

**Адаптации шерстистого мамонта
Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)
к условиям обитания в ледниковом периоде**

Г. Г. БОЕСКОРОВ¹, Е. Н. МАЩЕНКО², В. В. ПЛОТНИКОВ³, М. В. ЩЕЛЧКОВА⁴,
А. В. ПРОТОПОПОВ³, Н. Г. СОЛОМОНОВ^{4,5}

¹ *Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН
677980, Якутск, просп. Ленина, 39
E-mail: gboeskorov@mail.ru*

² *Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
117647, Москва, ул. Профсоюзная, 123
E-mail: ev.mash@mail.ru*

³ *Отдел изучения мамонтовой фауны Академии наук Республики Саха (Якутия)
677007, Якутск, просп. Ленина, 33
E-mail: a.protopopov@mail.ru*

⁴ *Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова
677016, Якутск, ул. Беллинского, 58
E-mail: mar-shchelchkova@yandex.ru*

⁵ *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677980, Якутск, просп. Ленина, 41
E-mail: anufri@ibpk.ysn.ru*

Статья поступила 21.12.15

Принята к печати 20.01.16

АННОТАЦИЯ

Представлен анализ имеющихся данных о различных адаптациях шерстистого мамонта к криоаридным условиям ледникового периода. *M. primigenius* обладал комплексом специфических анатомо-морфологических (густая длинная трехъярусная шерсть, маленькие уши, короткий хвост, жировой “горб”, “капюшонное” расширение на хоботе, широкие подошвы ног) и физиологических (пониженная чувствительность к холоду, своеобразный липидный обмен) идиоадаптаций, обеспечивавших благополучное существование и широкое распространение данного вида в Северной Голарктике в течение длительного времени. Современные данные позволяют считать, что шерстистый мамонт являлся высокоспециализированным видом мамонтового биома.

Ключевые слова: шерстистый мамонт, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), адаптации, плейстоцен, криоаридный климат.

Успешное существование животных в конкретных условиях природной среды определяется комплексом специфических морфо-физиологических и биохимических адаптаций, являющихся результатом длительной эволюции.

В состав мамонтовой фауны Северной Евразии второй половины плейстоцена, или ледникового периода, входил ряд крупных млекопитающих, впоследствии вымерших на этой территории, – шерстистый мамонт, шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* Blum., 1799, лошади *Equus* spp., бизон *Bison priscus* Voj., 1827, овцебык *Ovibos pallantis* Ham.-Smith, 1827 и др. Наиболее примечательны первые два вида, имеющие южное происхождение, современные родственные виды которых обитают в тропической зоне. Морфологические особенности шерстистого носорога рассмотрены нами в отдельной работе [Боесков, 2012]. Эколого-морфологические особенности мамонта обсуждались в некоторых работах [Garutt, 1964; Верещагин, 1979; Kubiak, 1982; Верещагин, Тихонов, 1990; Guthrie, 1990], однако они основывались на изучении весьма ограниченного материала. Результаты исследований находок мамонтов последних десятилетий освещались преимущественно в зоолого-палеонтологической литературе, в которой зачастую не придавалось большого значения экологическим адаптациям этого вида. В связи с этим в данной публикации мы постарались обобщить последние данные по различным адаптациям мамонта.

Феномен обитания крупного слона в северных широтах Голарктики в ледниковом периоде до сих пор полностью не объяснен. В настоящее время такие крупные животные могут существовать только в тропическом климате при исключительном обилии растительных ресурсов, а не на заснеженных просторах Арктики и Субарктики со скудной для таких гигантских фитофагов кормовой базой. Известно, что предки мамонтов, слоны-архидискодонты, распространились на север Евразии еще в конце плиоцена – начале плейстоцена, когда климат там был достаточно теплым, умеренным. Их потомки – слоны мамонтовой линии – смогли приспособиться к прогрессивному похолоданию и иссушению климата, характерным для плейстоцена в Северном полушарии. В условиях чередования оледенений и межледниковий эти животные эволюционировали, сформировав к концу среднего плейстоцена (около 250 тыс. лет назад) шерстистого мамонта [Garutt, 1964;

Верещагин, 1979; Lister, Bahn, 2007]. Климатические условия на севере Евразии во время обитания *M. primigenius* являлись весьма суровыми, криоаридными. В позднем плейстоцене здесь доминировали открытые ландшафты тундрового, лесотундрового типов и холодных степей, или “тундро-степей” [Величко, 1973; Юрцев, 1981; Томская, 2000].

Первые исследователи, изучавшие остатки мамонтов в Сибири, не допускали возможности обитания этих хоботных в холодных климатических условиях. П. Паллас, например, ошибочно считал, что климат на данной территории в период обитания мамонтов и носорогов был теплым; позднее он объяснял наличие подобных находок принесением трупов животных водами “Всемирного потопа” из южных регионов [Garutt, 1964]. При исследовании трупа мамонта Адамса, найденного в 1799 г. в дельте р. Лены, впервые показано, что мамонт, в отличие от современных слонов, имел густой шерстный покров [Garutt, 1964], что долгое время рассматривалось в качестве единственного приспособления *M. primigenius* к холодному климату. Впоследствии изучение новых находок трупов мамонтов с применением современных инструментальных методов исследования и привлечением специалистов разного профиля позволило выявить и другие адаптационные особенности этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами изучены морфологические особенности останков мамонтов, найденных на территории Якутии за последние 20 лет: Ляховский [Лазарев и др., 2001; Лазарев, 2008], Максунуохский [Боесков и др., 2006; Лазарев, 2008; Репин и др., 2003], Юкагирский [Боесков и др., 2007] мамонты; Оймьяконский [Боесков и др., 2007; Мащенко и др., 2013], Хромской [Мащенко и др., 2012б] детеныши мамонта; мамонт Юка подросткового возраста [Мащенко и др., 2012а; Boeskorov et al., 2014]. Г. Г. Боесковым в музее Усть-Ленского заповедника (пос. Тикси) впервые изучен фрагмент каудальной части шкуры взрослого мамонта с хвостом, найденный в 2002 г. на о-ве Большой Ляховский, близ мыса Шалаурова. Некоторые структуры тела изу-

чены нами повторно на ранее описанном трупе Киргилыхского детеныша мамонта, остатке трупа Санга-Юрхского мамонта и скелете мамонта Адамса (Зоологический музей РАН, г. Санкт-Петербург).

При исследовании трупов мамонтов использованы классические зоологические и зоотехнические методы измерения крупных млекопитающих.

Для сравнения изучен ряд размерных особенностей индийского слона (*Elephas maximus* L., 1758) на домашних слонах в Таиланде (2012 и 2013 гг.; $n = 10$) и на музейных чучелах, выставленных в Зоологическом музее (г. Санкт-Петербург) и в Музее естественной истории г. Пекин, Китай ($n = 2$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общие размеры и форма тела и головы.

Опираясь на экогеографическое правило Бергмана, можно предположить, что мамонты, обитавшие в условиях холодного климата северных широт, были крупнее современных слонов. Так считали некоторые специалисты по хоботным [Sikes, 1971]. Это справедливо в отношении гигантского трогонтериевого мамонта *Mammuthus trogontherii* (Pohlig, 1889), жившего в раннем и среднем плейстоцене. Более поздний шерстистый мамонт не имел столь крупных размеров. Высота в холке взрослых самцов *M. primigenius* с территории Якутии и Таймыра варьирует от 250 см до 308 см [Garutt, 1964; Верещагин, Тихонов, 1990; Боескоров и др., 2007] и приближается к таковой самцов индийских слонов, 250–320 см [Shoshani, Eisenberg, 1982]. Высота в холке самцов африканских слонов *Loxodonta africana* (Blum., 1797) намного больше, 310–442 см [Sikes, 1971].

Длина тела взрослых самцов мамонтов, измеренная на смонтированных скелетах от переднего края предчелюстных костей до первого хвостового позвонка, составляет 370–414 см [Верещагин, Тихонов, 1990]. Сопоставление с современными слонами затруднительно, так как у них длина тела измерялась от основания хвоста до кончика хобота. У самцов индийского слона длина тела вместе с хоботом варьирует от 550 до 650 см [Shoshani, Eisenberg, 1982], а у африканского

саваннового слона – от 700 до 730 см [Sikes, 1971]. Если вычесть из этих показателей длину хобота, которая достигает 150–200 см [Rasmussen, 2006], то у самцов *E. maximus* длина тела от переднего края головы до основания хвоста составит приблизительно 350–450 см, а у африканского слона – 500–550 см. Измерения музейных чучел и домашних слонов в Таиланде показали, что длина тела взрослых самцов индийских слонов несколько меньше расчетной величины – 313–388 см ($M = 344,8$ см; $n = 6$). Однако можно констатировать, что по размерам тела шерстистый мамонт был более сходен с индийским слонем. По индексам формата и быстрорастворимости мамонты являлись более мобильными, чем современные слоны [Верещагин, Тихонов, 1990].

У *M. primigenius* голова имеет относительно крупные размеры, что обусловлено развитием крупных бивней. Длина головы мамонта от роострума до затылка составляет приблизительно 50 % от высоты в холке, а у африканского слона – около 40 % [Верещагин, Тихонов, 1990].

Шерстистый мамонт, очевидно, не был исключительно массивным. Дж. Шошани и Д. Моль вычислили, что Юкагирский мамонт (взрослый самец), имея высоту в холке около 280 см, весил 4000–5000 кг [Боескоров и др., 2007]. Этот показатель близок к минимальному весу взрослых самцов современных слонов: индийский – 5000–5500 кг [Shoshani, Eisenberg, 1982], африканский саванновый – 4700–6000 кг [Laursen, Bekoff, 1978].

Подшвы ног. Площадь опоры тела имеет для животных важнейшее приспособительное значение. Она определяет особенности передвижения по поверхности грунта и непосредственно связана с условиями обитания. Подшвы ног мамонтов отличались крупными размерами. На передних ногах взрослых особей подошва достигала в длину и ширину 44 × 40 см (Хатангский мамонт) и 42 × 50 см (Юкагирский мамонт), а на задних – 46 × 50 см (мамонт Адамса), 49 × 40 см (Хатангский мамонт). Дж. Шошани установил, что поверхность подошвы Юкагирского мамонта на 13,5 % больше средней площади подошвы африканского слона [Боескоров и др., 2007].

Мамонты отличались относительно небольшой нагрузкой на площадь опоры, что, очевидно, облегчало их передвижение по снегу и вязкому грунту. Например, у Хатангского самца она составляла 663,2 г/см² [Верещагин, Тихонов, 1990]. Для сравнения, у шерстистого носорога нагрузка на 1 см² опорной поверхности стоп была около 1807 г [Боесков, 2012], а у современного зубра *Bison bonasus* L. – 1000–1300 г. Мамонты, по всей видимости, отличались большой мобильностью и способностью преодолевать различные преграды – их остатки в Восточной Сибири и на Аляске находят от низменностей до предгорий и водоразделов [Верещагин, 1979; Guthrie, 1990; Лазарев, 2008].

Шерстный покров. Мамонт обладал длинной (до 1 м), густой, трехъярусной шерстью: наиболее многочисленны пуховые волосы, сомкнутые в густую подпушь, более редки длинные остевые и направляющие волосы, придающие ворс шерсти. Волосы росли в коже одиночно [Верещагин, Тихонов, 1990; Чернова и др., 2015] и имели сальные железы (см. ниже).

Некоторые исследователи обнаруживали в волосах мамонта сердцевинный канал, другие – нет [Верещагин, Тихонов, 1990]. Как известно, этот канал в волосах достигает наибольшей толщины у зверей, живущих в холодном климате, например, у северного оленя. По последним данным только некоторые из направляющих волос мамонта имеют фрагментарную сердцевину, в большинстве волос она отсутствует и не влияет на их теплозащитные свойства. Основной адаптацией кожного покрова мамонта к обитанию в холодных условиях служили сложная дифференциация волосяного покрова, рекордная длина и толщина волос всех категорий, а также пышная и высокая подпушь из волнистого пуха [Чернова и др., 2015]. Длинные густые волосы мамонта образовывали подобие “юбки”, доходившей почти до земли и закрывавшей брюхо, бока и верхние части ног, как у яка *Bos grunniens* (L., 1766), у которого такое образование предохраняет от пронизывающего ветра и служит подстилкой при лежках и сне на снегу [Соломонов и др., 1980]. Возможно, для мамонтов оно имело сходное значение.

Кожа и кожные железы. Толстая кожа с жировой прослойкой играет важную роль в теплоизоляции, а также служит защитой от хищников. Современные слоны имеют очень толстую кожу, до 30 мм толщиной [Sikes, 1971; Shoshani, Eisenberg, 1982]. У взрослого мамонта толщина кожи была не меньше, варьируя в разных местах тела от 9 до 27–30 мм [Garutt, 1964; наши данные].

Д. Моль впервые обнаружил у мамонта височную железу [Боесков и др., 2007]. Она характерна для современных слонов и активно функционирует у них в период гона. Основная функция этой железы – выделение жидкого секрета, состав которого сообщает другим слонам о физиологическом состоянии данной особи и играет важную роль в коммуникации как внутри группы, так и между особями из разных групп. Можно предположить, что и у мамонтов секрет височной железы играл аналогичную роль в социальном поведении.

Современные слоны не имеют сальных и потовых желез [Sikes, 1971; Shoshani, Eisenberg, 1982]. Ранние исследователи, изучавшие кожу мамонтов, не обнаруживали в ней сальных желез [Шило и др., 1983; Верещагин, Тихонов, 1990; и др.]. Отсутствие их у мамонта выглядело парадоксальным, так как кожное сало у млекопитающих смазывает стержни волос, предохраняя их от высыхания или чрезмерного намокания. Поэтому трудно представить мамонта с длинными волосами, которые бы не “смазывались” секретом сальных желез. Намокание и обледенение шерсти в условиях переменчивых погодных условий в конце плейстоцена и начале голоцена рассматривались даже в качестве одной из причин вымирания мамонтов [Верещагин, 1979]. Вероятнее всего, обнаружению сальных желез препятствовала иссушенность многих образцов кожи мамонтов. В конце концов эта загадка разрешилась – на образце кожи Максунухского мамонта, остатки которого изъяли из мерзлоты, обнаружены сальные железы [Репин и др., 2003].

Коренные зубы мамонта с высокой коронкой и многочисленными тонкими дентино-эмалевыми пластинами были хорошо приспособлены для пережевывания грубого раститель-

ного корма. Отмечено, что во время последнего сартан-висконсинского оледенения, когда установился наиболее холодный и сухой климат и, очевидно, травянистая растительность стала более сухой и жесткой, на зубах мамонтов увеличилось количество пластин [Верещагин, 1979; Lister, Bahn, 2007], и жевательная поверхность зуба стала похожей на “терку”. Современные слоны, питающиеся сочной растительностью, имеют более редкие жевательные пластины на коренных зубах.

Бивни у современных слонов полого изогнуты, заостренные концы направлены вперед, что позволяет использовать их как оружие при защите и нападении, для подрывания корней деревьев и их валке при питании листвой, рытье земли в поисках воды и минерального питания и при маркировке территории [Sikes, 1971; Shoshani, Eisenberg, 1982]. Мамонты отличаются от слонов в среднем более крупными размерами и изогнутостью бивней [Garutt, 1964; Kubiak, 1982; Верещагин, Тихонов, 1990]. У взрослых самцов концы бивней сходятся на близкое расстояние или даже перекрещиваются (рис. 1).

Давно отмечено, что многие функции бивней слонов были недоступны для мамонтов

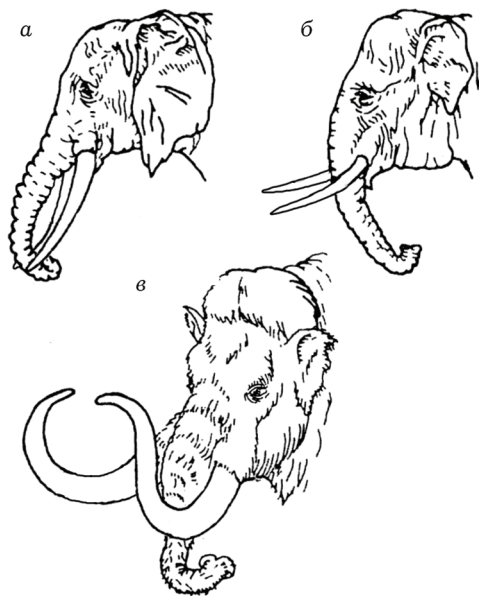


Рис. 1. Форма головы и бивней: а – африканский слон, б – индийский слон, в – шерстистый мамонт

[Garutt, 1964; Верещагин, Тихонов, 1990]. Е. Пфиценмайер [Garutt, 1964] предположил, что мамонты использовали свои спиралевидно изогнутые бивни для раскапывания травы из-под снега. Эту идею поддерживали и впоследствии. Доказательством последнего рассматривалась часто обнаруживаемая “стертая зона” на бивнях мамонта [Garutt, 1964]. Однако по нашим наблюдениям округлым предметом (каковым является бивень мамонта) разгрести снег весьма затруднительно. По данным Н. К. Верещагина, стачивание бивней у мамонтов начиналось еще в младенческом возрасте, когда они не могли достать до горизонтальной поверхности грунта коротенькими бивнями. Предполагается, что молодые мамонты использовали свои маленькие бивни для обдирания коры деревьев и “зона стирания”, разработанная в юношеском возрасте, перемещалась в процессе роста бивня на его спинковую поверхность и так консервировалась [Верещагин, 1977; Верещагин, Тихонов, 1990]. По-видимому, боковые поверхности бивней у мамонтов стачивались также в течение жизни при соприкосновении с различными предметами, а не при целенаправленном “разгребании снега”. Бивни не являлись бесполезными для взрослых мамонтов. По аналогии со слонами считается, что они были турнирным оружием для самцов, демонстрационным органом в социальном поведении, оружием защиты и нападения, которым нельзя наносить колющие удары, но можно использовать для сотрясающих ударов. Возможно, мамонты во время пастбы и отдыха опирались бивнями о землю, переноса на них вес своей головы – этим также может объясняться наличие стертости на бивнях [Lister, Bahn, 2007].

Хобот у слонов имеет много функций: он служит для дыхания, обоняния, осязания, помогает при питье и еде. Благодаря сложной системе мускулов и сухожилий этот орган обладает большой подвижностью и силой. У африканского слона хобот оканчивается двумя отростками, дорсальным и вентральным, у индийского – только одним, дорсальным [Sikes, 1971; Shoshani, Eisenberg, 1982]. Несомненно, и для мамонтов хобот играл чрезвычайно важную роль, выполняя те же функции, что и для слонов. На сохранившихся

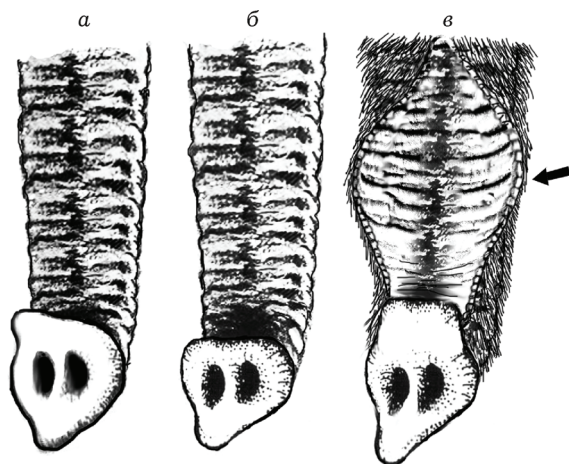


Рис. 2. Особенности строения хобота: а – африканский слон, б – индийский слон, в – шерстистый мамонт. Стрелкой показано латеральное расширение

ся концевых частях хоботов мамонтов (Колымский, Элфи, Киргиляхский, Юка) отмечено, что дорсальный отросток длиннее и мощнее, чем у современных слонов, а вентральный отросток расширен в виде “губы” лопатовидной формы. Судя по более развитым и более длинным отросткам конца хобота, мамонты лучше могли захватывать и собирать траву, ветки и листья, чем слоны [Garutt, 1964; Верещагин, Тихонов, 1990; Guthrie, 1990; Плотников и др., 2015] (рис. 2, в).

Данных о длине хобота у слонов мало. По Л. Расмуссену [Rasmussen, 2006] хобот самки индийского слона достигал длины 150 см, а у двух взрослых африканских слонов (самца и самки) он составлял 180 см. Измеренная нами длина хобота у взрослых самцов *E. taxitius* – 160–186 см ($M = 172,3$ см; $n = 6$), а у самок короче, 135–160 см ($M = 145$ см; $n = 4$). Сопоставимых данных по длине хобота у мамонтов нет, так как ни на одном трупе взрослого мамонта они полностью не сохранились. У Хатангского самца длина сохранившейся центральной части хобота составляет около 120 см [Верещагин, Тихонов, 1990]. Хобот взрослой самки Санга-Юряхского мамонта обладает длиной 136 см, однако на нем нет концевой части с пальцеобразным отростком, т. е. он был на 10–15 см длиннее, очевидно, достигая до 145–150 см. По-видимому, мамонты имели хобот примерно такой же длины, как и современные слоны, тем более, что этот орган выполнял для них такую же функцию. Судя по палеолитическим изображениям мамонтов, их хобот, как и у слонов, доставал до поверхности земли (рис. 3).

Р. Д. Гатри [Guthrie, 1990] первым обратил внимание на то, что на концевой части хобота Колымского мамонта имеется поперечное двустороннее расширение. Он предпо-

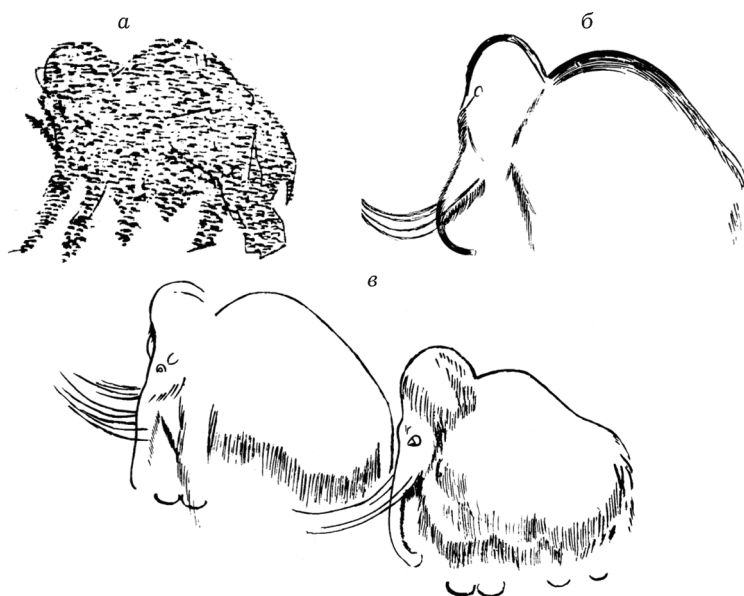


Рис. 3. Палеолитические изображения “горбатых” мамонтов: а – Каповая пещера, Урал, Россия; б – пещера Рубикон, Франция; в – пещера Фон-де-Гом, Франция [Верещагин, Тихонов, 1990]

Размеры ушей шерстистого мамонта и слонов

Промеры, см	Шерстистый мамонт						
	Якутия				Украина	Африканский слон	Индийский слон
	Ленский мамонт, ad ♂ ¹	Хатангский мамонт, ad ♂ ²	Ляховский мамонт, ad-subad	Юкагирский мамонт, ad ♂ ⁴	Старуньский мамонт, ad ♂ ¹		
Высота	38 ¹ 36 ²	33	30 ³	30,7	37	120–150 ⁶ До 133 ⁴	65–85 ⁸
Расстояние между передне-задними краями	17 ¹ 15 ²	16	Ок. 10 ³	17,5	17,5	До 90 ⁶	–
Площадь поверхности одного уха, см ²	Ок. 450*	Ок. 350	Ок. 300*	537,25	–	До 11 970 ⁴ 8712 ⁷	2614 ⁷

* – Вычислено нами; ¹ – Garutt, 1964; ² – Верещагин, Тихонов, 1990; ³ – Лазарев и др., 2001; ⁴ – Боевсков и др., 2007; ⁵ – Walker et al., 1968; ⁶ – Sikes, 1971; ⁷ – Narasimhan, 2008; ⁸ – Lekagul, McNealey, 1977.

жил, что это образование служило для за-
гребания снега в целях утоления жажды зи-
мой.

Нами при изучении Киргилыхского дете-
ныша мамонта и мамонта Юки подтвержде-
но наличие расширения на хоботе в виде
“капюшона” [Плотников и др., 2015] (см.
рис. 2, в). В расправленном состоянии оно из-
меняет форму поперечного сечения хобота с
овального на эллипсоидное. Расширение ла-
терально обрамлено складками кожи с уча-
стками мускулатуры, увеличивающими по-
перечный диаметр хобота.

Данная морфологическая особенность отли-
чает *M. primigenius* от *L. africana* и *E. tax-
imus*. Поперечное сечение хобота слонов на
всем протяжении жизни остается овальным.
Возможно, во время сильных морозов расши-
рение служило мамонту для согревания кон-
чика хобота, лишённого шерсти – при спира-
левидном закручивании хобота его кончик по-
падал в складки расширения [Плотников и др.,
2015]. Однако главной функцией “капюшон-
ного” расширения хобота мамонта, очевидно,
было разгребание снега на зимних пастбищах
и загребание его для утоления жажды.

Уши. Современные слоны, обитающие в
тропическом климате, отличаются большими

размерами ушей, в особенности африканский
саванновый слон (см. рис. 1; табл. 1). Уши с
большой площадью поверхности и развитой
системой кровоснабжения являются важным
термо-регуляционным органом. Установлено,
что африканский слон в жаркую погоду, по-
стоянно совершая обмахивающие движения
ушами, как веером, способен обеспечить пе-
ренос до 100 % избыточного тепла [Phillips,
Heath, 1992; Narasimhan, 2008].

Исследование сохранившихся ушных ра-
ковин Ленского, Старуньского и Хатангско-
го мамонтов показало, что они имеют неболь-
шие размеры, в несколько раз меньше, чем
у современных слонов (см. рис. 1, в) [Вер-
ещагин, Тихонов, 1990; Garutt, 1964; Kubiak,
1982]. Изученные нами уши Ляховского и
Юкагирского мамонтов подтверждают это
заключение: высота уха взрослого мамонта
составила от 30 до 38 см, расстояние между
передне-задними краями ушей – 10–17,5 см
при общей площади одного уха от 300 до
540 см² (см. табл. 1), что в 5–8 раз меньше,
чем у индийского слона, и в 16–40 раз мень-
ше, чем у африканского. Маленькие разме-
ры ушей мамонта являются приспособлени-
ем к жизни в холодном арктическом клима-
те. Спрятанные под толстым слоем волос,

они, несомненно, предохраняли животное от больших потерь тепла во время сильных морозов.

Жировой горб. Некоторые палеонтологи [Garutt, 1964], основываясь на рисунках палеолитических художников, считали, что мамонты могли накапливать жир на холке в виде жирового горба, наподобие быков-зебу или верблюдов.

Исследования трупов Березовского и Таймырского мамонтов показали, что толщина подкожного жира у них достигает 8–9 см, и он достаточно равномерно покрывал тело животных, а не концентрировался в одном месте, что привело к отрицанию жирового горба у мамонта [Garutt, 1964; Kubiak, 1982]. Предполагалось, что бугор на спине у мамонтов мог быть следствием развития мощных мускулов или большой гривы на холке [Верещагин, Тихонов, 1990].

При компьютерно-томографических исследованиях Оймяконского детеныша мамонта на дорсальной части его тела, под кожей, впервые обнаружили значительные жировые отложения (до 70 мм толщиной), локализованные от заднего края основания черепа до области холки [Боескоров и др., 2007]. Сходное жировое образование найдено в области шеи детеныша мамонта Любы, причем отмечалось, что здесь накапливался энергетически емкий бурый жир [Fisher et al., 2012]. Большое количество жира обнаружено в области холки Сопкаргинского мамонта [Mashchenko et al., 2014]. Таким образом, мамонты могли избирательно накапливать жировые отложения в области шеи и холки, выполнявшие роль энергетического запаса [Боескоров и др., 2007; Мащенко и др., 2013]. Это способствовало переживанию неблагоприятных зимних условий, дефицита пищи и воды. Этим мамонт радикально отличается от современных слонов, имеющих равномерно распределенную на боковой и брюшной поверхности тела подкожную жировую ткань толщиной до 4 см. Таким образом, изображения “горбатых” мамонтов палеолитическими художниками, очевидно, верно отражали действительность.

Хвост. До сих пор обсуждались размеры только одного сохранившегося хвоста взрослого мамонта – Березовского. Исключитель-

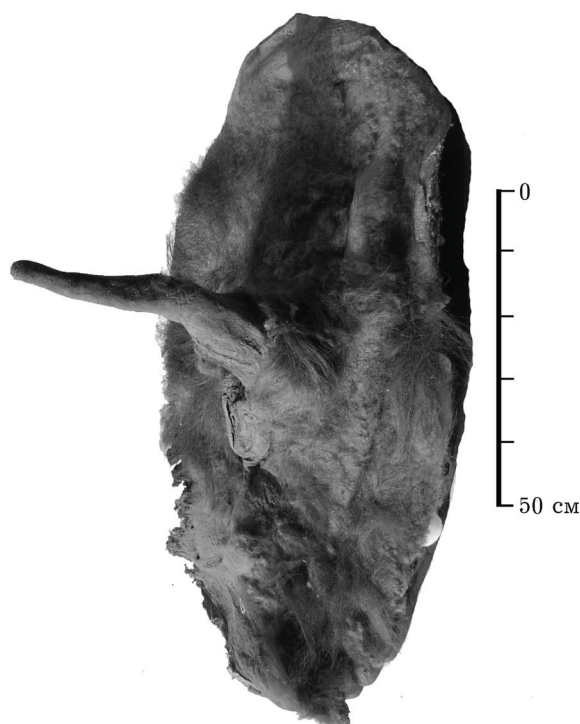


Рис. 4. Хвост мамонта с о-ва Большой Ляховский

но короткий хвост этой особи (35–36 см) в несколько раз короче, чем у современных слонов [Garutt, 1964; Kubiak, 1982; Верещагин, Тихонов, 1990]. Длина хвоста мамонта Юки (6–11 лет) всего около 19 см, что тоже намного меньше, чем у детенышей слонов аналогичного возраста [Мащенко и др., 2012].

Нами исследован до сих пор не описанный хвост взрослого мамонта, сохранившийся вместе с куском шкуры (рис. 4).

Длина хвоста от края анального отверстия до конца составляет 37 см. Он имеет конусообразную форму, окружность у основания 37 см, в середине 15 см, на расстоянии 1 см от конца – 8 см. Хвост, по-видимому, был полностью покрыт мягкими волосами; на его конце имелась кисточка из длинных жестких черных волос, длина одного из которых 16 см. Толщина кожи вокруг хвоста 20–25 мм.

Хвост у современных слонов играет большую роль. Достигая длины 1,5 м (табл. 2), он имеет на конце кисть очень жестких и толстых волос (рис. 5, а, б). Такой хвост эффективно используется для отгона жалящих на-

Длина хвоста у шерстистого мамонта и слонов

Промеры, см	Шерстистый мамонт		Африканский слон	Индийский слон
	Р. Березовка, Березовский мамонт, ad ♂	Остров Большой Ляховский, ad*		
Длина от анального отверстия до конца (без волос)	35 ¹ 36 ²	37	100–130 ³ Самцы 130–150 (140) Самки 110–130 (120)	100–150 ³ 120–150 ⁴

* – Наши данные; ¹ – Garutt, 1964; ² – Верещагин, Тихонов, 1990; ³ – Walker et al., 1968; ⁴ – Shoshani, Eisenberg, 1982.

секомых с бедер и промежности. Детеныши слонов держатся хоботом за хвост матери при передвижениях [Sikes, 1971; Shoshani, Eisenberg, 1982].

У современных слонов хвост состоит из 24–33 позвонков [Garutt, 1964; Lister, Bahn, 2007]. Укорочение длины хвоста мамонтов шло за счет сокращения числа позвонков (20–22) и укорочения их тел [Верещагин, Тихонов, 1990; Garutt, 1964]. Таким образом, получено еще два свидетельства того, что мамонты по сравнению со слонами были короткохвосты. Укорочение хвоста и уменьшение размеров ушей – приспособления к холодному климату, уменьшающие теплоотдачу за счет уменьшения относительной пло-

щади поверхности тела. Данные особенности отражают экологическое правило Аллена.

Особенности питания. Индийские слоны преимущественно питаются травой; они также в некоторых количествах поедают кору, корни, листья, цветы и плоды разнообразных растений. Африканский саванновый слон питается преимущественно листьями, ветвями, побегами, корой и корнями деревьев и кустарников и разнотравьем. В среднем взрослый *E. maximus* поедает в день около 150 кг растительности [Shoshani, Eisenberg, 1982], а *L. africana* – 225 кг [Sikes, 1971]. Остатки содержимого желудков мамонтов и анализ их экскрементов позволил установить,

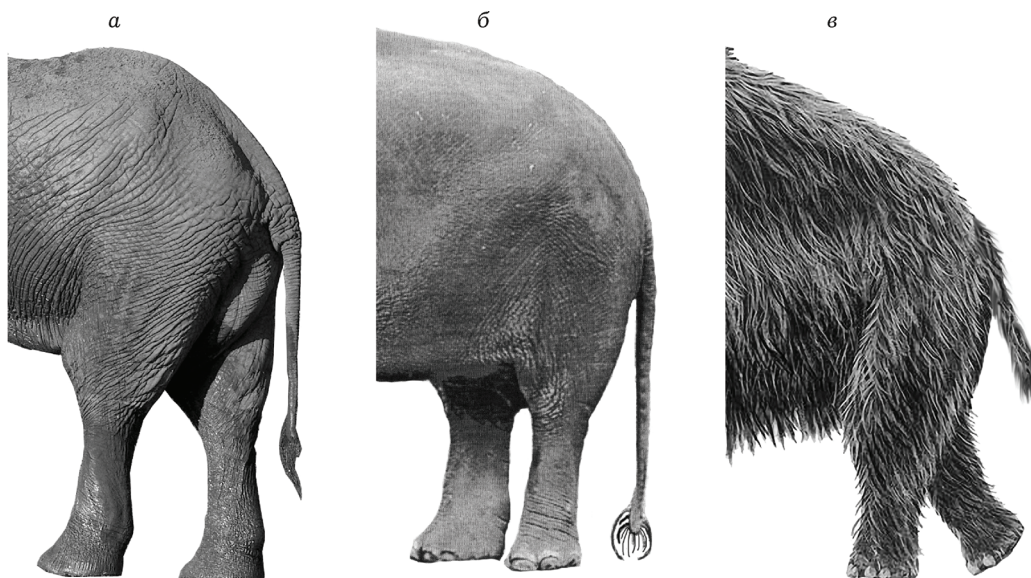


Рис. 5. Особенности хвостов: а – африканский слон, б – индийский слон, в – шерстистый мамонт

что мамонты, как и индийские слоны, в основном были травоядными, а также поедали листья и ветки кустарников. В их рационе отмечено много малопитательных и грубых кормов: мхи, ветки лиственницы и сосны, кора деревьев [Томская, 2000]. Среди остатков Шандринского мамонта, найденного в 1971 г. на севере Якутии, обнаружен замороженный желудочно-кишечный тракт с содержимым, единый монолит общим весом более 300 кг [Юдичев, Аверихин, 1982; Лазарев, 2008]. Остатки полупереваренной пищи в этом монолите составляли не менее 150–200 кг, что может дать представление о суточном объеме потребления корма мамонтом.

Установлено, что детеныш мамонта Люба поедал экскременты взрослых мамонтов [Fisher et al., 2012]. У детенышей современных слонов копрофагия является способом приобретения микрофлоры кишечника, необходимой для расщепления целлюлозы клеточных стенок растений [Leggett, 2004]. Очевидно, копрофагия могла быть адаптацией и для детенышей мамонта в целях развития пищеварительной микробиоты. Исследования содержимого желудочно-кишечного тракта Юкагирского мамонта показало, что он также потреблял экскременты других мамонтов [van Geel et al., 2008]. Копрофагия у взрослых мамонтов могла быть адаптивным явлением в условиях дефицита растительных кормов в арктических экосистемах.

Рост у детенышей мамонта отличался ускоренными по сравнению с современными слонами темпами. Подобная особенность в развитии, очевидно, являлась адаптацией к короткому лету и экстремально холодному климату ледникового периода [Мащенко и др., 2012].

Генетическая основа криоадаптированности мамонтов недавно выявлена при исследовании их ядерного генома. Обнаружены функционально значимые генетические изменения, уникальные для мамонтов и отличные от слонов. Гены со специфическими для мамонта аминокислотными изменениями определяли более широкий спектр функций, связанных с циркадными ритмами, развитием и физиологией кожи, волос и жировой ткани, липидным обменом и тем-

пературной чувствительностью [Lynch et al., 2015].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние десятилетия в результате изучения новых находок и применения современных методов исследования получен фактический материал, позволяющий более обоснованно судить о приспособлениях шерстистого мамонта к условиям существования в арктической и субарктической “тундро-степи” позднего плейстоцена. *M. primigenius* обладал комплексом специфических анатомо-морфологических (густая длинная трехъярусная шерсть, маленькие уши, короткий хвост, жировой “горб”, “капюшонное” расширение на хоботе, широкие подошвы ног) и физиологических (пониженная чувствительность к холоду, своеобразный липидный обмен) идиоадаптаций, обеспечивавших широкое распространение данного вида в Северной Голарктике в течение длительного времени. Таким образом, шерстистый мамонт был высокоспециализированным видом мамонтового биома.

Работа поддержана грантом РФФИ р_восток_a № 15-44-05109.

ЛИТЕРАТУРА

- Боесков Г. Г. Некоторые морфологические и экологические особенности ископаемого шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) // Зоол. журн. 2012. № 2. С. 219–235.
- Боесков Г. Г., Протопопов А. В., Бакулина Н. Т., Лазарев П. А. Условия существования Максунуохского мамонта // Наука и образование. 2006. № 2. С. 56–61.
- Боесков Г. Г., Тихонов А. Н., Лазарев П. А. Новая находка детеныша мамонта // Докл. РАН. Сер. биол. 2007. Т. 412, № 6. С. 840–843.
- Боесков Г. Г., Тихонов А. Н., Сузуки Н. Юкагирский мамонт. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. 252 с.
- Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.
- Верещагин Н. К. Почему вымерли мамонты? Л.: Наука, 1979. 196 с.
- Верещагин Н. К., Тихонов А. Н. Экстерьер мамонта. Якутск: Изд-во ИМ СО АН СССР, 1990. 40 с.
- Лазарев П. А. Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука, 2008. 160 с.

- Лазарев П. А., Боесков Г. Г., Тихонов А. Н. Новые находки остатков мамонтов с мягкими тканями в Якутии // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения: сб. науч. тр. / Палеонт. ин-т РАН / под ред. А. Ю. Розенова. М.: ГЕОС, 2001. С. 139–144.
- Мащенко Е. Н., Потапова О. Р., Агенброд Л. Юка, или рассказ о мамонте и его мире. Портрет подростка // Химия и жизнь. 2012а. № 2. С. 14–15.
- Мащенко Е. Н., Протопопов А. В., Плотников В. В., Павлов И. С. Особенности детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius*) с реки Хрома (Якутия) // Зоол. журн. 2012б. Т. 91, № 9. С. 1124–1140.
- Мащенко Е. Н., Боесков Г. Г., Баранов В. А. Морфология детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius*) из Ольчана (Оймякон, Якутия) // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 74–88.
- Плотников В. В., Мащенко Е. Н., Павлов И. С., Протопопов А. В., Боесков Г. Г., Петрова Е. А. Новые данные о морфологии хобота шерстистого мамонта, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach) // Там же. 2015. № 2. С. 87–98.
- Репин В. Е., Пугачев В. Г., Таранов О. С., Рябчикова Е. И., Алексеев А. Ю., Лазарев П. А., Боесков Г. Г., Саввинов Д. Д., Саввинов Г. Н., Протопопов А. В. Предварительные итоги экспедиции по раскопкам 2002 г. Максунуохского шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blum.) // Прикладная экология Севера: опыт проведенных исследований, современное состояние и перспективы / отв. ред. Д. Д. Саввинов. Якутск: Якут. изд-во СО РАН, 2003. С. 275–284.
- Соломонов Н. Г., Киселев Ю. А., Слепцов М. К., Васильев И. С., Николаева Р. Н., Борисов З. З., Прасолова Л. А. Акклиматизация яка в Якутии. Новосибирск: Наука, 1980. 103 с.
- Томская А. И. Кормовая база мамонта в позднем плейстоцене Якутии. Якутск: Якут. кн. изд-во, 2000. 53 с.
- Чернова О. Ф., Кириллова И. В., Боесков Г. Г., Шидловский Ф. К. Идентификация волос шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* и шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* методом сканирующей электронной микроскопии // Докл. РАН. Общ. биология. 2015. Т. 463, № 3. С. 368–373.
- Шило Н. А., Ложкин А. В., Титов Е. Е., Шумилов Ю. В., Киргиляхский мамонт. М.: Наука, 1983. 213 с.
- Юдичев Ю. Ф., Аверихин А. И. О макро- и микроморфологии органов брюшной полости Шандринского мамонта и о причинах его смерти // Тр. ЗИН АН СССР. 1982. Т. 3. С. 35–37.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. 168 с.
- Boeskorov G. G., Potapova O. R., Mashchenko E. N., Protopopov A. V., Kuznetsova T. V., Agenbroad L., Tikhonov A. N. Preliminary analyses of the frozen mummies of mammoth (*Mammuthus primigenius*), bison (*Bison priscus*) and horse (*Equus* sp.) from the Yana-Indigirka Lowland, Yakutia, Russia // Integrative Zool. 2014. N 10. P. 471–480.
- Fisher D. C., Tikhonov A. N., Kosintsev P. A., Rountrey A. N., Buigues B., van der Plicht J. Anatomy, death, and preservation of a woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) calf, Yamal Peninsula, northwest Siberia // Quaternary Int. 2012. Vol. 255. P. 94–105.
- Garutt V. E. Das Mammut *Mammuthus primigenius* (Blumenbach). Wittenberg; Lutherstadt: Zeimsen Verlag, 1964. 140 s.
- van Geel B., Aptroot A., Baittinger C., Birks H. H., Bull I. D., Cross H. B., Evershed R. P., Gravendeel B., Kompanje E. J. O., Kuperus P., Mol D., Nierop K. G. J., Pals J. P., Tikhonov A. N., van Reenen G., van Tien-deren P. H. The ecological implications of a Yakutian mammoth's last meal // Quaternary Res. 2008. Vol. 69. P. 361–376.
- Guthrie R. D. Frozen Fauna of the Mammoth steppe. Chicago; London: The Univ. Chicago Press, 1990. 323 p.
- Kubiak H. Morphological characters of the mammoth: an adaptation to the Arctic-steppe environment // Paleoecology of Beringia / eds. D. M. Hopkins, J. V. Matthews, Ch. E. Schweger, S. B. Young. New York; London; Paris; San Diego; San Francisco: Acad. Press, 1982. P. 281–289.
- Laursen L., Bekoff M. *Loxodonta africana* // Mammalian Species. 1978. N 92. P. 1–8.
- Leggett K. Coprophagy and unusual thermoregulatory behavior in desert dwelling elephants of north-western Namibia // Pachyderm. 2004. Vol. 36. P. 113–115.
- Lekagul B., McNealey J. A. Mammals of the Thailand. Bangkok: Kurusapha Press, 1977. 758 p.
- Lister A., Bahn P. Mammoths – Giants of the Ice Age. 3 ed. L.: Frances Lincoln Press, 2007. 192 p.
- Lynch V. J., Bedoya-Reina O. C., Ratan A., Sulak M., Drautz-Moses D. I., Perry G. H., Miller W., Schuster S. C. Elephantid genomes reveal the molecular bases of woolly mammoth adaptations to the Arctic // Cell Reports. 2015. N 12. P. 217–228.
- Maschenko E., Tikhonov A., Serdyuk N., Tarasenko K., Cherkinsky A., Gorbunov S., van der Plicht J. The partial carcass of the mammoth “Zhenya” (*Mammuthus primigenius*) from western Taymyr Peninsula, Russia: preliminary analysis and results // Abstract Book of the VIth Int. Conf. on Mammoths and their Relatives. Thessaloniki, Greece, 2014. S. A. S. G., Spec. Vol. 102. P. 121–122.
- Narasimhan A. Why do elephants have big ear flaps? // Resonance. 2008. N 7. P. 638–647.
- Phillips P. K., Heath J. E. Heat exchange by the pinna of the African elephant *Loxodonta africana* // Comp. Biochem. Physiol. 1992. Vol. 101. P. 693–699.
- Rasmussen L. E. L. Chemical, tactile, and taste sensory systems // Biology, medicine, and surgery of elephants. Chapter 32 / eds. M. E. Fowler, S. K. Mikota. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Press, 2006. P. 409.

Shoshani J., Eisenberg J. F. *Elephas maximus* // Mammalian Species. 1982. N 182. P. 1–8.
Sikes S. K. The natural history of the African elephant. L.: Weidenfeld and Nicolson, 1971. 397 p.

Walker E., Warnick F., Lange K., Uible H., Hamlet S., Davies M., Wright P. Mammals of the World. 2 ed. Baltimore: John Hopkins Press, 1968. 1500 p.

Adaptation of the Woolly Mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) to Habitat Conditions in the Glacial Period

G. G. BOESKOROV¹, E. N. MASHCHENKO², V. V. PLOTNIKOV³, M. V. SHCHELCHKOVA⁴,
A. V. PROTOPOPOV³, N. G. SOLOMONOV^{4,5}

¹ *Institute of Geology of diamond and precious metals, SB RAS*
677980, Yakutsk, Lenina ave., 39
E-mail: gboeskorov@mail.ru

² *A. A. Borissyak Paleontological Institute, RAS*
117647, Moscow, Profsoyuznaya str., 123
E-mail: ev.mash@mail.ru

³ *Mammoth fauna study department, Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia)*
677007, Yakutsk, Lenina ave., 33
E-mail: a.protopopov@mail.ru

⁴ *M. K. Ammosov North-Eastern Federal University*
677016, Yakutsk, Belinskogo str., 58
E-mail: mar-shchelchkova@yandex.ru

⁵ *Institut of biological problems of cryolithozone, SB RAS*
677980, Yakutsk, Lenina ave., 41
E-mail: anufri@ibpk.ysn.ru

The analysis of the available data on the various adaptations of the woolly mammoth to cryo-arid conditions of the Ice Age is represented. *Mammuthus primigenius* had a set of specific anatomical-morphological ideoadaptations (thick long three-row wool, small ears, short tail, adipose “hump”, “hood”-like extension on the trunk, wide soles of the feet) and physiological ones (reduced sensitivity to cold, specific kind of lipid metabolism) providing safe existence and wide distribution of this species in the Northern Holarctic for a long time. Current data let to suggest that the woolly mammoth was a highly specialized species of the Mammoth biome.

Key words: woolly mammoth, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), adaptations, Pleistocene, cryo-arid climate.