



УДК 569.61.614

АБЕРРАНТНЫЕ ОСТАТКИ ШЕРСТИСТОГО МАМОНТА В КОЛЛЕКЦИИ МУЗЕЯ ЛЕДНИКОВОГО ПЕРИОДА

И.В. Кириллова* и Ф.К. Шидловский

Национальный альянс Шидловского «Ледниковый период», пр. Мира 119, 129223 Москва, Россия;
e-mail: ikirillova@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

Самый крупный частный естественно-исторический музей, посвящённый последнему этапу кайнозойской истории северо-востока России, Музей Ледникового периода хранит и изучает остатки ископаемых и современных млекопитающих арктической зоны. В его фонды входят целые и разрозненные элементы скелетов и мумии млекопитающих эпохи последнего оледенения. Особое место в коллекции занимают остатки мамонта, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) с необычными и редко встречающимися морфологическими особенностями. Аберрантные экземпляры разделены нами на три группы: ассоциированные остатки, разрозненные кости и зубы. В работе охарактеризованы наиболее интересные из них. Отклонения, обнаруженные на скелете самки мамонта с полуострова Таймыр (сигмоидальный контакт зубов m2 и m3; прижизненные переломы рёбер и неполное срастание невральная дуги атланта), мы относим к индивидуальным особенностям. Срастание грудных позвонков из-за лигаментоза и остеофитоза, значительные деформации некоторых костей и зубов мы относим к патологиям, затруднявшим жизнь мамонтов. Наиболее частые отклонения в строении щечных зубов, по нашим материалам, два: 1) загиб задней части коронки (разной степени интенсивности); 2) развитие линий растворения на цементе коронки параллельно жевательной поверхности в результате жизнедеятельности микроорганизмов в ротовой полости. Приведены случаи ранее не описанных аберраций бивней: дентиновые ступки в стенке альвеолы бивня и у основания бивня, кольцевидные перетяжки, фиксирующие замедление роста, отклонения в формировании годичных конусообразных приростов. Показана информативность аберрантных остатков для восстановления биологии ископаемого слона.

Ключевые слова: аберрации, зубы, кости, мамонт, северо-восток России

ABERRANT WOOLLY MAMMOTH REMAINS IN THE COLLECTION OF THE ICE AGE MUSEUM

I.V. Kirillova* and F.K. Shidlovskiy

National Alliance of Shidlovskiy "Ice Age", Mira Pr. 119, 129223 Moscow, Russia; e-mail: ikirillova@yandex.ru

ABSTRACT

The largest private natural history museum dedicated to the last stage of the Cenozoic history of northeastern Russia, the Ice Age Museum stores and studies the remains of fossil and modern Arctic mammals. Its funds include skeletons, isolated bones and teeth. A special place in the collection is occupied by the remains of a mammoth, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), with unusual and rarely encountered morphological features. The aberrant specimens are divided into three groups: skeletal remains, bones and teeth. The most expressive of them are characterized. Abnormalities found on the skeleton of a mammoth female from the Taimyr Peninsula (displace-

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

ment of teeth m2 and m3 transversely to the mandibular bone, lifetime fractures of the ribs and incomplete fusion of the neural arc of the atlas), we attribute to individual characteristics. Growth of thoracic vertebrae tissues due to ligamentous and osteophytes, considerable deformations of cervical and thoracic vertebrae are pathologies that hampered the life of mammoths and led to death. The most frequent of them, according to our materials, is the bend of the posterior part of the crown (varying degrees of intensity) and the development of horizontal furrows parallel to the level of the chewing surface and the lysis of the outer cement as a result of the action of the oral microorganisms. The most frequent deviations in the structure of the buccal teeth, according to our materials, are two: 1) the bend of the posterior part of the crown (varying degrees of intensity); 2) the dissolution lines on the cement of the crown parallel to the chewing surface as a result of the vital activity of microorganisms in the oral cavity. New cases of tusks' aberrations are described: dentinal clots in the wall of the tusk alveoli and at the base of the tusk, annular constrictions fixing the growth retardation, deviations in the formation of annual cone-shaped increments. The aberrant remains illustrate the life history of a fossil elephant.

Key words: aberrations, teeth, bones, mammoth, northeast Russia

ВВЕДЕНИЕ

Национальный альянс Шидловского «Ледниковый период» хранит крупнейшую в мире частную коллекцию остатков позднеплейстоценовых млекопитающих, собранную почти за четверть века. В её состав входят как массовые, так и уникальные материалы: мумии, черепа, скелеты и разрозненные кости шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799, древних бизона *Bison priscus* (Vojanus, 1827) и лошади *Equus* sp. и других представителей мамонтового фаунистического комплекса. Благодаря их сопряжённому изучению разными методами и специалистами в научный оборот введена новая информация о животных и окружающей среде Ледникового периода (Kirillova et al. 2010a, b, 2012, 2015a, b, 2016a, b, 2017; Shidlovskiy et al. 2012).

Научные материалы коллекции происходят в основном с северо-востока России: территории между средним и нижним течениями рек Яна на западе и правобережьем Колымы на востоке. При отборе в научную коллекцию особое внимание уделялось aberrантным экземплярам. Некоторые из подобных находок описаны в литературе (Верещагин [Vereshchagin] 1960; Кузьмина и Праслов [Kuzmina and Praslov] 1992; Niven and Wojtal 2002; van Essen 2004; Мащенко и Шпанский [Maschenko and Shpansky] 2005; Rothschild and Laub 2006; Krzeminska 2008; Leshchinskiy 2009, 2015; Krzeminska et al. 2015), другие обнаружены впервые или представляют крайнюю форму

известных случаев. Эта своего рода кунсткамера Ледникового периода – не только подборка диких вещей («*Lusus naturae*»), но и наглядный материал, иллюстрирующий многообразие форм и направлений онтогенетического развития костной и зубной систем мамонта и хоботных в целом.

В статье охарактеризованы самые выразительные aberrантные остатки мамонта из коллекции Национального альянса Шидловского. Здесь мы впервые представляем несколько наиболее интересных в научном и музейном аспектах экземпляров.

Этой работой авторы хотят отдать дань памяти своему другу, коренному петербуржцу, кропотливому и вдохновенному исследователю хоботных, Вадиму Евгеньевичу Гарутту, который за костными и зубными остатками видел функционирующий живой организм. Он выказывал глубокое уважение к этой группе млекопитающих (а через неё – и вообще ко всему живому) и своими публикациями, и посредством музейной деятельности. Его бережное и уважительное отношение к людям и музейным предметам явили пример глубокой научной и человеческой этики многим, кому посчастливилось знать его лично.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все описанные в работе материалы являются подъёмными, принадлежат и хранятся в Национальном альянсе Шидловского «Ледниковый период». Скелет самки мамонта (F-2466) найден

на полуострове Таймыр, все остальные экземпляры – на северо-востоке России. Хорошая сохранность связана с происхождением их из многолетнемёрзлых пород.

1. Ассоциированные остатки мамонта. Экземпляр F-2466 – неполный скелет самки мамонта. Экземпляр № F-313 – четыре сросшихся грудных позвонка. Экземпляры №№ F-769 и F-910 – первый и второй шейные позвонки одной особи. Экземпляры №№ F-2238 и F-2239 – таранная и пяточная кости одной особи.

2. Бивни мамонта. Экземпляры F-626, F-2367, F-2647, F-3194 и F-3547 – бивни и их фрагменты с поперечными кольцевидными сужениями и выступами. Экземпляры F-196, F-197, F-198, F-581, F-1858, F-1860 и F-3676 – варианты разрастания дентина зуба у старых особей.

3. Щёчные зубы последней смены (M3 и m3) мамонта. Экземпляры №№ F-320, F-427, F-990, F-1003, F-1871, F-1950 и F-1957 (пара), F-2366, F-3233, F-2715, F-3325, F-3565+F-3566 (от одной особи), F-3567, F-3569, F-3570. При отборе материала для статьи было просмотрено около 300 зубов.

При изучении использован сравнительно-анатомический метод. Понятие «норма» как правило и как термин используется для обозначения допустимого диапазона некоторой характеристики. Для мамонта (и вообще слонов) данное понятие не сформулировано; это сделано только для человека. По разным элементам скелета и для разных территорий норма может быть разной, равно как то, что является патологией для одной особи, может быть нормой для другой. Поэтому мы по возможности избегали слова «патология», т.к. граница между «нормой» и «патологией» не всегда определима, что хорошо иллюстрируют приведённые ниже выборки. Более приемлемо, с нашей точки зрения, использование понятия аберрантности находок, явно отличающихся от «обычных» остатков, тем более, что это понятие включает и патологии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Комплексные аберрации на скелете мамонта

Экземпляр F-2644. Неполный скелет самки мамонта возрастом около 40 лет с выраженными индивидуальными особенностями (Рис. 1).

Нижние зубы последних двух смен (m2–3) расположены друг относительно друга с поперечным сдвигом, образуя S-образный изгиб продольной оси зубного ряда. Невральная дуга атланта не срослась (единственный случай в коллекции), в её верхней части при поступлении была щель, которая, однако, после нескольких лет музейного хранения практически сомкнулась (Рис. 1С), по-видимому, из-за колебаний температурно-влажностного режима. Три ребра имеют прижизненные сросшиеся переломы, один из них – с образованием ложного подвижного сустава (Kirillova et al. 2010b).

Резкий сигмоидальный контакт m2–m3 (Рис. 1А) мамонта отмечен впервые именно у этого экземпляра, однако смещение зубов относительно оси зубного ряда известно и у других экземпляров (Мащенко и Шпанский [Maschenko and Shpansky] 2005; Lister and Bahn 2007) и являет собой результат либо задержки смены зубов, либо нетипичного развития зачатка зуба вследствие генетических особенностей, стресса или болезней. Неполное срастание невральной дуги у атланта и незавершённое формирование невральной дуги эпистрофея также не являются необычными. Они сродни формированию не заросших отверстий в остистом отростке позвонка (= «расщепление остистого отростка»), отмеченных неоднократно из разных местонахождений, включая несколько особей севских мамонтов (Wojtal 2001; Maschenko et al. 2006; Krzeminska 2008; Leshchinskiy 2009; Krzeminska et al. 2015). Прижизненные сросшиеся переломы рёбер, в том числе с формированием ложного сустава, свойственны в не меньшей степени современным хоботным (Haynes and Klimowicz 2015). Подобные случаи возможны у самок в результате изменения обменных процессов в связи с репродуктивным циклом (Kirillova et al. 2015b), но встречаются и у самцов.

Скелет самки с р. Кастыхтах ценен как иллюстрация того, что даже хорошо выраженные отклонения могут являться не патологией, а скорее индивидуальными особенностями.

Аберрантные изолированные кости посткраниального скелета мамонта

Экземпляр F-313 (Рис. 2). Блок из четырёх сросшихся грудных позвонков крупной взрослой особи. Срастание произошло только с правой

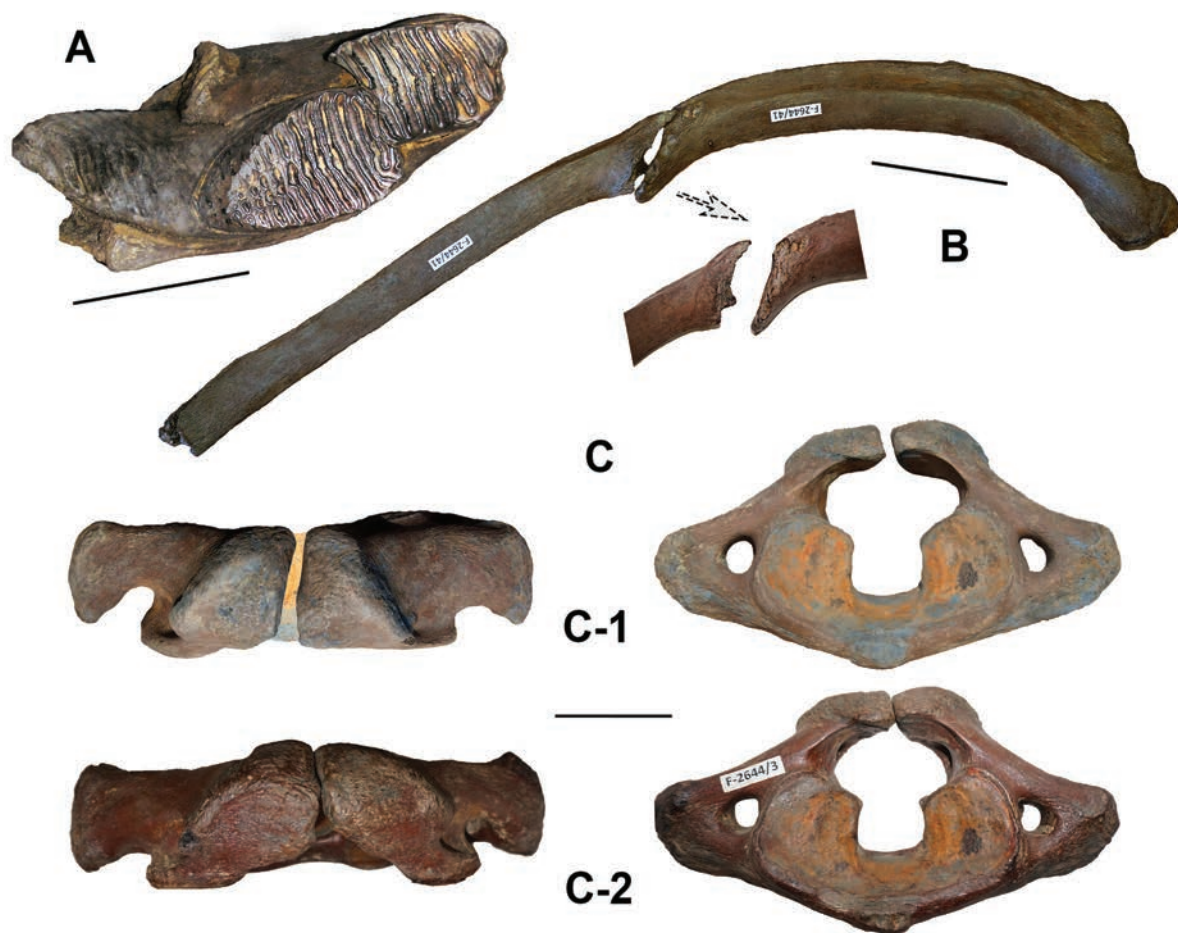


Рис 1. Индивидуальные особенности скелета самки мамонта с р. Кастыхтах (полуостров Таймыр): А – сигмоидальный контакт m2–m3, экземпляр F-2644/2; В – прижизненный перелом ребра с формированием ложного сустава, экземпляр F-2644/41; С – неполное смыкание невральнй дуги первого шейного позвонка, 1 и 2 – атлант кастыхтахской самки мамонта, экземпляр F-2644/3, фото 2009 и 2017 гг., слева – вид сверху, справа – вид спереди (разомкнутая в год находки щель невральнй дуги за несколько лет хранения практически сомкнулась). Масштаб: 10 см.

Fig. 1. Individual features of Kastykhtakh mammoth female (Taimyr Peninsula): А – m2–m3, S-shaped contact, occlusal view, specimen F-2644/2; В – false joint in the place of intravital fracture of rib; С – incomplete closure of the neural arch of the first cervical vertebra of the Kastykhtakh mammoth female, specimen F-2644/3, pictures of 2009 (1) and 2017 (2), ventral and lateral side views. The gap of the neural arch now almost closed; atlas of male mammoth of the same individual age, specimen F-300/5 (3). Scale: 10 cm.

стороны за счёт окостенения связок позвоночного отдела (лигаментоз) и за счёт экзостозов (остеофитоз) на брюшной стороне тел позвонков, сформировав полностью неподвижный блок. Поверхность прижизненно минерализованных связок (в этой части позвоночного столба прикрепляются группы мышц-выпрямителей позвоночника *erector spinae*: *m. iliocostalis*, поздошно-ребёрная, *m. longissimus*, длиннейшая, и *m. spinalis*, остистая) очень плотная, блестящая, по цвету соответствует позвонкам. С левой сто-

роны боковая поверхность последних без изменений. Ширина соседних позвонков различна. Нижние края тел позвонков сходятся по направлению к центру блока сросшихся костей. Межпозвоночные пространства сохраняют прижизненное положение, когда они были заняты хрящевыми межпозвоночными дисками. Суставные поверхности тел позвонков не имеют выраженных изменений.

Экземпляр был обнаружен в составе разобщённых остатков одной особи мамонта, однако

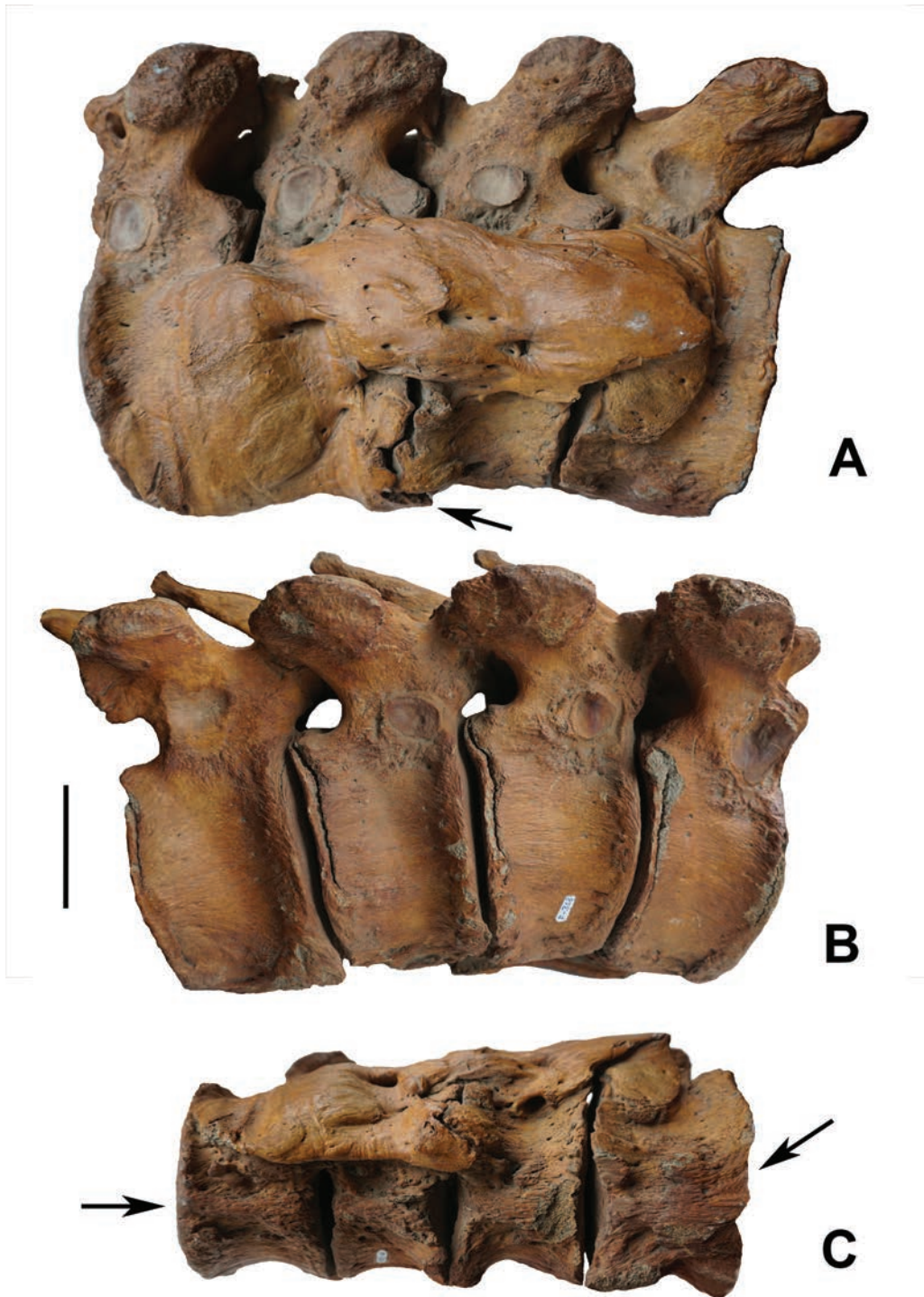


Рис. 2. Срастание четырёх грудных позвонков мамонта, экземпляр F-313: А – вид слева, оссификация связок и лигаментов; В – вид справа, неповрежденная оссификацией сторона; С – вид снизу, экзостозы развитого остеохондроза (указаны стрелкой, как и на Рис. 2А) и окостеневшие связки. Масштаб: 10 см.

Fig. 2. Fused thoracic vertebrae, specimen F-313: A – left lateral side view ossification of ligaments; B – right lateral side view, undamaged by ossification part; C – ventral view, exostoses (indicated by an arrow) as result of osteochondrosis, and ossified ligaments. Scale: 10 cm.

другие кости, включая позвонки разных отделов позвоночника, были без отклонений. Срастание позвонков могло ограничивать подвижность не только этой части позвоночного столба, поскольку расположенная здесь группа мышц ответственна за разгибание и боковой наклон грудного отдела, а также за дыхание. Минерализация связок могла происходить постепенно, затрудняя мамонту движение и дыхание и снижая качество жизни.

Указанная патология возникает в результате нарушения обмена веществ: например, (хронического) воспаления тканей позвоночного столба. Инфекционные заболевания хорошо известны у современных слонов (например, Fowler 2006; Mikota 2008); несомненно, что они были присущи и ископаемым слонам.

Экземпляры F-769 и F-910 (Рис. 3А–D).

Первый и второй шейные позвонки от одной особи крупного взрослого мамонта с глубокими дегенеративными изменениями на теле позвонка и многочисленными поверхностными разрастаниями костной ткани, особенно на атланте. Компактная ткань тусклая, неплотная, рыхлая. Исходно наросты были хрупкими и легко крошились, после пропитки клеем БФ приобрели твердость.

На задней суставной поверхности тела эпистрофея в его верхней части, прилегающей к отверстию спинного мозга, расположена глубокая выемка диаметром 80×60 мм и глубиной 53 мм (*указано стрелкой*). Нижняя часть тела позвонка изменена незначительно. Передняя поверхность тела позвонка сильно повреждена лизисом, только местами сохранилась непреобразованная ткань.

Происхождение патологий на позвонках F-769 и F-910, несомненно, связано с нарушением обмена веществ за счёт двух противоположных процессов.

1. Глубокие дегенеративные изменения костной ткани (остеомалиция) на теле второго шейного позвонка. Подобные явления характерны для

взрослых животных и связаны с расстройством питания кости, ее декальцинацией и постепенным рассасыванием декальцинированной ткани, что в итоге приводит к изменениям формы костей и их деформациям. Болезнь отмечена как характерная в местностях, где почва бедна минеральными веществами (недостаток солей кальция и фосфора). Обеднение организма минералами у домашних животных зависит от недостатка их в корме и поиле и от плохого усвоения организмом. Пониженное усвоение солей кальция в костной ткани увязывают с недостатком витамина D, а также расстройством функции паращитовидных желез. Поражения костей при остеомалиции возникают преимущественно на периферии кости (Смердова [Smerdova] 2010), как и в данном случае.

2. Чрезмерное разрастание ткани (формирование костных или костно-хрящевых экзостозов). Они могут быть опасны при значительных размерах, когда начинают оказывать давление на нервы, кровеносные или лимфатические сосуды. Причиной является нарушение обмена веществ в результате воспалительных процессов, инфекций и эндокринных нарушений.

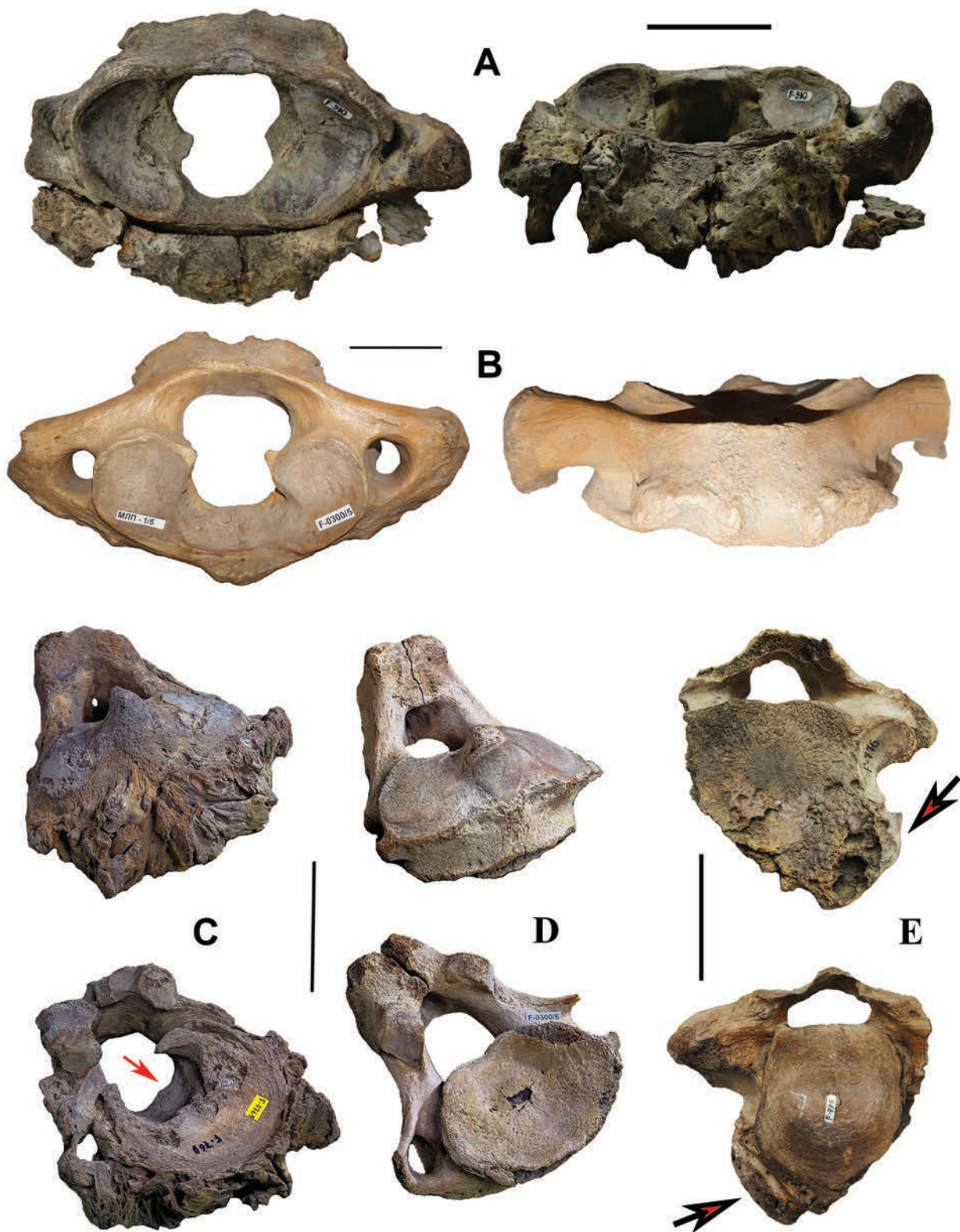
На некоторых местонахождениях отмечена обедненность минеральным веществом костей мамонта как причина возникновения патологий (Leshchinskiy 2009, 2017), однако восстановить, с чем связано возникновение данного случая (с нарушением обмена веществ из-за болезни, условий среды или с недостатком минерального вещества в почве и съеденных растениях), невозможно.

Экземпляры F-2239 и F-2244 (Рис. 4А–С).

Пяточная и таранные кости, левые, одной особи крупного взрослого мамонта с выраженными признаками остеоартроза. На соприкасающихся суставных поверхностях (общей пяточной фасетке таранной кости и корракоидной фасетке пяточной кости), особенно на пяточной, за-

Рис. 3. Патологии позвонков взрослого мамонта: А – атлант, экземпляр F-910 (значительные преобразования костной ткани), вид сзади и снизу; В – (для сравнения) атлант без изменений, экземпляр F-300/5; С – эпистрофей, экземпляр F-769 (значительные изменения; стрелка указывает глубокую полость, образовавшуюся в результате лизиса костной ткани), та же особь, что F-910, вид спереди и сзади; D – неизменённый эпистрофей, экземпляр F-300/6; E – грудной позвонок, экземпляр F-776, вид спереди и сзади. Масштаб: 10 см. С и D – фото А.Д. Спиранова.

Fig. 3. Pathologies of mammoth vertebrae: A – atlas, specimen F-910 and C – axis, specimen F-769, from the same individual (deep changes of bone compacts). An arrow indicates a deep lysis cavity on the posterior surface of the vertebral body; B and D – intact atlas and axis, 300/5 and F-300/6, from the same individual); E – thoracic vertebra, specimen F-776, dorsal and ventral view. (C and D – photo by A.D. Spiranov). Scale: 10 cm.



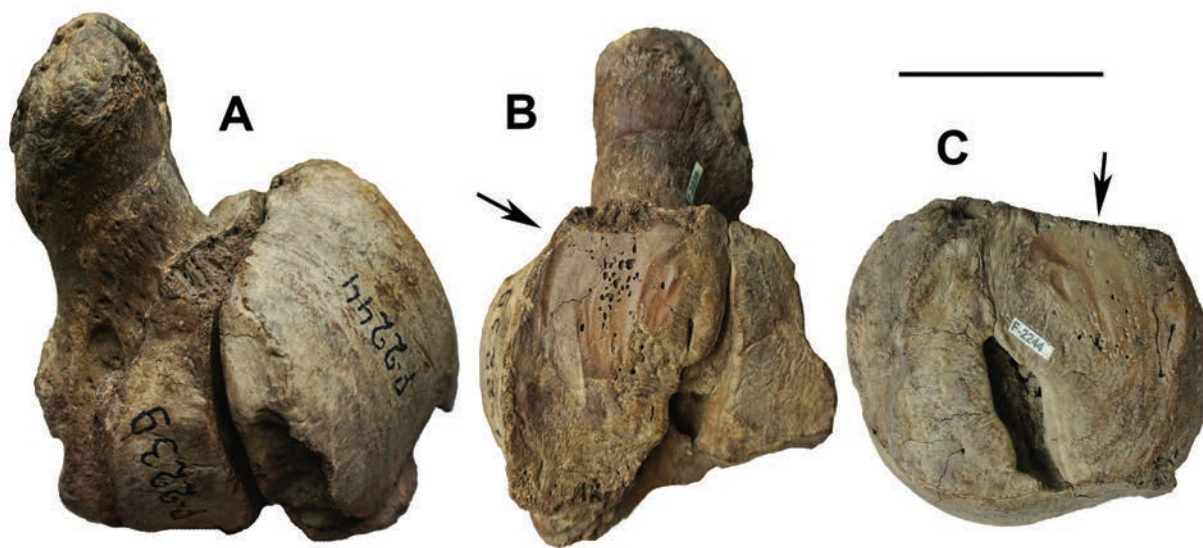


Рис. 4. Развитый остеоартроз на суставной поверхности крупных костей заплюсны одной особи мамонта, экземпляры F-2239 и F-2244: А – таранная и пяточная кости в естественном соединении; В и С – они же, вид со стороны суставных поверхностей; видны борозды, возникшие в результате трения костей друг от друга, заполированность соприкасавшихся частей суставных поверхностей и крупные отверстия (указано стрелками). Масштаб: 10 см.

Fig. 4. Results of osteoarthritis on the articular surface of mammoth's talus and calcaneus of same individual, specimens F-2239 and F-2244: А – talus and calcaneus in a natural joint; В and С – the same, the view from the articular surfaces, furrows that appeared as a result of friction of the bones from one another, polishing of the contacting parts of the articular surfaces and large holes (indicated by arrows), are clearly expressed. Scale: 10 cm.

метна сработанность суставных поверхностей: заполированность и борозды, а также отверстия, возникшие из-за глубокого стирания компакты – вплоть до губчатой части кости, достигая от сохранившегося неповреждённым края фасетки до основания депрессии 5 мм. Размеры поражённой поверхности у пяточной кости 50×60 мм, у таранной – 50×70 мм. Крупные суставные фасеты костей, кроме стёртых участков, имеют тусклую неровную поверхность.

На наружной поверхности таранной кости (F-2244) выражены неглубокие борозды от контакта с суставной поверхностью берцовой кости. Следовательно, болезнь затронула весь сустав. Полный износ хрящевой ткани, защищающей кость, сопровождается постоянной отечностью, нарушением работы связок и мышц, нередко приводит к деформации сустава. Обычно вызывается недостатком синовиальной жидкости в суставе, повреждением синовиальной оболочки и хрящевой ткани в результате воспаления, травм, больших динамических нагрузок и т.д. (Косинская [Kosinskaya] 1961). В данном случае сочетание двух факторов повышенного

риска очевидно (очень большой вес и возраст); этого достаточно (но не обязательно) при дополнительном воздействии (например, травма, инфекция и т.д.) для возникновения дефекта этих костей заплюсны. Трение между суставными поверхностями при движении, несомненно, доставляло мамонту значительный дискомфорт. Тем не менее одновременно шёл процесс регенерации поражённой суставной поверхности, о чём свидетельствует нестёртая более «молодая» костная ткань, местами перекрывающая повреждённую.

Аберрантные бивни мамонта

Экземпляр F-196 (Рис. 5). Дистальный фрагмент альвеолярной стенки левого бивня крупного взрослого мамонта длиной около 360 мм и шириной в дистальной части до 180 мм. В примыкающей к нему стенке альвеолы правого бивня (от неё сохранился небольшой фрагмент) расположено сквозное отверстие овальной формы размерами 36×26 мм глубиной до 23 мм,

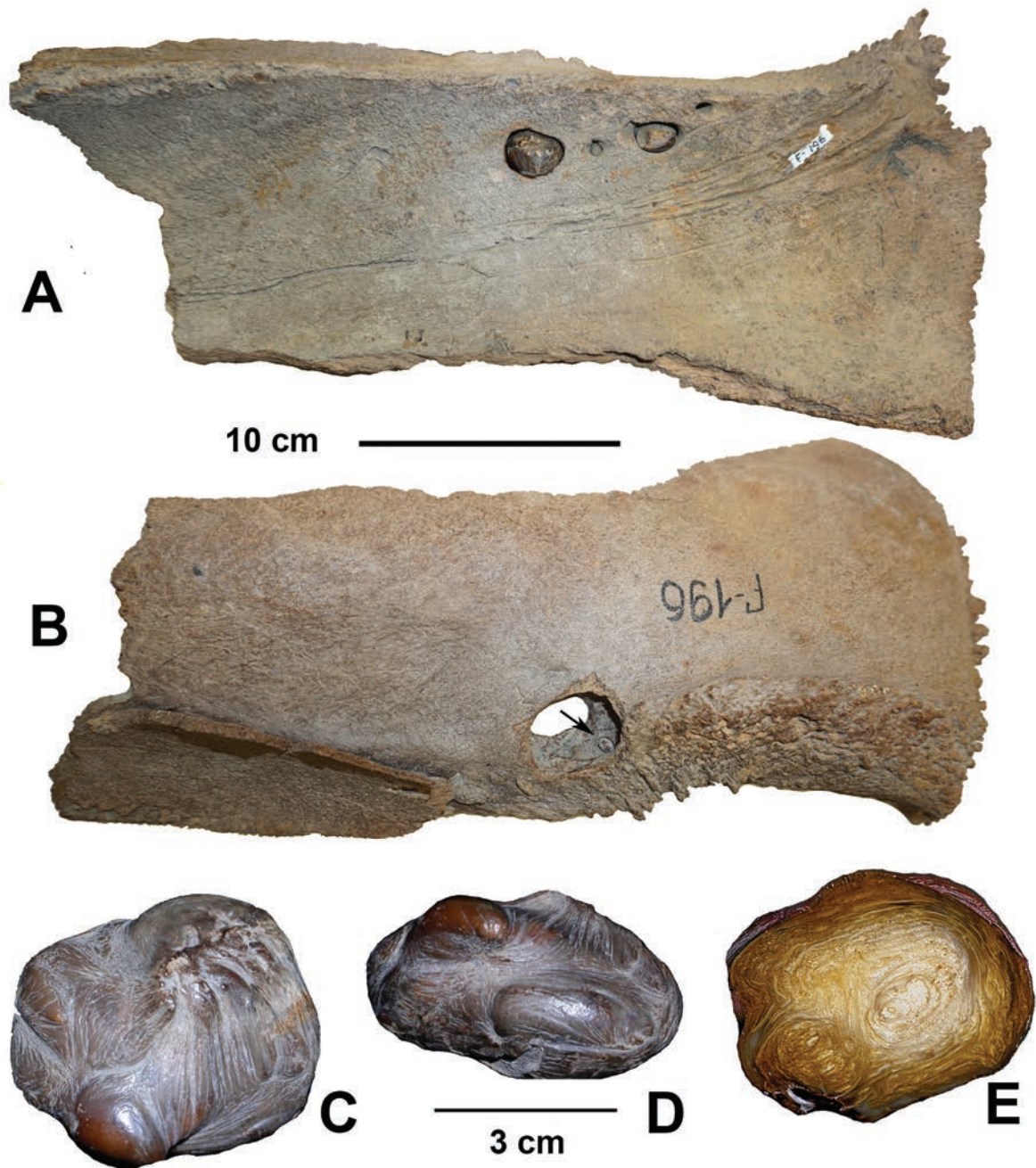


Рис. 5. Стяжения дентина в стенке альвеолы бивня, экземпляр F-196: А – вид с внутренней части стенки альвеолы; В – вид с наружной стороны, стрелкой указана мелкая конкреция, расположенная в «ложе» самой крупной; С и D – самая крупная дентиновая конкреция в двух видах (фото А.В. Шера); Е – она же в поперечном срезе (фото А.Д. Спиранова).

Fig. 5. Dentin concretions in the wall of the tusk alveolus, specimen F-196: A – inside view; B – outside view; the arrow indicates a small concretion, located in the “bed” of the largest one; C and D – the largest dentinal nodule in two views (photo by A.V. Sher); E – transverse section (photo by A.D. Spiranov).

включающее дентиновую конкрецию размерами $35 \times 27 \times 23$ мм. Внутри указанной полости в углублении размером около 5 мм находится сходное, но гораздо меньшее по размерам стяжение дентина. С внутренней стороны стенки альвеолы бивня расположены ещё три углубления размерами 9×6 , 24×12 и 6×5 мм. Два ближайших из них занято сгустками дентина, по размерам сильно уступающими размерам углублений.

Экземпляр F-1858 (Рис. 6). Фрагмент проксимальной части бивня длиной около 21 см,

поверхностными и соседствующими наростами меньших размеров. Наиболее заметные из них, расположенные на внешней части «подушки», имеют размеры от 10×7 до 35×25 мм и по форме напоминают корни щёчных зубов. Помимо этих образований, в непосредственной близости от них на наружной поверхности расположено мелкое (глубиной не более 5 мм) овальное углубление размерами 66×57 мм, вероятно, след от аналогичного подушковидного образования, утраченного после смерти мамонта.

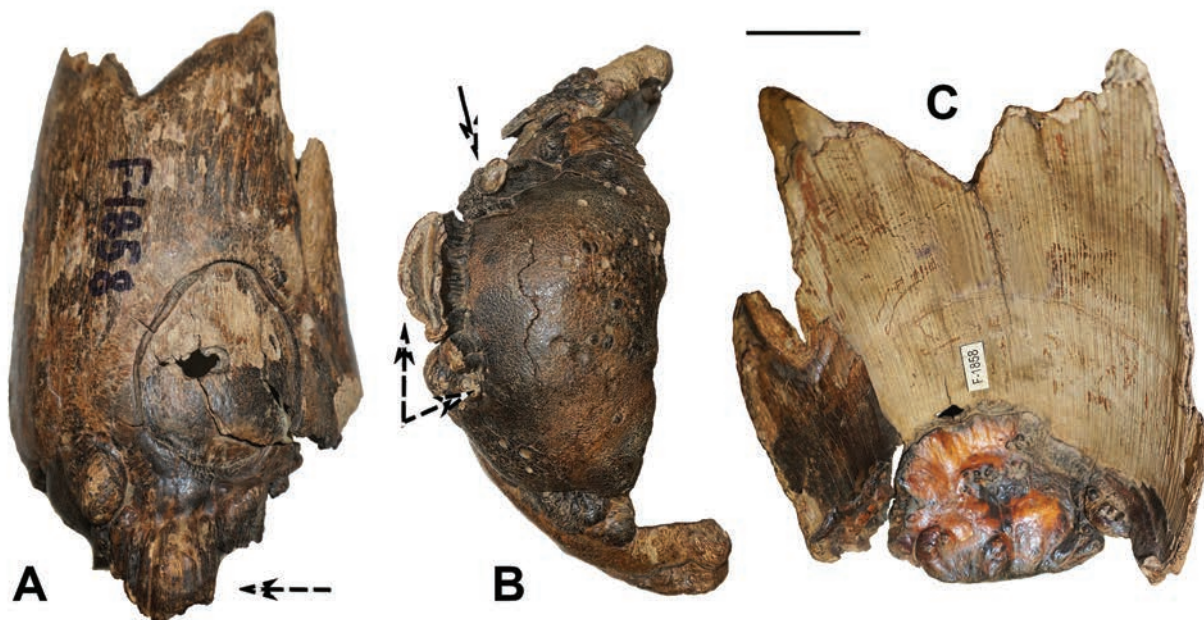


Рис. 6. Преобразования проксимальной части бивня старого мамонта, экземпляр F-1858: А – вид снаружи; В – вид снизу; С – вид сверху. Стрелкой указаны корнеобразные выросты. Масштаб: 5 см.

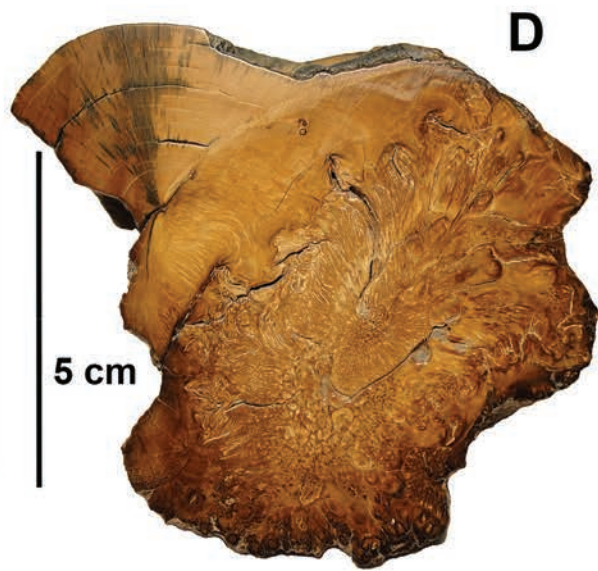
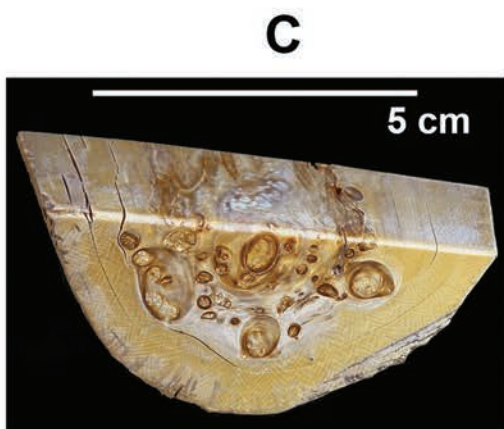
Fig. 6. Transformation of the proximal part of the old mammoth's tusk, specimen F-1858: А – outside view; В – bottom view; С – top view. The arrow indicates root-like outgrowths. Scale: 5 cm.

диаметром (восстановлен) до 14–15 см. Внутри бивня, замыкая конус, расположено подушковидное образование размерами 55×90 мм и высотой свыше 40 мм. Оно представляет собой очень плотный нарост дентина с дополнительными

Экземпляры F-197, F-198, F-581, F-1860 и F-3676 (Рис. 7А–Е) иллюстрируют варианты разрастания дентина бивней у старых особей. Два из них (в центре, Рис. 7С и D) имеют нарушенную (напоминающую свилеватость древесины карель-

Рис. 7. Специфические преобразования дентина бивней: А – «ажурные» разрастания бивня старого самца, экземпляр F-1860; В – дентиновый «гребень» внутри бивневых конусов, экземпляр F-581; С, D – свилеватая структура в поперечном и продольном разрезах, экземпляры F-197 и F-198; Е – асимметричное развитие дентинового конуса с формированием дентиновых разрастаний по краю, экземпляр F-3676.

Fig. 7. Specific transformations of dentin tusks; А – “openwork” overgrowths of the old male tusk, specimen F-1860; В – dentinal crest inside the tusk, specimen F-581; С, D – mottled structure in transection, in transverse and longitudinally, with a specific cross-grained texture, specimens F-197 and F-198; Е – asymmetric development of the dentinal cone with the formation of dentinal growths along distal edge, specimen F-3676.



ской берёзы) структуру бивня на срезе, свидетельствующую о почковидном и беспорядочном приросте дентина. Помимо него, на периферии тех же экземпляров присутствует и обычный дентин с характерной сеткой пересекающихся линий. Экземпляр F-1860 (Рис. 7А) длиной 550 мм и диаметром в самой широкой части 205 мм, очень плотный и тяжёлый, демонстрирует предельную степень беспорядочного разрастания бивня старого самца. Сходные изменения бивней известны у современных слонов (Colyer 1994). Экземпляр F-581 (Рис. 7В), внутренний фрагмент бивня, имеет гребневидный продольный нарост дентина на внутреннем конусе, который в неповреждённом бивне не был виден. Экземпляр F-3676 (Рис. 7Е) – фрагмент проксимального конца бивня с асимметричной полостью и неравномерными разрастаниями (от крупной старой особи) представляет собой уникальный случай отклонения в развитии бивня. Внешне только экземпляр F-1860 проявляет отличия от «нормы», у остальных особенности скрыты во внутренних слоях бивней.

Формирование бивня у хоботных происходит путём ежегодного конусообразного прирастания дентина, образующегося в пульпарной части бивня (см., например, Гарутт [Garutt] 1977; Virag 2012; Fisher et al. 2014). С возрастом процесс может претерпевать изменения, в результате которых группы клеток пульпы отрываются от места возникновения и производят дентикли в «нетипичном» месте (Bhaskar 1980). Их разрастания могут приобретать неожиданные и причудливые формы. Экземпляры F-581, F-196 и F-197, F-3676, принадлежавшие взрослым и старым особям, иллюстрируют разнообразие возрастных изменений в формировании дентина.

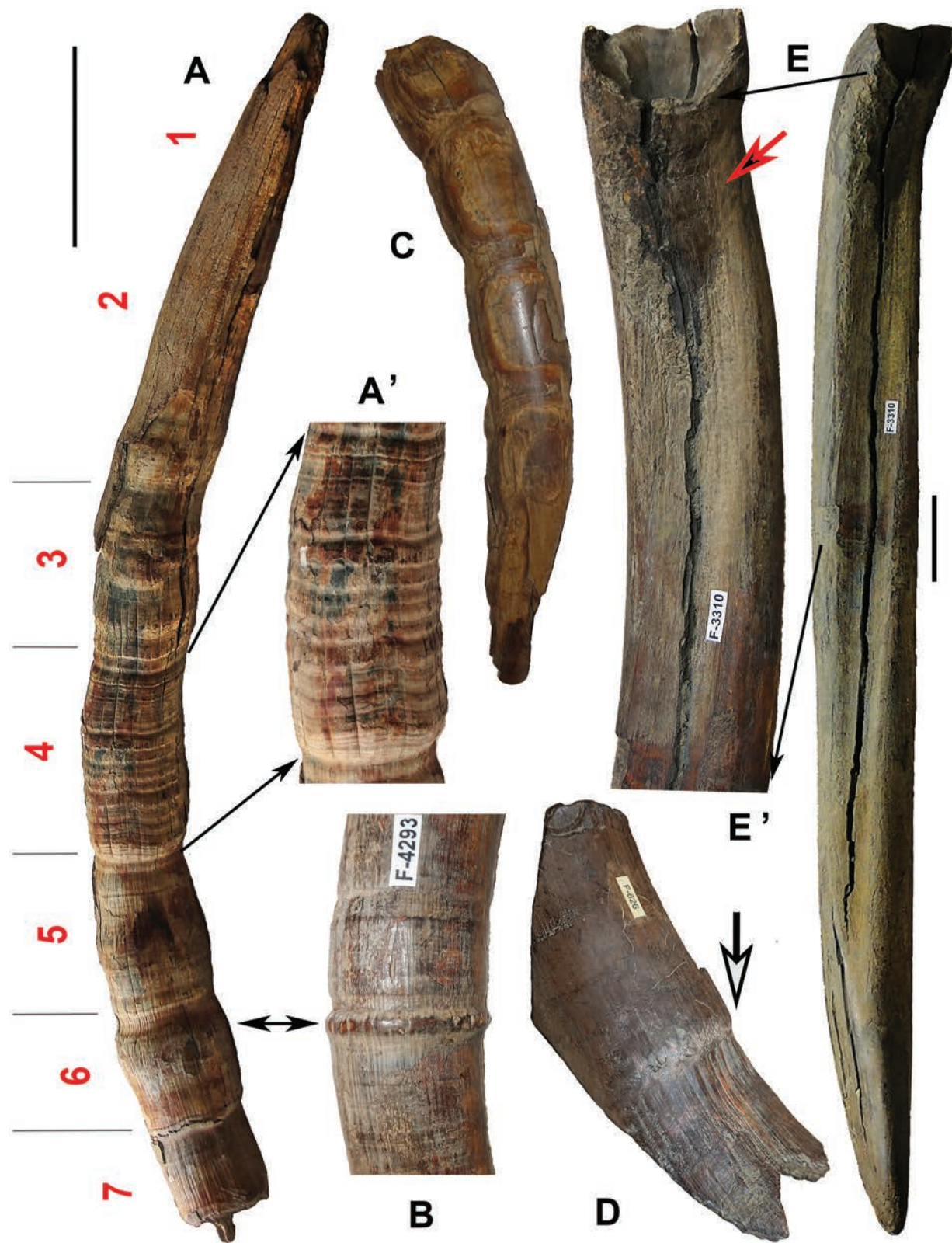
Экземпляры F-626, F-2647, F-3547 и F-4293 (Рис. 8А–D). Бивни с кольцевидными «перетяж-

ками»/валиками разной степени выраженности. Наиболее показательное строение бивня самки, экземпляр F-3547 (Рис. 8А), имеющего чередующиеся поперечные сужения и расширения: резкие уменьшения диаметра в результате замедления роста. Чётко выраженные приросты первого порядка (вероятно, годовые) сходны с описанными на бивнях позднеплейстоценового мастодонта из местонахождения Ziegler Reservoir (Fisher et al. 2014). Образование их связано со значительными ритмичными годовыми изменениями темпа роста и кальцинации при формировании дентина. Внутри них расположены менее выраженные приросты второго порядка, внутригодовые, которые наиболее чётко выражены в секторе 4 (15–17 слоёв: врезка А'). У некоторых млекопитающих они соответствуют «лунному» циклу развития зубов, хотя число слоёв редко соответствует числу прожитых месяцев в каждый год (Клевезаль [Klevezal] 1988). Внутри слоёв второго порядка в свою очередь есть ритмы более дробного (третьего) порядка. Периодика их формирования не ясна (Клевезаль и Смирин [Klevezal and Smirina] 2016). Отмеченные приросты трёх порядков чётко выражены потому, что перепады высот между перетяжками и валиками значительны, с одной стороны; с другой, наружный цемент сохранился только в дистальной части и не прикрывает эти структуры. Проксимальная часть бивня обломана, выступающий небольшой прирост предполагает начало следующего годового прироста. Однако, судя по значительному уменьшению диаметра и длины прироста бивня (признак угасания), начиная от шестого цикла, вряд ли индивид (возраст которого с учётом времени существования молочного предшественника составлял не менее 8–9 лет) прожил ещё более 1–2 лет.

В средней части бивня F-4293 (Рис. 8В) хорошо выделяется крупное выступающее «коль-

Рис. 8. Циклические ростовые слои, фиксация остановок роста (кольцевые «перетяжки») на бивнях мамонта (А–D) и редкое свидетельство двоянного бивня (Е): А – «летопись» бивня самки, экземпляр F-3547, 1–7 – слои первого порядка (годовые), А' – слои второго и третьего порядков; В – остановки роста на бивне самки с формированием выпуклого «кольца», экземпляр F-4293; С – циклические остановки роста бивня (вдавленные кольцевые «перетяжки» на бивне), подчеркнутые окатанностью, экземпляр F-2647; D – фрагмент бивня крупного мамонта с перегибом между поверхностями разного диаметра, экземпляр F-626; Е – бивень со следами вдавления от второго бивня, экземпляр F-3310; Е' – проксимальная часть, увеличено. Масштаб: 10 см.

Fig. 8. Cyclic growth layers with traces of stasis (“constrictions”) on mammoth tusks (A–D) and doubled tusk (E): A – the “chronicle” of the female tusk, specimen F-3547, 1–7 – layers of the first order (annual), A' – layers of the second order; B – stopping growth on the female tusk with forming of convex ring, specimen F-4293; C – cyclic stops of the tusk growth (depressed annular “constrictions” on the tusk), underlined by roundness, specimen F-2647; D – fragment of large mammoth tusk with prominent inflection between surfaces of different diameters, specimen F-626; E – tusk with traces of depression from the second tusk, specimen F-3310; E' – distal part, increased. Scale: 10 cm.



цо» в средней части и более мелкие – по длине фрагмента. Вероятно, оно относится к слоям второго порядка.

Дистальный фрагмент бивня – экземпляр F-2647 (Рис. 8С) – имеет сходное строение с F-3547, которое выявилось из-за окатанности, подчеркнувшей промежутки между годовыми циклами. Фрагмент бивня взрослого мамонта длиной 24 см и диаметром около 13 см, экземпляр F-626 (Рис. 8D), демонстрирует разовое резкое увеличение диаметра поверхности в средней части. Перепад между диаметрами (*указан стрелкой*) составляет около 10 мм.

Бивни с поперечными «перетяжками», фиксирующими замедление (остановку) роста, отмечены примерно в 10 случаях на 1500 просмотренных бивней, однако определить реальную частоту встречаемости признака невозможно, поскольку он чаще скрыт под слоем цемента и заметен либо при значительном проявлении (как у образца F-626), либо при разрушении цемента (как в случае экземпляра F-3547). Неравномерность приростов разного порядка указывает на реакцию организма на сезонные изменения условий его существования. Ценность экземпляра F-3547 состоит в том, что изменения приростов, являющихся чувствительным индикатором среды и индивидуальным «календарём» (Fisher et al. 2014; Adli et al. 2017; Uno et al. 2017), выражены на его поверхности.

Экземпляр F-3310 (Рис. 8E). Бивень старого мамонта, слегка уплощённый, слабо изогнутый, диаметр максимальный – 83.0×104.1 см, длина по внешней выпуклой поверхности – 127 см, по внутренней – 117 см. Проксимальная часть близка к замыканию. На дистальной части бивня сформирована поверхность стирания длиной 32 см и максимальной шириной до 7 см. На вогнутой поверхности чётко выражена плоская мелкая (0.5 см) широкая (до 5.2 см) ложбина, идущая от основания бивня до ближнего края рабочей поверхности стирания. Длина ложбины – около 90 см. На граничной части выхода бивня из альвеолы заметен узкий (до 4 см) пояс слабо заполированной поверхности (*указано стрелкой*). Подобные следы образуются на контакте двух зубов вследствие микроподвижек их относительно друг друга или вдавления при плотном контакте и одновременном росте соседних зубов.

Образование ложбины на бивне F-3310 мы связываем с исходным наличием сверхнормативного (=extraordinal) резца, росшего, вероятно, из той же альвеолы, что и основной, но меньшего размера. Его наличие обусловило не только формирование ложбины, но и уплощённую форму проксимальной части основного бивня. Размеры экстраординарного резца, судя по следу от него, были гораздо меньше, чем у основного. Его заложение могло произойти на ранних этапах развития черепа и зубов мамонта. Уникальные случаи сверхкомплектных резцов и их необычные формы описаны для современного азиатского слона (Colyer 1994; Junge 1941).

Аберрантные щёчные зубы мамонта

Экземпляры F-1871, F-1957, F-2366, F-2715, F-3233 и F-3325 (Рис. 9) показывают вариации отклонения в строении коронки (в основном в задней части), от неизменённого (F-3922) до «патологически» деформированного (F-3233). Отмеченные деформации (Рис. 9В–Н) коронки, от сильного загиба задней части коронки или смещения одной или нескольких задних пластин, приурочены к её задней части: с внутренней стороны – у верхних зубов и с внешней – у нижних, согласно их естественному изгибу. Основные варианты этой деформации – сильный загиб, скручивание и расположение пластин на боковой поверхности коронки. Уникальный случай – расположение сдвинувшихся задних пластин под углом к ней (Kirillova 2009). Во всех случаях элементом преобразования коронки являются зубные пластины.

У слонов, в отличие от большинства млекопитающих, смена щёчных зубов, от второй до последней (шестой) смены, происходит в горизонтальном направлении. Новые зубы закладываются в заднем конце челюсти; после прорезывания они продвигаются вперед, выталкивая своих предшественников. Одновременно на переднем конце челюсти стёртые в процессе жевания предшественники выпадают. Формирование зуба происходит также постепенно. Прорезавшаяся и начавшая функционировать передняя часть зуба уже полностью сформирована, пластины скреплены цементом, тогда как задняя часть, ещё находящаяся целиком в альвеоле, состоит из пластин, свя-

занных между собою только мягкими тканями, продуцирующими зубную ткань, и их цементация происходит по мере прорезывания (Гарутт [Garutt] 1977). Именно на этой стадии возможны значительные прижизненные деформации коронки и пластин зуба (экземпляры F-3325, F-1957, F-1955, F-1871, F-2366, F-1871, F-2715, F-3233). Наиболее вероятная причина – травма, недостаток места в альвеоле для формирующегося зуба, воспаление соединительных тканей в полости пульпы, которые легко подвержены инфекциям (Мащенко и Шпанский [Maschenko and Shpansky] 2005). Указанная деформация коронки – одна из наиболее частых у мамонтов (в некоторых выборках может составлять до 15%). Возможно, это происходило из-за того, что на фоне направленного уменьшения размеров животных под воздействием факторов, ухудшающих условия обитания, имело место «запаздывание» уменьшения зубов относительно челюстных костей.

Формирование придатка на наружной стороне, экземпляр F-2366 (Рис. 9F), могло быть вызвано как расщеплением зачатка зубной пластины с последующим срастанием её растущих частей, так и выскальзыванием ещё не закреплённых пластин задней части зуба и их прикреплением к наружной поверхности коронки (Kirillova 2009), как у экземпляра F-1871 (Рис. 9E). При этом дополнительные пластины могут прикрепляться (формироваться) и на задней части зуба (Рис. 9C). Теснота альвеолы может приводить к загибу корней формирующегося зуба (Рис. 9B) при неизменённых коронках. Похожие отклонения (скручивание коронки, резкий загиб задней части зуба и срастание с основной частью зуба, абнормальные образования пластин) на зубах последней смены описаны для разных видов ископаемых и современных хоботных (Colyer 1994, fig. 13.86; von Gill, 1953/54).

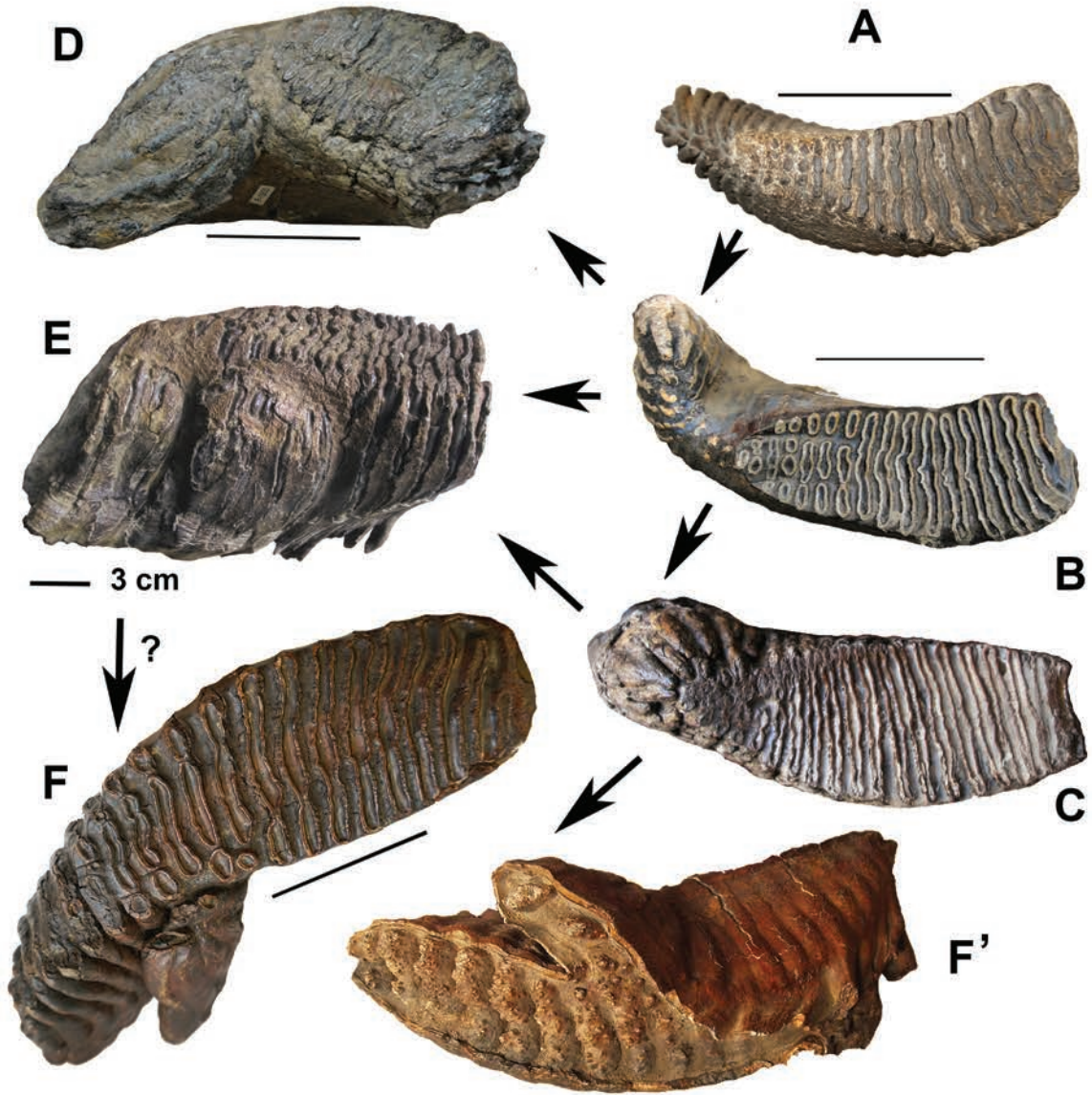
Экземпляры F-3565 правый и F-3566 левый (Рис. 10A). Парные m3 старого мамонта с выраженной патологией коронки обоих и основного корня левого зуба. Жевательная поверхность зубов без видимых изменений. Не затронутая стиранием часть коронки местами лишена цемента в результате лизиса и некротизации. Жевательная поверхность обоих зубов без изменений. Лизис передних корней сильно развит. Крупный задний корень левого

зуба сильно деформирован и резко отклонён назад из-за новообразования (Рис. 10A–1, 10A–2); за счёт этого он существенно длиннее и (в задней части) шире правого.

Экземпляры F-3565 и F-3566 демонстрируют крайнюю степень инфекционного поражения зубной полости мамонта. Ближе к прикорневой части коронки сохранились линейные борозды на цементе коронок: одно из наиболее часто встречающихся отклонений в морфологии коронки – линейные борозды (linear furrows). При малой развитости они являют собой следы воздействия бактериальной флоры полости рта (Мащенко и Шпанский [Maschenko and Shpansky] 2005). Указанные авторы обнаружили на своих материалах от одной до трёх таких полос на цементе.

По нашим наблюдениям, у отдельных экземпляров из многолетнемёрзлых пород, обеспечивающих хорошую сохранность, насчитывается до 6–7 таких полос, в среднем – 2–3. В некоторых выборках число зубов с бороздами достигает 60%. На некоторых зубах формируется зона повреждённого наружного цемента шириной до 10 см и более, где отдельные борозды сливаются. Лизис поверхности, местами разрушивший покровный цемент, зубной камень и другие прижизненные повреждения зубов свидетельствуют об агрессивном пародонтите с глубоким воспалительным поражением околозубных тканей и образованием десневых карманов, в которых задерживалась пища и развивалась патогенная флора. Именно такая ситуация была на зубах мамонта F-3565 и F-3566. На Рис. 10A-1 на наружной стороне правого зуба (F-3565) хорошо видны широкие борозды, параллельные жевательной поверхности. На парном образце образовалась общая зона поражения шириной до 7 см. Корень этого зуба сильно изменён в результате образования зубной опухоли – дентиномы или одонтомы.

Экземпляр F-320 (Рис. 10B). Нижняя челюсть с изменённой дистальной частью задних, не заполненных ещё дентином корней обоих m3, симметрично загнутых и симметрично выходящих на её наружную поверхность с обеих сторон. Нижнечелюстная кость, жевательная поверхность зубов и видимая часть коронки не имеют выраженных особенностей; следовательно, их формирование не отразилось на строении



G



H

образующегося уже после прорезания зуба большого корня. Возможно, специфика последнего вызвана теснотой альвеол, либо нижняя челюсть была недостаточно развита. Пример недостаточного развития нижнечелюстных костей известен у лошади (см. ссылки у Colyers 1990, с. 309). Заворот корней с выходом на поверхность нижнечелюстных костей выявлен в коллекции впервые, однако имеется, по крайней мере, ещё один экземпляр m3 с небольшим загибом апикальной части полностью сформированного заднего корня.

Экземпляр F-2857 (Рис. 10С). Сильно деформированный (верхний?) зуб почти полусферической формы за счёт очень плотного дентинового формирования в основании. Без поперечного и гистологического среза можно только предполагать наличие либо одонтомы, либо специфического способа заполнения основания коронки дентином, либо дефект стирания, вызванный нетипичным смыканием с зубом противоположной челюсти. Зуб имеет около 15 задних пластин, все затронуты стиранием; передние полностью стёрты; полное число пластин восстановить не представляется возможным. Пластины расположены субперпендикулярно коронке, деформация их отсутствует. Сохранившиеся корни расположены субгоризонтально относительно основания коронки и жевательной поверхности зуба; на самом крупном из них чётко выражено около 15 парных слоёв регулярного (годового) прироста; мелкие корни, вероятно, преобразованы в

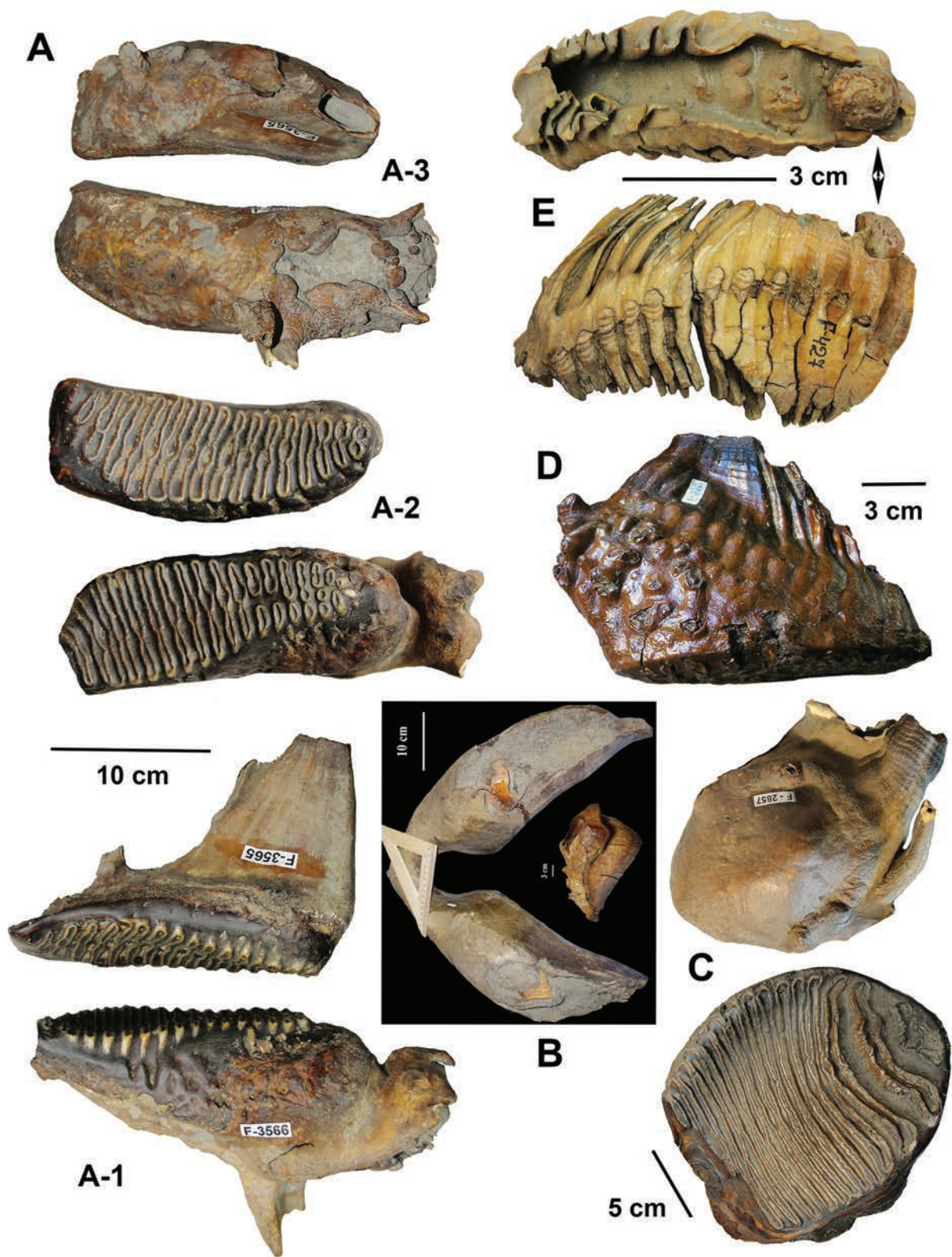
небольшие округлые выступы по периметру зуба. Необычную форму зуба мы объясняем формой альвеолы, которая могла быть сформирована деформированным зубом предыдущей смены, когда кость была ещё податлива его распирающему воздействию.

Экземпляр F-990 (Рис. 10D). Верхний зуб старой особи имеет отчётливо выраженные отклонения в строении дентиново-эмалевых пластин в виде хаотических выростов размером до 1.5 см длиной и до 1 см в основании, расположенных по всей коронке; самые крупные из них – на задней части. Выросты расположены по всей коронке, деформируя её. Пластины искривлены, что особенно заметно на жевательной поверхности (возможно, выросты есть и между ними). Мы полагаем, что это свидетельствует о развитии инфекции на ранней стадии формирования зуба. Корень без особенностей. Подобная морфология зафиксирована только на одном зубе мамонта в коллекции музея Ледникового периода. Сходные изменения зуба отмечены у современного слона (Fagan et al. 2001).

Экземпляр F-427 (Рис. 10E). Случай специфического заполнения основания большого заднего корня зуба дентином. Обычно это заполнение (как и всего основания зуба) идёт путём либо постепенного и равномерного прибавления слоёв дентина, либо хаотического нарастания. В данном случае – в виде неравномерных шарообразных наростов дентина, в том числе крупных (до 3 см в диаметре). Перикимата, хорошо выраженная на боковых гранях дентиново-эмалевых пластин,

Рис. 9. Формирование отклонений в строении коронки M(m)3 мамонта: А – нижний зуб без отклонений, экземпляр F-3922 (в зеркальном отражении); В – выраженный загиб задней части нижнего левого М3 наружу, экземпляр F-3325; С – симметричное прирастание крупных «нештатных» наружных пластин к задней части зуба, экземпляр F-1957 (в зеркальном отражении); D – свёрнутый нижний (?) зуб со взаимным прорастанием двух половин зуба вершинами пластин, экземпляр F-1955. Для рис. А–D и F масштаб: 10 см; E – правый нижний зуб с приросшими крупными пластинами на буккальной поверхности, экземпляр F-1871; F – нижний правый зуб с уникальным приростом на внешней стороне в виде «недоразвитого» зуба, вид сверху и (F') снизу, экземпляр F-2366; G – симметричное прирастание сдвинутых пластин на внутренней стороне верхних зубов, экземпляр F-2715; H – асимметричное развитие верхних зубов, экземпляр F-3233. Левый зуб: неполное сворачивание коронки вовнутрь с сохранением формы альвеолы; правый зуб: деформация альвеолы в результате полного сворачивания коронки практически в шар (зуб сохранился частично).

Fig. 9. Formation of abnormalities in the structure of the M (m) 3 crowns: A – lower tooth without deviation, specimen F-3922 (in the mirror); B – pronounced flexure of the back part of the lower-left M3, specimen F-3325; C – symmetrical large “supernumerary” external plates on the back part of paired teeth, specimen F-1957 (in the mirror); D – turn-up of lower (?) tooth halves germination by the tops of plates, specimen F-1955 (Scale for B–D and F is 10 cm); E – lower right tooth with attached large plates on the surface of the buccal side, specimen F-1871; F – low right tooth with a unique appendage on the outside, top and bottom (F') view, specimen F-2366; G – symmetrical plates on the inside of the upper teeth, specimen F-2715; H – asymmetric development of the upper teeth, a specimen F-3233. Left tooth: incomplete folding of crown inside with the persistence of forms of alveolus; right tooth: deformation of alveolus as a result of a teeth turn-up almost to sphere.



также прирастала неравномерно и отчётливо заметна только у их основания, тогда как у зубов без отклонений она обычно равномерна и не имеет такой большой толщины.

Регулярный прирост перикиматы на молярах может составлять 270 мкм у мамонта и свыше 1 мм у мастодонта (Hillson 2005). В данном случае он рекордно велик.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы привели редкие случаи отклонений в строении мамонта из коллекции Музея Ледникового периода. Они показывают разнообразие их морфологии и особенности индивидуального развития ряда особей. Часть из приведённых случаев известна у современных слонов (Raubenheimer et al. 1989; Colyer 1994; Fagan et al. 2001; Haynes and Klimowicz 2015). Некоторые случаи описаны впервые. Например, экземпляры F-196 (стяжения дентина в стенке бивневой альвеолы), F-1858 и F-3676 (уникальные разрастания дентина бивней с нарушением дентиновых конусов), F-990 (разрастания пластин) и др.

Несмотря на кажущуюся узость и специфичность темы, аберрантные экземпляры имеют значение для реконструкции биологии мамонта и (отчасти) среды его обитания. Так, экземпляр F-3547 иллюстрирует личную «летопись» мамонта, которую ещё предстоит расшифровать при помощи дополнительных анализов. Отклонения в строении их костей и зубов могли появляться вследствие разных причин (генетических, травматических, инфекционных, а также дискомфорта среды обитания или её резких изменений). Все аберрантные остатки мамонта в коллекции Музея

принадлежали взрослым и старым особям, т.е. условия позволяли им доживать до старшего возраста, которому и свойственно в значительной мере развитие патологий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Г.А. Клевезаль и М.В. Добровольской за ценные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

- Adli J.J., Fisher D.C., Vartanyan S.L. and Tikhonov A.N. 2017.** Final years of life and seasons of death of woolly mammoths from Wrangel Island and mainland Chukotka, Russian Federation. *Quaternary International*, 445: 135–145.
- Bhaskar S.N. (Ed.). 1980.** Orban's Oral histology and embryology. 9th ed. The C.V. Mosby Company, St. Louis, 500 p.
- Colyer N. 1994.** Colyer's Variations and diseases of the teeth of animals. Revised Edition. A.E.W. Miles and C. Grigson (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, 672 p.
- Fagan D.A., Oosterhuis J.E. and Roocroft A. 2001.** Captivity disorders in elephants: impacted molars and broken tusks. *Der Zoologische Garten*, 71: 218–303.
- Fisher D.C., Cherney M.D., Newton C., Rountrey A.N., Calamari Z.N., Stucky R.C., Lucking C. and Petrie L. 2014.** Taxonomic overview and tusk growth analyses of Ziegler Reservoir proboscideans. *Quaternary Research*, 82: 518–532.
- Fowler M.E. 2006.** Infectious diseases. In: M.E. Fowler and S.K. Mikota (Eds). *Biology, Medicine and Surgery of Elephants*. John Wiley & Sons, Iowa: 131–158.
- Garutt V.E. 1977.** Dentition of elephants in ontogenesis and phylogenesis. The Mammoth fauna and its environment in the Anthropogene in the USSR. *Proceedings of the Zoological Institute*, 73: 3–36. [In Russian].

Рис. 10. Деформация зубов последней смены: А – последствия серьёзных воспалительных процессов полости рта на коронке и костное новообразование на корне, экземпляры F-3566 и F-3565, левый и правый соответственно (А-1 – буккально; А-2 – вид с жевательной поверхности; А-3 – вид со стороны корней); В – симметричный загиб корней нижних зубов, экземпляр F-320, вид снизу (челюсть) и сбоку (зуб); С – деформированный за счёт развития уплотнения нижний (?) зуб, экземпляр F-2857 (вид со стороны жевательной поверхности и корней); на корне хорошо видны слои годовичного прироста; D – деформация дентиново-эмалевых пластин верхнего левого зуба, экземпляр F-990 (буккально в зеркальном отражении); E – нетипичное заполнение полости большого корня правого нижнего зуба дентином (обозначено стрелкой), экземпляр F-427 (вид буккально и со стороны корней).

Fig. 10. Deformation of the teeth of the last shift: A – the consequences of serious inflammatory processes of the oral cavity on the crown and bone on the root, specimens F-3566 and F-3565, left and right respectively (A-1 – buccal view, A-2 – view from the chewing surface, A-3 – view from the roots); B – symmetrical bend of the roots of the lower teeth, specimen F-320, a view from the bottom (jaw) and from the side (tooth); C – deformed low (?) tooth due to the development of dentin densification, specimen F-2857 (views from chewing surface and roots side). Layers of annual growth are clearly seen on the root; D – deformation of the dentin-enamel plates of the upper left tooth, specimen F-990 (buccal view, in mirror image); E – untypical filling of the large root of the right lower tooth by dentine (indicated by an arrow), specimen F-427 (views buccal and from the roots).

- Haynes H. and Klimowicz J. 2015.** A preliminary review of bone and teeth abnormalities seen in recent *Loxodonta* and extinct *Mammuthus* and *Mammot*, and suggested implications. *Quaternary International*, **379**: 135–146.
- Hillson S. 2005.** Teeth. Cambridge University Press, Cambridge, 373 p.
- Junge G.C.A. 1941.** A remarkable double tusk of a Sumatran Elephant. *Zoologische Mededelingen*, **23**(6): 107–108.
- Kirillova I.V. 2009.** Unusual tooth pathology in mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Yakutia. *Russian Journal of Theriology*, **8**(1): 29–36.
- Kirillova I.V., Shidlovskiy F.K. and Titov V.V. 2012.** Kastykhtakh mammoth from Taimyr (Russia). *Quaternary International*, **276–277**, 269–277.
- Kirillova I.V., Argant J., Lapteva E.G., Korona O.M., van der Plicht J., Zinovyev E.V., Kotov A.A., Chernova O.F., Fadeeva E.O., Baturina O.A., Kabilov M.R., Shidlovskiy F.K. and Zanina O.G. 2016a.** The diet and environment of mammoths in North-East Russia reconstructed from the contents of their feces. *Quaternary International*, **406**: 147–161.
- Kirillova I.V. and Shidlovskiy F.K. 2010a.** Estimation of individual age and season of death in woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from Sakha-Yakutia, Russia. *Quaternary Science Reviews*, **29**: 3106–3114.
- Kirillova I.V., Shidlovskiy F.K. and Titov V.V. 2010b.** Kastykhtakh mammoth from Taimyr (Russia). *Quaternary International*, **276–277**: 269–277.
- Kirillova I.V., Tiunov A.V., Levchenko V.A., Chernova O.F., Yudin V.G., Bertuch F. and Shidlovskiy F.K. 2015a.** On the discovery of a cave lion from the Malyy Anyui River (Chukotka, Russia). *Quaternary Science Reviews*, **117**: 135–151.
- Kirillova I.V., van der Plicht J., Gubin S.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Zinovyev E.V., Zharov A.A., Fadeeva E.O., van Kolfshoten T., Shidlovskiy F.K. and Kotov A.A. 2016b.** Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions. *Boreas*, **45**: 455–469.
- Kirillova I.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Lebedev V.S., Tiunov A.V., Soares A.E.R., Shidlovskiy F.K. and Shapiro B. 2015b.** An ancient bison from the mouth of the Rauchua River (Chukotka, Russia). *Quaternary Research*, **84**: 232–245.
- Kirillova I.V., Chernova O.F., van der Made J., Kukarskih V.V., Shapiro B., van der Plicht J., Shidlovskiy F.K., Heintzman P.D., van Kolfshoten T. and Zanina O.G. 2017.** Discovery of the skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) above the Arctic Circle. *Quaternary Research*, **3**: 537–550.
- Klevezal G.A. 1988.** Recording structures of mammals in zoological studies. Nauka, Moscow, 188 p. [In Russian].
- Klevezal G.A. and Smirina E.M. 2016.** Recording structures of terrestrial vertebrates. A sketch of history and the current state of investigations. *Zoological Journal*, **95**(8): 872–896. [In Russian].
- Kosinskaya N.S. 1961.** Degenerative-dystrophic lesions of the osteoarticular apparatus. Medgiz, Leningrad, 196 p. [In Russian].
- Krzeminska A. 2008.** Preliminary characteristics of pathologies found in the skeletons of Mammoths at the Krakow Spadzista Street (B) Site. *Veterrinarija ir Zootecnika*, **43**(65): 52–57.
- Krzeminska A., Wojtal P. and Oliva A. 2015.** Pathological changes on woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) bones: Holes, hollows and other minor changes in the spinous processes of vertebrae. *Quaternary International*, **359–360**: 178–185.
- Kuzmina I.E. and Praslov N.D. 1992.** Anomalies in the structure of teeth and leg bones of Mammoths in the Late Paleolithic site Kostenki 1. *Proceedings of Zoological Institute*, **246**: 68–71. [In Russian].
- Leshchinskiy S.V. 2009.** Mineral deficiency, enzootic diseases and extinction of mammoth of Northern Eurasia. *Doklady Biological Sciences*, **424**: 72–74.
- Leshchinskiy S.V. 2015.** Enzootic diseases and extinction of mammoths as a reflection of deep geochemical changes in ecosystems of Northern Eurasia. *Archaeological and Anthropological Sciences*, **7**(3): 297–317.
- Leshchinskiy S.V. 2017.** Strong evidence for dietary mineral imbalance as the cause of osteodystrophy in Late Glacial woolly mammoths at the Berelyokh site (Northern Yakutia, Russia). *Quaternary International*, **445**: 146–170.
- Lister A. and Bahn P. 2007.** Mammoths: Giants of the Ice Age. Revised Edition. University of California Press, Berkeley, California, 192 p.
- Maschenko E.N., Gablina S.S., Tesakov A.S. and Simakova A.N. 2006.** The Sevsk woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) site in Russia: taphonomic, biological and behavioural interpretations. *Quaternary International*, **142**: 147–165.
- Maschenko E.N. and Shpansky A.V. 2005.** Abnormal dental morphology in the mammoth *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799. *Paleontological Journal*, **39**(1): 93–100. [In Russian].
- Mikota S.K. 2008.** Tuberculosis in Elephants. Zoo and Wild Animal Medicine. 6th ed. Current Therapy, Chapter **43**: 355–364.
- Niven L.B. and Wojtal P. 2002.** Cement furrows in the dentition of *Mammuthus primigenius* and the question of their etiology. *Acta zoologica cracoviensia*, **45**(2): 307–319.
- Raubenheimer E.J., van Heerden W.F.P., Turnir M.L. and Mare L.K. 1989.** Odontoma in an African elephant (*Loxodonta africana*). Case report. *Journal of the South African Veterinary Association*, **60**: 149–150.

- Rothschild B.M. and Laub R. 2006.** Hyperdisease in the late Pleistocene: validation of an early 20th century hypothesis. *Naturwissenschaften*, **93**, 557–564.
- Shidlovskiy F.K., Kirillova I.V. and Wood J. 2012.** Horns of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) in the Ice Age Museum collection (Moscow, Russia). *Quaternary International*, **255**: 125–129.
- Smerdova M.D. 2010.** Pathological anatomy, sectional course, forensic veterinary examination. Electronic educational-methodical complex. Publishing House of Krasnoyarsk State University, 731 p. [In Russian].
- Uno K.T., Quade J., Fisher D. C., Wittemyere G., Douglas-Hamilton J., Andanje S., Omondi P., Litoroh M. and Cerling T.E. 2017.** Bomb-curve radiocarbon measurement of recent biologic tissues and applications to wildlife forensics and stable isotope (paleo)ecology. *PNAS Current Issue*, **110**(29): 11736–11741.
- van Essen H. 2004.** A supernumerary tooth and an odontoma attributable to *Mammuthus primigenius* (BLUMENBACH, 1799) (Mammalia, Proboscidea) from The Netherlands, and various related finds. *Acta zoologica cracoviensia*, **47**(1–2): 81–121.
- Vereshchagin N.K. 1960.** Dental diseases in Yakutian mammoth (paleontological data). *Bulletin of the Commission for the study of the Quaternary period*, **24**: 109–111. [In Russian].
- Virag A. 2012.** Histogenesis of the unique morphology of proboscidean ivory. *Journal of Morphology*, **273**: 1406–1423.
- von Gill I. 1953/54.** Das Entstehen der Drehungsfalten, einer anormalen Bildung an den letzten Molaren der Elefanten. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Greifswald, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe*, **6/7**: 557–567.
- Wojtal P. 2001.** The woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) remains from the Upper Palaeolithic site Kraków Spadzista Street (B). Proceedings of the First International Congress: The World of Elephants (16–20 October, Rome). Rome: 367–372.

Представлена 30 января 2018; принята 28 августа 2018.