



УДК: 569.61.614

ОБЗОР ИЗВЕСТНЫХ ПАРАЗИТОВ ШЕРСТИСТОГО МАМОНТА (*MAMMUTHUS PRIMIGENIUS* BLUMENBACH 1799)

Н.В. Сердюк* и Е.Н. Мащенко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Профсоюзная ул. 123, 117647 Москва, Россия;
e-mail: natalyserdyu@yandex.ru, evmash@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Палеонтологические исследования в первую очередь основаны на изучении скелетных остатков организмов, но обнаружение мерзлых мумий плейстоценовых млекопитающих с сохранившимися мягкими тканями и внутренними органами позволяет выявить особенности биологии животных, не доступные при изучении скелетов. Ископаемые мумии становятся ценным источником информации о диете, сезоне гибели, миграциях и экологии, болезнях, в том числе паразитарных. Случаи обнаружения ископаемых паразитов у плейстоценовых млекопитающих всегда редки и случайны; до последнего времени специальных исследований на предмет поиска древних паразитов не проводили. В настоящий момент известны паразиты индигирского суслика, узкочерепной полевки Егорова, первобытного бизона, ленской лошади, шерстистого мамонта. В настоящей работе приводится обзор находок паразитов только шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). За два века изучения этого вида накоплено большое количество разнообразных данных. Целью работы было сделать обзор случаев обнаружения паразитов у этого вида слонов. В статье рассмотрены результаты изучения таких находок мумий мамонтов, как Березовский, Шандринский, Киргиляхский, Сопкаргинский. В результате работы установлено наличие эктопаразитов отряда Diptera: *Cobboldia (Mamontia) rusanovi* Grunin, 1973 и *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830. Видоспецифический эктопаразит у мамонта – желудочный овод *Cobboldia (Mamontia) rusanovi*. Также в мумиях мамонтов обнаружены гельминты классов Nematoda и Cestoda. В настоящий момент достоверно определить видоспецифических эндопаразитов мамонтов не удалось.

Ключевые слова: экто- и эндопаразиты, паразитарные болезни, поздний плейстоцен, шерстистый мамонт

PARASITIC DISEASES OF WOLLY MAMMUTH (*MAMMUTHUS PRIMIGENIUS* BLUMENBACH 1799)

N. V. Serdyuk* and E. N. Maschenko

Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya Str. 123, 117647 Moscow, Russia;
e-mail: natalyserdyu@yandex.ru, evmash@mail.ru

ABSTRACT

Paleontological studies are basically the studies of skeletal remains of organisms. However, the discovery of frozen mummies of Pleistocene mammals with preserved soft tissues and internal organs makes it possible to identify some features of animal biology that are inaccessible to the study of skeletons. Fossil frozen mummies become a valuable source of information on diet, seasons of death, migration and ecology, diseases, including parasitic diseases. The cases of detection of fossil parasites in the remains of Pleistocene mammals are always rare and random. Until recently there have been no dedicated effort to search for fossil parasites. Parasites of the Indigirka ground squirrel, the Egorov narrow-skull vole, the Pleistocene steppe bison, the Lena horse (*Equus lenensis* Russanov, 1968), and the

* Автор-корреспондент / Corresponding author

woolly mammoth are known at the moment. This paper presents an overview of parasite finds in woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). For two centuries of studies of this species, a large volume of diverse data have been accumulated. The aim of this work was a making the review of cases of detection of parasites in mammoth. We discuss the specific cases of mammoth mummy studies, namely the Berezovka mammoth, the Shandrin mammoth, the Kirgilyakh mammoth, the Sopochnaya Karga Mammoth. As a result, the presence of following ectoparasites of the order Diptera was established: *Cobboldia (Mamontia) rusanovi* Grunin, 1973, and *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830. The stomach botfly *Cobboldia (Mamontia) rusanovi* is highly specific ectoparasite of woolly mammoth. Also helminths of classes Nematoda and Cestoda were found in the mammoth mummies. At the present, it is not possible to reliably determine the species-specific endoparasite of woolly mammoth.

Keywords: ecto- and endoparasites, parasitic diseases, Late Pleistocene, mammoth

ВВЕДЕНИЕ

Традиционные палеонтологические исследования вымерших организмов связаны с изучением их скелетных остатков (наружных или внутренних скелетов), поскольку они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, но изучение сохранившихся мягких тканей и внутренних органов плейстоценовых млекопитающих из вечной мерзлоты позволяет выявить особенности биологии животных, не доступные при изучении скелетов (Косинцев и др. [Kosintsev et al.] 2010; Машенко и др. [Maschenko et al.] 2012). В отдельных случаях сохранившиеся мягкие ткани вымерших животных дают представления не только о физиологии и анатомии, но и о вероятных болезнях, в том числе паразитарных.

Обнаружение ископаемых паразитов у млекопитающих всегда было случайным и сопряженным с находками мерзлых мумий плейстоценовых животных (Дубинин [Dubinin] 1948; Дубинина [Dubinina] 1972; Шахматова [Shakhmatova] 1988; Dubinina and Vochkov 2011). До последнего времени специальных исследований на предмет обнаружения древних паразитов не проводили, но даже редкие сообщения об ископаемых паразитах предоставляют ценную информацию о диете, сезоне гибели, миграциях и экологии вымерших животных.

В настоящей работе проведен обзор находок паразитов только у шерстистого мамонта *M. primigenius* (Blumenbach, 1799), чьи остатки (включая мягкие ткани и внутренние органы) достаточно часто встречаются в вечно мерзлых отложениях Северо-Востока Евразии. За более чем 200 лет изучения этого вида о нем накоплено большое количество разнообразных данных (Гарутт

[Garutt] 2001), что позволяет сделать обзор о случаях обнаружения паразитов у этого вида слонов.

Сокращения учреждений. ЗИН (ZIN) – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия); ИАЭ (IAE) – Институт археологии и этнографии СО РАН; ТКМ (TKM) – Таймырский краеведческий музей, Дудинка; ПИН (PIN) – Палеонтологический институт Российской академии наук (Москва, Россия); LMRC – Ludlow Museum Resource Centre (Shropshire).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В литературе приводятся данные по находкам нескольких мерзлых мумий (или их частей) шерстистого мамонта: Березовский (ЗИН № 5315), Шандринский (ИАЭ № 6831), Киргилыхский (ЗИН № 70188), Сопкаргинский мамонт (ТКМ), кондоверские мамонты (LMRC G. 10647–10892, G. 15001–15003, G. 15039–15125). Определение индивидуального возраста мамонтов вели по методике, основанной на стадиях стирания зубов (Maglio 1973; Roth and Shoshani 1988; Lister 1999; Maschenko 2002). В работе использована традиционная зоологическая классификация паразитических организмов (Догель [Dogel] 1962; Балашов [Balashov] 2009) и стандартная ветеринарная классификация заболеваний (Акбаев и др. [Akbaev et al.] 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из эктопаразитов у шерстистого мамонта описан желудочный овод *Cobboldia (Mamontia)*



Рис. 1. Карта находок мамонтов: 1 – Шандринский, 2 – Берелехское кладбище мамонтов, 3 – Березовский, 4 – Киргиляхский, 5 – Сопкаргинский.

Fig. 1. Map of mammoth finds: 1 – Shandrin mammoth, 2 – Berelekh mammoth cemetery, 3 – Berezovka mammoth, 4 – Kirgilyakh mammoth (Dima), 5 – Sopochnaya Karga mammoth.

russanovi Grunin, 1973 (Грунин [Grunin] 1973) и *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830 (Erzinçlioglu 2009). Из эндопаразитов отмечены гельминты Nematoda и Cestoda.

Личинки желудочного овода были обнаружены у шандринского мамонта (Грунин [Grunin] 1973). Остатки старого самца мамонта (индивидуальный возраст – 60–70 лет) были найдены в 1972 г. на р. Шандрин, приток р. Индигирка (Рис. 1) (Верещагин [Vereshchagin] 1975). Внутри скелета, в области топографически соответствующей брюшной полости, сохранилось мерзлое содержимое желудка и кишечника. Радиоуглеродное датирование по растениям из желудка показало возраст находки $40\,350 \pm 880$ лет, а по сохранившейся мышечной ткани мамонта – $41\,750 \pm 1290$ лет (Арсланов и др. [Arslanov et al.] 1980). Из поверхностного слоя мерзлого содержимого желудка мамонта были извлечены личинки желудочного овода III стадии *C. russanovi* (Грунин [Grunin] 1973).

Пупарии первовесенней мухи *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830 описаны у

шерстистых мамонтов из Бельгии (Germopre and Leclercq 1993), Великобритании (Рис. 2) (Erzinçlioglu 2009; Lister 2009), Германии (Heinrich 1988). Пупарии мух (без видового определения) упоминаются у шерстистого мамонта из Берелеха (Якутия) (Верещагин [Vereshchagin] 1977).

Присутствие эндопаразитов зафиксировано у Березовского, Киргиляхского и Сопкаргинского мамонтов. Мерзлый труп взрослого самца Березовского мамонта был найден в «сидячем» положении на р. Березовка, приток р. Колыма, в 1901 г. (Рис. 1). Возраст этого мамонта, определенный радиоуглеродным методом, $31\,750 \pm 2500$ (Kuzmin et al. 2003), индивидуальный возраст данной особи – около 50 лет (Верещагин и Тихонов [Vereshchagin and Tikhonov] 1990). Полностью сохранившийся мерзлый труп Киргиляхского детеныша мамонта обнаружен в июне 1977 г. на р. Киргилях, приток р. Колыма (Рис. 1). Радиоуглеродное датирование по мягким тканям показало возраст более 40 тыс. лет (Шило и Ложкин [Shilo and Lozhkin] 1981; Lozhkin and Anderson 2016). Индивидуальный возраст этой



Рис. 2. Пупарий *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830 кондоверского мамонта. Масштаб: 5 мм (Erzinçlioğlu 2009; Lister 2009).

Fig. 2. Puparium of *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830 recovered from mammoth jawbone at Condoover. Scale bar: 5 mm. (Erzinçlioğlu 2009; Lister 2009).

особи – 6–7 месяцев (Верещагин [Vereshchagin] 1981).

В подслизистой ткани желудка Березовского мамонта обнаружены атипичные образования (Рис. 3), названные «проблематическими тельцами» (Заленский [Zalenskiy] 1909). Спустя полвека после их открытия Е.И. Иванова [Ivanova] (1981), исследуя ткани Киргильянского детеныша, обнаружила сходство между ними и

патологическими дисковидными включениями диаметром от 0.01 до 0.06 мм на серозной поверхности кровеносных сосудов киргильянского детеныша (Рис. 4А). Она предположила, что в обоих случаях это – личиночные стадии паразитических червей. Также ею зафиксирован в кровеносном сосуде фрагмент гельминта размером 0.1×0.05 мм (Иванова [Ivanova] 1981) (Рис. 4В).

Сопкаргинский мамонт был найден в 2012 г. на полуострове Таймыр, мыс Сопочная Карга, в устье р. Енисей (Рис. 1); возраст находки (датирование по кости) $37\ 830 \pm 160 - 44\ 750 +950/-700$ лет, индивидуальный – 13–16 лет (Мащенко и др. [Maschenko et al.] 2015; Maschanko et al. 2017). Внутренние органы Сопкаргинского мамонта не сохранились, кроме небольшого фрагмента предсердия и фрагмента тканей, определенных как ткани печени. В образцах сохранившейся ткани печени и в рыхлых отложениях, заполнявших брюшную полость, были обнаружены структурные образования, сходные с яйцами нематод и цестод (Glamazdin et al. 2014).

ОБСУЖДЕНИЕ

Обзор имеющихся данных о паразитах шерстистого мамонта показывает, что у этого вида были миазы и гельминтозы. Оводовый миаз описан у Шандринского мамонта. Вероятно, заражение личинками желудочного овода у мамонта происходило так же, как у современных слонов: самка овода откладывает яйца на кожу у основания бивня, дальнейшее развитие личинок происходит в желудочно-кишечном тракте (Рис. 5) (Fowler and Mikota 2006). При незначительной инвазии оводовый миаз не причиняет видимого вреда слону, но при сильном заражении может вызвать разрыв стенки желудка (Fowler and Mikota 2006), а некоторые авторы даже полагают, что заражение слонов желудочными оводами в дикой природе неизбежно ведет к гибели животного (Panda et al. 2005; Venu et al. 2015). Ю.Ф. Юдичев и А.И. Аверихин [Yudichev and Averikhin] (1982) также рассматривают оводовый миаз у Шандринского мамонта как одну из вероятных причин его смерти. У современных слонов паразитируют желудочные овода: у азиатского слона – *Cobboldia elephantis* Brauer, 1887, у африканского – *Platycobboldia loxodontis* Zumpt, 1958 и *Rodhainomyia chysidiformis* Zumpt, 1958. Пара-

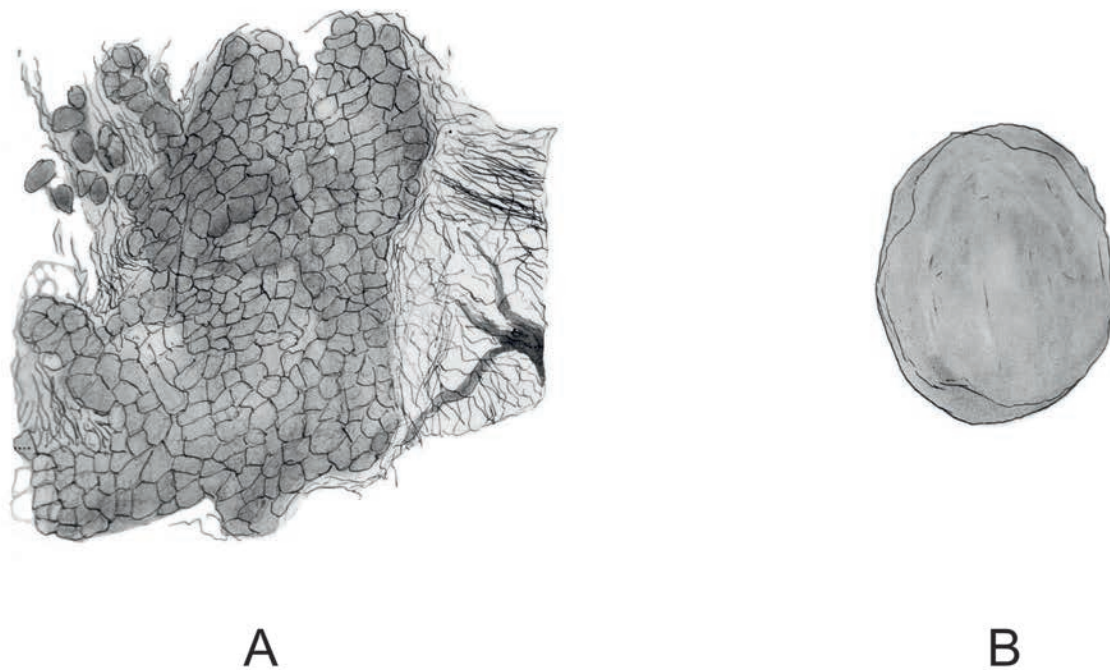


Рис. 3. Проблематические тельца Березовского мамонта: А – скопление в подслизистой желудка, В – отдельно прорисованное тельце. Масштаб не указан.

Fig. 3. Problematic bodies of the Berezovka mammoth: А – formation in the submucous membrane of the stomach, В – a separate “body”. Scale unknown.



Рис. 4. Ткани Киргиляхского детеныша мамонта: А – дисковидное включение, $d=0.01-0.06$ мм; В – фрагмент гельминта, размер 0.1×0.05 мм.

Fig. 4. The soft tissue of the Kirgilyakh mammoth calf: А – discoid body, $d=0.01-0.06$ mm, В – helminth fragment, size is 0.11×0.05 mm.

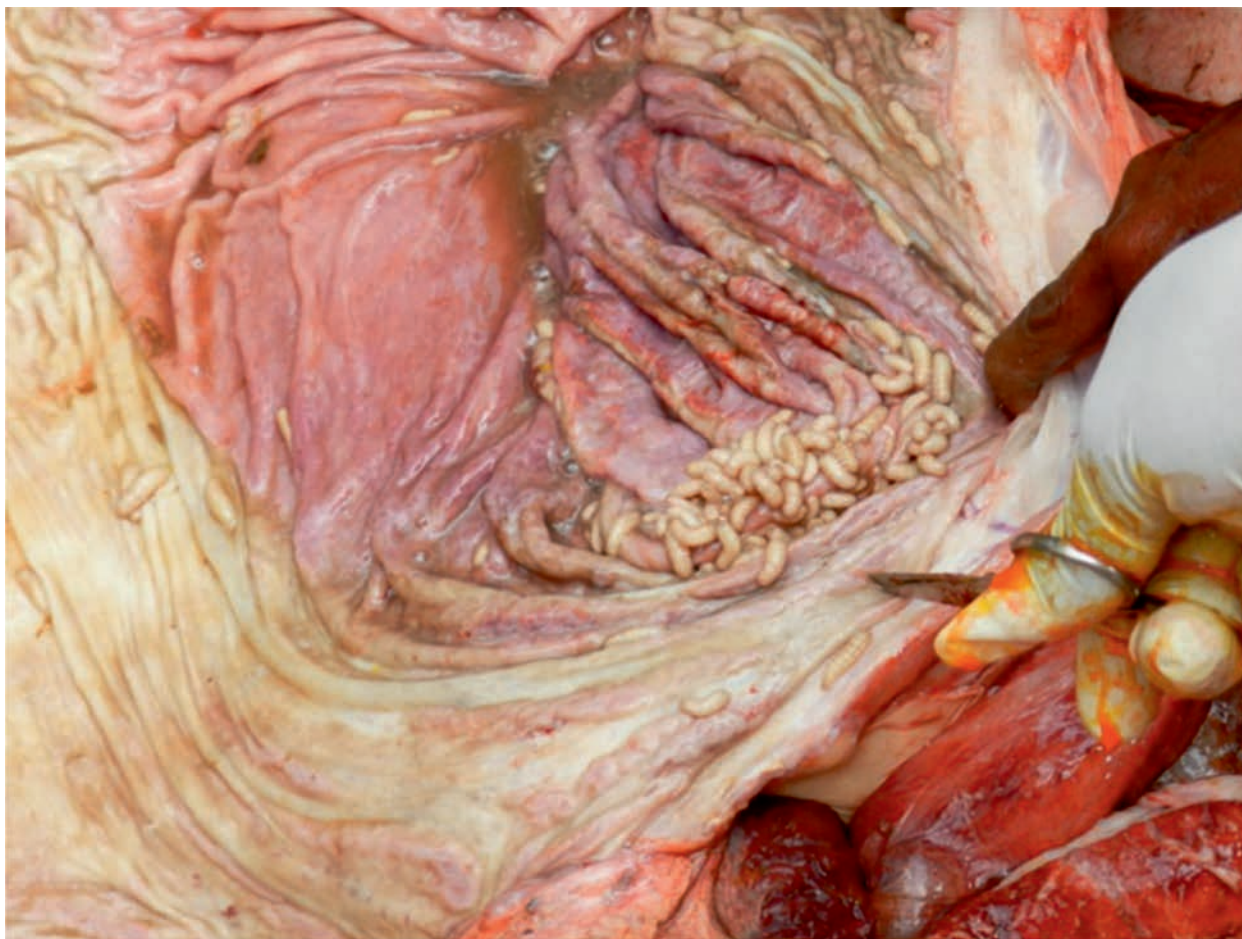


Рис. 5. Вскрытый желудок современного азиатского слона (*Elephas maximus* L.) с личинками желудочного овода *Cobboldia elephantis* Cobbold, 1866 (Javare Gowda et al. 2017).

Fig. 5. Post-mortem examination of the elephant's (*Elephas maximus* L.) stomach with numerous bots of *Cobboldia elephantis* Cobbold, 1866 (Javare Gowda et al. 2017).

зитирование у современного азиатского слона и шерстистого мамонта овода рода *Cobboldia* может являться дополнительным свидетельством систематической близости этих видов.

В отличие от оводовых миазов (которые всегда облигатные) миазы каллифорид у современных животных могут быть факультативными или случайными. Падальные мухи сем. Calliphoridae вызывают наиболее серьезные повреждения тканей животных и человека (Урхарг и др. [Urkhart et al.] 2000). Присутствие прижизненных каллифоридных миазов у мамонтов требует фактического подтверждения, так как большинство описанных у мамонта пупариев локализуется в местах, предполагающих посмертное заселение

личинками трупов (в воздушных камерах черепа, углублениях наружного носового прохода, в области отверстия нижнечелюстного канала). Важно, однако, что и прижизненное, и посмертное появление пупариев у мамонтов возможно лишь в теплый период года (конец весны – лето), а это может являться дополнительным инструментом уточнения сезона гибели животного.

Таким образом, в настоящий момент видо-специфическим эктопаразитом мамонта следует считать только лишь желудочного овода *Cobboldia* (*Mamontia*) *russanovi*.

Вероятное заражение гельминтозами имело место у Березовского, Киргиляхского и Сопкаргинского мамонтов. Косвенным свиде-

тельством наличия гельминтоза у Березовского мамонта следует считать обнаружение «проблематических телец» в подслизистой ткани желудка (Рис. 3А). Отдельно прорисованное «тельце» (Заленский [Zalenskiy] 1909) может быть как яйцом паразита (Рис. 3В), так и атипичной клеткой новообразования. В любом случае, скопление телец – свидетельство патологического процесса; здесь речь также может идти о гранулеме, этиология которой алиментарная или паразитарная. Такая же, как у Березовского мамонта, патологоанатомическая картина с образованием гранулем и множественных кровоизлияний в стенку желудка наблюдается у современных слонов при поражении желудочными нематодами. Известно, что у современных слонов в желудке паразитирует несколько видов нематод из разных отрядов (Fowler and Mikota 2006). Взрослые особи желудочных нематод травмируют слизистую и подслизистую оболочки желудка, вызывая образование язв и гранулем (Soulsby 1968; Basson et al. 1971; Graber 1975).

Существует также мнение (Иванова [Ivanova] 1981), что «проблематические тельца» Березовского мамонта аналогичны множественным образованиям в кровеносных сосудах киргизского мамонта, и являются цистицерками ленточных червей (Рис. 4А), паразитирующих во взрослом состоянии в кишечнике псовых, т.е. Е.И. Иванова утверждает, что мамонт в конкретном случае – промежуточный хозяин ленточного червя (без его видовой или родовой диагностики). Взрослые слоны практически никогда не являются объектом охоты крупных хищников, потому наличие у них промежуточных стадий паразитов псовых представляется случайным явлением. «Фрагмент гельминта» киргизского мамонта (Рис. 4В), также описанный этим же автором, по размерным характеристикам и морфологии вполне может быть частью личинки древней нематоды, паразитирующей в кровеносном русле. В настоящее время у современных слонов известен ряд паразитических червей, имеющих отношение к кровотоку (Evans and Rennie 1910; Alvar et al. 1959; Seneviratna et al. 1967; Soulsby 1968; White 1980). Возможно, что и у шерстистых мамонтов также были нематоды-кровепаразиты.

У Сопкаргинского мамонта в результате гельминтологического анализа обнаружены образо-

вания двух типов. Образования первого типа овальной формы, их наружная часть состоит из нескольких оболочек, хорошо видимых под микроскопом (Glamazdin et al. 2014). Образования второго типа округлые, содержимое их просматривается плохо. Описанные структуры имеют характерную для яиц гельминтов морфологию и размеры, что дает основание предположить, что в первом случае это яйца нематод, во втором – цестод. Без родовой и видовой диагностики (которая в данном случае затруднена) делать заключение о видоспецифических эндопаразитах мамонта преждевременно.

Установленные формы паразитов, скорее всего, являются лишь небольшой частью паразитофауны вымерших млекопитающих плейстоценовой эпохи. Для изучения паразитофауны вымерших млекопитающих до середины прошлого века использовали традиционные методы, направленные на визуализацию, описание и морфологическое исследование объекта. В настоящее время, помимо традиционных методов, применяют молекулярные методы метагеномики, полимеразной цепной реакции, иммуноферментного анализа. Однако следует понимать, что молекулярные методы могут быть использованы для установления видов паразитов с уже известными генетическими маркерами. Вероятно, что у плейстоценовых млекопитающих паразитировали виды, для которых маркеры пока еще не установлены. Возможно также, что существовали виды паразитов, которые вымерли вместе со своими хозяевами. В связи с этим традиционные методы по-прежнему будут играть немаловажную роль при исследовании древних паразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный обзор показал, что на шерстистых мамонтах паразитировали желудочные оводы, вызывая оводовый миаз. Наличие других видов миазов у этого вида требует дальнейшего более детального изучения, что будет возможно в случае новых находок мерзлых мумий слонов этого вида. Также зафиксировано наличие гельминтов, но в настоящий момент достоверно определенные видоспецифические эндопаразиты мамонтов не выявлены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность за ценные советы и замечания в ходе написания д.б.н. Андрею Владимировичу Бочкову (Зоологический институт РАН), к. г.-м. н. Наталии Артемовне Кулик (Институт археологии и этнографии СО РАН), члену-корреспонденту РАН Владимиру Васильевичу Малахову (Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова). Также выражаем благодарность рецензентам, взявшим на себя труд прочитать данную работу и сделать замечания. Исследования авторов поддержаны программой президиума РАН «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической российской зоны Российской Федерации» в 2016 и 2017 гг.

ЛИТЕРАТУРА

- Akbaev M.Sh., Vodyanov A.A. and Kosminkov N.E. 1998.** Parasitology and invasive diseases of animals. Kolos, Moscow, 743 p. [In Russian].
- Alvar V.S., Seneviratna P. and Gopal S. 1959.** *Indofilaria pattabiramani* n. g. n. sp., a filarial from the Indian elephant (*Elephas maximus*) causing haemorrhagic dermatitis. *Indian Veterinary Journal*, **36**: 408–414.
- Arslanov Kh.A., Vereshchagin N.K., Lyadov V.V. and Ukraintseva V.V. 1980.** On the chronology of the Karga interstadial and the reconstruction of the landscapes of Siberia on the research of the corpses of mammoths and their “satellites”. In: Ivanova, I.K. & Kind, N.V. (Eds). Quaternary geochronology. Nauka, Moscow: 208–209. [In Russian].
- Balashov Yu.S. 2009.** Parasitism of ticks and insects on terrestrial vertebrates. Nauka, St. Petersburg, 357 p. [In Russian].
- Basson P.A., McCully R.M., de Vos V., Young E. and Kruger S.P. 1971.** Some parasitic and other natural diseases of the African elephant in the Kruger National Park. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **38**(4): 239–254.
- Dogel V.A. 1962.** General parasitology. Leningrad State University, Leningrad, 464 p. [In Russian].
- Dubinina V.B. 1948.** The occurrence of Pleistocene lice (Anoplura) and nematodes in the study of the bodies of Indigir fossil ground squirrels. *Doklady Academy of science of USSR*, **62**(3): 417–420.
- Dubinina M.N. 1972.** The nematode *Alfortia edentatus* (Loos, 1900) from the intestine of upper Pleistocene horse. *Parasitologiya*, **6**(5): 441–443. [In Russian].
- Dubinina H.V. and Bochkov A.V. 2011.** Pleistocenemites (Acariformes) from the narrow-skulled vole *Microtus gregalis egorovi* Feigin (Rodentia, Arvicolinae). *Acarina*, **4**(1–2): 35–38.
- Erzinçioğlu Y.Z. 2009.** Fly puparia associated with the Condober mammoths. Appendix to “Late-glacial mammoth skeletons (*Mammuthus primigenius*) from Condober (Shropshire, UK): anatomy, pathology, taphonomy and chronological significance”. *Geological Journal*, **44**: 474–479.
- Evans G.H. and Rennie T. 1910.** Notes on some parasites in Burma. III A few common parasites of elephants. *Journal of Tropical Veterinary Science*, **5**: 240–255.
- Fowler M.E. and Mikota S.K. 2006.** Biology, medicine and surgery of elephants. Blackwell Publishing, Oxford, 578 p.
- Garutt V.E. 2001.** The history of studying woolly mammoth and woolly rhinoceros in Russia. In: A.Yu. Rosanov (Ed.). Mammoth and his entourage: 200 years of study. Geos, Moscow: 7–21. [In Russian].
- Germonpre M. and Leclercq M. 1993.** Des pupes de *Protophormia terraenovae* associées a des mammifères pléistocènes de la Vallée flamande (Belgique). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **64**: 265–268.
- Glamazdin I., Panova O., Serdyuk N. and Maschenko E. 2014.** Preliminary results of parasitological research of mammoth “Zhenya” (*M. primigenius*) (Taimyr, Russia). Abstracts of papers: 74th annual meeting of Society of vertebrate paleontology. Berlin: 139.
- Graber M. 1975.** *Parabronema longispiculatum* n. sp. parasite stomacal de l'éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797). *Revue d'élevage et médecine vétérinaire des pays tropicaux*, **28**(4): 473–479.
- Grunin K.J. 1973.** The first finding stomach bot-fly larvae of the mammoth: *Cobboldia* (Mamontia, subgen. n.) *russanovi*, sp. n. (Diptera, Gasterophilidae). *Entomologicheskoye obozrenie*, **52**(1): 228–233. [In Russian with English abstract].
- Heinrich A. 1888.** Fliegenpuppen aus Eiszeitlichen Knochen. *Cranium*, **5**: 82–83.
- Ivanova E.I. 1981.** Morphology of fragments of blood vessels and some organs of the mammoth neck. In: N.K. Vereschagin and V.M. Mikhelson (Eds). Magadan mammoth calf *Mammuthus primigenius* (Blumenbach). Nauka, Moscow: 128–154. [In Russian].
- Javare Gowda A.K., Dharanesha N.K., Giridhar P. and Byre Gowda S.M. 2017.** *Cobboldia elephantis* (Cobbold, 1866) larval infestation in an Indian elephant (*Elephas maximus*). *Journal of Parasitic Diseases*, **41**(2): 364–366.
- Kosintsev P.A., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Zanina O.G., Tikhonov A.N. and Van der Plikht I. 2010.** The intestinal contents of a baby woolly mammoth (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) from the Yuribey River (Yamal Peninsula). *Doklady Biological Sciences*, **432**(4): 556–558. [In Russian].
- Kuzmin Y., Orlova L. and Zolnikov I. 2003.** Dynamics of the mammoth (*Mammuthus primigenius*) population

- in Northern Asia: radiocarbon evidence. *Deinsea*, **9**: 221–237.
- Lister A.M. 1999.** Epiphyseal fusion and postcranial age determination in the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius* (Blum.). *Deinsea*, **6**: 79–88.
- Lister A.M. 2009.** Late-glacial mammoth skeletons (*Mammuthus primigenius*) from Condover (Shropshire, UK): anatomy, pathology, taphonomy and chronological significance. *Geological Journal*, **44**: 447–473.
- Lozhkin A.V. and Anderson P.M. 2016.** About the age and habitat of the Kirgilyakh mammoth (Dima), Western Beringia. *Quaternary Science Reviews*, **145**: 104–116.
- Maglio V.P. 1973.** Origin and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, **63**(3): 1–149.
- Maschenko E.N. 2002.** Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). *Cranium*, **19**(1): 1–120.
- Maschenko E.N., Potapova O.R., Vershinina A., Shapiro B., Streletskaia I.D., Vasiliev A.A., Oblogov G.E., Kharlamova A.S., Potapov E., van der Plicht J., Tikhonov A.N., Serdyuk N.V. and Tarasenko K.K. 2017.** The Zhenya Mammoth (*Mammuthus primigenius* (Blum.)): taphonomy, geology, age, morphology and ancient DNA of a 48,000 year old frozen mummy from Western Taymyr, Russia. *Quaternary International*, **445**: 104–134.
- Mashchenko E.N., Protopopov A.V., Plotnikov V.V. and Pavlov I.S. 2012.** Features of the mammoth calf (*Mammuthus primigenius*) from the river Khroma (Yakutia). *Zoologicheskii journal*, **91**(9): 1124–1140. [In Russian].
- Maschenko E.N., Tikhonov A.N., Serdyuk N.V., Tarasenko K.K. and Lopatin A.V. 2015.** A finding of the male mammoth carcass in the Karginsky suit of the Upper Pleistocene of the Taimyr Peninsula. *Doklady Biological Sciences*, **460**: 32–35.
- Panda S.K., Panda D.N. and Parhi N.K. 2005.** Occurrence of *Cobboldia elephantis* (Cobbold, 1866) larvae in a wild elephant. *Journal of Veterinary Parasitology*, **19**(2): 163–164.
- Roth V.L. and Shoshani J. 1988.** Dental identification and age determination in *Elephas maximus*. *Journal of Zoology*, **214**: 567–588.
- Seneviratna P., Hayasinghe J.B. and Jainudeen M.R. 1967.** Filariasis of elephants in Ceylon. *Veterinary Record*, **81**(27): 716–717.
- Shakhmatova V.I. 1988.** A new species of the nematode of the genus *Skryabinagia* Kassimov, 1942 (Nematoda, Trichostrongylidae) from the fossil bison. In: G.S. Zolotarev (Ed.). *Taxonomy of animals in Siberia*. Nauka, Novosibirsk: 9–14. [In Russian].
- Shilo N.A. and Lozhkin A.V. 1981.** Radiocarbon dating of mammoth calf. In: N.K. Vereshchagin and V.M. Mikhelson (Eds.). *Magadan mammoth calf Mammuthus primigenius* (Blumenbach). Nauka, Moscow: 128–154. [In Russian].
- Soulsby E. J. L. 1968.** Helminths, arthropods and protozoa of domesticated animals. 7th ed. Bailliere Tindall, London, 824 p.
- Vereshchagin N.K. 1975.** About the mammoth from the Shandrin River. *Vestnik zoologii*, **2**: 81–84. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. 1977.** Berelekh “cemetery” of mammoths. *Trudy ZIN AN SSSR*, **72**: 5–49. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. 1981.** Morphometric description of the mammoth calf *Mammuthus primigenius* (Blumenbach). In: N.K. Vereshchagin and V.M. Mikhelson (Eds.). *Magadan mammoth calf Mammuthus primigenius* (Blumenbach). Nauka, Moscow: 52–80. [In Russian].
- Vereshchagin N.K. and Tikhonov A.N. 1990.** The mammoth exterior. Yakutsk, 39 p.
- Urkhart G., Jermur Dzh., Dunkan Dzh., Dann A. and Dzhenings F. 2000.** *Veterinary parasitology*. Akvarium, Moscow, 352 p. [In Russian].
- Venu R., Thoiba Singh Th., Veeraharin R., Rajesh D. and Srilatha Ch. 2015.** First report of *Cobboldia elephantis* (Cobbold, 1866) larvae in a free ranging wild elephant from Andhra Pradesh, India. *Journal of Parasitic Diseases*, **39**(2): 168–170.
- White P.T. 1980.** Blood parasites in free-living African elephants. *Zoologische Garten*, **50**(1): 45–48.
- Yudichev Yu.F. and Averikhin A.I. 1982.** On the macro and micromorphology of the abdominal cavity organs of the Shandrin mammoth and the causes of his death. In: O.A. Skarlato (Ed.). *Mammoth fauna of the Asian part of the USSR*. Nauka, Moscow: 35–37. [In Russian].
- Zalenskiy V.V. 1909.** Microscopic examination of some organs of mammoth found on the Berezovka River. In: *The scientific results of the expedition, equipped with the Imperial Academy of Sciences for excavating a mammoth, found on the Berezovka River in 1901*, 2. Printing House of the Imperial Academy of Sciences, St. Petersburg: 21–35. [In Russian].

Представлена 22 ноября 2017; принята 29 августа 2018.