

Казахстанский зоологический журнал  
The zoological journal of Kazakhstan

# Selevinia

---

1998  
1999

- Herpetologia
- Ichthyologia
- Entomologia
- Theriologia
- Ornithologia
- Arachnologia
- Malakologia
- Helmintologia
- Protozoologia



## Филогенетические связи носорогообразных (Rhinocerotidae, Perissodactyla) и их классификация

Байшашов Болат Уапович

Институт зоологии, Казахстан

Теоретические вопросы систематики животного мира всегда вызывали определенные споры. Любая теория, какой бы логической она не была, не может идеально отразить все сложные пути эволюции органических групп. Филогенетическая систематика Хеннига (Hennig, 1950, 1966) и ее модификации (кладистика) прочно укоренившиеся за последние несколько десятилетий, занимают ведущую позицию в биологической систематике. Основа этих теории применимо в решении ряда вопросов филогенетических связей определенных групп и их классификации. Родовые и более высшие таксоны в природе не существуют, они необходимы лишь для систематизирования групп. Поэтому, по мере изучения животных, их систематическое положение уточняется, а иногда вообще изменяются. Мы не собирались разработать какую-то методику определения таксонов или какие-то концепции систематики. Основная наша задача наиболее достовернее восстановить филогенетические взаимоотношения носорогообразных, затрагивать вопросы их классификации и по возможности находить пути их решения.

Систематика носорогообразных, вместе с их близкими группами непарнокопытных, рассматривалась и уточнялась рядом авторов: начиная с Х.-М. Блайнвилля (Blainville, 1816). Значительную роль в создании их филогенетических схем сыграли работы следующих палеонтологов: Cope, 1879, 1880; Gaudry, 1888; Pavlow, 1892; Scott and Osborn, 1898 и другие. Впервые наиболее полные филогенетические взаимоотношения носорогообразных приводил Г. Осборн (Osborn, 1898), объединивший в надсемейство Rhinocerotidae Gill, 1872 три семейства: Hyracodontidae Cope, 1879; Amynodontidae Scott and Osborn, 1883; Rhinocerotidae Owen, 1845. Х. Вуд (Wood, 1927) сюда добавил семейство Hyrachyidae и позднее носорогообразных включил в подотряд Ceratomorpha (Wood, 1937).

При систематическом делении носорогообразных в основном учитывались форма и строения зубов, а также некоторые особенности черепа и костей конечностей. Г. Осборн (Osborn, 1900) семейство Rhinocerotidae разделил на 6 подсемейств: Diceratheriinae, Aceratheriinae, (сюда же под вопросом он отнес и Elasmotheriinae), Brachypodinae, Ceratorhinae, Atelodinae, Rhinocerotinae. А. А. Борисьяк (1939) гигантских носорогов отделил в самостоятельное семейство Indricotheriidae. Позже М. Кретцой (Kretzoi, 1940) выделил семейство Forstercooperiidae. Ранее эти носороги входили в состав сем. Rhinocerotidae. Е. И. Беляева и др. (1962) рассматривали в составе сем. Rhinocerotidae 7 подсемейств: Caenopinae, Rhinocerotinae, Allaceropinae, Aceratheriinae, Teleoceratinae, Dicerorhininae, Elasmotheriinae. В результате ревизии носорогов семейство Rhinocerotidae К. Хейсиг (Heissig, 1972) делит их на 3 подсемейства: Rhinocerotinae, Aceratheriinae, Diceratheriinae. К первому подсемейству он относит трибы: Rhinocerotini и Elasmotheriini, ко второму - Aceratheriini и Teleoceratini, а к третьему Caenopini и Diceratheriini. С. Лукас и другие (Lucas et al., 1981; Lucas and Sobus, 1989) присоединяясь к мнению Л. Радинского (Radinsky, 1967) форстеркуперию и всех гигантских носорогов отнесли к гиракодонтам. Они ревизовали всю эту группу объединили их в подсемейство Indricotheriinae Borissiak, 1923. Д. Протьеро и другие (Prothero, et al., 1986) придерживаясь данных В. Вола (Wall, 1982) по аминодонтам и К. Гровеса (Groves, 1983) по риноцеротинам: приводили филогенетическое разветвление риноцеротоид. Позже он и Р. Шох (Prothero and Schoch, 1989) предложили свою классификацию всего состава непарнокопытных. Семейство Amynodontidae они разделили на два подсемейства Cadurcodontinae Wall, 1982 и Metamynodontinae Kretzoi, 1942.; сем. Hyracodontidae разделили на три подсемейства: Indricotheriinae, Hyracodontinae, Allaceropinae. сем. Rhinocerotidae разделили на 4 подсемейства Diceratheriinae, Menoceratinae, Aceratheriinae, Rhinocerotinae. Последнюю семейству - на два трибы: Teleoceratini, Rhinocerotini и на 4 субтрибы: Dicerorhinina, Elasmotheriina, Rhinocerotina, Dicerotina. Попытка авторов обобщить классификацию всего отряда непарнокопытных заслуживает особого внимания. Ими выделены новые таксоны, схематически ревизированы

системы, сведены в синонимы некоторые формы. Однако, нам кажется имеются много спорных вопросов, в частности по носорогообразным не всегда учтены значимости отличительных и сходных признаков при определении таксонов разного ранга. Эти, на наш взгляд, главные индикаторы таксономических единиц, разными систематиками оцениваются по разному. О.Абель (Abel, 1910) выделил ряд особенностей зубов при рассмотрении уровня эволюционного развития носорогообразных: 1. Тенденция к увеличению высоты коронки коренных зубов во времени. 2. Степень наклона эктолофа коренных зубов (у более древних форм наклон более значительный). 3. Присутствие и степень развития дополнительных гребней (кроше, антекроше, криста), что считается прогрессивным признаком. 4. Степень моляризации переднекоренных зубов. 5. Положение протолофа и металофа P\4. (Первоначально у более примитивных представителей семейства оба гребня соединены, замыкая внутреннюю долинку, у более прогрессивных форм становятся более параллельными и размыкаются). 6. Форма коронок предкоренных зубов (у древнейших форм она треугольная, затем трапецевидная, прямоугольная и, наконец, квадратная). 7. Форма M\3 (у древних представителей надсемейства субквадратная, затем, вследствие редукции эктолофа, она приобретает треугольную форму, причем задняя стенка металофа становится наружной). 8. Степень развития эктолофа. 9. Степень развития воротничка (первоначально, в особенности у переднекоренных зубов, он был сильно развит, у более поздних форм он развивается слабее и исчезает). 10. Рельефность жевательной поверхности зубов (у более древних представителей семейства жевательная поверхность более рельефна а, у более молодых - более гладкая). 11. Абсолютные размеры зубов (у генетически близко расположенных форм представители меньших размеров должны рассматриваться как более примитивные). У.Мэтью (Matthew, 1931) особо подчеркивает в эволюции носорогов увеличение гипсодонтности зубов и развитие рога. Рассматривая филогению носорогообразных К.Хейсиг (Heissig, 1989) для различных групп в качестве отличительных признаков отмечает следующие особенности: 1. Для аминодонтид крайне удлиненные моляры, сильные клыки и массивные челюстные ветви. 2. Для индрикотериид расширенный I/1. 3. Для риноцеротид расширенный I/2. 4. Для аллацеропин редукция метастилиа на M\3 и отсутствие I/3. 5. Для гиракодонтин укорочение диастемы и заострение клыка. Далее он приводит отличительные признаки для разнообразных таксонов риноцеротид, также общие тенденции особенностей и некоторые признаки связанные с параллелизмом. Хотя работа имеет большую ценность для анализа сходных и отличительных признаков отдельных таксонов носорогов, на наш взгляд, в плане классификации имеет ряд спорных моментов. Приведенной им схемы видно, что он придерживается к делений на 4 семейства: Amynodontidae, Hyracodontidae, Indricotheriidae, Rhinocerotidae. Риноцеротиды подразделены им следующим образом: Rhinocerotinae (Rhinocerotini, Dicerotini, Elasmotheriini), Aceratheriinae (Teleoceratini, Aceratheriini, Menoceratini), Diceratheriinae (Diceratheriini, Trigonidini). Д.Дашзевег (Dashzeveg, 1991) обобщая палеогеновых носорогообразных группы гиракодонтид и риноцеротид Монголии систематизировал их в следующем порядке: Hyracodontidae (Triplopodinae, Hyracodontinae, Indricotheriinae), Rhinocerotidae (Caenopinae, Allaceropinae). В.Решетов (1994) высказывал свое мнение о восстановлении семейств: Indricotheriidae Borissiak, 1939 и Forstercooperiidae Kretzoi, 1940. Доводы приведенные В.Ю.Решетовым по филогенетическим связям отдельных групп вполне справедливы, но предложенные им таксономические ранги указанных носорогообразных, также и у некоторых других авторов, на мой взгляд, спорный. Е.Кердено (Cerdeno, 1995) анализируя некоторые признаки семейства Rhinocerotidae привел своеобразную кладограмму. Примененная им методика интересная, но большинство рассматриваемых характерных признаков, на наш взгляд, не конкретизируют таксономические группы. Выделение субтрибы Ipanotheriina возможно правильно, но мы считаем, что она скорее относится к трибе Elasmotheriini и ее состав входят все крупные однорогие носороги с гипсодонтными, призматическими зубами, хорошо развитой эмалевой складкой и цементом, кроме самого эласмотерия. Г.С.Балес (Bales, 1996) некоторые детали функционального изменения формы черепа разных групп носорогов связывает с их эволюцией. Для приведения более достоверно-единообразной классификации носорогообразных необходимо выработать хотя бы основные значения отличительных и сходных признаков для каждого таксономического уровня, применимое для всех групп внутри надсемейства. Это меняет и наши, некоторые ранее высказанные, взгляды: Байшашов, 1993; Bayshashov, 1994. Мы понимаем, что не может быть идеально точный предел признаков применимых для всех групп развитых в различное геологическое время и обитавших в различных ландшафтно-климатических условиях. Тем не менее, считаем необходимым определить некоторые общие признаки для каждой таксономической единицы в рамках надсемейственного состава носорогообразных.

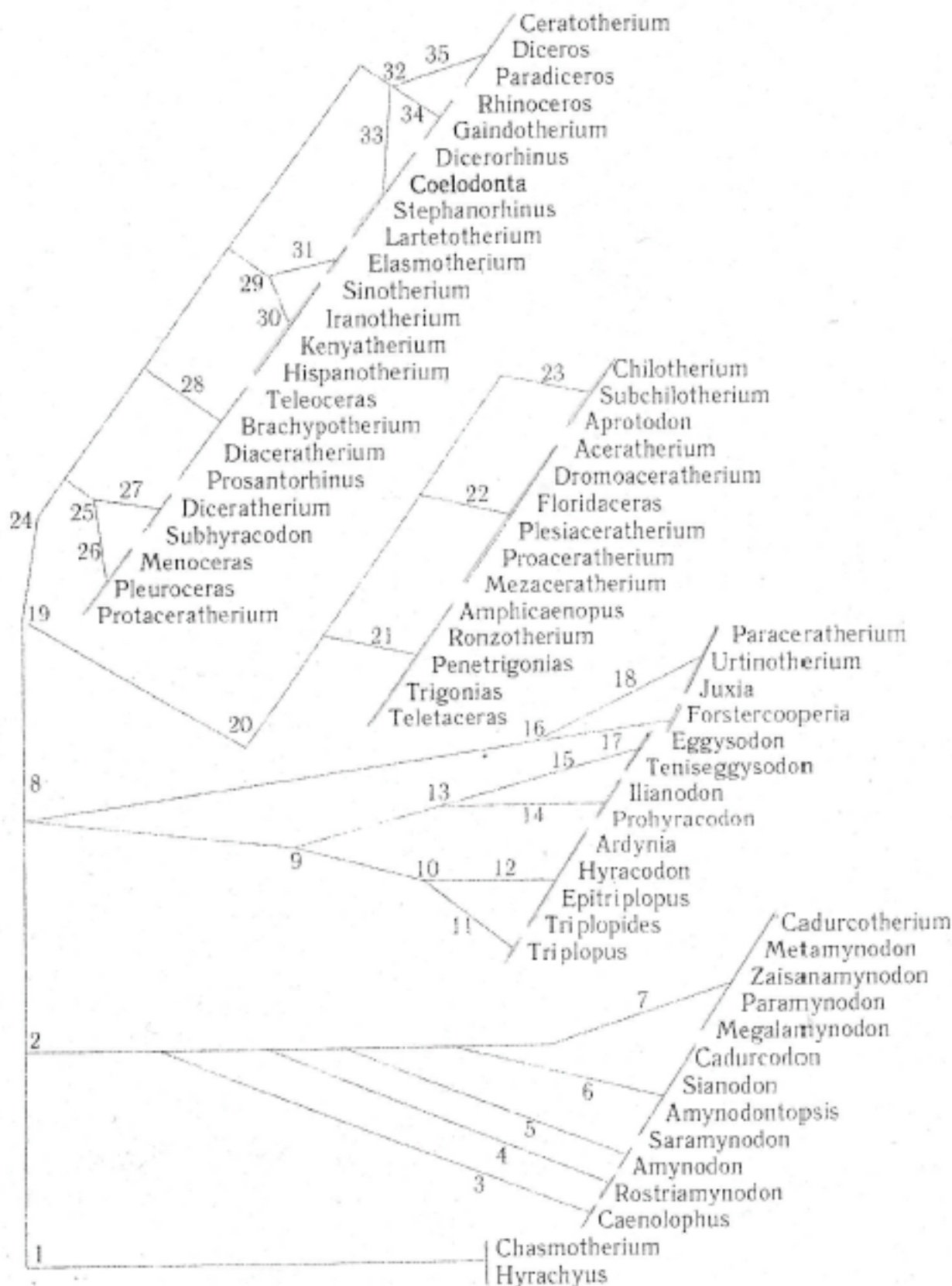


Рис. Схема филогенетического распространения носорогообразных (Rhinocerotidea). Цифровые обозначения соответствуют номерам таксонов в тексте.

В связи с этим ниже предлагаем следующие сочетания основных признаков для отдельных рангов таксономических единиц в порядке нарастания.

- 1.1. Выраженность отдельных частей черепа и челюсти.
- 1.2. Относительные размеры зубов и костей скелета.
- 1.3. Степени развития внутренних образований на жевательной поверхности зубов (при одинаковой стертости).
- 1.4. Различия в конфигурации и степени развития эмалевых складок на жевательной поверхности.
2. Для рода.
  - 2.1. Некоторые различия в элементах черепа или челюсти (величина и выраженность отдельных частей).
  - 2.2. Сравнительные размеры резцов или клыков.
  - 2.3. Различия в строении зубов (наличия внутренних образований, развитие парастилья, выраженность парастильной складки, обособленности протокона и гипокона).

3. Для подтрибы.
- 3.1. Относительная высота затылочного отдела черепа и угол наклона затылочного гребня.
- 3.2. Количество и расположение рогов.
- 3.3. Степени усложнения эмалевых складок на жевательной поверхности зубов, изменение высоты коронок.
4. Для трибы.
- 4.1. Сильное изменение общего параметра животных. Форма лобно-теменного или сагиттального гребня. Конфигурация носовых костей, различия затылочного отдела черепа и симфизной части нижней челюсти.
- 4.2. Редукция или увеличения клыков и резцов, развитие отдельных элементов зубов.
- 4.3. Форма и величина рогов.
5. Для подсемейства.
- 5.1. Пропорция и выраженность отдельных элементов черепа (относительная длина носовых костей и др.)
- 5.2. Величина и пропорция костей посткраниального скелета.
- 5.3. Наличие рогов.
- 5.4. Форма и размеры резцов и клыков, некоторые признаки зубов (наклонность эктолофа, форма и строение протолофа, мощности воротничка).
6. Для семейства.
- 6.1. Основная форма и пропорция черепа (относительная длина лицевого отдела черепа, наличие и выраженность стреловидного гребня и др.).
- 6.2. Развитие резцов и клыков
- 6.3. Степени моляризации переднекоренных, сокращение или увеличение их размеров и количества.
- 6.4. Различия в форме зубов (развития заметалофной части эктолофа на  $M^3$ , выраженность наружной бороздки нижних коренных и др.).
- 6.5. Редукция кисти передних ног.

При сравнении, особенно для определения вида, необходимо учитывать степени стертости зубов. Все признаки изменяющие форму и структуру зубов в процессе стирания коронки необходимо признать как индивидуальную возрастную особенность. А небольшие вариации размеров могут быть как при возрастном, так и при половом различии особей.

При разработке таксономических признаков уделено внимание изменению происшедшем в процессе эволюционного развития и связанным с воздействием условий обитания, кроме того учитывались некоторые основные отличительные признаки ранее принятых таксономических групп носорогообразных. Принимая во внимание выше перечисленных признаков можно характеризовать и классифицировать систематический состав носорогообразных в следующем порядке (схема филогенетических взаимоотношений приведена на рис.1).

1. Семейство Hyrachyidae Wood, 1934
2. Семейство Arynodontidae Scott and Osborn, 1883
3. Триба Caenolophini (new rank)
4. Триба Rostriamynodontini Wall and Manning 1986 (new rank)
5. Триба Arynodontini Scott and Osborn, 1883
6. Триба Cadurcodontini Wall, 1982
7. Триба Metamynodontini Kretzoi, 1942
8. Семейство Hyracodontidae Cope, 1879
9. Подсемейство Hyracodontinae Cope, 1879
10. Триба Hyracodontini Cope, 1879 (new rank)
11. Подтриба Triplopodina Osborn et Wotman, 1892 (new rank)
12. Подтриба Hyracodontina Cope, 1879 (new rank)
13. Триба Allaceropini Wood, 1932 (new rank)
14. Подтриба Prohyracodontina (new rank)
15. Подтриба Eggysodontina (new rank)
16. Подсемейство Indricotheriinae Borissiak, 1923
17. Триба Forstercooperiini Kretzoi, 1940 (new rank)
18. Триба Indricotheriini Borissiak, 1923 (new rank)
19. Семейство Rhinocerotidae Owen, 1845
20. Подсемейство Aceratheriinae Dollo, 1885
21. Триба Trigoniadini Heissig, 1989

22. Триба Aceratheriini Dollo, 1885
23. Триба Aprotodontini (new rank)
24. Подсемейство Rhinocerotinae Owen, 1845
25. Триба Diceratheriini Dollo, 1885
26. Подтриба Menoceratina Prothero, Manning, Hanson, 1986 (n.r.)
27. Подтриба Diceratheriina Dollo, 1885 (new rank)
28. Триба Teleoceratini Hay, 1902
29. Триба Elasmotheriini Gill, 1872
30. Подтриба Iranotheriina Kretzoi, 1943
31. Подтриба Elasmotheriina Bonaparte, 1845
32. Триба Rhinocerotini Owen, 1845
33. Подтриба Dicerorhinina Ringstrom, 1924
34. Подтриба Rhinocerotina Owen, 1845
35. Подтриба Dicerotina Ringstrom, 1924

Известные диагностические особенности впервые выдвинутых таксонов:

Триба Caenolophini (new rank)

Переднекоренные четыре. Поперечные гребни на  $P^3$  соединены внутренними концами, а на  $P^4$  - раздельны. Верхние коренные с косонаправленными поперечными гребнями; металоф короче протолофа, который сливается с парастилем; средняя долинка длинная, на малостертых зубах почти доходит до парастильной складки; задняя долинка открытая, почти не развита.  $M^3$  трапециевидной формы с небольшой задней лопастью эктолофа.

Подтриба Prohyracodontina (new rank)

Гиракоднты маленьких размеров, почти в два раза меньше чем другие формы аллацеропин (длина  $M^3$  - 53 мм). Коронки зубов относительно высокие (индекс высоты 0.63%). Премоляры от немольризованной до субмольризованной формы.

Подтриба Eggysodontina (new rank)

Носороги сравнительно крупные, чем группа прогиракодонтов. Клыки крупнее резцов. По четыре верхних и нижних переднекоренных, верхние слабо мольризованы. Парастильная складка на заднекоренных глубокая. Коронки зубов невысокие. Протокон и гипокон едва обособлены от прото и металофа.

Триба Aprotodontini (new rank)

Лобно-теменные гребни, сверху, плоские, а затылочная часть широкая. Симфиз нижней челюсти длинный, спереди расширен. Верхние резцы отсутствуют, а нижние вторые резцы сильно удлинены. Дистальные отделы конечностей укорочены.

## Литература

- Байшашов Б.У. Неогеновые носороги Казахстана. Алматы. 1993. 148 с.
- Беляева Е.И. и др. Непарнопалые // Основы палеонтологии. М. 1962. С. 286-337.
- Борисяк А.А. О роде *Indricotherium* n.g. (сем. Rhinocerotidae) // Зап. РАН. Отд. физ. и мат. наук. 1923. Т.35. N 6. С.1-128.
- Решетов В.Ю. Краткий обзор носорогообразных палеогена Азии // Палеотериология. М. 1994. С. 149-182.
- Abel O. Kritische Untersuchungen uber die palaogenen Rhinocerotiden Europas // Abh. Kaiser.-Kgl. geol. Reichsanstalt. Vienna. 1910. Bd.20. H.3. S.1-52.
- Bales G.S. Skull Evolution in the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): Cartesian Transformations and Functional Interpretations // Journal of Mammalian Evolution. 1996. V. 3. No. 3. P.261-279.
- Bayshashov B.U. To the development history of the rhinoceroses of the subfamily Teleoceratinae Hay, 1902 // Tezis of the international simpozium "Neogene and Quaternary mammals palearctic" Krakov. 1994. S.11-12.
- Cerdeno E. Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla) // American Museum Novitates 1995. N 3143. P.1-25.
- Cope E.D. On the extinct species of Rhinocerotidae of North America and their allies // Bull. U.S. Geol. Geogr. Surv. Terr., 1879. 5. P.227-237.
- Cope E.D. The genealogy of American Rhinoceroses // Am. Naturalist. 1880. 14. P.610-611.
- Dashzeveg D. Hiracodontids and Rhinocerotids from the paleogene of Mongolia // Palaeovertebrata. 1991. 21. P.1-84.
- Gaudry A. Les ancetres de nos animaux. Paris. 1888. 131 p.
- Groves C.P. Phylogeny of the living species of rhinoceros // Zeit. Zool. System. Evolutionsf. 21 (4). P.293-313.
- Heissig K. Geologische und palaontologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan 5. Rhinocerotidae aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten // Abh. Bayer. Acad. Wiss. Math. 1972. 152. P.1-122.
- Heissig K. The Rhinocerotidae // The Evolution of erissodactyls. New York. Oxford. 1989. P.399-417.

- Kretzoi M.** Alttertare Perissodactylen aus ungar // Ann. Mus. at Hung. Pars. Miner., Geol. et Paleontol. 1940. Bd. 33. S.87-98.
- Lucas S.G., Schoch R.M., Manning E.** The systematics of Forstercooperia, a middle to Late Eocene Heracodontid from Asia and Western North America // J. Paleontol. 1981. V.55. N 4. P.826-841.
- Lucas S.G., Sobus J.C.** The sistematics of indricotheres // The Evolution of Perissodactyls. N.Y.; Oxford. 1989. P.358-378.
- Matthew W.D.** Critical observations on the philogeny of the rhinoceros // Univ. Calif. Publ. Bull. Dep. Geol. Sci. 1931. V.20. N 1. P.1-9.
- Osborn H.F.** The extinct rhinoceroses // Mem. Amer. Natur. Hist. N.Y. 1898. V.1. N 3. 164 p.
- Osborn H.F.** Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe // Bull. Amer. Mus. Nat. History. N.Y. 1900. P.229-267.
- Pavlov M.** Etudes sur Histoire Paleontologiques des Ongules // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1892. T.6. P.137-221.
- Prothero D.R., Manning E., Hanson C.B.** The phylogeny of the Rhinoceroidea // Zool. J. Linn. Soc. 1986. Vol.87. P.341-366.
- Prothero D.R., Schoch R.M.** Classification of the Perissodactyla // The Evolution of Perissodactyls. N.Y. 1989. P.530-537.
- Radinsky L.B.** The families of the Rhinoceroidea // J. Mammal. 1966. V.47. N 4. P.631-639.
- Radinsky L.B.** A review of the rhinocerotoid family Hircodontidae // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1967. N 136. P.1-45.
- Wall W.** Evolution and biogeography of the amynodontidae // Proc. of 3rd North Amer. Paleontol. Convention. 1982 V.2. P.563-567.
- Wood H.E.** Some early Tertiary rhinoceroses and Hyracodonts // Bull. Amer. Paleontol. 1927. V.13. N 50. P.161-269.
- Wood H.E.** Perissodactyl suborders // Journ. Mammal. 1937. V.18. N 1. P.1-106.

#### Summary-Тұжырым

*Байшашов Б.У.* Мүйізтұмсық тұқымдастарының (Rhinoceroidea) филогенетикалық байланыстары және олардың классификациясы.

Мүйізтұмсық тұқымдастарының (Rhinoceroidea) жүйеленуінің қысқаша тарихы берілген. Әрбір тұқымдастар топтарының негізгі айырмашылық белгілері қарастырылды және соған байланысты даму тармақтарының өзгертілген құрамымен жаңа тізбек құрылымы ұсынылған.

*Bolat U. Bayshashov* Phylogenetic relations of Rhinoceroidea and their classification

Brief history of Rhinoceroidea classification is done. Principal characters of separate groups differentiation are considered and suggested new variations of phylogenetic scheme of their distribution with some modifications in composition.

Institute of Zoology, Akademgorodok, Almaty, 480060, Kazakhstan