

УДК 569.61.614

## АНОМАЛИИ СТРОЕНИЯ ЗУБОВ У ШЕРСТИСТОГО МАМОНТА (MAMMUTHUS PRIMIGENIUS BLUMENBACH, 1799)

© 2005 г. Е. Н. Мащенко, А. В. Шпанский

*Палеонтологический институт РАН  
Томский государственный университет*

Поступила в редакцию 08.09.2003 г.

Принята к печати 18.12.2003 г.

Описываются случаи аномального развития зубов последней смены (M3/m3) на черепе и нижней челюсти взрослой особи *Mammuthus primigenius* Blum. из Томской области и аномалий изолированных M2-M3 – m2-m3 этого вида из Евразии и Северной Америки. Аномалия зубов у *M. primigenius* из Томской области выражается в изменении формы и положения пластин на правом M3 и дистальных частях коронок m3. Развитие аномалии, видимо, связано с задержкой выпадения зуба предыдущей смены (M2) и нарушением формирования M3 на стадии его минерализации. Приводится обзор описанных случаев аномалий зубов *M. primigenius*.

### ВВЕДЕНИЕ

В Палеонтологическом музее Томского государственного университета (ПМ ТГУ) с конца XIX века хранятся фрагмент черепа и целая нижняя челюсть, принадлежащие одной взрослой особи мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) (табл. VI, см. вклейку). Коллекционный номер фрагмента черепа – ПМ ТГУ 1/36, нижней челюсти – ПМ ТГУ 1/57. Функционирующая смена зубов M3/m3. Правый M3 и оба m3 данных экземпляров имеют аномалии строения. Аномалии в строении зубов мамонтов и даже современных слонов и причины их возникновения до настоящего времени остаются малоизученными (Colyer's Variations ..., 1994), ниже предлагается ряд объяснений, условно делящихся на биотические и абиотические (включая неблагоприятные внешние воздействия окружающей среды).

Принадлежность обсуждаемых образцов одной особи установлена по наличию в черепе и нижней челюсти одной и той же функционирующей генерации зубов – M3/m3 и сохранившимся основаниям двух-трех пластинок и следам задних корней зубов предыдущей смены (M2/m2). Кроме того, на принадлежность черепа и нижней челюсти одной особи указывают пропорциональное различие уровней жевательной поверхности на верхних и нижних функционирующих зубах. При этом высота зубов и форма их жевательных поверхностей компенсаторно дополняют друг друга при их совмещении. Окраска поверхностного слоя и степень сохранности кости, эмали и цемента зубов на черепе и нижней челюсти также не отличаются.

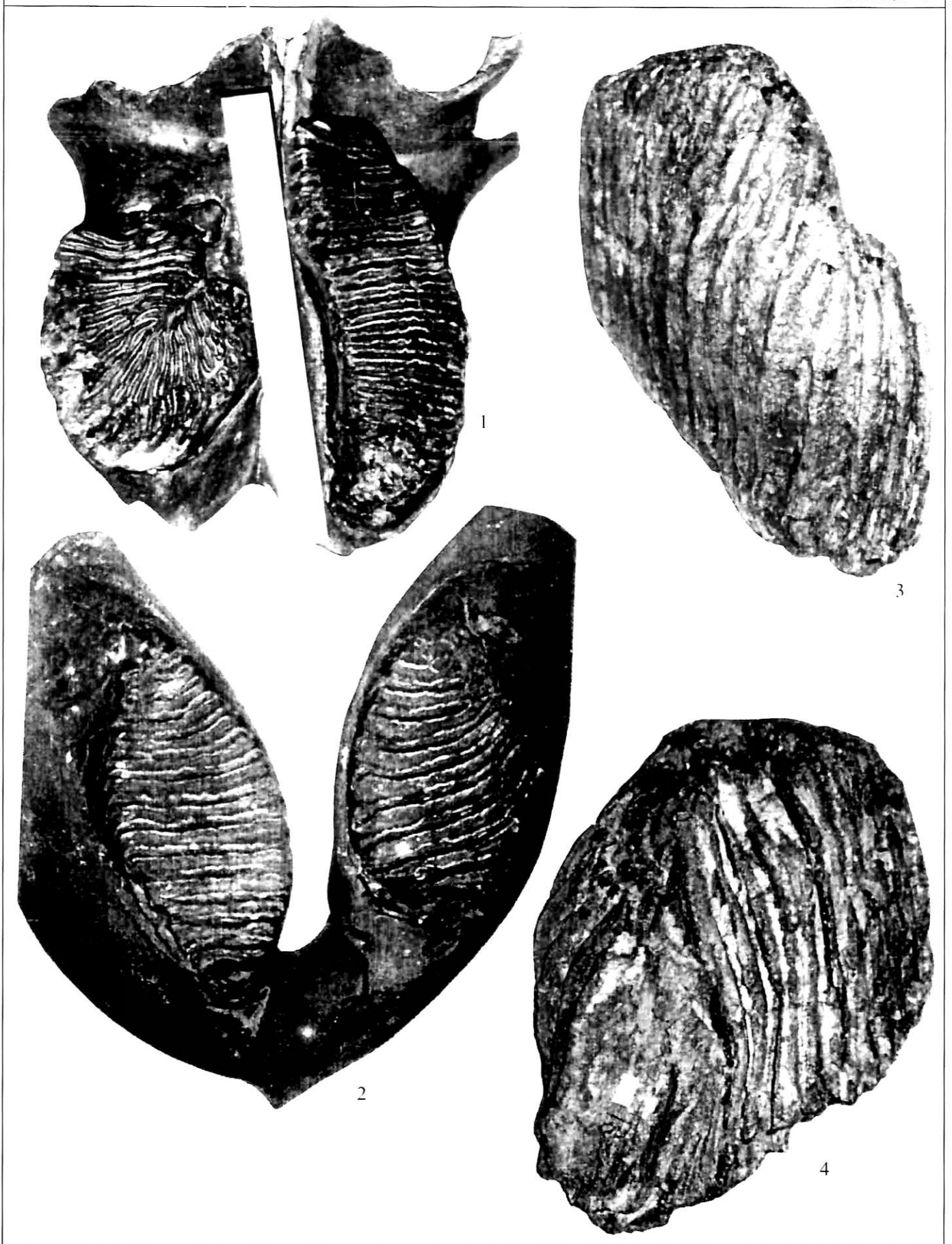
Аномалия строения выражается на M3 в петлеобразном завороте коронки, при котором ее мезиальный и дистальный концы обращены ме-

диально (табл. VI, фиг. 1). Верхние зубы при этом сильно отличаются друг от друга по степени стирания (высоте коронки) и форме жевательной поверхности. На нижней челюсти оба m3 имеют аномальное строение: дистальный конец коронки развернут латерально (табл. VI, фиг. 2). Кроме того, правый и левый m3 различаются по форме и уровню расположения жевательной поверхности.

Сходная аномалия (латеральный разворот) наблюдается на дистальной части коронки изолированного левого M3 *M. primigenius*, экз. ПМ ТГУ – 1/116 (не имеет точной привязки) (табл. VI, фиг. 3, 4).

В настоящее время описано относительно немного случаев аномалий строения зубов у мамонта. Все они отмечены только на изолированных зубах. Экземпляр из коллекции ПМ ТГУ представляет наиболее полно сохранившийся зубной аппарат мамонта с аномалиями зубов в верхней и нижней челюстях (Кузьмина, Праслов, 1992; Adam, 1994; Foronova, 1999; Burns et al., 2003).

Описываемый фрагмент черепа и нижняя челюсть происходят с территории Томской области и, скорее всего, были найдены в окрестностях Томска. Можно предположить, что материал происходит из сборов Г.В. Оссовского, проводившего в 1880-х гг. гидрогеологические работы на территории Томска. Скорее всего, и череп, и нижняя челюсть были найдены в аллювиальных отложениях р. Томь (Шпанский, 2003). До изучения материала из Томской области не было известно, что аномалии развития зубов мамонта могут возникать одновременно в верхней и в нижней челюстях и иметь разную степень выраженности. Кроме того, данный материал показывает, что при возникновении аномалий строения хотя бы одного из функционирующих зубов, формирование нор-





мального прикуса и смыкания жевательной поверхности компенсаторно восполняется за счет нормальных зубов, путем их более быстрого стирания.

Описываемый материал позволяет обобщить уже имеющиеся данные об аномалиях развития зубов у *Mammuthus primigenius* и провести их классификацию, исходя из возможных причин, вызвавших нарушения развития зубов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 03-05-65252 и гранта НШ 1840.2003.4 Совета по грантам Президента РФ для поддержания ведущих научных школ.

Авторы признательны куратору коллекций млекопитающих Музея естественной истории г. Эдмонтон (Канада) Дж. Бернсу за предоставленную возможность непосредственно изучить сросшиеся зубы последних смен *M. primigenius* из провинции Альберта.

Измерения зубов, определение числа пластин на стертых коронках и оценка степени стирания проводились по методикам А.В. Шера и В.Е. Гарутта (1985), В.Е. Гарутта и И.В. Фороновой (1976).

#### ИЗВЕСТНЫЕ АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ЗУБОВ У MAMMUTHUS PRIMIGENIUS

У представителей семейства Elephantidae при нормальном формировании зубов смен dp3 – M3 пластины, составляющие коронку зуба, имеют перпендикулярное положение относительно продольной оси коронки. Смена зубов происходит горизонтально. Последующий зуб при смене формирует на дистальном конце предшествующей коронки площадку давления. Площадка давления отсутствует только на дистальном конце dp2 и M3. После окончания формирования зуба последней смены (m3) на нижней челюсти, костная перегородка полностью закрывает нижнечелюстной канал (canalis mandibularis).

В норме изгибы пластин обусловлены латеральным (для верхних) или медиальным (для нижних) изгибами всей коронки, связанными с формой верхней/нижней альвеолы (Гарутт, 1977). При крайней степени изогнутости коронки, на выпуклой стороне формируются вставочные пластины (обычно одна, редко две-три), которые на жевательной поверхности компенсируют перегиб коронки (Maglio, 1973). Других дополнительных структур в составе коронки слонов при ее обычном строении у Elephantidae нет. Сообщения о наличии дополнительных зубов у современных и ископаемых слонов подтверждены только для зубов первой смены – dp2 у *Loxodonta africana* Blum. (Morrison-Scott, 1938) и *Archidiskodon grovovi* Garutt et Alexeeva, 1964 (Maschenko, 2002).

Большинство аномалий у *M. primigenius* описано на зубах последних смен. Обычно аномалии

связаны с изменением ориентации пластин, составляющих коронку, относительно ее продольной оси, разворотом коронки относительно продольной оси горизонтальной ветви нижней челюсти, или с дополнительным подразделением коронки одного зуба на неполностью изолированные друг от друга части. Описан один случай срастания двух зубов следующих одна за другой смен, отмечено, что при этом морфология пластин обоих зубов не изменена (Burns et al., 2003).

Полный поворот пластин относительно продольной оси коронки у нормального зуба описан на нижней челюсти с функционирующей сменой зубов (возможно, m2), с позднепалеолитической стоянки Костенки 1 (Воронежская обл., возраст по  $^{14}\text{C}$  –  $22.300 \pm 200$  лет; Кузьмина, Праслов, 1992). Правый зуб развернут относительно продольной оси горизонтальной ветви на  $90^\circ$ . Пластины не изогнуты. Мезиальный конец коронки направлен перпендикулярно к латеральному краю горизонтальной ветви. Правая ветвь нижней челюсти при этом толще, чем левая. Жевательная поверхность развернутого зуба на 25 мм выше, чем у нормально ориентированного.

Пример срастания зубов двух следующих одна за другой смен *M. primigenius* описан на экземпляре из окрестностей г. Эдмонтон (Альберта, Канада), предварительно определенном как M3 – M4 (Burns et al., 2003; с. 79, рис. 1). Для этого экземпляра указывается избыточное развитие гидроксиапатита  $[\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})]$  на поверхности корней и коронки. Отмеченное увеличение степени минерализации поверхностных слоев вещества зуба, видимо, вызвано нарушением на ранней стадии формирования дистальной части коронки предшествующего и мезиальной части коронки последующего зуба. Последующий зуб сверху и латерально облегает предыдущий. Пластины обоих зубов не срастаются друг с другом, а срастание зубов происходит только за счет разрастания поверхностного слоя.

В этом случае деформация последующего зуба может свидетельствовать о задержке выпадения зубов одной-двух предыдущих смен (M1 – M2), из-за которой рост и формирование крупных зубов двух последних смен происходили в условиях недостатка пространства внутри альвеолы. Авторы описания сросшихся зубов предполагают, что данная аномалия в морфологии связана с генетическими нарушениями, механизм возникновения которых в процессе эволюции слонов рассматривает В. Роут (Roth, 1989). По мнению Бернса и его коллег, на переднем зубе присутствует 20 пластин, а три пластины переднего талона утрачены в результате стирания переднего конца зуба.

Переизучение этого образца, по методике Гарутта и Шера (1985), позволила нам сделать вывод о том, что на предыдущем зубе передний та-

лон не был утрачен в результате стирания. На это указывает наличие основания переднего корня, над которым располагаются основания трех–четырёх передних пластин коронки. При подсчете количества пластин один из авторов настоящей статьи (Е.М.) отметил наличие только 19 пластин, составляющих коронку этого зуба. На основании этого можно заключить, что коронка переднего из сросшихся зубов имеет полное количество пластин и, следовательно, может быть определена, как зуб пятой смены – М2. Соответственно, следующий за ним зуб будет относиться к последней, шестой смене – М3, а не является дополнительным коренным (М4). Это согласуется с отсутствием данных о наличии у слонов дополнительных коренных зубов (М), помимо обычных трех смен М1–М3.

Изменение расположения жевательной поверхности зубов смены м2 и деформация зубов смены м3 в нижней челюсти мамонта, в результате задержки смены описаны К.-Д. Адамом (Adam, 1994, с. 5, рис. 2, 3) на экземпляре из местонахождения Оттерштадт (Германия). Задержка смены м2 на м3 привела к изменению положения жевательной поверхности м2 относительно жевательной поверхности м3. У м3 высота жевательной поверхности мезиального конца коронки приблизительно на 9–10 см ниже уровня основной жевательной поверхности м2. Кроме того, нарушилась горизонтальность смены зубов – м2 при этом сместился вверх, так что мезиальный конец коронки этого зуба заметно выше, чем дистальный.

Зуб последней смены (м3) из-за задержки смены прорезается из альвеолы и контактирует, формируя площадку давления, с м2 не с дистальной поверхности коронки, а с латеральной. Мезиальный конец коронки м3 располагается на уровне пятой–шестой дистальной пластинки м2. Недостаток места внутри альвеолы вызывает деформацию м3, при которой ширина коронки становится почти равной ее длине. Передние пять–шесть пластин на м3 более короткие и веерообразно развернуты относительно продольной оси коронки зуба.

Аналогичная задержка смены м2 на м3 относительно часто наблюдается у *Elephas maximus* L. при содержании в зоопарке (Палеонтологический институт РАН, экз. № 342). В этом случае причиной изменения положения жевательной поверхности и деформации зуба последней смены является более высокая скорость формирования зуба по сравнению со скоростью стирания при изменении состава корма.

Для описанного Адамом (Adam, 1994) экземпляра нижней челюсти *M. primigenius* мы, однако, не можем констатировать ту же причину задержки смены зубов, что и для азиатского слона, но результаты морфологических изменений зубов по-

следних двух смен у азиатского слона и мамонта практически одинаковы.

Следующий тип аномального развития зуба последней смены был обнаружен только у рода *Mammuthus*. Форонова указывает ее для левого м3 или м2, *Mammuthus trogontherii* Pohlig, 1885 из местонахождения Мохово (Кузбасс, Россия; коллекция Геологического института СО РАН, экз. № 6250; Foronova, 1999, табл. X, фиг. А). Аномалия строения заключается в формировании продольной борозды на жевательной поверхности (ближе к дистальному концу коронки). Дистальный конец коронки (из четырех пластин) развернут под углом 55° к ее продольной оси. Коронка состоит из 15 пластин и передние 11 из них затронуты стиранием. На жевательной поверхности, начиная с девятой пластины, отмечается сегрегация латерального сегмента пластин и его дистальный разворот относительно продольной оси коронки.

Этот тип аномального строения коронки принципиально отличается от всех упомянутых выше, поскольку в последнем случае происходит реальное изменение морфологии самих пластин, составляющих коронку, а не только изменение их положения.

Необычный случай аномального строения наблюдается на левом м2 *M. primigenius*, экз. ПМ ТГУ (№ 1/338) (табл. VII, фиг. 1, см. вклейку). Зуб найден на глубине около 12 м в аллювиальных отложениях правого берега р. Томь у г. Северска в 1995 г. (Шпанский, 2003). Передний корень сформирован, его корневого канал, видимо, открыт. Задние корни еще не минерализованы. Стиранием затронуты семь передних пластин. Общее количество пластин – 20. Восемь задних пластин еще не полностью покрыты цементом, это указывает на то, что зуб находится в стадии формирования. Жевательная поверхность разделена на две части. Они расположены вдоль продольной оси коронки, под углом (около 150°) друг к другу. Это может быть вызвано изменением положения жевательной поверхности зуба на более горизонтальную, по мере его прорезывания (табл. VII, фиг. 1). На большей части его жевательной поверхности отчетливо видны два продольных углубления. Углубления локализованы между средним и боковыми столбиками пластин.

Причина формирования этих продольных углублений не ясна. Данный экземпляр не отличается от описанных выше случаев: задержки смены зубов, нарушения формирования пластин и обсуждаемое изменение не являются результатом абразивного воздействия пищи при ее перетирании.

Известные примеры аномалий строения и развития зубов у *Mammuthus* показывают, что наиболее частой и максимально выраженной причиной их возникновения, видимо, является задержка

смен M2–M3/m2–m3, поскольку они имеют наиболее продолжительный период формирования. Только в двух случаях (Fogopova, 1999) можно предположить более глубокие изменения морфологии, которые затрагивают не только особенности смены зубов, но и процесс формирования самих пластин, составляющих коронку, что не может объясняться только механическими деформациями зуба, возникающими в процессе его формирования. Подобные нарушения развития зубов у слонов приводят к различным изменениям формы пластин и описаны для *E. maximus* при повреждениях зуба непосредственно внутри челюсти на стадии его формирования (Colyer's variations..., 1994).

### ОПИСАНИЕ

Фрагмент черепа ПМ ТГУ 1/36. Фрагмент черепа с полностью сохранившимися верхнечелюстными костями, основаниями альвеол постоянных бивней, хоанами и основанием правого скулового отростка верхнечелюстной кости (табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 2). Расстояние от вырезки хоан до переднего края левого зуба – 234 мм, максимальное расстояние между латеральными сторонами коронок M3 – 289 мм. Минимальное расстояние между медиальными сторонами коронок M3 – 33 мм. Приблизительно определенный диаметр альвеол постоянных бивней – 152 мм. Альвеола левого M3 (106 мм) приблизительно в 1.5 раза уже альвеолы правого, аномального M3 (148 мм). Перед правым M3 с медиальной стороны сохранился корень зуба предыдущей смены, а с латеральной стороны сохранилось углубление с обломком дистального корня. Перед левым M3 остатки зуба предыдущей смены отсутствуют. Жевательная поверхность правого зуба приблизительно на 40 мм выше, чем левого (в естественном положении).

На левом M3 сохранилось 26 пластин. Из них затронута стиранием 22. Передние три пластины стерты почти до основания. Над передним корнем M3 располагаются три полных пластины. Длина коронки – 260 мм, ширина – 106 мм, частота пластин на 10 см – 9. Длина пластины – 10–12 мм, ширина пластины – 95 мм. Толщина эмали – 1.5 мм. Пластины коронки располагаются обычным для представителей семейства Elephantidae образом – перпендикулярно продольной оси коронки. Мезиальный конец коронки приподнят над альвеолой, аналогично типу стирания m2 на нижней челюсти мамонта из местонахождения Otterstadt, Германия (Adam, 1994, рис. 3).

На правом M3 сохранилось 19 пластин. Стиранием затронуты все пластины. Длина зуба по прямой – 156 мм. Максимальная ширина свернутой коронки – 152 мм. Длина коронки вдоль латерального края от мезиального конца коронки до

дистального – 395 мм. Толщина эмали – 1.7 мм. Остальные стандартные промеры для данного аномального зуба не могут быть использованы.

Пластинки переднего конца зуба M3 (с первой по шестую) имеют обычное расположение, т.е. перпендикулярны продольной оси коронки (при ее нормальном строении). Начиная с седьмой и до последней, пластины расположены веерообразно, что приводит к равномерному изгибу коронки так, что ее внутренний дистальный конец вплотную прижат к ее внутреннему мезиальному концу. При этом межпластинный промежуток на внутренней стороне коронки очень небольшой или отсутствует (пластины вплотную прижаты друг к другу). От внутренней стороны коронки к ее внешней стороне межпластинный промежуток увеличивается и имеет максимальный размер на наружной стороне.

В результате загиба коронки M3 происходит также и разворот корней, которые загибаются вслед основанию коронки, повторяя ее разворот.

Нижняя челюсть ПМ ТГУ 1/57 (табл. VI, фиг. 2; табл. VII, фиг. 3). Полная нижняя челюсть. Ее величина, как и диаметр альвеолы постоянных бивней свидетельствуют, что описываемый фрагмент черепа и нижняя челюсть принадлежат крупному самцу, индивидуальный возраст которого по степени сформированности зубов и их стертости может быть от 45 до 50 лет. Размеры данной особи, определенные по возможному отношению размеров нижней челюсти к длинным костям конечностей, выше средних для вида *M. primigenius* (Гартт, Тихонов, 2001; Maschenko, 2002).

Нижнечелюстной канал закрыт костной перегородкой. Подбородочных отверстий по два на каждой ветви. В основании наружной поверхности правой горизонтальной ветви, в области прикрепления апоневроза жевательной мышцы, имеются дополнительные разрастания поверхностного (компактного) слоя в виде шероховатостей и наростов. Передний край восходящей ветви вертикальный, подбородочный вырост короткий.

Жевательная поверхность правого m3 приблизительно на 45 мм выше чем левого и правый m3 больше выдвинут медиально по сравнению с левым. Длина горизонтальной ветви – 437 мм, высота нижней челюсти – 435 мм. Максимальная ширина нижней челюсти – 560 мм. Длина восходящей ветви – 295 мм. Диаметр между наружными краями суставных головок – 470 мм. Длина/ширина головки нижней челюсти – 78/75 мм. Толщина/высота горизонтальной ветви – 178/154 мм. Толщина и высота правой и левой горизонтальных ветвей различаются незначительно. Расстояние между передними/задними концами альвеол функционирующих зубов – 51/210 мм. Длина ин-

теральвеолярного гребня — 174 мм. Толщина/высота симфиза — 75/84 мм. Угол расхождения ветвей — 96°.

Дистальный конец правой коронки (начиная с 17-й пластины) отогнут латерально под 45° к продольной оси горизонтальной ветви (табл. VI, фиг. 2). Правый зуб имеет заметный пережим позади последней стертой пластины, позади которой располагается отогнутая латерально часть коронки. На правой коронке видно 23 пластины (две-три задние, возможно, находятся внутри альвеолы). По сохранившемуся переднему корню можно предположить, что стиранием уничтожена только одна передняя пластинка. В этом случае видимое число пластин коронки может достигать 24.

Длина жевательной поверхности правого m3 — 228 мм, стиранием затронуто 15 пластин. Общая длина коронки — 242 мм. Максимальная ширина коронки — 110 мм. Частота пластин на 10 см — 7.5. Длина пластины — 15 мм, ширина пластины — 104 мм, ширина межпластинного промежутка — 4–6 мм. Толщина эмали — около 1.6 мм.

Левая коронка стерта больше, чем правая, до стадии, когда передний корень уже отсутствует. Сохранилась только его альвеола. Жевательная поверхность вогнута посередине и гораздо шире, чем на правом зубе. Коронка левого m2 напоминает правый M2. На ней дистальная часть развернута и дистальный конец коронки направлен вперед (табл. VI, фиг. 1). Шесть-семь пластин из дистальной развернутой части m2 отделены от основной ее части заметным пережимом, как на правом зубе. Общее количество сохранившихся пластин на левом m2 — 17. Стиранием затронуто 11 пластин. Длина жевательной поверхности — 187 мм. На ней заметно уменьшение ширины пластин мезио-дистально. Максимальная длина коронки около — 230 мм, максимальная ширина коронки — 110 мм. Толщина эмали около 1.4 мм.

Изолированный левый M3, ПМ ТГУ № 1/116. Зуб средней степени стертости, сохранилось 16 пластин. Передние три-четыре пластины полностью стерты, а две-три задние обломаны. Стиранием затронуто 7 передних пластин. Последние 5 пластин развернуты латерально, так что последняя сохранившаяся пластина параллельна продольной оси коронки (табл. VII, фиг. 2, 3). В результате разворота латеральные края последних пяти пластин плотно прижаты друг к другу, а медиальные — веерообразно расставлены. Длина сохранившейся части коронки 215 мм, максимальная ширина коронки — 90 мм. Число пластин на 10 см — 8. Длина пластины — 13 мм, толщина эмали около 2 мм. Аномалия строения коронки на этом экземпляре очень напоминает таковую на зубах нижней челюсти (ПМ ТГУ № 1/57), и также, вероятно, связана с задержкой прорезывания зуба предыдущей смены.

Описанные аномалии зубов, скорее всего, обусловлены задержкой смены предыдущих зубов (M1/m1 — M2/m2), при котором недостаток пространства внутри альвеол при формировании зубов вызывает деформацию зубов последующих смен.

Впервые отмечено, что при задержке прорезывания и смены зубов последних смен у мамонта аномалии строения возникают синхронно в верхней и в нижней челюстях, вызывая компенсаторные изменения морфологии зубов, обеспечивающие нормальный процесс перетирания корма зубами.

## ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные примеры аномалий строения зубов у *M. primigenius* и одного представителя *M. trogontherii* демонстрируют, что задержки прорезывания зубов, продуцирующие эти аномалии, возникали в разных популяциях (географически удаленных друг от друга) и, скорее всего, были вызваны различиями индивидуальной физиологии. Пока нет данных, что в возникновении этих аномалий играла роль наследственность.

Можно предположить, что описанные аномалии не являлись причинами гибели мамонтов. Их формирование охватывало длительный период времени от начала минерализации зуба до завершения его формирования и частичного стирания. Однако, судя по компенсаторным изменениям ненормальных зубов, морфологические изменения все же затрудняли пережевывание корма.

Вероятно, что другие причины возникновения аномалий зубов — инфекционные заболевания, травматические повреждения или сочетание этих причин — встречалось очень редко и на описываемом материале не представлены, но их нельзя исключать совсем при изучении новых материалов. Травматические изменения строения зубов, происходящие на ранних стадиях формирования зуба (минерализация пластин), описаны для современного азиатского слона (*Colyer's variations...*, 1994). Все отмеченные в данной работе аномалии не затрагивают самую раннюю стадию формирования зуба — стадию образования эмбриональной закладки.

Изменения, наблюдаемые на исследованном материале, связаны преимущественно с механическими нагрузками, которые испытывают пластины, составляющие коронку на стадии минерализации, и ростом зуба, когда он испытывает недостаток пространства внутри альвеолы. Все описанные аномалии зубов связаны с последней и предпоследней сменами зубов мамонтов (M2 — M3) и не отмечены на зубах смен dp2 — dp4. Таким образом, можно заключить, что данный тип аномалий характерен только для наиболее долго формирующихся и долго функционирующих зубов мамонтов. Необходимо также упомянуть, что за-

держки смен зубов наблюдаются у мамонта и на сменах dp2 – dp4 (Maschenko, 2002), но, видимо, не это вызывает значительные изменения морфологии последующих смен зубов.

Ранее не отмечалось, что возникновение аномалий на одном из функционирующих зубов вызывает компенсаторное изменение на других функционирующих зубах той же смены, имеющих нормальное строение. Изучение челюсти и черепа из Томска и обзор других случаев аномального развития зубов у мамонта позволяет сделать следующие выводы. Во-первых, аномалии строения зубов могут одновременно возникать в верхней и нижней челюстях, а, во-вторых, аномалии строения даже одного из четырех функционирующих зубов вызывают компенсаторное изменение формы и положения жевательной поверхности у остальных зубов.

Следует отметить, что случаи возникновения аномалий строения зубов скорее всего не связаны с ухудшениями условий обитания вида *M. primigenius* в течение позднего неоплейстоцена. В наиболее поздних популяциях этого вида не отмечается систематического возникновения аномалий строения зубов. Известные случаи возникновения прижизненного повреждения зубов мамонта обычно связаны с ходом нормальных физиологических процессов. Примером подобных изменений является растворение цемента на боковых поверхностях коронки зубов *M. primigenius*. Они имеют форму узких продольных полос, расположенных друг под другом и описаны из позднепалеолитических стоянок Краков-Спадиста (Польша) и Вогельхерд (Германия) (Niven, Wojtal, 2003), не являются аномальными в смысле развития и формирования коронки. Этот тип изменений связан с деятельностью бактериальной флоры ротовой полости.

Отмеченные на боковых поверхностях зубов участки вторичного растворения поверхностного цемента отмечаются только на зубах, находящихся на завершающих стадиях смены. Это смены dp4 – M1, когда не менее 50% коронки уже стерто и произошла резорбция корней зуба. Механизм этих повреждений определяется вторичным биохимическим растворением цемента в месте контакта края мягких тканей десны с поверхностным слоем цемента. По мере выдвигания зуба граница контакта смещалась вниз, формируя следующую, расположенную ниже и немного дистальнее, полосу вторичного растворения. Всего на одной коронке может насчитываться от одной до трех таких полос.

Данные повреждения зубов вызваны физиологическими процессами, связанными с прекращением активного питания зуба и редукцией корне-

вых каналов. В этот период растворение цемента не компенсируется его образованием, активное питание зуба снижено или прекращено. Эти изменения не вызваны неблагоприятными условиями окружающей среды в конце плейстоцена, как это предполагают Л. Нивен и П. Войтал (Niven, Wojtal, 2003), а обусловлены процессами, происходящими при обычной смене зубов.

Аномалии зубов мамонта встречаются относительно нечасто, судя по их редкости среди выборок из различных местонахождений Евразии. Скорее всего, геологически они не разновозрастны и появлялись у разных особей вне зависимости от общих эволюционных процессов, происходящих в линии мамонтоидных слонов. По этой причине они не могут быть надежным критерием для определения того, насколько условия окружающей среды позднего неоплейстоцена Евразии были неблагоприятны для обитания мамонтов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гарутт В.Е.* Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1977. Т. 72. С. 58–67.
- Гарутт В.Е., Тихонов А.Н.* Происхождение и систематика семейства слонов Elephantidae Gray, 1821 со специальным обзором состава трибы Mammuthini Brookes, 1828 // Мамонт и его окружение. М.: ГЕОС, 2001. С. 47–70.
- Гарутт В.Е., Форонова И.В.* Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Новосибирск, 1976. 36 с.
- Кузьмина И.Е., Праслов Н.Д.* Аномалии в строении зубов и костей конечностей мамонтов из позднепалеолитической стоянки Костенки 1 // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1992. Т. 246. С. 68–71.
- Шер А.В., Гарутт В.Е.* О методике определения генераций коренных зубов вымерших слонов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 131. С. 93–103.
- Шпанский А.В.* Четвертичные млекопитающие Томской области и их значение для оценки среды обитания. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2003. 162 с.
- Adam K.D.* Anomalien des Zahnwechsels bei Elephas primigenius aus dem Quarter des Oberrheins // Stuttgart. Beitr. Naturk. Ser B. 1994. № 211. S. 1–22.
- Burns J.A., Baker C.G., Mol D.* An extraordinary woolly mammoth molar from Alberta, Canada // Deinsea. Ann. Natur. History Museum Rotterdam. 2003. V. 9. P. 77–85.
- Colyer's variations and diseases of the teeth of animals / Eds. A.E.W. Miles, C. Grigson.* Cambridge: Univ. Press, 1994. 645 p.
- Foronova I.V.* Quaternary mammals and stratigraphy of the Kuznetsk Basin (South-western Siberia) // Sbornik geol. věd. Praha. 1999. V. 23. P. 71–97.
- Maglio V.J.* Origin and evolution of the Elephantidae // Trans. Amer. Philos. Soc. N.S. 1973. V. 53. Pt 3. P. 1–149.



*Maschenko E.N.* Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth // *Cranium*. 2002. Issue 19. № 1. P. 1–120.

*Morrison-Scott T.C.S.* On the occurrence of a presumed first milk molars in African Elephants // *Proc. Zool. Soc. London*. Ser. 13. 1938. V. 108. Pt 4. P. 711–713.

*Niven L., Wojtal P.* Paleocological implications of tooth pathologies in *Mammuthus primigenius*: examples from central Europe // *Occas. Pap. Earth Sci.* 2003. № 5. P. 118–119.

*Roth L.V.* Fabrication noise in elephant dentition // *Paleobiol.* 1989. V. 15. № 2. P. 165–179.

#### Объяснение к таблице VI

Все экземпляры относятся к *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799 и происходят из верхнего неоплейстоцена окрестностей г. Томска, Томская область, Россия.

Фиг. 1. Экз. ПМ ТГУ 1/36; фрагмент черепа снизу, функционирующая смена зубов М3 (уменьшено в 3.1 раза).

Фиг. 2. Экз. ПМ ТГУ 1/57; нижняя челюсть с окклюзиальной стороны, функционирующая смена зубов m3 (уменьшено в 2.9 раза).

Фиг. 3, 4. Экз. ПМ ТГУ 1/116; изолированный левый М3: 3 – с лабиальной стороны (уменьшено в 3.1 раза); 4 – с дистальной стороны (уменьшено в 2.9 раза).

#### Объяснение к таблице VII

Все экземпляры относятся к *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799 и происходят из верхнего неоплейстоцена Томской области, Россия.

Фиг. 1. Экз. ПМ ТГУ 1/338; изолированный левый m2 с дистальной стороны (уменьшено в 2 раза). Томская область, г. Северск, правый берег р. Томь.

Фиг. 2. Экз. ПМ ТГУ 1/36; фрагмент черепа с латеральной стороны, функционирующая смена зубов М3 (уменьшено в 5 раз); окрестности г. Томска.

Фиг. 3. Экз. ПМ ТГУ 1/57; нижняя челюсть с латеральной стороны, функционирующая смена зубов m3 (уменьшено в 11.6 раза); окрестности г. Томска.

## Abnormal Dental Morphology in the Mammoth *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799

E. N. Maschenko and A. V. Shpansky

Several cases of abnormally developed last teeth ( $M^3/M_3$ ) from the upper and lower jaws of an adult woolly mammoth (*Mammuthus primigenius* Blum.) from the Tomsk Region and several abnormal isolated  $M^2-M^3$  and  $M_2-M_3$  of this species from Eurasia and North America are considered. The dental anomaly in *M. primigenius* from the Tomsk Region consists of the unusual shape and position of plates in the right  $M^3$  and the distal parts of  $M_3$ . This anomaly is apparently associated with retardation of the replacement of the previous generation tooth ( $M^2$ ) and defective formation of  $M^3$  at the stage of mineralization. Cases of dental anomalies in *M. primigenius* are reviewed.