

УДК 569.61.614:591.35.351

## ПЕРВАЯ НАХОДКА НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ЭМБРИОНА МАМОНТА (PROBOSCIDEA, MAMMUTHUS) В ВЕРХНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2002 г. Е. Н. Мащенко, А. В. Шпанский

Палеонтологический институт РАН,

Палеонтологический музей Томского государственного университета

Поступила в редакцию 15.08.2000 г. Принята к печати 06.09.2000 г.

Впервые в Западной Сибири в позднеплейстоценовом местонахождении Красный Яр (Томская обл.) найден относительно полный фрагмент нижней челюсти эмбриона поздней стадии пренатального развития мамонта (*Mammuthus*). Степень ее сформированности и такие особенности морфологии как развитие компактного слоя, строение альвеол зубов первой и второй смен ( $dp_2$  и  $dp_3$ ), а также общие размеры показывают, что срок эмбрионального развития около 14–16 месяцев. Ряд особенностей морфологии (отсутствие симфизного шва, подбородочных отверстий, питательных каналов и крупный размер альвеол  $dp_2$ ) отличают его от эмбрионов *M. primigenius* и современных *Elephas maximus* и *Loxodonta africana*. Размер альвеолы  $dp_2$  экземпляра из Красного Яра перекрывается с размерной изменчивостью  $dp_2$  у *M. trogontherii*. Некоторые особенности морфологии на стадии пренатального онтогенеза указывают на отклонения в индивидуальном развитии. Другие свидетельствуют о смещении времени появления скелетных признаков, характерных для поздних стадий онтогенеза древних хоботных, на более ранние стадии у поздних представителей группы мамонтоидных слонов.

### ВВЕДЕНИЕ

До настоящего времени находки относительно полных фрагментов нижних челюстей *Mammuthus* ранних стадий пренатального развития не были известны. Наиболее полной находкой нижней челюсти эмбриона или новорожденного детеныша *M. primigenius* являлся экземпляр с позднепалеолитической стоянки Мальта (Краноярский край) ЗИН, № 31661. Однако отнесение этого экземпляра именно к завершающей стадии пренатального онтогенеза остается спорным (Гарутт, 1999; Кузьмина, Мащенко, 1999). Известные экземпляры нижних челюстей и других частей скелета эмбрионов *M. primigenius* относятся к завершающим стадиям пренатального развития, фрагментарны и не дают полного представления о морфологии *Mammuthus* на этапе пренатального онтогенеза (Мащенко, 1993, 1998; Зенин, Мащенко, 1994).

В 1994 г. А.В. Шпанским в местонахождении Красный Яр (Томская обл., Кривошеинский р-н) был найден фрагмент нижней челюсти эмбриона *Mammuthus* (рис. 1). Эта первая находка относительно полной нижней челюсти эмбриона мамонта позволяет исследовать ряд особенностей ранних стадий онтогенеза *Mammuthus*, не известных ранее. Подобное исследование представляет большой интерес в плане сравнения особенностей онтогенеза мамонтов и современных слонов. До настоящего времени данные о времени окостене-

ния, срастания швов и других особенностях морфологии скелета в пренатальный период не только у *Mammuthus*, но и у современных слонов остаются неполными; хорошо сохранившийся фрагмент нижней челюсти эмбриона *Mammuthus* впервые позволил изучить ряд не известных ранее особенностей морфологии пренатального периода представителей этого вымершего рода.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 99-04-48636, 98-04-49089, 00-15-97754, грантов РГНФ № 00-01-00270, 00-01-25001.

Сокращения: ПИН – Палеонтологический институт РАН, г. Москва; ЗИН – Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург; ПМ ТГУ – Палеонтологический музей Томского государственного университета, г. Томск. Нижнечелюстной зуб первой смены –  $dp_2$ ; нижнечелюстной зуб второй смены –  $dp_3$ . Анатомические обозначения на нижней челюсти приведены по Н. Илсу (Ealis, 1926), В. В. Заленскому (1903) и Г. Закревской (Закревська, 1936).

### ВОЗРАСТ И ОСОБЕННОСТИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КРАСНЫЙ ЯР

Сборы остатков крупных плейстоценовых млекопитающих в местонахождении Красный Яр проводятся в течение длительного времени (Алексеева, 1980). Географические координаты местонахождения: 84°30' с.ш. и 57°00' в.д. Оно

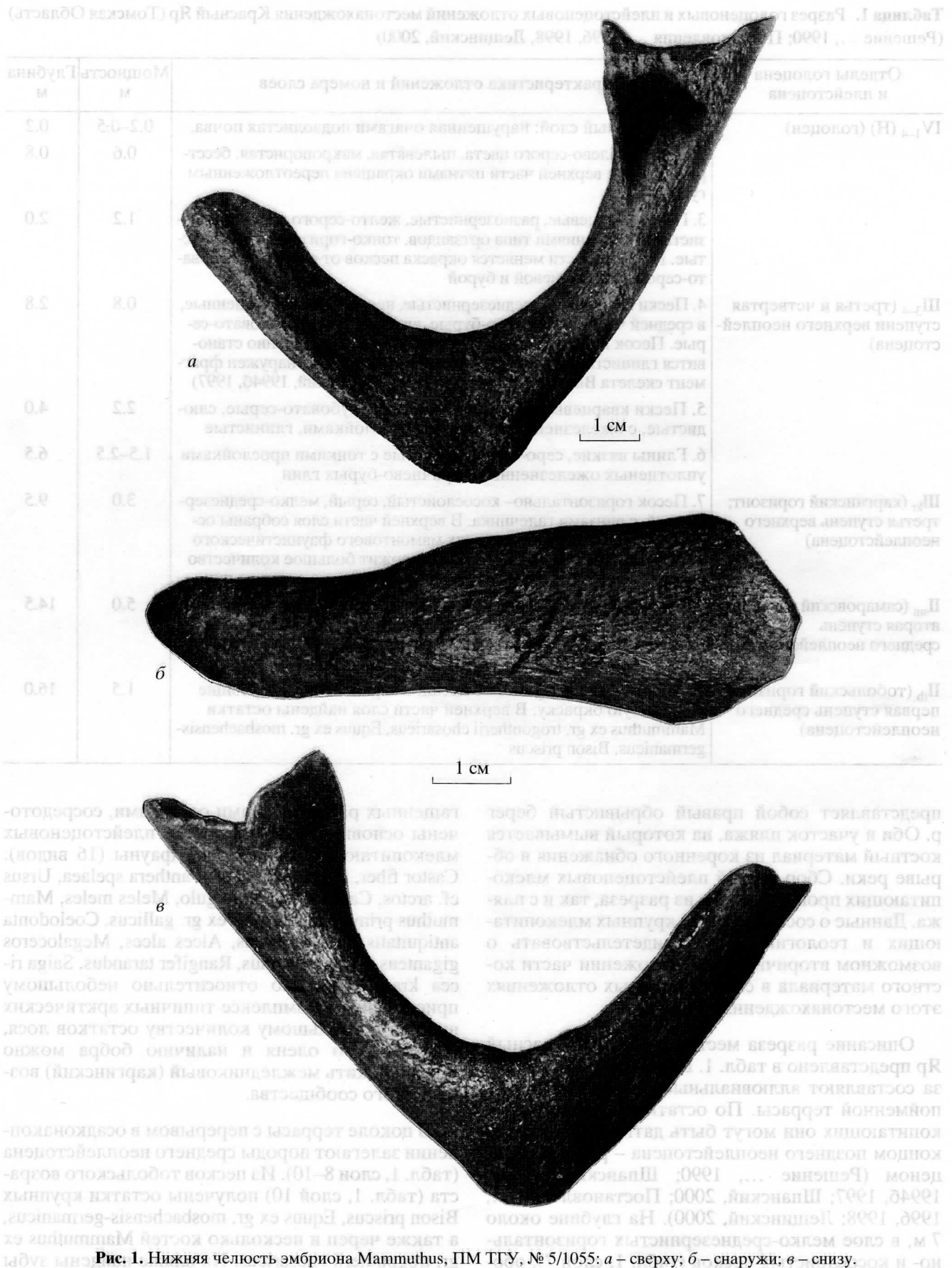


Рис. 1. Нижняя челюсть эмбриона Mammuthus, ПМ ТГУ, № 5/1055: а – сверху; б – снаружи; в – снизу.

**Таблица 1.** Разрез голоценовых и плейстоценовых отложений местонахождения Красный Яр (Томская Область) (Решение ..., 1990; Постановления ..., 1996, 1998, Лещинский, 2000)

Отделы голоцена и плейстоцена	Характеристика отложений и номера слоев	Мощность м	Глубина м
IV <sub>1-4</sub> (Н) (голоцен)	1. Культурный слой: нарушенная очагами подзолистая почва.	0.2–0.5	0.2
	2. Супесь палево-серого цвета, пылеватая, макропористая, бесструктурная, в верхней части пятнами окрашена переотложенным гумусом	0.6	0.8
	3. Пески кварцевые, разнозернистые, желто-серого цвета, с железистыми стяжениями типа ортзандов, тонко-горизонтальнослоистые. По слоистости меняется окраска песков от серой и зеленовато-серой до коричневой и бурой	1.2	2.0
Ш <sub>3-4</sub> (третья и четвертая ступени верхнего неоплейстоцена)	4. Пески кварцевые, среднезернистые, неоднородно окрашенные, в средней части зеленовато-бурые, вверху и внизу желтовато-серые. Песок линзовидно-косослоистый, книзу постепенно становится глинистым и слюдистым. В верхней части обнаружен фрагмент скелета <i>Bison priscus</i> aff. <i>deminutus</i> (Шпанский, 1994б, 1997)	0.8	2.8
	5. Пески кварцевые, среднезернистые, голубовато-серые, слюдистые, с ожелезненными бурыми прослойками, глинистые	2.2	4.0
	6. Глины вязкие, серо-сизые, слоистые с тонкими прослойками уплотненных ожелезненных коричнево-бурых глин	1.5–2.5	6.5
Ш <sub>кр</sub> (каргинский горизонт; третья ступень верхнего неоплейстоцена)	7. Песок горизонтально-косослоистый, серый, мелко-среднезернистый, с линзами галечника. В верхней части слоя собраны остатки крупных млекопитающих мамонтового фаунистического комплекса. В этой же части слой содержит большое количество растительного детрита и отдельные вертикально стоящие пни	3.0	9.5
П <sub>sm</sub> (самаровский горизонт; вторая ступень среднего неоплейстоцена)	8–9. Глины вязкие, серого цвета, слоистые с тонкими прослойками более плотных коричнево-бурых глин, в верхней части располагается линзообразная торфяная толща максимальной мощностью 1 м	5.0	14.5
П <sub>тб</sub> (тобольский горизонт; первая ступень среднего неоплейстоцена)	10. Мелко-среднезернистые пески, в верхней части имеющие рыжеватую окраску. В верхней части слоя найдены остатки <i>Mammuthus ex gr. trogontherii chosaricus</i> , <i>Equus ex gr. mosbachensis-germanicus</i> , <i>Bison priscus</i>	1.5	16.0

представляет собой правый обрывистый берег р. Оби и участок пляжа, на который вымывается костный материал из коренного обнажения в обрыве реки. Сбор костей плейстоценовых млекопитающих проводился как из разреза, так и с пляжа. Данные о составе фауны крупных млекопитающих и геологии могут свидетельствовать о возможном вторичном переотложении части костного материала в самих коренных отложениях этого местонахождения.

Описание разреза местонахождения Красный Яр представлено в табл. 1. Верхнюю часть разреза составляют аллювиальные отложения II надпойменной террасы. По остаткам крупных млекопитающих они могут быть датированы самым концом позднего неоплейстоцена – ранним голоценом (Решение ..., 1990; Шпанский, 1994а, 1994б, 1997; Шпанский, 2000; Постановления ..., 1996, 1998; Лещинский, 2000). На глубине около 7 м, в слое мелко-среднезернистых горизонтально- и косослоистых песков (табл. 1, слой 7), обо-

гащенных растительными остатками, сосредоточены основные находки костей плейстоценовых млекопитающих мамонтовой фауны (16 видов): *Castor fiber*, *Lepus tanaiticus*, *Panthera spelaea*, *Ursus cf. arctos*, *Canis lupus*, *Gulo gulo*, *Meles meles*, *Mammuthus primigenius*, *Equus ex gr. gallicus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Bison priscus*, *Alces alces*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Saiga tsaicica krasnojarsica*. По относительно небольшому присутствию в комплексе типичных арктических видов и по большому количеству остатков лося, благородного оленя и наличию бобра можно предположить межледниковый (каргинский) возраст этого сообщества.

В цоколе террасы с перерывом в осадконакоплении залегают породы среднего неоплейстоцена (табл. 1, слой 8–10). Из песков тобольского возраста (табл. 1, слой 10) получены остатки крупных *Bison priscus*, *Equus ex gr. mosbachensis-germanicus*, а также череп и несколько костей *Mammuthus ex gr. trogontherii chosaricus*. На пляже найдены зубы

**Таблица 2.** Сравнение размеров нижней челюсти эмбриона мамонта из Красного яра и детенышей мамонта из других местонахождений (мм)

Коллекционный номер и индивидуальный возраст (стадия пренатального развития)	Длина от середины симфиза до передней стенки альвеолы др <sub>2</sub>	Длина от середины симфиза до заднего края альвеолы др <sub>2</sub>	Длина горизонтальной ветви от симфиза до переднего края альвеолы др <sub>3</sub>	Длина/высота симфиза	Длина/ширина альвеолы др <sub>2</sub>	Расстояние между ветвями изнутри на уровне переднего края альвеолы др <sub>3</sub>	Угол схождения горизонтальных ветвей	Ширина ветви на уровне альвеол др <sub>2</sub> /др <sub>3</sub>	Высота ветви на уровне альвеолы др <sub>2</sub>	Высота ветви на уровне переднего края альвеолы др <sub>3</sub>
ПМ ТГУ, № 5/1055 (эмбрион 14–16 месяцев)	52	64	67	24.6 /17.6	12/14	58(?)	70°	22.6/30	24.7	31.3
ЗИН, № 31661 (эмбрион последней стадии пренатального развития или новорожденный)	50	60.4	60.7	34/39	11/0.8	40(?)	42(?)	24/36	42	40.7
ЗИН, № 28392(4) (эмбрион последней стадии пренатального развития)	57(?)	68(?)	74(?)	30/23	10/0.8	–	–	24/29(?)	38	34(?)
ПИН, № 4353-2615 (новорожденный)	76	84	87	35/38	13/11	44	50°	25/28	47	53
ГИН, № 77 (1 месяц)	69	71	84	21/15	13.5/13	–	60°(?)	27/30.5	44.5	45.7

*Dicerorhinus kirchbergensis*. Фрагмент нижней челюсти эмбриона мамонта был найден на пляже. Степень его фоссилизации, окраска и сравнение с характером сохранности других костей из Красного Яра свидетельствуют, что он скорее всего происходит из каргинских отложений. Учитывая сложность строения разреза и возможное переотложение части костного материала из более древних слоев, можно предполагать и более древний возраст данного экземпляра.

**ОПИСАНИЕ**

Экземпляр (ПМ ТГУ, № 5/1055) представляет собой фрагмент нижней челюсти, на котором сохранился симфизный отдел и передние отделы горизонтальных ветвей: правая – до передней стенки альвеолы др<sub>3</sub>, левая – до альвеолы переднего корня др<sub>2</sub> (рис. 1, 2а, б) (табл. 2). Имеются следы незначительной окатанности, связанной, видимо, с переотложением описываемого экземпляра. Зубы отсутствуют. Ветви расходятся под углом около 70° и не параллельны друг другу. Передний край симфиза притуплен и имеет овальные очертания. Верхний край горизонтальной ветви (*corpus mandibulae*) нижней челюсти от симфиза к альвеоле изогнут и плавно поднимается. Нижний край горизонтальной ветви в области альвеолы др<sub>2</sub> имеет плавный изгиб вверх (рис. 1, б; 2, а).

Сохранившаяся часть горизонтальной ветви относительно низкая. Симфизный отдел низкий и

вытянут мезио-дистально. Передний край симфиза широкий и притупленный. Верхний и нижний края симфизного отдела параллельны, и его высота практически не меняется. Симфизная часть приблизительно в два раза ниже, чем горизонтальная ветвь на уровне альвеолы др<sub>2</sub>. Подобная форма и пропорции симфизного отдела характерны для достаточно ранних стадий пренатального развития. Длина симфизного отдела (от передней части симфиза до области, где располагается начало интеральвеолярного гребня (*crista interalveolaris*) в несколько раз больше высоты горизонтальной ветви (табл. 2). Подбородочный отросток не сформирован.

Несмотря на незначительную окатанность описываемого экземпляра, видно, что интеральвеолярный гребень не был выражен. Весь участок горизонтальной ветви от симфиза до переднего края альвеолы др<sub>2</sub> полого поднимается. Дорсальная поверхность этого отдела овальная, не заострена как на более поздних стадиях онтогенеза (рис. 2, в, г, рис. 3, в, г). Поперечное сечение горизонтальной ветви на уровне передней стенки альвеолы др<sub>2</sub> эллипсовидное. Толщина горизонтальной ветви не меняется от симфиза до уровня передней стенки альвеолы др<sub>2</sub>, а затем заметно увеличивается (табл. 2). Подбородочные отверстия (*foramina mentale*) отсутствуют.

Альвеола левого др<sub>2</sub> наклонена мезиально. Ее передняя стенка в поперечном сечении овальная,

а задняя ровная, почти перпендикулярна продольной оси горизонтальной ветви. Судя по строению альвеолы, зуб был двухкорневым. Передний корень был заметно отогнут мезиально (сохранилась часть его альвеолы), а задний (более массивный) направлен вниз и дистально. Строение дистальной части альвеолы показывает, что концевая часть заднего корня была в свою очередь подразделена на два отдела. В целом задний корень был значительно уплощен мезио-дистально. Максимальная глубина альвеолы  $dp_2$  – 28 мм. Дистальный конец альвеолы не замкнут и соединяется посредством нижнечелюстного канала (canalis mandibularis) с альвеолой  $dp_3$ . Альвеолы  $dp_2$  и  $dp_3$  разделены полной костной перегородкой. Внутренняя поверхность передней стенки альвеолы  $dp_3$  уплощена и состоит из губчатой костной ткани. Судя по сохранившимся фрагментам боковых стенок альвеолы  $dp_2$ , они образованы плотной костной тканью.

Размер и форма альвеолы  $dp_2$  и особенно сформированная костная перегородка между  $dp_2$  и  $dp_3$  показывают, что коронка этого зуба, была уже в значительной степени сформирована. Подразделенность альвеолы  $dp_2$  на отделы говорит о наличии у экз. ПМ ТГУ № 5/1055 сформированного корня. Показано, что у *Mammuthus* формированию корней у всех смен зубов предшествует минерализация эмалевых пластин составляющих коронку и срастание их оснований (Кузьмина, Мащенко, 1999). Можно говорить о том, что у экз. ПМ ТГУ № 5/1055 минерализации пластин коронки и формирование ее основания были завершены. Кроме того, сам размер и глубина альвеолы говорят о том, что корень  $dp_2$  был уже сформирован и минерализован. По имеющимся на настоящее время данным и по особенностям строения альвеолы  $dp_2$  у экз. ПМ ТГУ № 5/1055 можно предполагать, что у *Mammuthus* это происходит на относительно поздних стадиях пренатального онтогенеза после 12–13 месяцев.

Часть сохранившегося переднего края альвеолы  $dp_3$  уплощенная. Ширина мезиального конца альвеолы  $dp_3$  могла быть 25 мм, а глубина 29 мм. Судя по тому, что альвеола  $dp_2$  соединяется с альвеолой  $dp_3$  посредством нижнечелюстного канала и, исходя из самой глубины альвеолы  $dp_3$ , этот зуб имел начальную стадию минерализации передних пластин, составляющих его коронку. Основание коронки и передний корень, который всегда выражен на нижнечелюстных зубах слонов, скорее всего, не были сформированы и минерализованы (Шер, Гарутт, 1985). Кроме того, к моменту рождения или сразу после него, когда сформированы все пластинки зуба второй смены, связь между альвеолами  $dp_2$  и  $dp_3$  посредством нижнечелюстного канала прерывается.

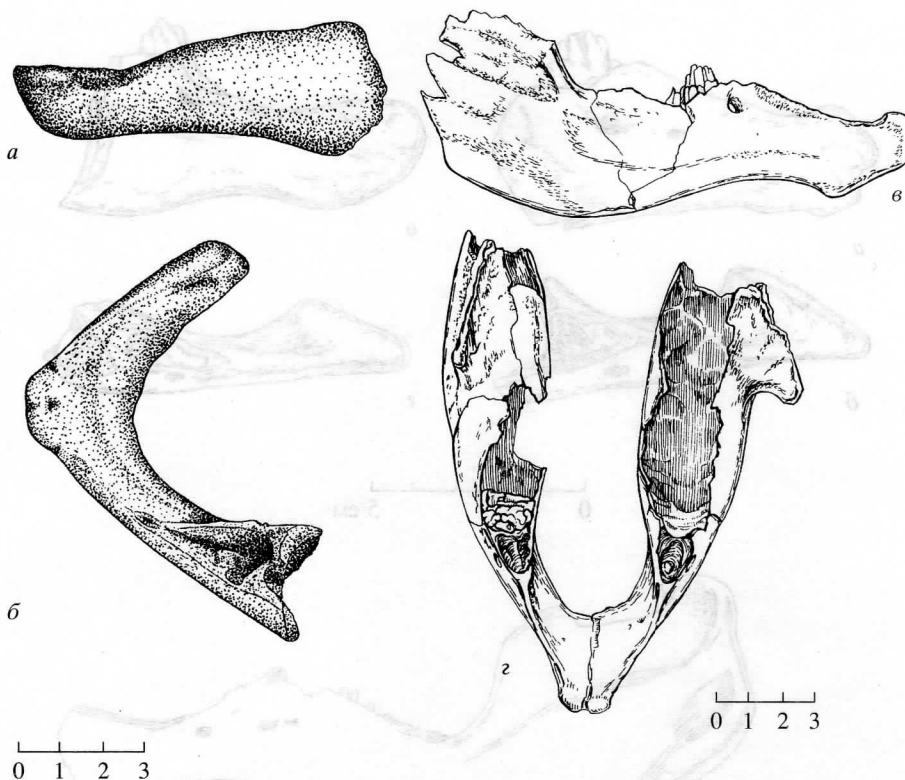
Поверхностный компактный слой (pars compacta) хорошо выражен на всем фрагменте нижней челюсти. Он тоньше на передней и на передне-нижней поверхности симфиза и заметно толще на нижней и верхней поверхностях сохранившихся частей горизонтальных ветвей. Здесь компактный слой сам подразделяется не менее чем на 6 слоев. Отсутствуют крупные питательные отверстия (foramina nutritium). Небольшое количество мелких питательных отверстий располагается на нижней поверхности симфизного отдела, вдоль его центральной части.

Судя по открытому нижнечелюстному каналу, корневые каналы  $dp_2$  оставались открытыми, и это говорит о продолжающемся процессе формирования этого зуба. По размерам альвеолы  $dp_2$  можно утверждать, что зуб имел относительно крупные размеры по сравнению с другими экземплярами  $dp_2$  детенышей и эмбрионов *M. primigenius* (табл. 2). При аналогичной стадии формирования  $dp_2$  у эмбрионов *Loxodonta africana* коронка выступает над костным краем альвеолы (Eales, 1926; Morrison-Scott, 1947; Lucert, 1996). Исходя из предполагаемой степени сформированности коронки, строения альвеолы и размера горизонтальной ветви, можно предположить, что стадия внутриутробного развития для данного экземпляра может быть от 14 до 16 месяцев. Таким образом, описываемый экземпляр представляет собой самый полный образец нижней челюсти, относящийся к наиболее ранней из известных для эмбрионов мамонта (*Mammuthus*) стадий пренатального развития (всего известно три очень неполных фрагмента нижних челюстей эмбрионов мамонта (табл. 2)).

#### СРАВНЕНИЕ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ЭМБРИОНА МАММУТХУС ИЗ КРАСНОГО ЯРА, ЭМБРИОНОВ *M. PRIMIGENIUS* И СОВРЕМЕННЫХ СЛОНОВ

Одним из морфологических отличий фрагмента нижней челюсти экз. ПМ ТГУ № 5/1055 от экземпляров нижних челюстей *M. primigenius* аналогичных стадий индивидуального развития является отсутствие нижнечелюстного шва и полное срастание ветвей нижней челюсти. Симфизный шов всегда имеется на нижних челюстях эмбрионов и детенышей *M. primigenius* на ранних стадиях постнатального развития (рис. 2, 3). В возрасте двух–трех месяцев у *M. primigenius* горизонтальные ветви остаются не сросшимися в области симфиза. Полное зарастание и облитерация симфизного шва нижней челюсти у *M. primigenius* происходит к возрасту одного года (Мащенко, 1998).

Симфизный шов имеется на нижней челюсти эмбриона *L. africana* конца первого года пренатального развития и у новорожденного детеныша



**Рис. 2.** Нижние челюсти эмбрионов мамонта: *а-б* *Mammuthus*, ПМ ТГУ, № 5/1055: *а* – снаружи; *б* – сверху; *в, з* – *M. primigenius* ЗИН, № 31661: *в* – сбоку; *з* – сверху.

(Eales, 1926; Morrison-Scott, 1938; Sikes, 1966, 1971). Аналогично он выражен и у *M. primigenius*. По экземпляру нижней челюсти месячного детеныша *M. primigenius* (ЗИН, № 34201(1)) из вечной мерзлоты можно судить, что в области симфизного шва располагается одна из зон роста нижней челюсти. Наличие хряща в самом шве между окостеневшими участками ветвей также указывает на это. Срастание ветвей и облитерация симфизного шва у азиатских (*E. maximus*) и у африканских (*L. africana*) слонов, по-видимому, происходит в сроки, близкие к *M. primigenius*, в возрасте года–двух.

Отсутствие симфизного шва на такой ранней стадии онтогенеза может быть особенностью индивидуального развития данной особи. Его ранняя облитерация и формирование полностью окостеневшего симфиза не типично и для рода *Mammuthus*, и для современных слонов. Из 20 исследованных нижних челюстей эмбрионов и детенышей *M. primigenius* ранних стадий индивидуального развития только на экз. ПМ ТГУ № 5/1055 есть срастание горизонтальных ветвей в симфизном отделе на такой ранней стадии (Мащенко, 1998; Кузьмина, Мащенко, 1999; Мащенко, 2000).

Симфизный отдел экз. ПМ ТГУ № 5/1055 отличается от других экземпляров отсутствием крупных питательных отверстий. Здесь имеется

только небольшое количество мелких и средних питательных отверстий и полностью отсутствуют крупные питательные отверстия на самих горизонтальных ветвях. Эта особенность также может рассматриваться как отклонение от обычного хода формирования нижней челюсти на завершающей стадии эмбрионального развития по сравнению и с *M. primigenius*, и с современными слонами. У эмбрионов как мамонтов, так и современных слонов крупные питательные отверстия сконцентрированы вокруг подбородочных отверстий, на передней и латеральной поверхностях симфизного отдела, вдоль симфизного шва. У новорожденных детенышей *M. primigenius*, кроме того, имеются мелкие подбородочные отверстия в области интеральвеолярных гребней. Количество питательных отверстий в этой области уменьшается к возрасту 1–2 года. К возрасту 6–7 лет на нижней челюсти *M. primigenius* в этой области остаются только крупные подбородочные отверстия.

Подбородочные отверстия у Elephantidae являются продолжением нижнечелюстного канала. Одно–три из них открывается на латеральной поверхности горизонтальной ветви (под  $dp_2$ ) и одно–два открывается на внутреннюю поверхность ветви, проходя через интеральвеолярный гребень (рис. 2 и 3). Подобная локализация подбородоч-

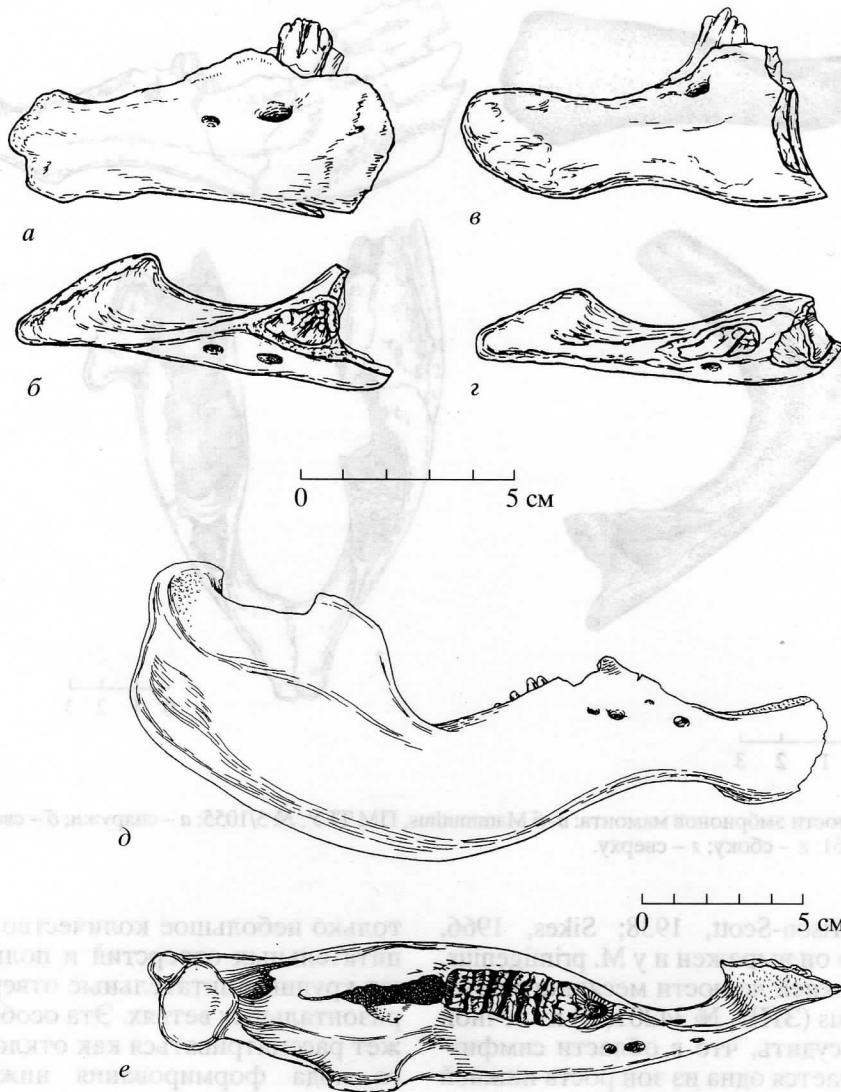


Рис. 3. Нижние челюсти эмбрионов и детенышей *M. primigenius*: *a, б* – эмбрион, ЗИН, № 28392(4): *a* – снаружи; *б* – сверху; *в, г* – эмбрион ЗИН, № 29843: *в* – снаружи; *г* – сверху; *д, е* – месячный детеныш, ГИН, № 77: *д* – сбоку, *е* – сверху.

ных отверстий у *M. primigenius* и современных слонов устойчива даже на очень ранних стадиях пренатального онтогенеза (до 9–10 месяцев эмбрионального развития, практически сразу после начала окостенения *corpus mandibula*) (Ealis, 1925; Мащенко, 1998). Отсутствие подбородочных отверстий на экз. ПМ ТГУ № 5/1055, вместе с ранней облитерацией симфизного шва также указывает на определенные нарушения формирования нижней челюсти у данной особи. При нормальном ходе формирования подбородочные отверстия образовались бы на более ранней стадии онтогенеза, чем та, к которой относится экз. ПМ ТГУ № 5/1055 (14–16 мес.).

Описываемый экземпляр имеет относительно крупный размер альвеол  $dp_2$  (дл. 12 мм, шир. 14 мм), который немного превышает размерную измен-

чивость  $dp_2$  поздних представителей вида *M. primigenius*. Так, пределы изменчивости  $dp_2$  детенышей *M. primigenius* из Центральной России и Восточной Сибири по длине – 10–13 мм, по ширине – 6–10 мм (Кузьмина, Мащенко, 1999). Имеющиеся немногочисленные данные о размерах  $dp_2$  у *M. trogontherii* и особенно *Archidiskodon meridionalis* показывают, что  $dp_2$  этих слонов крупнее, чем у *M. primigenius*. У *A. meridionalis*  $dp_2$  (судя по верхнечелюстным зубам первой смены), видимо, значительно крупнее, чем у всех более поздних мамонтоидных слонов, размерная изменчивость  $dp_2$  этого вида не перекрывается с таковой  $dp_2$  *M. primigenius* (Osborn, 1942; Schreuder, 1945; Garutt et al., 1977; Garutt, Baiguseva, 1981). Размерная изменчивость  $dp_2$  у *M. trogontherii* незначительно перекрывается с таковой у экз. ПМ ТГУ,

№ 5/1055 (Soergel, 1912; Osborn, 1942). Пока, однако, недостаточно данных для того, чтобы судить о том, является ли это отличие морфологически значимым для отнесения экз. ПМ ТГУ № 5/1055 не к *M. primigenius*, а к другому виду рода *Mammuthus*.

Суммируя вышеизложенное, можно говорить о том, что при имеющихся различиях в морфологии и пути формирования нижней челюсти, связанных, видимо, с индивидуальными особенностями данной особи, морфологические признаки зубной системы (принципиальные для таксономического определения мамонтоидных слонов) у экз. ПМ ТГУ № 5/1055 оказываются близкими именно к *M. primigenius*.

#### ЗАМЕЧАНИЯ О СТРОЕНИИ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ МАММУТНУС НА РАННИХ СТАДИЯХ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Даже на относительно ранних стадиях индивидуального развития у *M. primigenius* (последние этапы пренатального онтогенеза) пропорции симфизного отдела – его высота и длина по отношению к высоте горизонтальной ветви, заметно отличаются от того, что наблюдается на экземпляре из Красного Яра. У этого экземпляра очень низкий и вытянутый в передне-заднем направлении симфизный отдел. Высота тела нижней челюсти почти в 2.5 раза меньше длины симфизного отдела. На нижних челюстях эмбрионов *M. primigenius* (заключительный период пренатального развития) длина симфизного отдела не более чем 1.5 раза больше высоты горизонтальной ветви. В процессе индивидуального развития эти пропорции изменяются. У взрослых особей симфизный отдел нижней челюсти относительно укорачивается по отношению к высоте (Мащенко, 1998; Кузьмина, Мащенко, 1999). К наступлению половой зрелости пропорции нижней челюсти перестают меняться. Взрослые особи родов *Mammuthus* и *Archidiskodon* хорошо отличаются пропорциями нижних челюстей и формой симфизного отдела, и эти признаки вошли в их диагноз: у древних мамонтоидных слонов симфиз (и тело нижней челюсти) ниже и длиннее, чем у более поздних (Дуброво, 1964; Гарутт, 1986; Lister, 1996). Отмечается также, что в филогенезе мамонтоидных слонов происходит относительное сокращение длины и высоты тела нижней челюсти за счет укорочения симфизного отдела (Maglio, 1973). Отсутствие данных о строении нижней челюсти детенышей *M. trogontherii* и *A. meridionalis* на ранних стадиях индивидуального развития, к сожалению, не позволяет использовать данные о пропорциях экз. ПМ ТГУ № 5/1055 при оценке их систематического значения. Следует отметить, что по этим особенностям морфологии описыва-

емый экземпляр напоминает более древних мамонтоидных слонов, чем *M. primigenius*.

Для определения срока пренатального развития экз. ПМ ТГУ № 5/1055 наиболее существенными являются пропорции и предполагаемая степень сформированности  $dp_2$  и его альвеолы, как наиболее надежные и доступные в данном случае критерии. Однако из-за ряда отличий от эмбрионов *M. primigenius* завершающих стадий пренатального развития для определения срока развития экз. ПМ ТГУ № 5/1055 понадобилось привлечение дополнительных данных по современным слонам. По пропорциям нижней челюсти эмбриона *L. africana* конца первого года пренатального развития (Eales, 1926) можно предположить, что ПМ ТГУ № 5/1055 принадлежит эмбриону *Mammuthus* более поздней стадии онтогенеза, а степень сформированности  $dp_2$ , о котором можно судить по его альвеоле, говорит о еще более поздней стадии (14–16 мес. пренатального развития). Этот вывод основан на том, что на более ранней стадии пренатального развития и у *M. primigenius*, и у *L. africana* не сформированы основание коронки и корня, иначе расположены сами коронки зубов первых смен внутри костных альвеол и не полностью сформирована костная перегородка между  $dp_2$  и  $dp_3$ . Указанное сочетание “ранних” признаков особенностей морфологии тела нижней челюсти и относительно “поздних” зуба первой смены, делает более точное определение возраста для ПМ ТГУ № 5/1055 невозможным.

Наличие симфизного шва на ранних стадиях онтогенеза и ранних стадий окостенения нижней челюсти у хоботных – признак, встречающийся у достаточно древних представителей не только *Elephantidae*, но и *Mastodontidae*. У последних наличие симфизного шва на ранних стадиях онтогенеза отмечено, например, у *Platybelodon grangeri* (поздний миоцен) (Osborn, Granger, 1932; Osborn, 1936). У более древних представителей сестринских групп *Proboscidea*: *Phiomia* и *Moeritherium* симфизный шов нижней челюсти не полностью облитерируется даже во взрослом состоянии (Andrews, 1906; Osborn, 1936). У более поздних представителей *Elephantidae* облитерация симфизного шва, по-видимому, сдвигается на все более поздние стадии постнатального онтогенеза, как, например, у средне- и поздне-плейстоценовых представителей рода *Mammuthus*, у которых облитерация симфизного шва нижней челюсти заканчивается к году (Мащенко, 1998).

По особенностям формирования  $dp_2$  у современных слонов и *M. primigenius*, можно сделать вывод о более позднем формировании  $dp_2$  у первых. У *L. africana* формирование коронки  $dp_2$  и корня не заканчивается к моменту рождения как у мамонта, а продолжается после рождения (Morrison-Scott, 1947; Sikes, 1966). Данные по новорож-



денным детенышам мамонта свидетельствуют, что у *M. primigenius* значительная часть формирования корня  $dp_2$  происходит на стадии пренатального развития и заканчивается к моменту рождения. Как показывает экз. ПМ ТГУ № 5/1055, у эмбриона мамонта на 14–16-м месяце пренатального развития корни  $dp_2$  уже сформированы и, судя по экземплярам более поздних стадий онтогенеза, имеют открытые корневые каналы, связанные с *canalis mandibularis*. Корневой канал заднего корня  $dp_2$  остается открытым до начала функционирования  $dp_3$ . Указанные отличия обусловлены более ранним началом функционирования зубов первых смен у *Mammuthus* по сравнению с современными видами слонов. При этом сами стадии и последовательность формирования  $dp_2$  очень сходны у *Archidiskodon*, *Mammuthus* и современных слонов (Garutt et al., 1977; Garutt, Baiguseva, 1981, Мащенко, 1998; Кузьмина, Мащенко, 1999).

У *Mammuthus* и, возможно, других слонов семейства Elephantidae иногда может наблюдаться полная редукция подбородочных отверстий. Скорее всего, она связана с укорочением всего симфизного отдела в процессе эволюции этого семейства. Этот процесс был скоррелирован с укорочением переднего отдела нижнечелюстного канала, производными которого являются подбородочные отверстия (Maglio, 1973). Описываемый экземпляр демонстрирует, что в отдельных случаях у *Mammuthus* может не формироваться самый передний отдел нижнечелюстного канала. В пользу этого может свидетельствовать то, что формирование самого переднего из подбородочных отверстий у *M. primigenius* скоррелировано с формированием интеральвеолярного гребня. На серийном материале по детенышам мамонта можно наблюдать, что самое переднее подбородочное отверстие формируется в первые месяцы после рождения, по мере образования интеральвеолярного гребня (Мащенко, 1998). Редуцированное состояние последнего у экз. ПМ ТГУ № 5/1055 может свидетельствовать именно в пользу этого предположения.

Изучение фрагмента нижней челюсти эмбриона *Mammuthus* из Томской области, показало определенную связь ряда признаков (отсутствие симфизного шва, пропорции нижней челюсти, редукция переднего отдела нижнечелюстного канала) характеризующих морфологию онтогенеза позднего представителя семейства Elephantidae с филогенезом достаточно древних представителей этого и других семейств отряда хоботных. Проведенное исследование также показало, что изменчивость размеров зубов первой смены у двух видов рода *Mammuthus* (*M. trogontherii* и *M. primigenius*) перекрывается. Вместе с принципиально другим типом формирования зуба этой смены (на  $dp_2$  все корни и коронка формируются одновременно) по сравнению с зубами всех после-

дующих смен ( $dp_3$  – МЗ формируются последовательно, от переднего конца коронки к заднему), это демонстрирует относительно небольшую зависимость морфологии  $dp_2$  мамонтоидных слонов от систематической принадлежности. Ранее формирование  $dp_2$  у *Mammuthus* по сравнению с современными слонами – свидетельство специализации этого рода к условиям холодного климата и питанию принципиально другими видами пищи в зимний период, выделяющий его среди прочих Elephantidae (Мащенко, 1998; Кузьмина, Мащенко, 1999; Мащенко, 2000). В целом описанные в статье особенности морфологии отражают некоторые черты филогенеза представителей этого семейства, хотя отмеченные значимые особенности зубной системы специфичны только для самой линии мамонтоидных слонов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Э.В. Млекопитающие юго-востока Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 200 с.
- Гарутт В.Е. Происхождение слонов Elephantidae и пути их филогении // Труды ЗИН АН СССР. 1986. Т. 149. С. 15–32.
- Гарутт В. Е. Череп детеныша мамонта из позднелеолитической стоянки Мальта близ Иркутска // Детеныши мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) / Ред. И. Е. Кузьмина / Тр. ЗИН РАН. 1999. Т. 275. С. 44–50.
- Дуброво И.А. Слоны рода *Archidiskodon* на территории СССР // Палеонтол. журнал. 1964. № 3. С. 82–94.
- Закревська Г. *Elephas trogontherii* Pohl. правобережья среднего Дніпра // Тр. Инст. геологии. 1936. Вып. 5. С. 1–138.
- Заленский В.В. Остеологические и одонтологические исследования над мамонтом (*Elephas primigenius* Blum.) и слонами (*El. indicus* и *El. africanus* Blum.). Научные результаты экспедиции, снаряженной Импер. Акад. Наук для раскопок мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 г. СПб., 1903. Т. 1. 124 с.
- Зенин В.Н., Мащенко Е.Н. Особенности геологии и состава фауны крупных млекопитающих стоянки Шестаково (Кемеровская обл.) // Тез. докл. научн. чтений к 100-летию проф. В.А. Хахлова. 30 марта–1 апреля 1994 г. / Ред.: В.М. Подобина, С.А. Родыгин, Томский гос. унив., 1994. С. 130–132.
- Кузьмина И. Е., Мащенко Е.Н. Возрастные и морфологические изменения черепа и скелета детенышей мамонта Русской равнины // Детеныши мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) / Ред. И. Е. Кузьмина. Тр. ЗИН РАН. 1999. Т. 275. С. 51–120.
- Лецинский С. В. Стратиграфия и палеогеография плейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины // Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Томск: Томский гос. ун-т. 2000. 26 с.
- Мащенко Е. Н. Фрагмент скелета эмбриона мамонта с сибирской позднелеолитической стоянки // Природа. 1993. № 11. С. 121.
- Мащенко Е. Н. Скелет и зубная система в индивидуальном развитии *Mammuthus primigenius* (Blum., 1799)

- (Proboscidea, Elephantidae) и некоторые черты биологии мамонта // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН. 1998. 24 с.
- Мащенко Е. Н. Морфология зубов первых смен у *Mammuthus* и *Archidiskodon* в связи с эволюцией слонов мамонтоидной линии // Мамонт и его окружение. М.: ГЕОС, 2001. С. 82–111.
- Постановление межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб., 1996. Вып. 28. 24 с.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб., 1998. Вып. 30. 47 с.
- Решение Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Западно-Сибирской равнины, Новосибирск, 1988. Новосибирск, 1990. 96 с.
- Шер А.В., Гарутт В.Е. О методике определения генераций коренных зубов вымерших слонов // Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 131. С. 93–103.
- Шпанский А.В. О нахождении костей бизона в п. Красный Яр (Томская область) // Пробл. геол. Сибири. Томск, 1994а. Т. 1. С. 127.
- Шпанский А.В. Фауна четвертичных млекопитающих из местонахождения Красный Яр (Томская обл.) // Пробл. геол. Сибири. Томск, 1994б. Т. 1. С. 128–129.
- Шпанский А.В. Находка остатков бизона в Томском Приобье // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1997. Т. 72. Вып. 1. С. 46–54.
- Шпанский А.В. Стратиграфическое положение основных местонахождений остатков четвертичных млекопитающих на юго-востоке Западной Сибири // Вест. Томского гос. ун-та. 2001.
- Andrews C.W. A descriptive catalogue of the tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. London: Brit. Museum (Nat. Hist.), 1906. 334 p.
- Eales N.B. The anatomy of the head of foetus African elephant, *Elephas africanus* (*Loxodonta africana*) // Trans. Roy. Soc. Edinburg. 1926. V.54. P. 491–551.
- Garutt V.E., Alexejeva L.I., Baiguscheva V.S. On the oldest *Archidiskodon* elephant from the Antropogene of the USSR // J. Paleontol. Soc. India. 1977. V. 20. P. 4–9.
- Garutt V.E., Baiguseva V.S. *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexejeva der alteste Elephant der Mammutiline in Eurasia // Quaternary Paleontol. 1981. № 4. P. 7–18.
- Lister A.M. Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths // Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives / Eds. J. Shoshani, P. Tassy. Oxford Univ. Press, 1996. P. 203–213.
- Lucert P.W. Ontogenetic evidence for incisor homologies in proboscideans // Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives / Eds. J. Shoshani, P. Tassy. Oxford Univ. Press, 1996. P. 24–31.
- Maglio V.J. Origin and evolution of the Elephantidae // Trans. Amer. Philos. Soc. N.S. 1973. V. 53. Pt 3. 149 p.
- Morrison-Scott T.C.S. On the occurrence of a presumed first milk-molar in African Elephants // Proc. Zool. Soc. London. 1938. № 108. P. 711–713.
- Morrison-Scott T.C.S. A revision of our knowledge of African elephants' teeth, with notes on forest and "pygmy" elephants // Proc. Zool. Soc. London. 1947. V. 117. P. 505–527.
- Osborn H.F. Proboscidea. Moeritheroidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea // N.Y. Amer. Museum Press, 1936. V. 1. P. 1–802.
- Osborn H.F. Proboscidea. Stegodontoides, Elephantoides // New York, Amer. Museum Press, 1942. V. 2. P. 805–1675.
- Osborn H.F., Granger W. *Platybelodon grangeri*, three growth stages, and a new *Serridentina* from Mongolia // Amer. Museum Novit. 1932. № 537. P. 1–13.
- Schreuder A. The Tegelen fauna, with description of new remains of its rare components (*Leptobos*, *Archidiskodon meridionalis*, *Macaca*, *Sus strozzi*) // Arch. Netherl. Zool. 1945. T. 7. 183 p.
- Sikes S.K. The African elephant *Loxodonta africana*: a field method for the estimation of age // J. Zool. London. 1966. № 154. P. 279–295.
- Sikes S.K. The Natural History of African Elephant. London: Weidenfeld and Nicolson, 1971. 168 p.
- Saenger W. *Elephas trogontherii* Pochlig und *Elephas antiquus* Falconer ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Deuviums // Paleontogr. 1912. № 60. 114 s.

## The First Find of a Lower Jaw of a Mammoth Fetus (*Proboscidea, Mammuthus*) in the Upper Pleistocene of the Tomsk Region, Russia

E. N. Maschenko and A. V. Shpansky

A relatively complete fragmentary lower jaw of a late fetus of *Mammuthus* was first found in Western Siberia in the Late Pleistocene Krasnyi Yar locality (Tomsk Region, Russia). The extent to which the jaw was developed and morphological features, such as a well-developed compact bone layer in the symphyseal region, the structure of the alveoli for the first and second tooth generations ( $dp_2$  and  $dp_3$ ), and the jaw measurements, show that the fetus is at about 14–16 months of prenatal development. A number of morphological features, i.e., the absence of symphyseal suture, mental foramina, and nutrient canals and a large size of the  $dp_2$  alveoli, distinguish this specimen from fetuses of *M. primigenius*, *Elephas maximus*, and *Loxodonta africana*. The measurements of the  $dp_2$  alveolus of the specimen from the Krasnyi Yar locality fall into the range of the  $dp_2$  variation in *M. trogontherii*. Certain morphological features of this fetus give evidence for aberrative deviations in prenatal development. Other features indicate that certain skeletal characters typical of the late ontogenetic stages of early proboscideans were shifted to the earlier stages in late elephants of the mammoth-like group.