

УДК 569.325.1+ 591.4 + 599.325.1

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЗАМОРОЖЕННОЙ МУМИИ ИСКОПАЕМОГО ДОНСКОГО ЗАЙЦА *LEPUS TANAATICUS* (LEPORIDAE, LAGOMORPHA) ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНА ЯКУТИИ

© 2023 г. Г. Г. Боескоров^{1,*}, О. Ф. Чернова², М. В. Щелчкова³

Представлено академиком РАН Ю.Ю. Дгебуадзе 27.12.2022 г.

Поступило 27.12.2022 г.

После доработки 11.01.2023 г.

Принято к публикации 16.01.2023 г.

До последнего времени были известны только костные остатки вымерших в голоцене донских зайцев. Впервые найденная мумия взрослой особи зайца, определенного как донской, позволила расширить представления об этом виде и его морфологических адаптациях к условиям обитания в арктических степях плейстоцена Якутии: большая длина и, по-видимому, масса тела, короткие уши и стопы, мощный локомоторный аппарат задних конечностей, жесткие волосяные щетки на стопах, отменные теплозащитные свойства волосяного покрова, в том числе специфическая микроструктура волос.

Ключевые слова: адаптации, ископаемый донской заяц, морфология, плейстоцен, Якутия, Арктика
DOI: 10.31857/S2686739723600017, **EDN:** FGJCBZ

В позднем плейстоцене на территории Восточной Европы и Северной Азии был широко распространен донской заяц (*Lepus tanaiticus* Gureev, 1964), вымерший в голоцене [1, 2]. На основе генетических данных этот заяц рассматривается теперь и как вымерший подвид зайца-беляка (далее беляк) (*L. timidus tanaiticus* Gureev, 1964) [3]. По костным остаткам донского зайца установлено, что он имел крупные размеры, близкие таковым современных наиболее крупных подвидов беляка; более массивные кости и зубы, чем у беляка; нижнюю челюсть с высокой зубной частью; высокие коронки коренных зубов; круто изогнутую вверх резцовую часть нижней челюсти, что говорит о питании грубыми кормами [1, 4], по-видимому, жесткой степной травянистой растительностью [5]. Донские зайцы с территории Якутии описаны в качестве самостоятельного подвида (*L. tanaiticus vereschagini* Averianov, 1995) [2], отли-

чающиеся от номинативного подвида меньшими размерами [2, 4].

Летом 2021 г. на местонахождении “Огороха”, находящемся на правом берегу одноименной реки (бассейн р. Индигирка, Абыйский район Якутии, $68^{\circ}14.02$ с. ш., $146^{\circ}50.84$ в.д.) местными жителями в многолетнемерзлых отложениях на глубине двух–трех метров была найдена замороженная мумия зайца (рис. 1 а). В этих же отложениях рядом с зайцем ранее были найдены костные остатки типичных млекопитающих мамонтовой фауны позднего плейстоцена: шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum., 1799), волка (*Canis lupus* L., 1758), пещерного льва (*Panthera spelaea* Goldf., 1810), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blum., 1799) [6]. Радиоуглеродные датировки с обнажения “Огороха”: 30900 ± 390 (OxA-38733), 30970 ± 380 (OxA-38749) лет назад (кости пещерных львов) [7] и 36500 ± 2000 л.н. (ETH-122763) (череп волка) [8], свидетельствуют, что содержащие кости отложения, в которых найдена и мумия зайца, сформировались здесь в холодный период каргинского интерстадиала позднего плейстоцена, характерный для Сибири во временном интервале 38 (33) – 30 тыс. лет назад [9, 10]. Предварительные исследования полного митохондриального генома “огорохского зайца” показали, что, с одной стороны, он кластеризуется с митогеномами ископаемых донских зайцев с территории Якутии возрастом от 28360 ± 170 до 50120 ± 1210 лет, а с другой стороны – проявляет,

¹Институт геологии алмаза и благородных металлов Сибирского отделения Российской академии наук, Якутск, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

³Северо-восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, Россия

*E-mail: gboeskorov@mail.ru

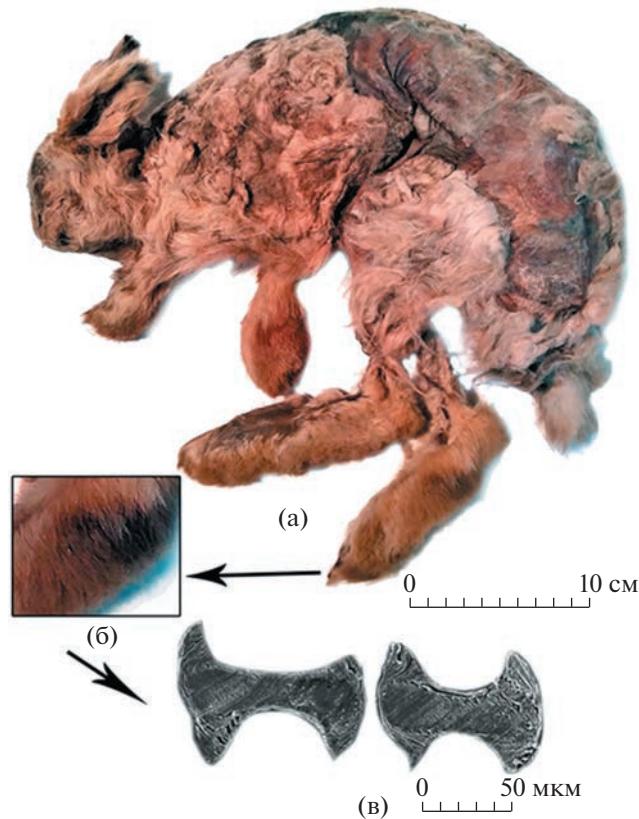


Рис. 1. Замороженная мумия донского зайца ГМ ИГАБМ № 7133 с местонахождения “Огороха” в Якутии: (а) – общий вид, (б) – волосяная щетка на плантарной коже, (в) – поперечные срезы специализированных волос щетки. (а, б) – фото. Г.Г. Боецкорова, (в) – данные сканирующей электронной микроскопии (СЭМ).

как и прочие исследованные донские зайцы, филогенетическое родство с беляком [11]. Замороженная мумия зайца (экз. № 7133) хранится в Геологическом музее Института геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (ГМ ИГАБМ).

Мумия зайца характеризуется хорошей сохранностью, повреждения на его теле не обнаружены (рис. 1 а). Это взрослая особь, о чем свидетельствуют частично стерты зубы, сросшиеся швы на нижней челюсти и полностью приросший

Таблица 1. Основные промеры тела зайцев (пределы и средние значения, n – число промеров)

Размеры	Длина, мм					
	тела		задней ступни		уха	
	limit	$M \pm m$	limit	$M \pm m$	limit	$M \pm m$
Место находки или подвид						
Заяц с Огорохи	642		139		54	
Центр. Якутия (наши данные)	480–610 $n = 52$	531.0 ± 5.6	140–170 $n = 50$	152.2 ± 1.2	65–96 $n = 32$	81.4 ± 1.3
Нижнее течение р. Колымы*, $n = 8$	560–675	605.5 ± 13.3	153–174	160.25 ± 2.9	77–98	88.8 ± 2.6
<i>L. timidus gichiganus**</i> , $n = 37$	550–624	579.5	146–173	163.0	78–80	–
<i>L. timidus begitschevi**</i>	575–740	–	143–171	–	80–94	–
<i>L. timidus tschuktschorum</i> **	610–680	–	150–165	–	–	–

* – по: [14] с дополнениями. ** – по: [15], “–” данные отсутствуют.

дистальный эпифиз большой берцовой кости. Длина тела большая, близкая к таковой у крупных беляков из арктической зоны и максимальная для центральноякутского беляка (табл. 1). Длина стопы и уха у мумии непропорционально малы по сравнению с таковой у относительно некрупных recentных беляков из центральной Якутии (табл. 1).

Поверхность тела мумии примерно на 60% покрыта шерстью, на спине и задней части туловища значительная часть шерсти утрачена (рис. 1 а). Цвет шерсти серовато-коричневый из-за ее загрязненности вмещающими отложениями. Отмытая же от загрязнения шерсть имеет белый цвет, что типично для зимнего окраса беляков. Кончики ушей у него черные, как и у беляка. Шерсть густая и длинная: на ушах – 20–25 мм, затылочной области – 15–22 мм, холке – до 50 мм, груди – 33–44 мм, брюхе – 60–80 мм, хвосте – 40–50 мм. На спине длина подпушки равна 15–20 мм (ости не сохранились). Шерсть огорюхского зайца длиннее (до 80 мм на брюхе) и волосы толще (до 114.5 мкм на холке) шерсти recentного беляка, у которого зимой наиболее длинные волосы также растут на брюхе, но их длина не превышает 49.5 мм, а толщина волос максимальна на крестце, где она достигает 108.8 мкм [12]. Шерсть огорюхского зайца надежно защищала от холода как дорсальную сторону его тела (за счет утолщения довольно коротких волос с сильно развитой сердцевиной), так и вентральную (благодаря значительной длине более тонких волос), что особенно важно при длительных лежках в снегу. Кроме того, специфическая конфигурация стержней волос (продольная бороздчатость) (рис. 2 а) и сильное развитие воздухоносной сердцевины (рис. 2 а, 1, 2 б, 2), отличающейся большой толщиной, колонным строением, крупными полостями и складчатыми перегородками, обеспечивала эффективную теплозащиту за счет сохранения значительной по объему воздушной прослойки в шерсти, а также шевронной кутикулой (рис. 2 в, 3).

Нижняя челюсть огорюхского зайца довольно крупных размеров, некоторые ее промеры соответствуют минимальным или средним параметрам у донских зайцев с Берелеха и Быковского полуострова и минимальным для крупного подвида беляка *L. timidus begitschevi* Koljuschev, 1936 (табл. 2). Тем не менее ее отличает высокая зубная часть, что характерно для донского зайца. Высота челюсти у третьего премоляра (табл. 2) соответствует пределам изменчивости данного промера у донских зайцев – 16.0–19.8 мм [1] и превосходит его максимальное значение у беляка – 16.3 мм [2], в том числе и голоценового [5]. Кроме того, огорюхский заяц имеет относительно длинную диастему, что характерно для донского зайца, и отличает его от беляка. Показателен и индекс высоты нижней челюсти перед рз по отношению к альвеолярной длине нижнего зубного ряда: у дон-

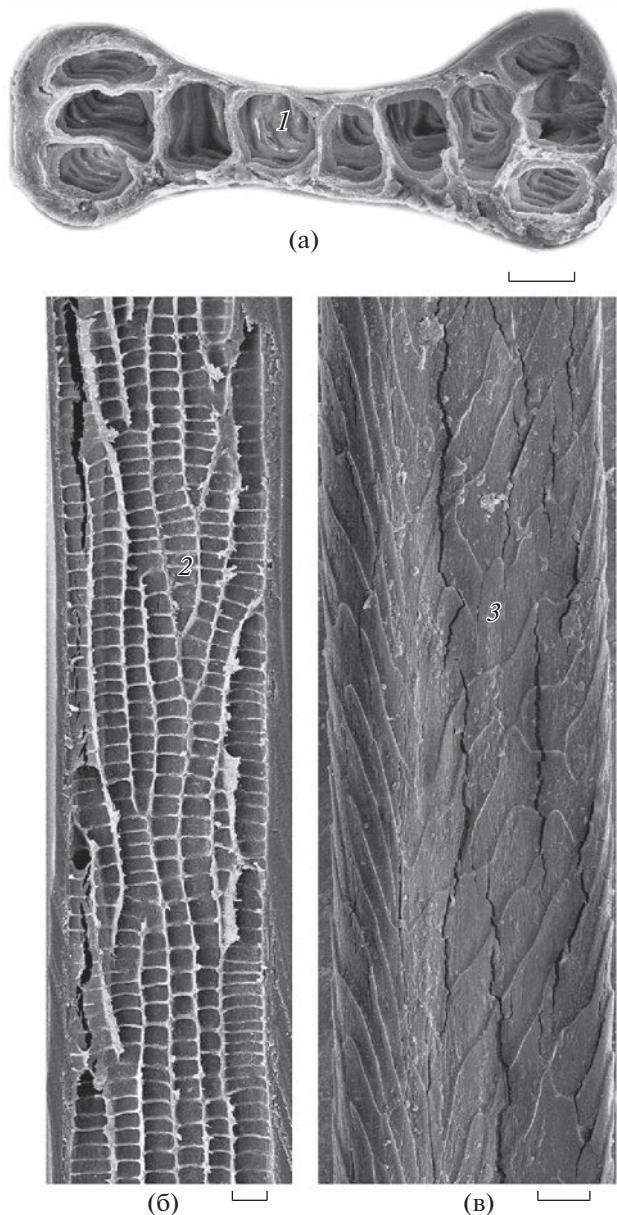


Рис. 2. Микроструктура оствого волоса холки мумии донского зайца с местонахождения “Огороха” в Якутии: (а) – поперечный срез стержня, (б) – продольный срез стержня, (в) – орнамент кутикулы. 1 – воздухоносная ячей сердцевины с гофрированными перегородками, 2 – колонная сердцевина, 3 – чешуйка сложной шевронной кутикулы. Данные СЭМ. Масштаб 10 мкм.

ских зайцев он выше 80% (у зайца Огорохи – 86.5%), а у беляков ниже этого значения (в среднем 70.8–75.7%).

Огорюхский заяц имеет длинную и относительно мощную большую берцовую кость, размеры которой соответствуют или превосходят размеры tibia у донского зайца с Берелеха и Быковского полуострова и больше ее максимальных

Таблица 2. Размеры некоторых костей скелета ископаемых донских зайцев и современных зайцев-беляков из Восточной Сибири (пределы и средние значения, мм, n – число промеров)

Размеры, мм	<i>Lepus tanaiticus</i> , сев. Якутия			<i>Lepus timidus</i>	
	р. Огороха*	р. Берелех** lim, $M \pm m, n$	Быковский полуостров, Мамонтовая Хаята*** lim, $M \pm m, n$	<i>L. t. begitschevi</i> , п-ов Таймыр** lim, $M \pm m, n$	<i>L. t. gichiganus</i> , юж. Якутия** lim, $M \pm m, n$
Нижнечелюстная кость					
Длина кости	68	–	71	65.0–78.3 73.3 ± 0.46	54.5–70.5 62.2 ± 0.73
Длина зубного ряда альвеолярная	19.2	19.0–22.0 20.5 ± 0.7 $n = 17$	21.3, 21.4 $n = 2$	20.0–23.4 21.0 ± 0.18 $n = 42$	14.7–20.4 17.7 ± 0.26 $n = 27$
Длина р3	4.1	3.8–5.1 4.32 ± 0.09 $n = 17$	4.3–4.4 4.33 ± 0.03 $n = 4$	3.7–4.7 4.28 ± 0.04 $n = 44$	3.3–4.8 3.91 ± 0.04 $n = 63$
Длина диастемы	20.7	20.2–25.6 23.4 ± 0.32 $n = 18$	22.9–24.6 23.6 ± 0.38 $n = 4$	21.6–26.1 23.7 ± 0.19 $n = 42$	16.6–21.4 19.1 ± 0.26 $n = 26$
Высота челюсти перед р3	16.6	15.0–18.4 16.5 ± 0.22 $n = 20$	16.4–17.8 17.1 ± 0.4 $n = 3$	11.9–15.8 14.3 ± 0.12 $n = 42$	11.5–14.4 13.4 ± 0.15 $n = 26$
То же, после т3	18.2	17.5–21.1 19.3 ± 0.19 $n = 19$	17.2–18.8 18.1 ± 0.47 $n = 3$	15.8–20.9 18.6 ± 0.14 $n = 42$	12.7–19.4 16.6 ± 0.30 $n = 27$
Большая берцовая кость					
Длина наибольшая	145	140.5 $n = 1$	144.0 $n = 1$	–	131.4–144.1**** 136.4 ± 0.74 $n = 26$
Ширина дистального эпифиза	15.8	13.4–15.1 14.3 ± 0.15 $n = 11$	13.3–15.3 14.5 ± 0.28 $n = 8$	–	12.8–14.8**** 13.7 ± 0.12 $n = 26$
Переднезадний диаметр дистального эпифиза	10.9	9.6–11.2 10.6 ± 0.16 $n = 11$	9.7–10.9 10.3 ± 0.13 $n = 8$	–	8.0–9.8**** 8.68 ± 0.09 $n = 26$

* – наши данные, ** – по: [2], *** – по: [4], **** – наши данные, центральная Якутия; “–“ – данные отсутствуют.

параметров у рецентного беляка из центральной Якутии (табл. 2) и голоценового *L. timidus* с Алтая и юга Сибири [5].

Длина задней стопы огорохского зайца небольшая, меньше, чем у беляка (табл. 1). В июле 2022 г. на р. Семюэлях (бассейн р. Индигирка) в каргинских отложениях найдена задняя лапа взрослого зайца (очевидно, донского), длина которой еще меньше – 137 мм. Возможно, небольшая длина задней стопы у огорохского зайца отражает особенности локомоции донских зайцев, обитавших в более сухих условиях с более низкой

высотой снега, чем рецентные беляки. Сравнение специфических волос, образующих жесткую и густую щетку на подошвах стопы огорохского зайца (рис. 1 б, в), с гомологичной структурой у голоценового беляка Чукотки [13] выявило их полное морфологическое соответствие. Широкие и длинные ступни рецентного беляка также покрыты многочисленными грубыми волосами, что вкупе позволяло ему легко передвигаться даже по рыхлому снегу и болотистой местности. Видимо, и у древних зайцев волосяные щетки стоп участковали в локомоции сходным образом: обеспечи-

вали механическую защиту кожи подошв и плотное сцепление с субстратом при передвижении зайцев по глубокому снегу и снежному насту, а также по болотистой почве.

Нами показано, что морфологические особенности огорюхского зайца соответствуют основным диагностическим признакам донского зайца, что подтверждается и генетическими данными. Совокупность морфологических особенностей донского зайца свидетельствует в пользу того, что это был самостоятельный вид, высоко адаптированный к суровым условиям Арктики, имевший: (1) крупные размеры тела и, видимо, большую массу, что характерно для северных видов и подвидов, и подтверждает экологическое правило Бергмана; (2) короткие уши и стопы, которые меньше, чем у современных беляков из Якутии, что можно объяснить обитанием донского зайца в экстремально холодных условиях арктической степи криотического интервала каргинского времени, климат которого был холоднее, чем в современной Якутии [9, 10], и соответствует экологическому правилу Аллена; (3) крупную большую берццовую кость, как свидетельство хороших локомоторных способностей этих зайцев, необходимых им для выживания на открытых просторах арктической степи позднего плейстоцена; (4) волосяной покров, обладающий отменными теплозащитными свойствами за счет топографических особенностей длины и толщины волос и их специфической микроструктуры, также способствовал выживанию зайцев в арктических условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования микроструктуры волос с помощью сканирующей электронной микроскопии проведены в Центре коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена за счет средств госзаданий ИГАБМ СО РАН (Боескоров Г.Г.) и ИПЭЭ РАН (О.Ф. Чернова).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуреев А.А. Зайцеобразные (Lagomorpha) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. 1964. Вып. 10. С. 187–188.
- Аверьянов А.О. Позднеплейстоценовый заяц *Lepus tanaiticus* (Lagomorpha, Leporidae) Сибири. Исследования по плейстоценовым и современным млекопитающим // Труды Зоологического института РАН. 1995. Т. 263. СПб: ЗИН РАН. С. 121–162.
- Prost S., Knapp, M., Flemming J., et al. A phantom extinction? New insights into extinction dynamics of the Don hare *Lepus tanaiticus* // Journal of Evolutionary Biology. 2010. V. 23. № 9. P. 2022–2029.
- Averianov A.O., Kuznetsova T.V., Nikolskii P.A. Pleistocene hares from the East Siberian Arctic (Lagomorpha: Leporidae) // Russian Journal of Theriology. 2003. № 2. P. 71–76.
- Оводов Н.Д. Позднеплейстоценовые зайцы Сибири. К вопросу о филетической эволюции внутри рода *Lepus* / Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий (Материалы Годовой сессии Института археологии и этнографии СО РАН). Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН. 2006. Т. XII. Часть I. С. 212–217.
- Boeskorov G.G., Baryshnikov G.F., Tikhonov A.N., et al. New data on large Brown Bear (*Ursus arctos* L., 1758, Ursidae, Carnivora, Mammalia) from the Pleistocene in Yakutia // Doklady Earth Sciences. 2019. V. 486. № 2. P. 617–622.
- Stanton D.W.G., Alberti F., Plotnikov V., et al. Early Pleistocene origin and extensive intra-species diversity of the extinct cave lion// Scientific Reports. 2020. V. 10. № 12621.
- Климовский А.И., Колесов С.Д. Новые находки волка (*Canis lupus* L., 1758) в позднеплейстоценовых отложениях Колымо-Индигирской низменности // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022. № 4. С. 592–599.
- Величко А.А. Корреляция событий позднего плейстоцена в ледниковых областях Северного полушария // Бюлл. Комисс. по изуч. четверт. периода. 1991. № 60. С. 14–28.
- Волкова В.С., Головина А.Г., Камалетдинов В.А., Хазина И.В. Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Средней Сибири (Таймыр, Сибирская платформа). Объяснительная записка. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2010. 90 с.
- Слободова Н.В., Григорьева Л.В., Булыгина Е.С. и др. Митохондриальная филогенетика ископаемых представителей рода *Lepus* на территории Северо-Восточной Азии / Всерос. конф. “Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию”. 22–23 июня 2022 г. ЗИН РАН, Санкт-Петербург. СПб.: ЗИН РАН. 2022. С. 38.
- Когтева Е.З. Сезонная изменчивость и возрастные особенности строения кожи и волосяного покрова крота, зайца-беляка и енотовидной собаки / Сб. Промышленная фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада Российской Федерации. Ленинград: ВНИИ животного сырья и пушнины. Западное отделение. 1963. С. 213–271.
- Chernova O.F., Vasyukov D.D., Savinetsky A.B. Identification of fossil mammal fur from ancient Eskimo settlements of Chukotka // Зоологический журнал. 2019. № 10. С. 1186–1202.
- Винокуров В.Н., Боескоров Г.Г. Об экологических популяциях зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) на северо-востоке Якутии // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2017. № 1 (57). С. 5–10.
- Оgnev С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 4. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 615 с.

FIRST FIND OF THE FROZEN MUMMY OF THE FOSSIL DON HARE *LEPUS TANAITICUS* (LEPORIDAE, LAGOMORPHA) FROM THE PLEISTOCENE OF YAKUTIA

G. G. Boeskorov^{a, #}, O. F. Chernova^b, and M. V. Shchelchkova^c

^aInstitute of Geology of Diamond and Precious Metals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

^bA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

^cM.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russian Federation

#E-mail: gboeskorov@mail.ru

Presented by Academician of the RAS December 27, 2022

Until recently, only the bone remains of the Don hares, extinct in the Holocene, were known. For the first time, the mummy of an adult hare, identified as the Don hare, has made it possible to expand the understanding of this species and its morphological adaptations to living conditions in the Arctic steppes of the Pleistocene of Yakutia: large body length, short ears and feet, powerful locomotor apparatus of the hind limbs, hard hair brushes on the feet, excellent heat-shielding properties of the fur, including the specific microstructure of the hairs.

Keywords: adaptations, fossil Don hare, morphology, Pleistocene, Yakutia, Arctic