

УДК 562.569+599.61+574.23+581.52+591.4

К ВОПРОСУ О МЕЛКИХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ МАМОНТАХ И КАРЛИКОВОСТИ

© 2023 г. И. В. Кириллова^{a, *}, Е. А. Маркова^{b, **}, А. В. Панин^{a, ***},
Й. ван дер Плихт^{c, ****}, В. В. Титов^{d, *****}

^aИнститут географии РАН, Старомонетный переулок, 29,
Москва, 119017 Россия

^bИнститут экологии растений и животных Уральского Отделения РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^cCenter for Isotope Research, Groningen University, Nijenborgh 4,
Groningen 9747 AG, The Netherlands

^dЮжный Научный центр РАН, ул. Чехова, 41,
Ростов-на-Дону, 344006 Россия

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: emrk@yandex.ru

***e-mail: a.v.panin@yandex.ru

****e-mail: j.van.der.plicht@rug.nl

*****e-mail: vvtitov@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 25.07.2023 г.

Принята к публикации 27.07.2023 г.

В эволюции хоботных появление карликовых и полукарликовых форм происходило неоднократно, на разных территориях и в разное время, вследствие недостатка ресурсов, вызванного географической изоляцией на островах и ландшафтной изоляцией на материке. Несмотря на значительный объем информации по островным формам мамонтов и слонов, вопрос о связи уменьшения размеров тела с морфологическими изменениями зубной системы остается дискуссионным. По одним данным, образование карликовых форм сопровождалось однонаправленным уменьшением количества зубных пластин (КЗП) зуба и утолщением эмали. По другим данным, изменения зубной системы на островах носили мозаичный характер, т.е. КЗП могло уменьшаться, оставаться неизменным или даже увеличиваться. Учитывая важность КЗП как диагностического признака при видовой идентификации таксонов хоботных и отсутствие единого мнения об устойчивости тенденции к уменьшению КЗП от рослых континентальных предков к островным карликовым потомкам, мы (1) обобщили данные по находкам мелких зубов мамонтов рода *Mammuthus* с уменьшенным КЗП в местонахождениях северной Евразии, (2) представили новые радиоуглеродные датировки и (3) рассмотрели КЗП как признак формирования карликовости у континентальных мамонтов. Изучение мелких зубов последней смены *M. primigenius* с прибрежной части СВ Сибири и сравнение с данными из других регионов показали, что задние отделы щечных зубов у мамонтов наиболее изменчивы и представляют собой редукционный комплекс. У шерстистого мамонта редукция затрагивает прежде всего ту часть коронки, которая усложнялась путем постепенного добавления пластин в ходе филогенетической эволюции на протяжении среднего-позднего плейстоцена. Быстрая утрата эволюционных достижений предковых форм за счет редукции не является уникальной особенностью зубов шерстистого мамонта и прослежена у других млекопитающих. Показано сходство редукционных комплексов щечных зубов хоботных и грызунов подсемейства Arvicolinae, прослеживаемое по уменьшению количества серийно гомологичных элементов коронки: лофов (пластин) у хоботных и пар призм у полевоых. Сопоставление КЗП с размерами зубов *M. primigenius* позволило сделать предположение, что уменьшение КЗП при сохранении прочих видовых признаков зуба можно использовать как критерий для разделения полукарликовых и мелких особей шерстистого мамонта. Наиболее интенсивно размеры материковых мамонтов уменьшались в эпохи потепления, во время которых происходили серьезное преобразование ландшафтов и сокращение пространства ресурсов.

Ключевые слова: мамонт, карликовость, редукционный комплекс, среда

DOI: 10.31857/S0044513423100045, **EDN:** UXVXYQ

Островные формы хоботных часто используют для убедительной иллюстрации “островного эффекта” у крупных млекопитающих (Foster, 1964; Palombo, 2009; Palombo et al., 2012), приводящего к уменьшению размеров тела в условиях сокращения жизненного пространства, пищевых ресурсов и близкородственного скрещивания, т.е. при изоляции. Формирование карликовости у слонов на островах сопровождалось морфологическими изменениями: относительным увеличением мозговой капсулы, малой пневматизацией костей черепа или ее отсутствием, уменьшением количества зубных пластин (КЗП), увеличением толщины эмали зуба; иногда увеличивалась грацильность костей и менялось положение центра тяжести тела, как у *Mammuthus exilis* Maglio 1970 в сравнении с *Mammuthus columbi* (Falconer 1857) (Maglio, 1972, 1973; Herridge, 2010; Palombo et al., 2012). Отмеченные признаки выглядят архаичными, присущими гораздо более ранним представителям линии хоботных, и характерны для ранней стадии онтогенеза. Общие правила могут иметь свои исключения в силу разнообразия происходящих в природе процессов и в отдельных случаях уменьшения КЗП не происходит (van der Geer et al., 2021). Карликовые островные слоны ЮВ Азии *Elephas (Palaeoloxodon) spp.* и *Stegodon florensis* Falconer 1847 обнаружены на о-вах Зондского архипелага (Crockford, 2008; van der Geer et al., 2016). Континентальные карликовые слоны не известны.

Островная карликовость, характерная для многих групп позвоночных — рептилий, птиц, млекопитающих (Benítez-López et al., 2021), является результатом микроэволюционных процессов и может приводить к видообразованию. Однако на внутривидовом уровне карликовость не всегда адаптивна. В частности, для человека карликовость, или дварфизм (нанизм), считают патологическим состоянием, вызываемым рядом причин; его отделяют от низкорослости и состояния функциональной задержки роста как вариантов нормального физиологического развития (БМЭ, 1979). Карлики известны из разных мест и разных эпох истории человеческого общества (Slon et al., 2011; Waters-Rist, Hoogland, 2013; Khudaverdyan, 2016); также широко известна карликовость домашних животных (например, Orr et al., 2010; Boegheim et al., 2017). Немногочисленные случаи карликовости описаны и для диких животных, например для бегемота (Flacke, Decher, 2019) и жирафа (Brown, Wells, 2020).

Карликовые и мелкие формы среди слонов

Самыми мелкими современными слонами считаются островные подвиды азиатского слона *Elephas maximus* L. 1758 островов Борнео (Сабах), Суматры и Калимантана. По немногим имеющимся промерам, они на 1/5 меньше материковых сло-

нов Индии (Cranbrook et al., 2007). Для о-ва Цейлон отмечены единичные карликовые особи (de Silva et al., 2014). То же касается “карликовых” африканских лесных слонов, выделяемых в самостоятельный вид *Loxodonta cyclotis* (Matschie 1900) (Grubb et al., 2000; Rohland et al., 2010). Те и другие входят в диапазон индивидуальной изменчивости размеров “рослых” слонов и не несут признаков карликовости.

Самые мелкие из ископаемых островных слонов родов *Mammuthus* и *Elephas (Palaeoloxodon)* — *M. creticus*, *E. (P.) falconeri* и *E. (P.) cypriotes*, “настоящие” карлики, которые жили на островах Средиземного моря и размеры которых составляли 30–32% от размеров их материковых предков; более крупные формы *M. lamarmorae*, *M. exilis*, *E. (P.) mnaidriensis*, *E. (P.) creutzburgi*, *E. (P.) tilienensis*, *E. (P.) xylophagou* достигали 40–55% от исходных форм (Stock, Furlong, 1928; Agenbroad et al., 1999; Agenbroad, 2009; Bryson et al., 2010; Herridge, Lister, 2012).

Степень уменьшения размеров напрямую зависит от продолжительности репродуктивной изоляции, удаленности от материка и степени ограниченности пространства ресурсов. У мамонта с о-ва Врангеля изоляция длилась не менее 6–7 тыс. лет, у *M. exilis* о-ва Чэнелл — свыше 40 тыс. лет (Tikhonov et al., 2003), а у одного из самых мелких слонов *E. (P.) falconeri* с островов Мальта и Сицилия — несколько сотен тысяч лет (Palombo, 2001). При этом известно, что измельчавшие особи *Mammuthus primigenius* Blumenbach 1799 с о-ва Врангеля, которые карликами не являются, сосуществовали с особями крупного размера, а размеры их зубов составляют 56–75% от размеров таковых у континентальных слонов (Tikhonov et al., 2003).

Среди материковых позднелайстоценовых *M. primigenius* известны мелкие (80–90% от размера, усредненного по известным скелетам (Lagdamendi, 2016): из местонахождений о-ва Врангеля (МИС 1; Гарутт и др., 1993), Севска (МИС 2; Maschenko et al., 2006), Берелеха (МИС 2; Вепещегин, 1977), Кастыхтах (МИС 3; Kirillova et al., 2012), а также Агнадаппага (МИС 5; Lister, Grün, 2015) и побережья Восточно-Сибирского моря (МИС 5e; Kirillova et al., 2020). Иногда к экстремально мелким относят мамонтов, чьи размеры укладываются в пределы изменчивости *M. primigenius* (например, Ziegler, 2001). Вангенгейм (1961, с. 136–137) указывала на зубы “чрезвычайно малых размеров”, определяемых как карликовая форма, в коллекции ГИН с о-ва Большой Ляховский, из долины р. Камчатка и низовьев р. Енисей. Она также упоминала мелкие зубы в коллекции г. Магадана и ссылки в архивных материалах ГИН на зубы мелкого мамонта с п-ова Таймыр. Датировки не приведены, но автор предполагает

самый конец плейстоцена или даже начало голоцена. Однако в свете последних данных это не обязательно так. Автором отмечено, что “ареал мелких мамонтов ограничен самыми северными и восточными районами Сибири” (Вангенгейм, 1961, с. 127). Находки “мелких” остатков (но без приведения промеров и пола, необходимого для учета полового диморфизма для костей скелета) остатков шерстистого мамонта различного геологического возраста, включая запредельный по радиоуглероду (более 50 тыс. лет), с территории Северо-Востока России увязаны с теплыми эпохами и условиями пищевого стресса и геохимического состава почвообразующих пород (Николаев и др., 2011).

История вопроса о формировании карликовости у слонов

Поиск критериев для различения зубов разных размеров и морфологических признаков карликовости, привел нас к выделению из стандартных диагностических признаков зубов главного признака (помимо размеров): КЗП. Сокращение количества зубных пластин при одинаковом комплексе других характеристик служит признаком становления карликовости. При успешном осуществлении этой тенденции и длительности процесса происходило образование новых — карликовых — видов.

При незавершенном процессе формирования карликов, вызванном, например, сменой природной среды, образовывались промежуточные формы — полукарлики (*semi-dwarf*), впервые выделенные российскими учеными по серии мелких (МЗ) зубов с побережья Восточно-Сибирского моря (Kirillova et al., 2020). Реконструкция среды проведена комплексом методов. Алазейские мамонты обитали в теплых межледниковых условиях (по палинологическим данным, среднегодовая температура была выше современной на 8°C, а по стабильным изотопам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ — до 11°C), характерных для МИС 7 и МИС 5e, но по толщине эмали (одному из важнейших показателей эволюционного уровня) зубы соответствуют позднему плейстоцену (Kirillova et al., 2020). Причиной формирования полукарликов названо сокращение пространства ресурсов, обусловленное деградацией мерзлоты и высокой обводненностью территории.

Сходные по морфологии зубы, с уменьшенным относительно других позднеплейстоценовых мамонтов КЗП, до алазейских были известны из местонахождения Агнадарраг, Северная Ирландия (McCabe et al., 1987; Lister, Grün, 2015). Агнадаррагские зубы происходят из отложений пачки 5 мощностью до 4–5 м, представляющей собой чередование слабосортированных гравийно-галечных слоев и слоев не сортированного алевроитового или песчаного диамиктона с остатками шер-

стистого мамонта и овцебыка *Ovibos moschatus* (Zimmermann 1780). Литология отложений и спорово-пыльцевой спектр, включающий более 95% недревесной пыльцы и спор, с преобладанием травы и осоки, указывают на холодные перигляциальные условия. Выше пачки 5 древесно-детритный торф содержал обильную пыльцу и макроостатки сосны (*Pinus* sp.), березы (*Betula* sp.) и ели (*Picea* sp.), а остатки жуков указывают на теплые летние условия, что послужило основанием для выделения теплого климатического эпизода — интерстадиала Агнадарраг (McCabe et al., 1987). Растительные остатки из органических слоев над пачкой 5 дали запредельный ^{14}C возраст, как и зубы мамонтов из слоя 5, а ЭПР-датирование мамонтовых остатков дало широкий диапазон 109–74 тыс. лет, что соответствует концу МИС 5 или началу МИС 4 (Lister, Grün, 2015). С учетом холодного климата по пыльце и остаткам овцебыка из этого слоя авторы считают вероятным возраст отложений МИС 5d, 5b или ранний МИС 4 (*ibid.*). Результаты датирования мамонтовых зубов из местонахождения Агнадарраг обсуждены в разделе Дискуссия.

К сожалению, авторы цитируемой статьи (Lister, Grün, 2015) не увидели в уменьшенном КЗП тенденции к формированию карликовости у мамонта и предположительно связали мелкие размеры зубов либо 1) с “генетикой популяции”, либо 2) с отражением климатической фазы, когда “годовой рост растений был ограничен”. Там же отмечено, что “значение этого признака для отношений между средне-позднеплейстоценовыми популяциями мамонтов пока неясно”. Позже наличие полукарликовых мамонтов в Сибири было поставлено под вопрос (Lister, 2022, p. 29). В более поздней статье Листера (Lister, 2022) феномен уменьшенного КЗП увязан с экофенотипической пластичностью и не рассматривается с точки зрения возможного развития карликовости, хотя, вслед за Кирилловой и др. (Kirillova et al., 2020), использован термин “полукарлики”. Мы предполагаем, что тенденция к формированию карликовости в цитируемых работах могла быть не замечена из-за того, что в настоящее время, при обилии литературы по ископаемым слонам, критерии отличия малорослых от рослых форм не четко определены, поэтому не известно, какие остатки относить к мелким: такой диапазон не обозначен. В результате авторы иногда приводят визуальные обозначения размеров без промеров, которые и должны бы помогать разделить их по размерному признаку для дальнейших сравнений: “мелкие”, “некрупные”, “обычного размера”, “большие”. Имеются многочисленные упоминания о мелких зубах мамонтов с материковой части Северной Голарктики (например, Громов, 1929; Mol et al., 1999; Reumer et al., 2002; Николаев и др., 2011; Ouden et al., 2012). Очевидно, что в раз-

ных региональных и возрастных выборках эти показатели могут различаться, и необходим общий знаменатель.

Цели нашего исследования: 1) обобщить данные по находкам зубов поздних мамонтов рода *Mammuthus* с редуцированным КЗП в местонахождениях Севера Евразии; 2) представить новые радиоуглеродные датировки для интерпретации времени существования шерстистых мамонтов с мелкими зубами и редуцированным КЗП в регионе исследований; 3) рассмотреть КЗП как возможный признак карликовости у континентальных мамонтов и оценить, являются ли редукции элементов щечных зубов специфичным явлением для зубной системы мамонтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучено: 1) 32 щечных зуба последней генерации шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius*, сборы 2012 г., с берега Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и М. Куропаточья, и один зуб мамонта промежуточного типа *Mammuthus* cf. *intermedius* (образец F-1020, сборы 2005 г.) из низовьев р. Сундрун, хранящихся в коллекции Национального альянса Шидловского “Ледниковый период” (каждый образец имеет коллекционный номер, начинающийся с литеры F-...) и частично описанные в предыдущей публикации (Kirillova et al., 2020); 2) образец с условным номером PP-1 из песчаного карьера около Павловского Посада, Русская равнина, предоставленный С.Ф. Колесниковым. Все зубы, за одним исключением (F-3364), относятся к последней смене, исходя из полноты коронки, отсутствия площадки давления на задней части, заметного сужения зуба кзади и т.д.

Морфологические и морфометрические характеристики зубов фиксировали по принятой методике (Дуброво, 1960; Гарутт, Форонова, 1976; Foronova, Zudin, 1999). Неполные эмалевые пластины, расположенные на передней и задней частях коронок, но не имеющие собственных корней (“талоны”), в КЗП не включены. Верхние моляры обозначены заглавной “М”, нижние моляры — строчной “m”. При обсуждении размеров зубов мы разделяем общепринятую точку зрения об их соответствии размерам тела слонов (например, D’Ambrosia et al., 2017).

Сравнение степени редукции элементов коронки *M. primigenius* с предковыми формами проведено на примере МЗ с привлечением данных по филогении и морфологии зубов хоботных с примерами для ранних *Elephantomorpha* (Shoshani et al., 2006), *Elephantomorpha* (Shoshani, 1996) и рода *Mammuthus* (Косинцев и др., 2004; Foronova, 2007; Lister, 2022). В качестве сравнительной группы использованы грызуны подсемейства Arvi-

colinae — от предковых полевкозубых хомяков (Fejfar et al., 2011) до раннеплейстоценового рода *Allophaiomys* и одного из его потомков — современного рода *Alexandromys* (морфологические признаки и примеры по: Markova, 2014; систематика по: Млекопитающие ..., 2012).

Радиоуглеродное датирование

Образцы датированы ^{14}C с помощью AMS в Гронингене (Нидерланды). Коллаген извлекали из дентина по модифицированной методике Лонгина (Mook, Streurman, 1983) и сжигали с образованием CO_2 , который переносили в графит для анализа на ^{14}C (van der Plicht et al., 2000). Система сжигания включает элементный анализатор, соединенный с масс-спектрометром соотношения изотопов (IRMS).

^{14}C даты указаны в радиоуглеродных годах (BP), что по соглашению включает поправку на изотопное фракционирование на основе d^{13}C и использование конвенционального периода полураспада (Mook, van der Plicht, 1999), откалиброваны с использованием калибровочной кривой IntCal13 (Reimer et al., 2013) и программы OXCAL (Bronk Ramsey, 2009); календарный возраст указан в тысячах лет назад относительно 1950 г. н.э.

Термины

1) Мы используем в данной статье словосочетание “формирование карликовости” для описания тенденции к формированию карликовых форм. Это процесс не только уменьшения размеров, но и сопутствующих изменений морфологии (в нашем случае — морфологии зубов). Конечным результатом этого процесса является карликовость — не просто мелкая форма, а именно карликовая, с соответствующим набором признаков, т.е. ее новое состояние.

2) “Алазейскими” мы называем здесь мамонтов, чьи зубы найдены на побережье Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и М. Куропаточья. Соответственно, мы используем устоявшееся в литературе название “севские мамонты”, а находки из вышеупомянутого местонахождения Агнадарраг именуем агнадаррагскими мамонтами.

3) При сопоставлении особенностей морфологии зубной системы хоботных и других млекопитающих мы используем терминологию, принятую для каждой из рассматриваемых групп, например парнокопытных (e.g., Karl, 2019), грызунов (Reig, 1977), включая подсемейство Arvicolinae (Markova, Smirnov, 2018, Fig. S1), и человека (Зубов, 1966). Мы не ставим целью гомологизацию элементов зубов в разных группах, однако используем концепцию исторической и сериальной гомологии

Таблица 1. Проявления карликовости и уровни их рассмотрения (по: Gould, MacFadden, 2004, с дополнениями)

Объекты анализа	Уровень				
	I. Организменный (карликовость особей)	II. Популяционный – снижение средних размеров тела в популяции по сравнению со средним для вида		III. Эволюционный – снижение средних размеров тела, сопровождающееся видообразованием	
Наблюдаемые проявления	Фенотипические признаки карликовости: наличие диспропорциональности	Присутствие особей с признаками карликовости наряду с особями нормального размера и пропорций	Снижение средних размеров популяции		Аутапоморфный: измельчание одного из представителей клады (уровень одного вида) Филетический: измельчание филетической линии (уровень таксонов надвидового уровня, образовавшихся в ходе филетической эволюции)
Механизм поддержания	Генетическая особенность или патология развития	Поддерживается на уровне генетической структуры популяции 1	Обратимое – в пределах нормы реакции без ее смещения (если не подержано отбором и не сопровождается изоляцией)	Необратимое – смещается норма реакции (в случае изоляции это ведет к видообразованию или вымиранию) 2	Может происходить как за счет генетической карликовости (в случае ее селективного преимущества (1), так и за счет смещения нормы реакции (в случае ее необратимого изменения (2))

при интерпретации результатов сопоставления. Под исторической гомологией мы понимаем морфологическое сходство основных элементов коронки зубов, унаследованное млекопитающими от общего предка. При описании особенностей усложнения щечных зубов мы рассматриваем также сериальную гомологию (van Valen, 1994), в частности, одно из ее проявлений – сходство структур зубной коронки, определяющееся повторением одного и того же паттерна вдоль продольной оси зуба. Обе концепции согласуются с результатами исследований морфогенеза зубов млекопитающих, традиционным объектом которых служат грызуны, в т.ч. представители подсемейства Arvicolinae (Jernvall et al., 2000). Для хоботных общность этапов развития щечных зубов с другими млекопитающими была прослежена от стадии зубной пластинки до начала стадии колокола (Kozawa et al., 2001). Стадия колокола у всех млекопитающих начинается тем, что первичный эмалевый узел делится на вторичные узлы, которые могут быть проинтерпретированы как прото- и метаконид на нижних, а также пара- и протокон на верхних зубах (например, Jernvall et al., 2000; Cho et al., 2007). Далее наступает этап морфодиф-

ференцировки – у хоботных он в настоящее время изучен недостаточно. Однако имеются данные о том, что механизмы итеративной закладки сериально гомологичных элементов коронки после формирования пары вторичных эмалевых узлов у грызунов и хоботных, например у *Loxodonta africana*, сходны (Christensen et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Объяснение феномена уменьшенного КЗП на МЗ/мЗ сделано на основании изучения серии мелких зубов алазейских мамонтов. По основным характеристикам (частота пластин, толщина эмали) эти зубы (рис. 1, табл. 2) соответствуют эволюционному уровню мамонтов позднего плейстоцена. Полное КЗП в коронке составило 17–19 (против “нормы” для шерстистых мамонтов в 21–25/17–29 по: Боескоров, Машенко, 2014, и до 29 по: Lister, 2022); соответственно, коронка зуба короче.

Алазейские мамонты отличаются от мамонтов о-ва Врангеля более толстой эмалью и меньшим КЗП. Морфологически и эволюционно их зубы близки агнадаррагским, хотя условия захороне-



Рис. 1. МЗ полукарликового *M. primigenius* № F-3327 с побережья Восточно-Сибирского моря. Вид: А — буккально, В — с жевательной поверхности. Масштаб 10 см.

Таблица 2. Основные характеристики зубов последней смены у слонов

Образец	Коронка, мм		Пластины		Толщина эмали, мм	Возраст
	длина	ширина	частота/10 см	колич.		
Mammuthus primigenius мелкий						
Алазейские мамонты						
M3	179–191	73–76	9.3–10.4	17–19	1.4–1.8	МИС 5e Kirillova et al., 2020
m3	202–233	64–80	8.6–10.5	18–20	1.4–1.7	
Халлерченская тундра (междуречье рек Колыма и Большая Чукочья)						
m3, F-3564	212.2	64.5	8.9	19	1.4–(1.5) –1.65	>45000
Павловский Посад (западная Мещера, Русская равнина)						
M3, PP-1	212	76.9	10.9	21	1.2–(1.5) –1.7	>45000
M. primigenius крупного и среднего размера						
Берег Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и М. Куропаточья						
M3	220–311	71–102	8.9–11.8	22–26	1.2–1.9	Ps3
m3, F-4050	213	81.3	8.4	18	1.5	
M. primigenius “крупный” (по: Боескоров, Машенко, 2014), Евразия						
m3	–	56–93	8–10.5	17–29	1–2	Ps2–Ps3
M3	–	63–98	9–11.5	21–25	1–2	Ps2–Ps3
M. cf. intermedius (Индигиро-Колымская низменность)						
m3, F-1020	215	72.7	7.75	16–17	1.7–(2.1) –2.5	Конец Ps ₂
M. intermedius: юг Западной и Центральной Сибири (Foronova, 2014, Table 1), m3						
Кузнецкий бассейн	245–365	80–108	6.5–8.0	24–25	1.7–2.3	Термохрон второй половины Ps2
Усть-Ижуйль, Куртак	257–290	81–88	6.5–8.0	20–23	1.7–2.3	
Новосибир- ская обл.	225+	88	7.5	15+	1.85–2.2	
Карликовые формы, m3 (из Herridge, Lister, 2012, Table 1)						
M. creticus	145	33.4–40.7	[8.3]	12	–	Ps2
M. exilis	171–223	45–79	–	–	–	Ps3
Palaeoloxodon cypriotes	94–127	24.3–33.4	[cp. 9.5]	11–12	–	Ps3
P. falconeri	85–144	19.3–35.4	[5.2]	11–13	–	Ps1–2

Примечания. В квадратных скобках – высчитанная авторами статьи частота пластин на 10 см. Ps1, Ps2, Ps3 – ранний, средний, верхний плейстоцен.

ния последних определены как ледниковые и возраст трактуется как МИС 5d, 5b или ранний МИС 4 (Lister, Grün, 2015).

Редукция размеров материковых мамонтов происходила не только на Северо-Востоке Сибири. Зуб M3 из флювиогляциальных отложений (МИС 6 или МИС 5) карьера у Павловского Посада, Подмосковье (рис. 2, табл. 2), по размерам коронки и

КЗП попадает в нижний предел изменчивости у шерстистых мамонтов.

Широкий размах изменчивости признаков *M. primigenius* различных геологического возраста и регионов требует детализации и ревизии мелких зубов, поскольку может отражать региональную и индивидуальную изменчивость или может быть признаком изолированных популяций измелчавших мамонтов.



Рис. 2. Мелкие зубы последней смены шерстистого мамонта *M. primigenius*: А — m3, колл. номер F-3564, Индигиро-Колымская низменность; В — М3 с колл. номером PP-1, Московский регион. Вид сбоку и с жевательной поверхности. Масштаб 10 см.

Изученные мелкие зубы алазейских мамонтов с сокращенным КЗП имеют запредельный ^{14}C возраст (>45000 лет) (табл. 2, 3), по сохранности они сходны. Однако у крупных зубов из того же района сохранность иная, и два датированных образца имеют предельный возраст (табл. 3).

Правый нижний m3, образец F-1020, мы отнесли к более древнему таксону — *M. cf. intermedius*, одному из промежуточных звеньев на переходе филогенетической линии от *M. trogontherii* к *M. primigenius*. *M. intermedius* характерен для второй половины среднего плейстоцена и имел обширный евразийский ареал (Foronova, 2014). Мелкие размеры образца, выходящие за пределы изменчивости вида *M. primigenius* (рис. 3, табл. 2), подтверждают неоднократность измельчания представителей рода на континентальной части Евразии. Судя по черной окраске зубной эмали, зуб в месте захоронения продолжительное время находился во влажной среде, при активной циркуляции солей железа. Это, скорее всего, признак межледниковых условий, т.к. в многолетнемерзлых породах циркуляция растворов затруднена или отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ

С теоретической точки зрения, карликовость можно рассматривать на организменном, попу-

ляционном и эволюционном уровнях (табл. 1). Четкое определение того, к какому уровню могут относиться те или иные изученные нами находки, может, на наш взгляд, внести ясность в вопрос об интерпретации мелких размеров мамонтов.

Для настоящих карликовых островных слонов самостоятельность таксонов доказана (Herridge, Lister, 2012; Scarborough, 2022), т.е. ее можно рассматривать как проявление карликовости на эволюционном уровне. В данной статье мы обсуждаем не карликовых, а мелких и полукарликовых особей, у которых обсуждаемый процесс находится в начальной стадии или не завершен. Отсутствие костей посткраниального скелета в рассматриваемых выборках не позволяет оценить наличие типичных для карликов пропорций. Соответственно, мы можем говорить только о тех аспектах или уровнях, которые доказуемы на имеющемся материале — щечных зубах. Предположим в качестве рабочей гипотезы, что в нашем случае это позиции, относящиеся к пунктам I и II. Остатки мамонтов с подтвержденными признаками карликовости (табл. 1, I) на континенте в настоящее время не известны.

Причина и процесс утраты пластин. У слонов этот процесс предопределен хорошо известными свойствами их зубной системы: а) строением щечных зубов: они состоят из серии дентиново-эмалевых пластин, которые соединены между со-



Рис. 3. Мелкий нижний правый зуб *Mammuthus* cf. *intermedius*, образец F-1020. Вид: А — с жевательной поверхности, В — лингвально, С — буккально. Масштаб 10 см.

бой цементом, отсутствующим у зачатка зуба в альвеоле; б) горизонтальной, в отличие от большинства млекопитающих, сменой зубов (рис. 4). По мере продвижения вперед и прорезывания цемент зуба консолидирует передние пластины, пока задние еще соединены мягкими тканями пульпы (Дуброво, 1960; Гарутт, 1977). Вследствие разных причин (например, воспалительных процессов, при уменьшении размеров челюстей или задержке смены) задняя часть зуба могла подвергаться модификациям: формированию загيبов, выходу отдельных и нескольких пластин из общего ряда и прикреплению в другом месте, что показано в предыдущей работе (Kirillova, 2009), и недоформированию задних пластин. При уменьшении размеров тела и соответствующим сокращением размеров альвеолы, челюсти и всего скелета, утрата части пластин зуба являлась эффективным способом его укорочения: зуб мог становиться меньше с потерей последних пластин. По мнению Листера, изменение КЗП не обязательно обусловлено изменениями размера моляров (Lister, Joysey, 1992), т.к. есть серии мелких зубов мамонта с “нормальным” КЗП, у кото-

рых утрата пластин с уменьшением размеров не произошла, как у севских и врангелевских мамонтов (Lister, 2022). На наш взгляд, это указывает на то, что сокращение КЗП на зубах слонов происходит только при достижении определенной степени уменьшения размеров тела и челюстей и зависит от длительности этого эволюционного процесса.

Редукционные комплексы зубной системы у млекопитающих

Для зубной системы человека Зубовым (1966) введено понятие *редукционного комплекса*, включающего признаки зуба, которые могут быть охвачены процессом редукции: размеры коронки и корня, число бугорков, врожденная адентия, срастание корней и т.д. Зубная система человека в процессе эволюции претерпевала значительную редукцию, последствия которой могли быть разнообразны в силу сложности строения зубов и разнообразия их у разных популяций. В качестве одного из примеров автор приводит сохранение очень крупных размеров зубов при чрезвычайно

Таблица 3. Датировки и изотопные сигналы изученных мелких зубов шерстистого мамонта

Лаб. №	Колл. №	GrA	Возраст BP	$\sigma 1$	$\sigma 2$	$d^{13}C, ‰$	$d^{15}N, ‰$	CN ratio	%N	%C	Sz
Алазейские мамонты											
62640	F-3326	64660	>45000	—	—	–21.84	11.74	3.1	15.5	41.7	S
62641	F-3351	64661	33590	150	150	–21.47	12.3	3.2	16.9	44.6	L?
62642	F-3364	64664	41630	250	250	–20.91	10.07	3.1	14.4	37.8	L
62643	F-3889	64666	>45000	—	—	–22.36	11.95	3.1	15.8	41.4	S
—	F-3915	21669	>45000	—	—	–22.59	12.41	3.2	15.2	42	S
62644	F-3983	64667	>45000	—	—	–22.82	10.05	3.1	15.1	40.7	S
62645	F-3987	64669	>45000	—	—	–21.27	9.62	3.1	14.8	38.9	S
62646	F-4011	64670	>45000	—	—	–21.22	9.6	3	16.1	41.9	S
62647	F-4017	64671	>45000	—	—	–22.3	11.31	3	17.1	44.7	S
Халлерченская тундра, Северо-Восток России											
—	F-3564	21656	>45000	—	—	–21.18	9.83	3.2	15.6	42.7	S
Павловский Посад, Русская равнина											
—	PP-1	21681	>45000	—	—	–22.24	11.74	3.4	13.1	37.8	S

Примечания. Sz — размеры зубов мамонта: S — мелкий (полукарлики), L — крупный. Кроме F-3364 (m1 или m2), все остальные зубы — последней смены.

высокой редукции гипоконуса на верхних молярах у арктических расовых групп. И наоборот, у лопарей редукция коснулась размеров при меньшем проявлении утраты бугорков на молярах (Зубов, 1966, с. 5).

У крупного рогатого скота из археологических памятников разного времени и в разных местах Европы задний столбик третьего нижнего моляра (талонид, или гипоконурид) нередко бывает уменьшен или отсутствует вовсе, что иногда сопровождается дефектом стирания оппозиционного зуба с формированием на нем компенсирующего заднего выступа. В некоторых случаях этот признак рассматривают как патологию, хотя в отдельных местонахождениях он имеет высокую встречаемость, на самом деле становясь “нормой”. Причиной этого явления называют укорочение зубных рядов, обусловленное уменьшением размеров крупного рогатого скота, вплоть до карликовости, за счет инбридинга (Begumu et al., 2015; Karl, 2019, 2020).

Регулярное проявление редукций в строго определенных участках зубной системы показано и для мелких травоядных млекопитающих — грызунов подсемейства Arvicolinae (Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2020). Описаны многочисленные варианты редукций у копытных леммингов в лабораторных колониях: редукции одиночных призм, модулей, зубов целиком (олигодонтия), частичная или генерализованная утрата призматической структуры зубов из-за инбридинга в условиях клеточного содержания (Markova, Smirnov, 2018). Обобщение данных по природным популя-

циям в условиях частичной или временной изоляции показало, что наиболее широко распространены у Arvicolinae редукции тех участков (модулей) щечных зубов, которые усложнялись в ходе эволюции подсемейства (задние элементы верхних и передние элементы нижних зубов); это было проинтерпретировано как утрата эволюционных достижений (Markova et al., 2020).

Важными факторами, приводящими к редукциям зубов и их элементов у полеvoчых, являются изоляция (Markova et al., 2019) и близкородственное скрещивание (Markova, Smirnov, 2018). В ходе инбредной депрессии в лабораторных условиях (к 4-му поколению) проявление аномалий в строении зубной системы часто сопровождается уменьшением размеров тела особи. После того, как инбредная депрессия проходит (к 6–9-му поколению), частота появления особей с аномалиями зубов и/или мелкими размерами тела снижается, размеры в среднем восстанавливаются, но у отдельных особей усиливается манифестация аномальных признаков в строении зубов (Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2020). Постоянство количества зубов, а также компенсация стирания без их смены у Arvicolinae определяют отсутствие прямой связи упрощения зубов с размерами особи. Если такая связь и проявляется, то имеет вид синдромной аномалии, когда формируются угнетенные фенотипы с множеством отклонений от видовой нормы, а не только с редуцированными модулями зубов. Редукция же модулей щечных зубов у Arvicolinae может наблюдаться и у особей обычного и даже крупного размера (в пределах размаха изменчивости вида).

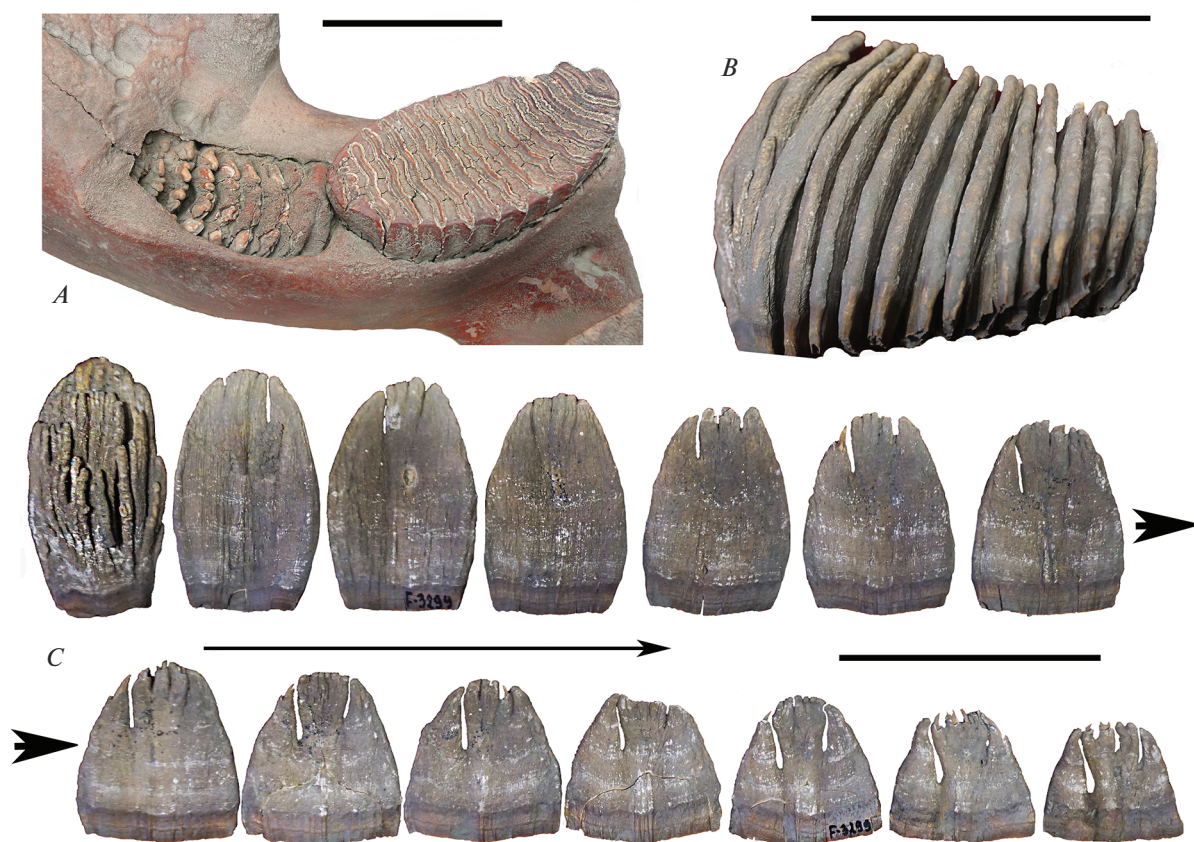


Рис. 4. Горизонтальная смена зубов у шерстистого мамонта: *A* — нижняя челюсть, образец F-4198: функционирующий m1, все пластины затронуты стиранием, и прорезающийся m2; *B* — “комплект” дентиново-эмалевых пластин, не соединенных цементом, непрорезавшегося m3 (вынут из альвеолы нижней челюсти F-3299), вид сбоку; *C* — те же пластины, разложенные в порядке положения в зубе (без последних мелких пластин, рассыпавшихся на фрагменты), вид спереди. Масштаб 10 см.

При этом при близкородственном скрещивании первой стадией модульной редукции является отделение модуля от основной части коронки за счет разрыва эмалевого соединения основных структурных элементов зуба (у полевок они называются призмами). Лишь спустя несколько поколений появляются особи, у которых модуль, подвергающийся редукции, вообще не сформирован (Markova et al., 2020, Fig. 3). У хоботных нет “необходимости” проходить стадию отделения, поскольку зубные пластины изначально (в альвеоле) не соединены друг с другом (лишь по мере прорезывания скрепляются цементом). Вероятно, эту особенность можно рассматривать как предрасположенность задних отделов зубов хоботных к редукции путем уменьшения количества сериально гомологичных элементов — пластин.

Таким образом, учитывая сходство морфогенеза зубов у грызунов и хоботных (Christensen et al., 2017), можно предполагать, что редукции элементов коронки щечных зубов у наиболее высоко специализированных растительноядных форм каждого из этих отрядов происходят в ре-

зультате сокращения длительности одной из морфогенетических стадий — стадии итеративной закладки сериально гомологичных элементов коронки. У хоботных эта стадия реализуется в постнатальном онтогенезе по мере износа одного зуба и закладки следующего. У полевок этот процесс полностью завершается в ходе эмбрионального развития (Jernvall et al., 2000).

Сравнение редукционных комплексов щечных зубов таких на первый взгляд не сравнимых групп млекопитающих как хоботные и полевки показывает, что потенциально могут редуцироваться элементы тех модулей зубов, которые в ходе эволюции усложнялись (рис. 5). У верхних зубов полевок упрощается задний модуль, а у нижних — передний. Наиболее отчетливо это прослеживается в переднем отделе m1 и заднем отделе M3, т.к. в большинстве линий Arvicolinae эти части зубного ряда усложняются в наибольшей степени. У хоботных упрощаются только задние модули. Таким образом, несмотря на значительные различия в строении жевательного аппарата у Proboscidea и Arvicolinae, общим является то, что

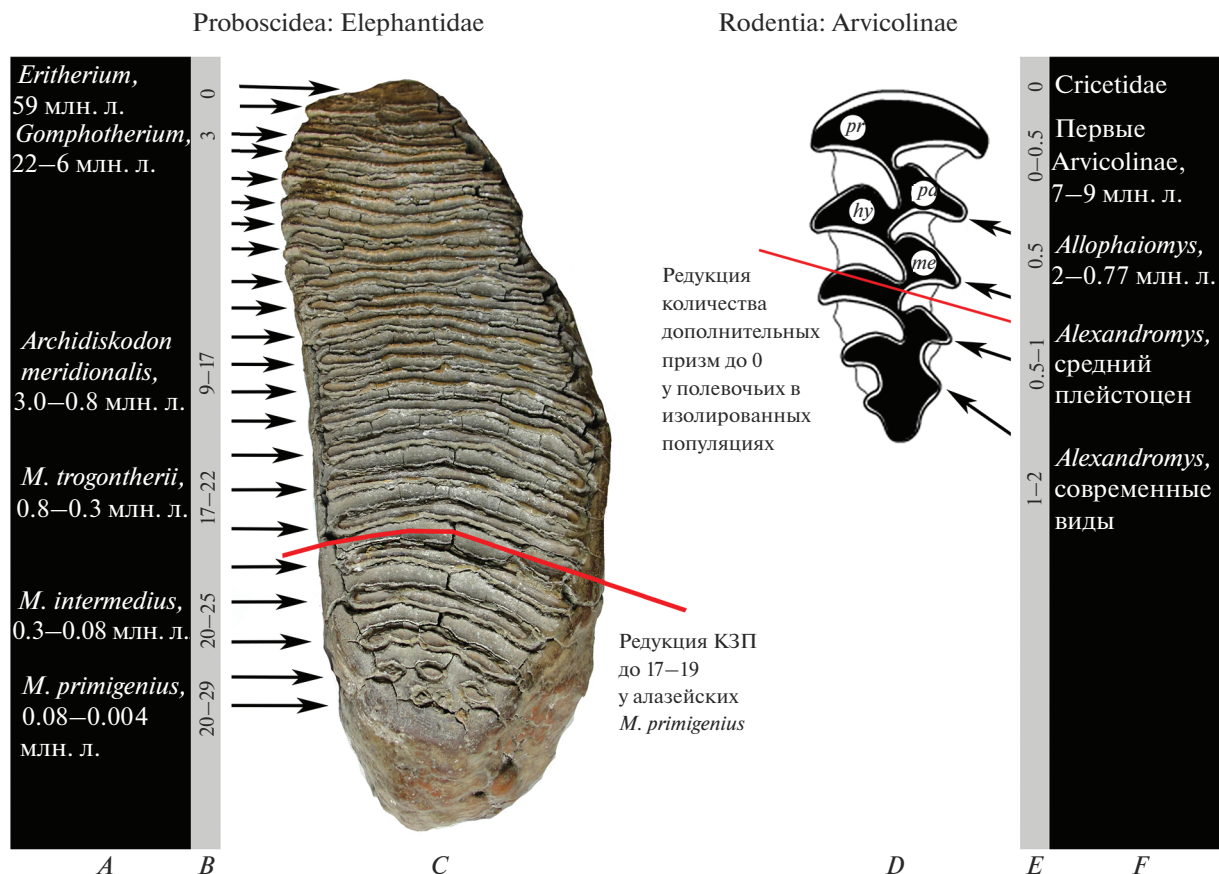


Рис. 5. Редукция элементов коронки М3, приобретенных в ходе филогенетической эволюции хоботных (А–С) и полеvoчьиx (D–F). А, F – этапы морфологической эволюции. В – количество лофов (пластин) от *Eritherium* до *M. primigenius*. С – левый М3 *M. primigenius* с 22 пластинами, образец F-416. D – максимально сложный левый М3 современной серой полевки (*Alexandromys oeconomicus* Pallas 1776). E – число сериально гомологичных пар дополнительных призм коронки зуба, формирующихся у полеvoчьиx в ходе фило- и эмбриогенеза после закладки основных призм, исторически гомологичных пара-, прото-, мета- и гипокону их хомякообразных предков. Стрелки – функциональные элементы коронки – лофы (пластины) и пары призм; *hy* – гипокон, *me* – метакон, *pa* – паракон, *pr* – протокон – исторически гомологичные элементы зубов на зубе полеvoчьиx (на зрелых зубах мамонтов не идентифицируемы, но могут быть прослежены у ранних хоботных с буно-лофодонтным типом коронки); красная сплошная линия – уровень наблюдаемых редукций. Изображения зубов приведены без учета масштаба, передние отделы зубов ориентированы вверх. КЗП – количество зубных пластин.

в условиях ограниченного пространства ресурсов у этих высокоспециализированных растительноядных форм происходит утрата дополнительных элементов коронки, которые были приобретены в ходе поддержанной отбором длительной эволюции. Редуцируются характерные для группы элементы усложнения – пластины (или лофы) у Elephantidae и пары призм (или треугольников жевательной поверхности) у Arvicolinae.

Редукционный комплекс как показатель направления отбора

В эволюции млекопитающих есть свидетельство того, что редукции сериально гомологичных элементов усложнения коронки могут быть адап-

тивны. Среди млекопитающих мелкого размера примером служит тенденция к упрощению М3 за счет заднего модуля при переходе к подземному образу жизни у *Ellobius* в подсемействе Arvicolinae (Абрамсон и др., 2009). При этом связи редукций зубов с размерами тела в этом подсемействе не прослеживается: размеры остаются мелкими, что адаптивно для полеvoчьиx как обитателей надземно-подземного яруса экосистем. У крупных млекопитающих отбор может способствовать как увеличению, так и уменьшению размеров тела.

Мелкие размеры средневековых коров были связаны с недокормом, а также содержанием в холодных сараях зимой. Это приводило к формированию захудалости; в России в XIX веке таких

коров называли “тасканками” и “горемычками”, т.к. по весне их приходилось вытаскивать из сараев на зеленя для отгуливания. Тем не менее в бедных крестьянских хозяйствах Русского Севера эти коровы не имели конкурентов, т.к. были исключительно приспособлены к местным условиям, жирность их молока была очень высока; завезенные сюда самые продуктивные породы через короткое время или погибали, или давали мяса и молока даже меньше, чем мелкая форма, при большем объеме поедаемого корма (Кравченко, 1963). При улучшении условий содержания они становились “бодрее”. Таким образом, даже в условиях домашних хозяйств животные испытывали давление отбора скорее на выживаемость (как и мамонты), чем на измельчание.

Современные миниатюрные породы крупного рогатого скота известны в разных частях мира. Некоторые из них традиционные (например, декстер в Ирландии, венчур в Керале, Индия), другие выведены специально ради минимизации затрат при получении молока и мяса или в декоративных целях. Дагомейский крупный рогатый скот относят к карликам, и его размеры также связывают с условиями содержания. Некоторые миниатюрные породы проявляют ахондроплазию (дварфизм): *Chondrodysplasia dwarfism*; заводчики отмечают, что большинство форм карликовости является результатом мутации генов. Обычно развитие карликовости приводит к снижению роста и различной степени деформации конечностей, суставов, головы и позвоночника; некоторые породы включают ряд других патологий организма, в т.ч. летальные (<http://miniature-cattle.com/graphics/bd-chondro-title1.png>). Карликовые формы домашних животных часто несут явные признаки дегенерации, закрепляемые при отборе, хорошо видимые в строении черепа и скелета. Эти жертвы искусственного отбора в природе не имели бы шансов на выживание.

Направленный процесс уменьшения или даже исчезновения талонида на $m3$ крупного рогатого скота отражает морфологические изменения, ведущие к формированию карликовых форм и связанные не с массовой патологией, а с реакцией редуционного комплекса на давление отбора в сторону уменьшения размеров. Патологичным становится стирание верхних оппозиционных зубов, но не само уменьшение. У *Vovidae* в каждой челюсти взрослого животного функционирует по 6 щечных зубов. Последними прорезаются и начинают функционировать $M3/m3$, завершающие зубные ряды. Именно $m3$ наиболее подвержен деформации, от редуции до исчезновения заднего элемента.

Ориентируясь на эти данные, мы видим, что редуция зубной системы проходит сходно у разных групп млекопитающих. Исходное для них

число зубов, 44, сейчас сохраняется лишь у примитивных представителей класса, у более высокоорганизованных оно редуцировано. У хоботных сначала редуционным комплексом сначала являлся зубной ряд. От предка хоботных меритерия *Moeritherium* C.W. Andrews 1901 эоцена-олигоцена Египта до настоящих слонов плейстоцена Палеарктики серьезные преобразования среды обитания, смена растительности и пищи вели сначала к редуции передних зубов: исчезли клыки, часть резцов и передние (первые) премоляры. Увеличивалось таксономическое разнообразие внутри группы. Постепенно происходили сокращение длины челюстных дуг и укорочение лицевого отдела черепа (Гарутт, 1977). Оставшиеся резцы увеличивались в размерах, образуя небольшие бивни, верхние и нижние. Первые признаки редуции зубного аппарата отмечены у бугорчато-зубых мастодонтов. Позже сохранившиеся у мастодонтов щечные зубы, увеличиваясь в размерах, уже не могли уместиться в челюстях одновременно и работали “секциями”, частью зубного ряда из 2–3 зубов, а еще позже действующие зубы мастодонтов (напр., *Choerolophodon*, *Tetralophodon*, *Anancus*) стали сменными и функционировали поочередно (Гарутт, 1977). При этом на фоне приспособления к меняющимся условиям жизни и питания (переход от мягкой сочной растительности к более грубому корму) отмечена тенденция к постоянному увеличению размеров тела, от базального *Eritherium* весом 5–6 кг до поздних *Mammuthus meridionalis* весом свыше 13 т (Larramendi, 2016). Одновременно в эволюции зубов шло постепенное увеличение высоты коронки и КЗП, увеличение толщины эмали зубов и т.д., т.е. усложнение их строения относительно зубов предковых форм. Пока условия жизни благоприятствовали, слоны и другие хоботные расселялись, расширяя ареал, набирали размеры и вес. К концу плейстоцена ареалы и число таксонов группы резко сократились, и в настоящее время слоны сохранились лишь как вымирающие реликты в Азии и Африке (Гарутт, 1977). При этом наибольшие преобразования слоны претерпевали в областях с меняющимися климатическими условиями (например, Евразия), тогда как в областях с относительно стабильными условиями (Африка) преобразования были менее значительными.

Формирование карликовых форм у слонов как показатель состояния среды

Севские мамонты, которые жили в конце ледникового, как и голоценовые мамонты с о-ва Врангеля, имели мелкие размеры. И для тех, и для других характерен “полный” набор пластин. О чем это может свидетельствовать?

Для представителей рода *Mammuthus* отмечено несколько тенденций в плейстоцене.

Первая тенденция. Изменение (уменьшение/увеличение) размеров представителей рода *Mammuthus* в среднем и позднем плейстоцене шло неоднократно и неравномерно: в Европе от МИС 16 до МИС 7 интенсивное уменьшение (основной показатель — ширина коронки), позднее изменения были разнонаправленными. Моляры мамонтов МИС 3 в среднем мельче, чем у таковых из МИС 7. При этом КЗП у последних (*M. intermedius*) было несколько меньше — 20–25 (Foronova, 2014, Table 1), тогда как у шерстистого мамонта последнего оледенения при моде 24 было максимум 29 пластин (Lister, 2022). Колебание размеров от этапа к этапу развития несколько сглаживает общую тенденцию, но не противоречит ей. Но даже в пределах одного возрастного диапазона размеры зубов мамонтов на разных территориях могут различаться (*ibid*). Алазейские мамонты представляют этап уменьшения размеров в термохрон МИС 5е. Деградация мерзлоты приводила к развитию термокарста, увеличению заболоченности, сокращению пригодных мест обитания, локальной изоляции. При этом летний рацион алазейских мамонтов нельзя назвать скудным, наоборот, он мог включать широкий спектр растений, в т.ч. сочных околотовных и водных. Но пространство ресурсов сужалось из-за развития заболоченных ландшафтов (Kirillova et al., 2020), приводя к уменьшению размеров мамонтов. Таким образом, важным в уменьшении/увеличении размеров мамонтов было соответствие не столько разделу плейстоцена, сколько стадии термохрона или криохрона.

Последующее увеличение моляров у мамонтов региона соответствует колебательной тенденции развития. К сожалению, обобщающей работы, сравнивающей размеры и морфологию моляров мамонта на разных этапах развития территории Северо-Востока России во второй половине плейстоцена, пока нет.

Вторая тенденция. Одним из направлений в четвертичном периоде эволюции мамонтов было уменьшение толщины эмали, за которым следовали увеличение частоты и уменьшение длины пластин зубов, а также последующее увеличение длины этих пластин. Эти морфологические изменения были вызваны значительными изменениями климатических условий в течение плейстоцена и сменой состава пищи. “Тонкоэмалевые” формы, вероятно, первыми осваивали новые адаптивные зоны и обеспечивали развитие группы в ходе основных эколого-климатических преобразований в сторону похолодания и засушливости. В криохроны эмаль зубов становилась более тонкой, тогда как в термохроны она утолщалась. Во вторую половину среднего и в позднем плейстоцене проявилась адаптивная радиация мамонтовых форм Евразии, когда роль “тонкоэ-

малевых адаптаций” в прогрессивном развитии линии была наиболее очевидной (Foronova, 2007).

Третья тенденция. Скорость уменьшения/увеличения размеров была, очевидно, разной не только для “популяций”, живущих в разных условиях, но и для разных отрезков плейстоцена. Быстрое изменение среды обитания вело к быстрому изменению, в данном случае, размеров организма. Соответственно, стабильная среда не вызывала быстрой реакции.

Четвертая тенденция. Уменьшение размеров у континентальных мамонтов на определенном этапе переходило в стадию формирования карликовости, которая сопровождалась морфологическими изменениями коронки МЗ. На пути дворифизации далее всех продвинулись алазейские и в меньшей степени агнадаррагские мамонты. Севские и врангелевские прошли еще меньший путь. Последние повторили историю агнадаррагских мамонтов, которые с повышением уровня моря и образованием пролива Ла-Манш оказались, как и врангелевские, на острове.

Для более ранней стадии развития линии слонов нами обнаружены признаки карликовости у более древнего *M. cf. intermedius* (образец F-1020). Насколько этот случай индивидуален или характеризует не сохранившуюся/пока не найденную серию, судить трудно. Однако, как известно, в геологической летописи сохраняются остатки самых характерных представителей флоры и фауны разных эпох, так что ожидаемы находки образцов со сходными характеристиками с той же или другой территорий.

Уменьшение размеров слонов на материке наиболее интенсивно проходило в термохроны среднего и позднего плейстоцена. То же известно для ряда других крупных растительноядных и хищных (Lister, 1989; Васильев, 2008; D'Ambrosia et al., 2017; Martin et al., 2018; Martin, Barboza, 2020; Marciszak et al., 2022). Изучение гораздо более древних, эоценовых и миоценовых, копытных показало, что независимо от действующего механизма уменьшение размеров тела связано с повышением температуры и может являться распространенным эволюционным ответом; то же указано для современных овец и оленей (D'Ambrosia et al., 2017). Корреляция тенденции к формированию карликовых форм с теплым временным интервалом показана на алазейских мамонтах (Kirillova et al., 2020). Этому не противоречат данные по МИС 7 мамонтов Западной Европы (Lister, 2023, Fig. 5). Несмотря на указание возраста морфологически сходных с ними агнадаррагских мамонтов как ледникового (Lister, Grün, 2015), это определение нельзя считать окончательным. Тем не менее, имея в виду основной алгоритм причины обсуждаемого процесса (сокращение пространства ресурсов), при тщатель-

Таблица 4. ЭПР-возраст зубов мамонта в местонахождении Агнадарраг

№ образца	Исходные даты, рассчитанные для глубины залегания 3 ± 1 м (Lister, Grün, 2015)		Даты, пересчитанные для глубины залегания 10 ± 1 м	
	сценарий 1*	сценарий 2**	сценарий 1*	сценарий 2**
902	100 ± 9	108 ± 10	131 ± 9	141 ± 10
903	81 ± 7	88 ± 8	106 ± 7	115 ± 8
904	82 ± 7	90 ± 8	107 ± 7	118 ± 8

Примечания. * Условия полностью закрытой системы без постседиментационного привноса радиоактивного U. ** Недавний привнос радиоактивного U.

ной реконструкции среды их обитания, возможно, такие условия будут найдены также для криохронов.

О генезисе и возрасте костеносных отложений местонахождения Aghnadarragh

Как отмечено выше, костеносная пачка 5 Агнадаррага, включающая относительно некрупные зубы мамонта с уменьшенным КЗП, отнесена к одному из холодных этапов конца МИС 5 или начала МИС 4 (Lister, Grün, 2015) и увязана с высокоплотными гравитационными потоками (микросели или оползни-сплывы), переоткладываявшими склоновые отложения на небольшое расстояние. Предполагалось также, что переотложение происходило в субаквальной обстановке — на береговом склоне и дне мелеющего озера во время дегляциации (McCabe et al., 1987). Относительно последнего можно высказать сомнение, поскольку в кровле песков подстилающей пачки 4 обнаружена псевдоморфоза по жильному льду, заполненная гравийно-галечным материалом пачки 5 (*ibid.*). Это со всей определенностью указывает, по крайней мере, на обсыхание исследуемого участка между накоплением пачек 4 и 5, а с большой вероятностью и на субаэральный генезис и самой костеносной пачки 5. Однако для целей нашего исследования подобные детали могут быть оставлены за пределами обсуждения. Важно, что костные остатки переотложены и по возрасту могут не соответствовать вмещающей толще.

Возраст костных остатков установлен по трем зубам методом ЭПР (ESR), по каждому из которых проведено 4–5 измерений. Результаты измерений по каждому образцу хорошо сходятся, что позволяет сделать наилучшую оценку возраста каждого зуба как среднее из всех измерений. Измерения по образцу № 902 показали систематически более высокие значения накопленной дозы радиации по сравнению с двумя другими (№ 903, 904), что может указывать на значимые различия в возрасте. Однако из-за отсутствия данных о местном радиоактивном фоне (образцы отбирали в конце 1980-х гг., и в настоящее время этой стенки карьера уже не существует) авторы вынуждены

делать расчет по двум крайним сценариям: системы, полностью закрытой для поступления изотопов урана, и системы с недавним поступлением тех количеств урана, которые были измерены в каждом зубе. Второй сценарий удревняет оценки возраста примерно на 10% (табл. 4).

Проанализировав данные, легшие в основу расчета ЭПР-дат, мы полагаем, что оценки возраста могут быть скорректированы за счет изменения принятой в расчетах глубины залегания. Глубина залегания значительно влияет на величину космической компоненты радиационного фона, а значит, и на расчетный возраст. На схеме строения разреза (рис. 3, 4 в (McCabe et al., 1987); рис. 1 в (Lister, Grün, 2015) костеносная пачка 5 залегает на глубинах от 8.5 до 11.5 м. В то же время в работе (Lister, Grün, 2015) при расчете ЭПР-возраста без дополнительных объяснений расчеты произведены для глубины 3 ± 1 м. На этой глубине космическая компонента радиации составляет около 140 мкГр/год — почти половину от общей интенсивности радиации (302 мкГр/год).

Глубина, которая используется при расчете ЭПР- и люминесцентных дат (принципы этих методов очень схожи), предполагается некоторой средней глубиной за “время жизни” (lifetime) образца. Очевидно, что в ходе геологической истории глубина залегания костеносного слоя менялась — преимущественно увеличивалась по мере накопления вышележащих слоев, но в отдельные периоды могла и уменьшаться за счет денудации поверхности. В частности, эрозионная граница существует между пачками 8 и 9 (McCabe et al., 1987); неизвестный по мощности слой отложений мог быть удален последним ледником, оставившим верхнюю морену. В последнюю ледниковую эпоху костеносная пачка вообще изолировалась от космического излучения мощной толщей льда. В эпохи, когда изучаемый участок располагался на дне водоема, пачка частично или полностью экранировалась толщей воды. Эффект каждого из этих геологических событий невозможно учесть количественно. Поскольку в значительной степени они взаимно компенсировались и современную глубину залегания можно принять в качестве

“прокси” средней глубины за время существования костеносного слоя — это обычное допущение для ЭПР и люминесцентного датирования (Vandenberghe, 2004).

Для определения величины космической компоненты радиации на глубине 10 м (середина слоя 5) мы использовали график из работы Vandenberghe, 2004 (рис. 3.24), рассчитанный по уравнению из (Prescott, Hutton, 1994) для условий, действительных для умеренных широт Северного полушария и небольшой высоты над уровнем моря. На глубине 10 м космическая радиация уменьшается вдвое по сравнению с глубиной 3 м и составляет 70 мкГр/год. Тогда общая интенсивность радиации снизится на 70 мкГр/год и составит 232 мкГр/год, т.е. уменьшится в 1.31 раза, а рассчитанные ЭПР-даты пропорционально возрастут. Результаты пересчета представлены в табл. 4.

Исходя из пересчитанных дат, возможный диапазон возраста зубов сдвигается на интервал 151–99 тыс. л. Поскольку в конце МИС 6 территория была покрыта ледником и приледниковыми водоемами (нижележащие пачки 3, 4 (McCabe et al., 1987)), нижнюю границу этого интервала можно сдвинуть на начало позднего плейстоцена и сузить интервал до 130–99 тыс. л.н., т.е. примерно до двух первых подстадий МИС 5 — земского межледникового (МИС 5e) и первой холодной подстадии (МИС 5d). Не в пользу формирования скопления костей во время земского межледникового говорит холодный облик спорово-пыльцевых спектров, полученных из “органических линз” внутри пачки 5, в т.ч. из линзы, содержащей бивень мамонта (Young, 1988 (по: Lister, Grün, 2015)). Поскольку линзы органогенного материала в описании пачки 5 не отмечены, по-видимому, имеются в виду линзы диамиктона, к которым были приурочены находки зубов и бивней мамонта (McCabe et al., 1987).

С нашей точки зрения, спорово-пыльцевые данные не исключают возможности формирования исходного скопления костей, по крайней мере, частично, в пределах земского межледникового (МИС 5e), поскольку в силу механизма накопления пачки 5 может иметь место несоответствие возраста самих костей и содержащих их отложений. Спорово-пыльцевые данные могут соответствовать отложениям времени дегляциации (конца МИС 6), на поверхности которых в последующее межледниковье скапливались остатки млекопитающих. Кроме того, минимальная разница дат между образцом 902 и образцами 903 и 904 составляет в рамках каждого отдельного сценария 5–9 тысяч лет (табл. 4), что указывает на значительную длительность накопления костных остатков. Нельзя исключить, что сформировавшаяся в МИС 5e популяция продолжала суще-

ствовать еще и в последующую прохладную фазу МИС 5d.

Таким образом, мы показали на примере зубов мамонтов с Северо-Востока России, что на уровне *Mammuthus cf. intermedius* конца среднего плейстоцена и *Mammuthus primigenius* начала позднего плейстоцена происходило появление измельчавших форм с редуцированным КЗП. В Западной Европе аналогами подобного процесса являются мамонты из местонахождения Агнадаппаг (Lister, 2022). Обнаружение зубов с данными признаками не является спорадическим, а приурочено к определенным регионам Евразии, так что, скорее всего, мы имеем дело с остатками мамонтов, вставших на путь формирования карликовости на континенте. Вероятно, из-за ограниченности времени, когда происходило сокращение пространства ресурсов, на данных территориях настоящие карликовые формы не появились (Kirillova et al., 2020). Однако для того, чтобы установить время существования животных с относительно небольшими зубами с сокращенным КЗП (т.е. косвенными признаками карликовости), требуется критическое отношение к получаемым геохронометрическим данным и их сопоставление с анализом стратиграфического, тафономического и палеоэкологического контекстов. Согласно использованным нами данным, находки зубов с косвенными признаками этого процесса относятся к стадии потепления.

Можно ли рассматривать каждую находку мелкого МЗ с редуцированным КЗП как незавершенную попытку возникновения карликовости? По-видимому, да, но сказать, был ли этот признак случайным или общим, генетически закрепленным у некоей группы мамонтов, нельзя, пока не будут обнаружены серии подобных образцов. Как и Листер (Lister, Grün, 2018), мы не можем уверенно сказать, перешли ли рассматриваемые мамонты на эволюционный уровень становления карликовой формы (табл. 1, III). Однако полагать, что уменьшение КЗП является проявлением чисто экофенотипической пластичности (Lister, 2021), тоже нет оснований. Если бы зубная система хоботных обладала потенциалом к проявлению фенотипической пластичности путем сокращения КЗП, вряд ли аномалии зубной системы (в значительном числе случаев затрагивающие именно задние отделы зубов) были бы столь распространены у представителей этой группы. В частности, анализ аномалий зубной системы и изменчивости современных слонов рода *Elephas* показал, что фенотипическая пластичность прослеживается по таким признакам, как частота пластин и размеры коронки, но не КЗП (Roth, 1989).

Для того чтобы однозначно определить, каков был механизм проявления наблюдаемых эффектов (изменение генетической структуры популяции,

обратимые или необратимые изменения нормы реакции), данных геологической летописи недостаточно. Однако на основании вышеизложенного и с учетом четкого понимания уровней рассмотрения карликовости (табл. 1) мы имеем право выдвигать гипотезы с целью их проверки в будущем. Наиболее перспективной, на наш взгляд, является гипотеза о том, что обсуждаемые особенности мелких и полукарликовых особей могли соответствовать популяционному уровню проявления начальных стадий процесса (табл. 1, II). Несмотря на то, что изучение популяционных процессов на примере ископаемых крупных млекопитающих — чрезвычайно трудно осуществимая задача из-за неполноты геологической летописи, накопление и систематизация новых данных, а также совершенствование методов датирования позволяют, на наш взгляд, приблизиться к ее решению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы провели исследование мелких зубов мамонтов с привлечением материалов по другим группам, благодаря чему показано сходство эволюции сложно построенных зубов у представителей разных групп млекопитающих; выявили применимость к ним понятия Зубова (1966) о редуционном комплексе. На основании этого проиллюстрировали процесс утраты элементов на МЗ слонов и полевоочных и показали, что наиболее существенному упрощению (редукции) подвергались те элементы зубов, которые в ходе эволюции усложнялись путем многократного добавления сериально гомологичных элементов коронки. Помимо этого предложили критерий разделения просто мелких и полукарликовых мамонтов. Именно утрата задних пластин указывает на начавшийся, но не законченный процесс формирования карликовой формы у континентальных мамонтов.

Зубная система хоботных достигла высокой степени редукции. В филогенезе она сначала шла по пути уменьшения числа зубов, а затем по пути одновременного функционирования оставшихся щечных зубов. Представленные нами результаты показывают, что для рода *Mammuthus* у щечных зубов редуционным комплексом являются не только вышеперечисленные признаки и размеры коронки, но и КЗП. Редуционные процессы затрагивали задние пластины и задние части коронок в целом.

Редукция КЗП МЗ слонов обусловлена спецификой строения щечных зубов (пачка эмалево-дентиновых пластин, соединенных цементом), их горизонтальной сменой и приспособлением к уменьшению размеров альвеол/челюстей благодаря задней части зуба — своеобразной лаборатории природных экспериментов у хоботных. Подобные редуционные комплексы, связанные с

изменением числа элементов зубов, известны у человека, крупного рогатого скота, некоторых видов грызунов. У высоко специализированных растительноядных форм в пределах семейства Elephantidae и подсемейства Arvicolinae редукция затрагивает прежде всего те элементы зубного ряда, которые усложнялись на уровне предковых форм путем добавления элементов коронки, т.е. у полукарликовых мамонтов подобные редукции можно рассматривать как утрату эволюционных достижений тех предковых форм, которые приобрели сложную коронку зубов с большим КЗП.

Размеры зубов у алазейских континентальных мамонтов незначительно отличаются от таковых у островных *M. primigenius vrangeliensis*, *M. exilis* и *M. lamarmorai*. Находки, особенно серийные, разного геологического возраста из разных регионов подтверждают закономерность процесса, причиной которого было сокращение пространства ресурсов, возникновение “островного эффекта на континенте”. Процесс формирования карликовости — функция времени только в смысле продолжительности процесса, но не конкретного временного интервала. Прежде всего, это функция пространства ресурсов.

Мы полагаем, что в этом процессе уменьшение КЗП у мамонтов подключалось к общему уменьшению размеров, когда давление отбора и скорость редукции становились значительными и резервы “бесконфликтного” уменьшения были исчерпаны. Эволюция вида напрямую связана с эволюцией экосистемы. При быстром изменении среды происходит и быстрое изменение экосистем, проявляющееся в их деградации и фрагментации. Наиболее интенсивные преобразования за короткий срок происходили в относительно короткие межледниковья. При этом свидетельств обратного хода развития (увеличение размеров зубов и КЗП в них) на побережье Восточно-Сибирского моря пока не обнаружено: полукарликовые мамонты на континенте вымирали, как и карликовые на островах, эволюционный процесс в сторону формирования карликов не завершался видообразованием.

На основании имеющихся радиоуглеродных датировок, наиболее вероятным сценарием могло быть обитание алазейских мамонтов в географической изоляции в термохрон МИС 5е. Серийное ¹⁴С датирование зубов мамонта с побережья Восточно-Сибирского моря позволит проверить, существовал ли временной hiatus между полукарликами и средне- крупноразмерными экземплярами. Но это уже выходит за рамки данной работы. Проверить предположение и пролить свет на дальнейшую историю алазейских мамонтов помогут новые материалы и исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ф.К. Шидловскому и С.Ф. Колесникову за предоставленные для изучения материалы, М.М. Певзнер за обсуждение геологической части рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа частично финансирована в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. проекта 122011900166-9 (В.В. Титов), ГЗ ИЭРиЖ УрО РАН, проект 122021000094-3 (Е.А. Маркова) и темы госзадания ИГ РАН FMGE-2019-0005 (А.В. Панин).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Тесаков А.С., Банникова А.А., 2009. Надвидовые родственные связи в подсемействе полевоочьих (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae): неожиданный результат анализа ядерных генов // Молекулярная биология. Т. 43. № 5. С. 897–909.
- Боевский Г.Г., Мащенко Е.Н., 2014. Систематическое положение “суольского” мамонта (*Mammuthus*, Proboscidea) // Наука и образование. № 2. С. 48–54.
- БМЭ, Большая Медицинская Энциклопедия, 1979. Под ред. Б.В. Петровского, 3-е издание. Т. 10. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://bmz.org/index.php>
- Вангенгейм Э.А., 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогенных отложений Севера Восточной Сибири (по фауне млекопитающих) // Труды геологического института АН СССР. Вып. 48. М.: Изд-во АН СССР. 183 с.
- Васильев С.К., 2008. Бизоны (*Bison priscus* Vojanus, 1827) позднего плейстоцена ю-в Западной Сибири // Археология, этнография и антропология Евразии. № 2. С. 34–56.
- Верецагин Н.К., 1977. Берелёхское “кладбище” мамонтов // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 72. С. 5–50.
- Гарутт В.Е., 1977. Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе // Труды зоологического института АН СССР. Т. 73: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Л.: Наука. С. 3–36.
- Гарутт В.Е., Форонова И.В., 1976. Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Институт геологии и геофизики СО АН СССР, Новосибирск. 35 с.
- Гарутт В.Е., Аверьянов А.О., Вартанян С.Л., 1993. О систематическом положении голоценовой популяции мамонтов *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) острова Врангеля (Северо-Восток Сибири) // Доклады академии наук. Т. 332. № 6. С. 799–801.
- Громов В.И., 1929. Мелкий мамонт. Природа. № 3. С. 262.
- Дуброво И.А., 1960. Древние слоны СССР // Труды палеонтологического института. Т. 85. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. 83 с.
- Зубов А.А., 1966. К выделению новой области в системе антропологии (принципы этнической одонтологии) // Вопросы общей этнографии и антропологии. № 1. С. 2–13.
- Косинцев П.А., Бобковская Н.Е., Бородин А.В., Зиновьев Е.В., Некрасов А.Е., Трофимова С.С., 2004. Трогонтериевый слон нижнего Иртыша. Екатеринбург: Волот. 260 с.
- Кравченко Н.А., 1963. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозиздат (Учебники и учеб. пособия для высших сельскохозяйственных учебных заведений). 212 с.
- Николаев В.И., Кузнецова Т.В., Алексеев А.О., Ди Маттео А., Мащенко Е.Н., Паломбо М.Р., Якумин П., 2011. Предварительные результаты изотопных и геохимических исследований позднеплейстоценовых мамонтов северной Якутии // Известия РАН. Серия географическая. № 2. С. 78–88.
- Млекопитающие России: систематико-географический справочник, 2012. Под ред. Павлинова И.Я. и Лисовского А.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Agenbroad L.D., 2009. *Mammuthus exilis* from the California Channel Islands: height, mass, and geologic age // Damiani C.C., Garcelon D.K. (eds): Proc. of 15th 7th California Islands. Symposium, 15–19. Institute for Wildlife Studies, Arcata, CA.
- Agenbroad L.D., Morris D., Roth L., 1999. Pygmy mammoths *Mammuthus exilis* from Channel Islands National Park, California (USA) // Deinsea. № 6. P. 89–102.
- Begumu S., Miah A.G., Mobarak H., Chowdhury A., Jemy A., Salma U., 2015. Identification and characterization of dwarf cattle available in Dinajpur district // Asian Journal of Medical and Biological Research. № 1 (3). P. 380–386.
- Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Milá B., Walkden P. et al., 2021. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nature Ecology & Evolution. V. 5. P. 768–786.
- Boegheim I.J.M., Leegwater P.A.J., van Lith H.A., Back W., 2017. Current insights into the molecular genetic basis of dwarfism in livestock // The Veterinary Journal. V. 224. P. 64–75.
- Bronk Ramsey C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates // Radiocarbon. № 51. P. 337–360.
- Brown M.B., Wells E., 2020. Skeletal dysplasia-like syndromes in wild giraffe // BMC Res Notes 13, 569(2020). <https://doi.org/10.1186/s13104-020-05403-9>
- Bryson R.A., Agenbroad L.D., McEnaney DeWall K., 2010. Paleoclimate modeling and paleoenvironmental interpretations for three instances of island dwelling mammoths // Quaternary International. V. 217. P. 6–9.
- Cho S.-W., Lee H.-A., Cai J., Lee M.-J., Kim J.-Y., Ohshima H., Jung H.-S., 2007. The primary enamel knot determines the position of the first buccal cusp in developing mice molars // Differentiation. V. 75 (5). P. 441–451. Chondrodysplasia dwarfism in miniature cattle. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://miniature-cattle.com/graphics/bd-chondro-title1.png>
- Christensen M., Di-Poi N., Asher R., Holzenberger M., Jernvall J., 2017. Super-Sizing Teeth – from Mice to Elephants // Mechanisms of development. V. 145. P. 1–20.
- Cranbrook E., Payne J., Leh Ch. M.U., 2007. Origin of the *Elephas maximus* L. elephants of Borneo // The Sarawak Museum Journal. № 63 (New Series № 84). P. 95–125.
- Crockford S.J., 2008. In island syndrome, does the hormone phenotype of founders determine life history

- traits and body size of descendants? Hormone phenotypes & island syndrome. Unpublished manuscript, on file at the Dept. of Anthropology, University of Victoria, British Columbia. P. 2–39.
- D'Ambrosia A.R., Clyde W.C., Fricke H.C., Gingerich P.D., Abels H.A., 2017. Repetitive mammalian dwarfing during ancient greenhouse warming events // *Science advances*. V. 3. e1601430
- Fejfar O., Heinrich W.D., Kordos L., Maul L.C., 2011. Microtoid cricetids and the early history of arvicolids (Mammalia, Rodentia) // *Palaeontologia Electronica*. V. 14 (27A). 38 p.
- Flacke G.L., Decher J., 2019. *Choeropsis liberiensis* (Artiodactyla: Hippopotamidae) // *Mammalian Species*. V. 51. № 982. P. 100–118.
- Foronova I.V., 2007. Thin-enamel dental specialization in mammoth evolution: an example of direction selection // *Quaternary International*. V. 169–170. P. 95–104.
- Foronova I.V., 2014. Mammoths of the Molodova V Paleolithic site (Dniester Basin): the case of dental thin-enamel specialization and paleoecological adaptation // *Quaternary International*. V. 326–327. P. 235–242.
- Foronova I.V., Zudin A.N., 1999. The structure of the lineage *Archidiskodon*–*Mammuthus* in Eurasia and peculiarities of its evolution // Haynes G., Klimovitz J., Reumer J.W.F. (eds): *Mammoths and the Mammoth Fauna: Studies of Extinct Ecosystems*, Deinsea. V. 9. P. 103–118.
- Foster J., 1964. The evolution of mammals on islands // *Nature*. V. 202. № 4929. P. 234–235.
- Gould G.C., MacFadden B.J., 2004. Gigantism, dwarfism, and Cope's rule: nothing in evolution makes sense without a phylogeny // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. T. 285. P. 219–237. — ссылка в Табл. 1.
- Grubb P., Groves C.P., Dudley J.P., Shoshani J., 2000. Living African elephants belong to two species: *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) and *Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900) // *Elephant*. V. 2. № 4. P. 1–4.
- Herridge V.L., 2010. Dwarf Elephants on Mediterranean Islands: A Natural Experiment in Parallel Evolution. PhD Thesis, 2 vols. University College London. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://discovery.ucl.ac.uk/id/eprint/133456/>
- Herridge V.L., Lister A.M., 2012. Extreme insular dwarfism evolved in a mammoth // *Proc. of the Royal Society B, Biological Sciences*. V. 279. P. 3193–3200.
- Jernvall J., Keranen S.V.E., Thesleff I., 2000. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography // *Proc. of the National Academy of Sciences USA*. V. 97. P. 14444–14448.
- Karl H.-V., 2019. Reduced or absent hypoconulids of lower third molar in dwarf cattle in Central Germany (13th/14th century) // 7th meeting of the ICAZ Animal Palaeopathology Working Group (APWG) Beautiful Anomalies Department of Archaeology, Institute of History and Archaeology University of Tartu Estonia 23–26 May 2019.
- Karl H.-V., 2020. Archäozoologische Analyse der Tierknochenreste von der Wysburg bei Weisbach, Saale-Orla-Kreis // Wysburg und Saalburg, Zwei spätmittelalterliche Kleinburgen am oberen Saalelauf im östlichen Thüringer Schiefergebirge. Langenweissbach. S. 95–132.
- Khudaverdyan A. Yu., 2016. A dwarfism skull: excavated on the site of the Late Bronze Age and Early Iron Age cemetery at Artsvakar (Armenia) // *Journal of Paleopathology (Italy)*. T. 26. № 2–3. P. 93–104.
- Kirillova I.V., 2009. Unusual tooth pathology in mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Yakutia // *Rus. J. Theriol.* V. 16 (1). P. 29–36.
- Kirillova I.V., Shidlovskiy F.K., Titov V.V., 2012. Kastykhtakh mammoth from Taimyr (Russia) // *Quaternary International*. V. 276–277. P. 269–277.
- Kirillova I.V., Borisova O.K., Chernova O.F., van Kolfschoten T., van der Lubbe J.H.J.L. et al., 2020. 'Semi-dwarf' woolly mammoths from the East Siberian Sea coast, continental Russia // *Boreas*. V. 49. P. 269–285.
- Kozawa L.H., Mishima H., Suzuki K., Ferguson M.W.J., 2001. Dental formula of elephant by the development of tooth germ // Cavarretta G., Gioia P., Mussi M., Palombo M.R. (Eds), *The World of Elephants: Rome: CNR – Consiglio Nazionale delle Ricerche*. P. 639–642.
- Larramendi A., 2016. Shoulder height, body mass, and shape of proboscideans // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 61. № 3. P. 537–574.
- Lister A.M., 1989. Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the Last Interglacial // *Nature*. V. 342. P. 539–542.
- Lister A.M., 2021. Phenotypic plasticity in the fossil record // Pfennig, D.W. (Ed.), *Phenotypic Plasticity and Evolution: Causes, Consequences, Controversies*. CRC Press, Boca Raton, FL. P. 267–297.
- Lister A.M., 2022. Mammoth evolution in the late Middle Pleistocene: The *Mammuthus trogontherii*–*primigenius* transition in Europe // *Quaternary Science Reviews*. V. 294. Paper 107693. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107693>
- Lister A.M., Joysey K.A., 1992. Scaling effects in elephant dental evolution – the example of Eurasian *Mammuthus*. In: *Structure, Function and Evolution of Teeth*. Editors: P. Smith, E. Tchernov. P. 185–213.
- Lister A.M., Grün R., 2015. Mammoth and musk ox ESR-dated to the early midlandian at Aghnadarragh, county Antrim, Northern Ireland, and the age of the fermanagh stadial // *Geological Journal*. V. 50. P. 306–320.
- Maglio V.J., 1972. Evolution of mastication in the Elephantidae // *Evolution*. V. 26. P. 638–658.
- Maglio V.J., 1973. Origin and evolution of the Elephantidae // *Transactions of the American Philosophical Society*. V. 63. P. 1–149.
- Marciszak A., Ivanoff D.V., Semenov Y.A., Talamo S., Ridush B., Stupak A., Yanish Y., Kovalchuk O., 2022. The Quaternary lions of Ukraine and a trend of decreasing size in *Panthera spelaea* // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 30. P. 109–135. <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09635-3>
- Markova E.A., 2014. Assessment of tooth complexity in Arvicolines (Rodentia): a morphotype ranking approach // *Biology Bulletin*. V. 41. P. 589–600.
- Markova E., Smirnov N., 2018. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: A study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 125. P. 777–793.
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartaviseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V. et al., 2019. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in

- disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Journal of Mammalian Evolution. V. 26. P. 267–282.
- Markova E., Bobretsov A., Borodin A., Rakitin S., Sibiryakov P. et al., 2020. The effects of population bottlenecks on dental phenotype in extant arvicoline rodents: implications for studies of the quaternary fossil record // Quaternary Science Reviews. V. 228. 106045.
- Martin J.M., Mead J.I., Barboza P.S., 2018. Bison body size and climate change // Ecology and Evolution. P. 1–11.
- Martin J.M., Barboza P.S., 2020. Thermal biology and growth of bison (*Bison bison*) along the Great Plains: examining four theories of endotherm body size // Ecosphere. V. 11 (7): e03176. 13 p.
- Maschenko E.N., Gablina S.S., Tesakov A.S., Simakova A.N., 2006. The Sevska woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) site in Russia: Taphonomic, biological and behavioral interpretations // Quaternary International. № 142–143. P. 147–165.
- McCabe A.M., Coope G.R., Gennard D.E., Doughty P., 1987. Freshwater organic deposits and stratified sediments between Early and Late Midlandian (Devensian) till sheets at Aghnadarragh, County Antrim, N. Ireland // Journal of Quaternary Science. V. 2. P. 11–33.
- Mol D., Reumer J.W.F., de Vos J., Cleveringa P., 1999. On remains of a very small (female) woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*, from Western Europe // Reumer, J.W.F. de Vos, J. (Eds), Official Conference Papers, 2nd International Mammoth Conference, May 16–20, 1999. Abstracts. P. 42–44.
- Mook W.G., Streurman H.J., 1983. Physical and chemical aspects of radiocarbon dating // PACT Publication. V. 8. P. 31–55.
- Mook W.G., van der Plicht J., 1999. Reporting ^{14}C activities and concentrations // Radiocarbon. V. 41. P. 227–239.
- Orr N., Back W., Gu J., Leegwater P., Govindarajan P., Conroy J. et al., 2010. Genome-wide SNP association-based localization of a dwarfism gene in Friesian dwarf horses // Animal Genetics. 2010; 41 Suppl 2:2–7. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02091.x>
- Ouden N., Den N., Reumer J.W.F., Van Den Hoek Ostende L.W., 2012. Did mammoth end up a lilliput? Temporal body size trends in Late Pleistocene Mammoths, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) inferred from dental data // Quaternary International. V. 255. P. 53–58.
- Palombo M.-R., 2001. Endemic elephants of the Mediterranean Islands: Knowledge, problems and perspectives // Proc. of the 1st International Congress of the World of Elephants, Rome, Italy, 6–20 October 2001. P. 486–491.
- Palombo M.-R., 2009. Body size structure of Pleistocene mammalian communities: what support is there for the “island rule”? // Integrative Zoology. V. 4. P. 341–356.
- Palombo M.R., Ferretti M.P., Pillola G.L., Chiappini L., 2012. A reappraisal of the dwarfed mammoth *Mammuthus lamarmorai* (Major, 1883) from Gonnese (south-western Sardinia, Italy) // Quaternary International. V. 255. P. 158–170.
- Prescott J.R., Hutton J.T., 1994. Cosmic ray contributions to dose rates for luminescence and ESR dating: large depths and long-term time variations // Radiation Measurements. V. 23. P. 497–500.
- Reig O.A., 1977. A proposed unified nomenclature for the enameled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia) // Journal of Zoology. V. 181. P. 227–241.
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G. et al., 2013. IntCal 13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 050,000 years cal BP // Radiocarbon. V. 55. P. 1869–1887.
- Reumer J.W.F., Mol D., de Vos J., 2002. The Wrangel dwarf mammoths were no island endemics // Waldren W.H., Ensenyat J.A. (Eds). World Islands in Prehistory // International Insular Investigations. V. Deia International Conference of Prehistory. British Archaeological Reports. International Series. V. 1095. P. 415–419.
- Rohland N., Reich D., Mallick S., Meyer M., Green R.E., Georgiadis N.J., Roca A.L., Hofreiter M., 2010. Genomic DNA Sequences from Mastodon and Woolly Mammoth Reveal Deep Speciation of Forest and Savanna Elephants // PLoS Biol 8(12): e1000564. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000564>
- Roth V.L., 1989. Fabricational noise in elephant dentitions // Paleobiology. V. 15. № 2. P. 165–179.
- Scarborough M.E., 2022. Extreme Body Size Variation in Pleistocene Dwarf Elephants from the Sicula-Maltese Palaeoarchipelago: Disentangling the Causes in Time and Space // Quaternary. V. 5. Paper 17. BMC Res Notes 13, 569(2020) <https://doi.org/10.1186/s13104-020-05403-9>
- Shoshani J., 1996. Skeletal and other basic anatomical features of elephants // Shoshani J, Tassy P. (eds). The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives. Oxford: Oxford University Press. P. 9–20.
- Shoshani J., Walter R.C., Abraha M., Berhe S., Tassy P., Sanders W.J., Marchant G.H., Libsekal Y., Ghirmai T., Zinner D., 2006. A proboscidean from the late Oligocene of Eritrea, a “missing link” between early Elephantiformes and Elephantimorpha, and biogeographic implications. Proc Natl Acad Sci U S A. Nov 14. V. 103(46). P. 17296–17301.
- de Silva S., Weerathunga U.S., Kumara T.V., 2014. Morphometrics of a wild Asian elephant exhibiting disproportionate dwarfism // PeerJ PrePrints. CC-BY 4.0 Open Access. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.234v1>
- Slon V., Nagar Y., Kupermana T., HersHKovitz I., 2011. Case of Dwarfism from Byzantine City Rehovot-in-the-Negev, Israel // International Journal of Osteoarchaeology. V. 23. P. 573–589.
- Stock C., Furlong E.L., 1928. The Pleistocene elephants of Santa Rosa island. California // Science. V. 68 (1754). P. 140–141.
- Tikhonov A., Agenbroad L., Vartanyan S., 2003. Comparative analysis of the mammoth populations on Wrangel Island and the Channel Islands // Deinsea. № 9. P. 415–420.
- Vandenberghe D., 2004. Investigation of the optically stimulated luminescence dating method for application to young geological sediments. PhD Thesis. Ghent University. 357 p.
- van der Geer A.A.E., 2021. Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental. John Wiley & Sons Ltd. Published by John Wiley & Sons Ltd. 545 p.

- van der Geer A.A.E., van den Bergh G.D., Lyras G.A., Prasetyo U.W., Due R.A., et al., 2016. The effect of area and isolation on insular dwarf proboscideans // *Journal of Biogeography*. T. 43. P. 1656–1666.
- van der Plicht J., Wijma S., Aerts A.T., Pertuisot M.H., Meijer H.A.J., 2000. The Groningen AMS facility: status report // *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*. V. 172. P. 58–65.
- van Valen L.M., 1994. Serial homology: the crests and cusps of mammalian teeth // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 38 (3/4). P. 145–158.
- Waters-Rist A.L., Hoogland M.L.P., 2013. Osteological evidence of short-limbed dwarfism in a nineteenth century Dutch family: Achondroplasia or hypochondroplasia // *International Journal of Paleopathology*. № 3(4). DOI: 10.1016 / j.ijpp.2013.08.004
- Young P., 1988. A palaeoecological study of some early Midlandian deposits at Aghnadarragh, Co. Antrim. Unpublished M.Sc. Thesis, Queen's University, Belfast.
- Ziegler R., 2001. An extraordinary small mammoth (*Mammuthus primigenius*) from SW Germany // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Series B. Geologie und Paläontologie*. V. 300. P. 1–41.

ON SMALL CONTINENTAL MAMMOTHS AND DWARFISM

I. V. Kirillova^{1, *}, E. A. Markova^{2, **}, A. V. Panin^{1, ***}, J. van der Plicht^{3, ****}, V. V. Titov^{4, *****}

¹*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetnyi Lane, Bldg 29, Moscow, 119017 Russia*

²*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 202, 8 Marta Str., Ekaterinburg, 620144 Russia*

³*Center for Isotope Research, Groningen University, Nijenborgh 46, Groningen 9747 AG, The Netherlands*

⁴*Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Chekhov Str., Bldg 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: emrk@yandex.ru

***e-mail: a.v.panin@yandex.ru

****e-mail: j.van.der.plicht@rug.nl

*****e-mail: vvtitov@yandex.ru

In the evolution of proboscideans, the appearance of dwarf and semi-dwarf forms occurred repeatedly, in different territories and at different times, due to a lack of resources caused by geographic isolation on islands and by landscape isolation on the mainland. Despite a significant amount of information on the insular forms of mammoths and elephants, the question of the relationship between a decrease in body size and morphological changes in the dental system remains a matter of debate. Some data show that dwarfism was accompanied by a decreasing number of plates (lophs) and by tooth enamel thickening. Other data show that changes in the dental system on the islands indicate that the number of plates could either decrease or remain unchanged, or even increase. Taking into account the importance of the number of plates as a diagnostic feature in the species identification of proboscidean taxa and the lack of a consensus on the stability of the trend towards a decrease in the number of plates from large continental ancestors to insular dwarf descendants, we (1) summarize the data on the records of small tooth-mammoths of the genus *Mammuthus* with a reduced number of plates in sites across northern Eurasia, (2) provide new radiocarbon dates, and (3) consider the number of plates as a possible sign of dwarfization in continental mammoths. The small teeth of the last generation of *M. primigenius* from the coastal part of northeastern Siberia and a comparison with data from other regions show that the posterior sections of mammoth cheek teeth are the most variable and represent a reduction complex. For the woolly mammoth, reduction primarily affects that part of the crown which became more complex by the gradually increasing number of plates during the phyletic evolution in the Middle to Late Pleistocene. The rapid loss of the evolutionary achievements through reduction is not a unique feature of woolly mammoth teeth. This has been observed in other mammals as well. Similar reduction complexes are observed for the cheek teeth of proboscideans and rodents of the subfamily Arvicolinae, as is shown by a decrease in the number of serially homologous crown elements: plates in proboscideans and pairs of prisms in voles. A comparison of the number of plates with the size of the teeth of *M. primigenius* suggests that a decrease in the number of dental plates, while retaining other specific features of the tooth, can be used as a criterion for separating semi-dwarf and small specimens of the woolly mammoth. The largest decrease in size of mainland mammoths is observed during warming periods, which also showed significant transformations of landscapes in a reduction of available resources.

Keywords: proboscidean, tooth, reduction complex, palaeo-environment