б. 48 с.
- Ивантер Э. В. Материалы к изучению крота в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 1968. Т. 16, вып. 3. С. 42–46.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Когтева Е. З. Сезонная изменчивость и возрастные особенности строения кожи и волосяного покрова крота, зайца-беляка и енотовидной собаки // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л., 1963. С. 213–271.
- Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М.: Заготиздат, 1952. 508 с.
- Кузнецов Б. А. Товароведение пушно-мехового сырья СССР. М.: Сов. Азия, 1932. 464 с.
- Мамотюк М. Л. Методика исследований волос животных. Киев: НИИ суд. экспертизы, 1968. 41 с.
- Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973. 487 с.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (*Insectivora, Talpidae*) // Доклады РАН. 1998. Т. 360, № 5. С. 717–720.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС, 2001. 648 с.
- Соколов В. Е., Скурат Л. Н., Степанова Л. В., Сумина С. А., Шабаташ С. А. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука, 1988. 279 с.
- Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: АН СССР, 1957. 267 с.
- Хмелевская Н. В. Строение кутикулы волос грызунов, ее изменчивость и значение для систематики // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 7. С. 1064–1074.

Церевитинов Б. Ф. Топографические особенности волосяного покрова пушных зверей // Труды ВНИИЖП. Вып. 17. М., 1958. С. 356–307.

Церевитинов Б. Ф., Кирсанов И. К., Бигман В. В. Товароведение животного сырья. М.: Центросоюз, 1948. 248 с.

Чернова О. Ф., Целикова Т. Н. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 429 с.

Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1971. 170 с.

Brunner H., Coman B. The identification of mammalian hair. Australia, Victoria: Inlata Press, 1974. 196 p.

Dziurdzik B. Key to the identification of hairs of mammals from Poland // Acta Zool. Cracoviensia. 1973. Vol. 18, no. 4. P. 73–92.

Hauchecorne F. Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurf (*Talpa europaea*) // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1927. Bd. 9. S. 216–220.

Keller A. Determination des mammifères de la Suisse par leur pelage: I. Talpidae et Soricidae // Revue Suisse Zool. 1978. Vol. 85, Fasc. 4. P. 758–761.

Stein G. H. W. Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1954. Bd. 30. S. 12–34.

Toldt K. Über die Zeithaare und den Autban des Haarkleides von *Talpa europaea* L. // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1928. Bd. 12. S. 31–44.

References

Bashkirov I. S., Zharkov I. V. On the biology and trapping of the mole in Tataria. *Uchenye zapiski Kazanskogo gos. universiteta imeni V. I. Ul'yanova-Lenina = Proceedings of the V. I. Ulianov-Lenin Kazan State University*. 1934;94(3):18–31. (In Russ.)

Borodulina T. L. On the biology of the Altai mole. *Trudy Instituta morfologii zhivotnykh = Proceedings of the Institute of Animal Morphology*. Iss. 9. Moscow: AN SSSR; 1953. P. 250–280. (In Russ.)

Brunner H., Coman B. The identification of mammalian hair. Australia, Victoria: Inlata Press; 1974. 196 p.

Chernova O. F., Tselikova T. N. Atlas of the mammal hairs. The thin structure of guard hairs and spines in a scanning electron microscope. Moscow: KMK; 2004. 429 p.

Deparma N. K. Mole molting, its sequence and timing. *Trudy VNIIO*. Iss. 10. Moscow; 1951a. P. 93–127. (In Russ.)

Deparma N. K. The mole. Moscow: Zagotizdat; 1951b. 48 p. (In Russ.)

Dziurdzik B. Key to the identification of hairs of mammals from Poland. *Acta Zool. Cracoviensia*. 1973;18(4):73–92.

Hauchecorne F. Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurf (*Talpa europaea*). *Z. Morphol. Ökol. Tiere*. 1927;9:216–220.

Ivanter E. V. Materials on the study of the European mole in Karelia. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gos. universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University*. 1968;16(3):42–46. (In Russ.)

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals. Leningrad: Nauka; 1985. 318 p. (In Russ.)

Keller A. Determination des mammifères de la Suisse par leur pelage: I. Talpidae et Soricidae. *Revue Suisse Zool*. 1978;85(4):758–761.

Khmelevskaya N. V. The structure of the hair cuticle in rodents, its variability and significance for taxonomy. *Zool. zhurnal = Zoological Journal*. 1965;44(7):1064–1074. (In Russ.)

Kogteva E. Z. Seasonal variability and age-related features of the structure of the skin and hair of the mole, mountain hare, and raccoon dog. *Promyslovaya fauna i okhotnich'e khozyaistvo Severo-Zapada RSFSR = Commercial Fauna and Hunting Management of the North-West of the RSFSR*. Leningrad; 1963. P. 213–271. (In Russ.)

Kuznetsov B. A. Fundamentals of commodity science of fur raw materials. Moscow: Zagotizdat; 1952. 508 p. (In Russ.)

Kuznetsov B. A. Commodity research of fur raw materials of the USSR. Moscow: Sov. Aziya; 1932. 464 p. (In Russ.)

Mamotyuk M. L. A technique for studying animal hair. Kiev: NII sud. ekspertizy; 1968. 41 p. (In Russ.)

Sokolov V. E. The skin of mammals. Moscow: Nauka; 1973. 487 p. (In Russ.)

Sokolov V. E., Chernova O. F. New data on the architectonics of hair in shrews and moles. *Doklady RAN = Proceedings of the Academy of Sciences*. 1998;360(5):717–720. (In Russ.)

Sokolov V. E., Chernova O. F. Mammalian skin glands. Moscow: GEOS; 2001. 648 p. (In Russ.)

Sokolov V. E., Skurat L. N., Stepanova L. V., Sumina S. A., Shabadash S. A. A guide for studying mammals skin. Moscow: Nauka; 1988. 279 p. (In Russ.)

Stein G. H. W. Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*. 1954;30:12–34.

Stroganov S. U. Animals of Siberia. Insectivores. Moscow: AN SSSR; 1957. 267 p. (In Russ.)

Toldt K. Über die Zeithaare und den Autban des Haarkleides von *Talpa europaea* L. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*. 1928;12:31–44.

Tserevitinov B. F. Topographic features of the hairline of fur-bearing animals. *Trudy VNIIZhP = Proceedings of the All-Union Research Institute of Animal Raw Materials and Furs*. Iss. 17. Moscow; 1958. P. 356–307. (In Russ.)

Tserevitinov B. F., Kirsanov I. K., Bigman V. V. Merchandising of animal raw materials. Moscow: Tsentrosouz; 1948. 248 p. (In Russ.)

Yudin B. S. Insectivorous mammals of Siberia. Novosibirsk: Nauka; 1971. 170 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.12.2021; принята к публикации / accepted: 26.04.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**Ивантер Эрнест Викторович**

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор,
главный научный сотрудник лаборатории
экологического мониторинга и моделирования

e-mail: ivanter@petsu.ru

Моисеева Елена Анатольевна

д-р биол. наук, доцент

e-mail: emoiseeva@mail.ru

CONTRIBUTORS:**Ivanter, Ernest**

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief
Researcher, Laboratory for Ecological Monitoring
and Modeling

Moiseeva, Elena

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor