

VOLZHSKAYA FAUNA PLEYSTOZENOVYKH MLEKOPITAYUSHCHIKH
V KOLLEKZII GEOLOGO-MINERALOGICHESKOGO MUZEYA
KAZANSKOGO GOSUDARSTVENNOGO UNIVERSITETA

[Volga Fauna in the Collections of the Geological-Mineralogical Museum
of the Kazan' State University]
[in Russian]

Составители: Муравьев И.С. & Солодухо М.Г.
Murav'ev I.S. & Solodukho M.G., (eds)

Izd-vo Kazanskogo Gosudarstvennogo Un-ta, 163 pp., Kazan'
1992

здесь / here:

ГАРУТТ Н.В. / GARUTT N.V.

Глава III / Chapter III

Отряд Perissodactyla (Непарнопалые)

Сем. Rhinocerotidae (Носороги)

Morfologiya, evolyuziya i stratigrafya

nosorogov roda *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)

iz kollekcii geologo-mineralogicheskogo muzeya Kazanskogo universiteta

[Morphology, evolution, and stratigraphy of rhinoceroses

of the genus *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)

from the collection of the Geological-Mineralogical Museum
of the Kazan' State University]

pp. 76-106, figs 7-15.

ВОЛЖСКАЯ ФАУНА
ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
В ГЕОЛОГО-
МИНЕРАЛОГИЧЕСКОМ
МУЗЕЕ
КАЗАНСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА



Издательство
Казанского университета

1992

ОТРЯД PERISSODACTILAE (НЕПАРНОПАЛЫЕ)
СЕМ. RHINOCEROTIDAE (НОСОРОГИ)

Морфология, эволюция и стратиграфия носорогов рода *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) из коллекции геолого-минералогического музея Казанского университета

34 черепа шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach), происходящие из плейстоценовых отложений Средне-Волжского региона, в большей части – хорошей сохранности, составляют уникальную по количеству и полноте краниологическую коллекцию в геолого-минералогическом музее Казанского университета. Данная коллекция самая большая не только в нашей стране, но и не имеет подобных аналогов ни в одной из зарубежных коллекций по количеству представленных черепов шерстистого носорога из одного, сравнительно небольшого региона. Такая представительная коллекция черепов шерстистого носорога в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург), насчитывающая 63 образца из различных местонахождений бывшего Союза, содержит из Средне-Волжского региона только 3 черепа. Поэтому вполне очевидна научная и музейная ценность краниологической коллекции по шерстистому носорогу геолого-минералогического музея КГУ. Надо отдать должное энтузиазму и трудолюбию нескольких поколений ученых и музейных работников, которые собрали и сохранили эту коллекцию до наших дней и продолжают сохранять в трудных современных условиях, когда и сейчас еще велика опасность безвозвратной утери ценнейших коллекций в ветхих разрушающихся музейных зданиях, не обеспеченных в должной мере средствами, крайне необходимыми на ремонт и реставрацию, на создание условий для нормального хранения коллекций. Нет сомнений, что в ближайшем будущем коллекция по плейстоценовым млекопитающим из музея Казанского университета и краеведческих музеев волжских городов: Нижнего Новгорода, Самары, Саратова, Волгограда – станут известны не только в нашей стране, но и привлекут внимание зарубежных специалистов.

Исследовательская работа с коллекцией черепов шерстистого носорога проводилась в течение четырех лет, с 1987 по 1990 г. Дополнительно к основному материалу были изучены коллекции по шерс-

тистому носорогу, происходящие из того же географического региона – на, из музеев Палеонтологического института РАН, г.Москва, Зоологического института РАН, г. С.-Петербург, а также из краеведческих музеев волжских городов: Твери, Казани, Тетюшей, Ульяновска, Самары, Саратова и Волгограда. Для сравнения привлечены материалы Центрально-Европейской области страны. По Средней Волге краниологический материал составил 69 черепов, а со сравнительным материалом – 98 (рис. 7).

Основу коллекции по шерстистому носорогу Казанского университета составляют находки, относящиеся к последней трети XIX столетия и первому десятилетию XX века, когда значимость и популярность естественных наук в просвещенных университетских городах России была особенно велика. Так, сведения о находках пост-плиоценовых млекопитающих на земле удельного ведомства между с.Ново-девичьим и с.Сенгилеем появились в печати в бюллетене Московского общества испытателей природы в 1914 г. Геолог главного управления уделов П.Ососков представляет в МОИП письменный доклад об истории открытия местонахождения костных остатков вымерших млекопитающих и прилагает фаунистический список с характеристикой их местозалегания и картой. В докладе он дает предварительные выводы о возможном геологическом возрасте данного местонахождения (Ососков, 1914).

Второй период массового поступления находок – с конца 20-х по 40-й год – связан с изучением четвертичных отложений берегов р.Волги при создании крупных водохранилищ и каналов. Хорошо известны среди палеонтологов и геологов классические труды тех лет с описанием плейстоценовой волжской фауны и вмещающих их четвертичных пород крупных отечественных ученых: М.В.Павловой, А.Н.Рябинина, В.И.Громовой, Е.И.Беляевой и В.И.Громова. После 40-х годов поступления находок резко сократились, что объясняется затоплением основных местонахождений плейстоценовой волжской фауны с повышением уровня воды в русле р.Волги при создании водохранилищ.Куйбышевское водохранилище поглотило в своих водах такие известные местонахождения, как Мысы, Камское Устье и Тунгуз напротив г.Сенгилея. Эти местонахождения представляли природные районы аккумуляции костных остатков в доисторическом русле Волги. Из мощной толщи наносных песков извлекались многочисленные кости крупных плейстоценовых млекопитающих: мамонта – *Mammuthus primigenius*,

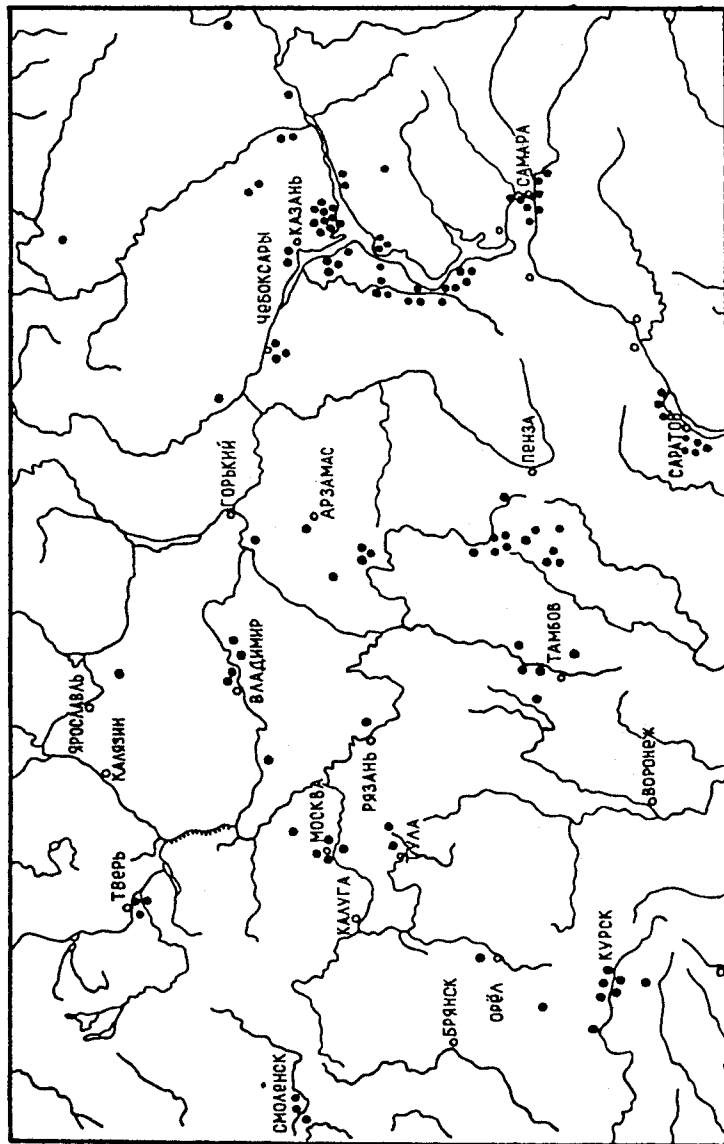


Рис. 7. Пункты находок черепов *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) на территории Центрально-Европейской части и Среднего Поволжья

шерстистого носорога - *Coelodonta antiquitatis*, эламотерия - *Elasmotherium sibiricum*, первобытного тура - *Bos primigenius*, бизона - *Bison priscus*, северного оленя - *Rangifer tarandus*, благородного оленя - *Cervus elaphus*, большерогаго гигантского оленя - *Megaloceros giganteus*, лося - *Alces* sp., лошади - *Equus caballus*, верблюда - *Camelus knoblochi*, сайги - *Saiga* sp. И кости хищных: гиены - *Crocota spelaea*, волка - *Canis lupus*, черного медведя - *Ursus spelaea*, пещерного льва - *Panthera spelaea*.

В конце 20-х годов П.Ососков и Г.С.Рогозин провели сборы костных остатков плейстоценовой фауны и вторично осмотрели эти местонахождения вместе с профессором Московского университета А.П.Павловым (1936). Дальнейшие исследования волжской фауны были продолжены В.И.Громовой (1932), Е.И.Беляевой (1935), В.И.Громовым (1935, 1948). На основе изучения фаунистических остатков млекопитающих В.И.Громовым был выделен казарский фаунистический териокомплекс, характерный для времени днепровского оледенения.

Что касается носорогов, представленных в волжской плейстоценовой фауне тремя родами: *Dicerorhinus*, *Coelodonta* и *Elasmotherium*, то наиболее подробно, с морфологическим описанием и сравнением были изучены В.И.Громовой находки носорога Мерка *Dicerorhinus mercki* Jager из района Нижней Волги (1935) и Е.И.Беляевой - остатки носорога того же вида из окрестностей г.Рыбинска (1939). Однако многочисленные находки *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) не привлекли столь же пристального внимания исследователей, как находки носорогов рода *Dicerorhinus*, и основательных исследований по шерстистому носорогу так и не было сделано.

Это вполне можно понять и объяснить трудностями в использовании остатков шерстистого носорога для определения геологического возраста стратиграфических слоев, учитывая, что остатки его относятся к большому временному интервалу - почти весь плейстоцен, а также малой морфологической изменчивостью вида и присутствием его остатков в отложениях как ледниковых, так и межледниковых стадиялов. Выйдя из Центральной Азии в раннем плейстоцене, этот вид носорога быстро и широко расселился во время рисского оледенения в Западной, Средней и Восточной Европе и повсеместно (кроме Закавказья и Ср. Азии) на территории бывшего СССР. Находки носорогов рода *Dicerorhinus*: *D.megarhinus*, *D.etruscus*, *D. mercki*

в Западной Европе более многочисленны, чем на территории бывшего СССР, и стратиграфически привязаны либо к палеолитическим многослойным памятникам, либо к местонахождениям, в которых четко прослеживается смена фаунистических и флористических комплексов в различных слоях, от датированных нижним плейстоценом до верхнего. На этой основе зарубежные специалисты лучше изучили носорогов рода *дигцероринус* и использовали их как руководящие виды в расчленении слоев среднелейстоценового возраста. Это один из факторов, который привлек внимание отечественных палеонтологов к редким находкам в Поволжье носорогов *дигцерорин*.

Ко времени 30-х – 40-х годов XX столетия относительно хорошо была разработана систематика плейстоценовых слонов на основе морфологической изученности зубной системы элефантин. Хорошая сохранность ископаемых костных остатков и особенно зубов мамонтов способствовала широкому использованию элефантин при определении относительного геологического возраста вмещающих их плейстоценовых отложений. В то же время основательных исследований по *Coelodonta antiquitatis*¹, включая и теоретические разработки в области систематики, не было в течение полутора столетий, чем в основном и объясняется недостаточная изученность шерстистого носорога отечественными палеонтологами.

В конце 60-х – начале 70-х годов появились статьи и монография польского исследователя М.Борсук-Беляницкой (Borsuk-Belaniczka, 1966, 1973), посвященные изучению шерстистого носорога, найденного на территории Польши. Краниологический материал из этого региона насчитывал менее 20 черепов, большая часть которых была поврежденной. Борсук-Беляницкая привлекла сравнительный материал. Она просмотрела коллекции по шерстистому носорогу в Зоологическом институте РАН, г.С.-Петербург, Геологическом институте РАН, г.Москва, ознакомилась и с коллекцией Казанского университета, но мало использовала этот материал.

При сравнении черепов шерстистого носорога из Польши с черепами *Coelodonta* из коллекций нашей страны М.Борсук-Беляницкая отметила большую вариативность последних, что объяснила происхождением этих образцов с большей территории и неодинаковым геологи-

¹ Первое и последнее монографическое описание шерстистого носорога в России было сделано в 1879 г. академиком И.Брандтом (Brandt, 1879).

ческим возрастом. Решив ряд вопросов, связанных с возрастными изменениями и экологической адаптацией *Coelodonta antiquitatis*, исследователь столкнулась с большими трудностями в выяснении эволюции шерстистого носорога. Даже привлечение большого сравнительного материала из коллекции Зоологического института РАН не дало значительных результатов. Вопрос эволюции данного вида не был разрешен из-за чрезвычайной трудности, стоящей перед исследователем, а именно из-за отсутствия точных привязок находок к слоям, что снижает их информативность. Тем не менее, к настоящему времени накоплен обширный коллекционный материал, требующий своей интерпретации. Полагаем, что особое внимание при этом следует обратить на коллекции, которые собраны на небольших территориях. Такой подход позволяет, например, рассматривать черепа шерстистого носорога из коллекции Казанского университета, собранной на территории Средне-Волжского региона, как определенную географическую расу, морфологическую неоднородность которой можно отнести за счет разницы в геологическом возрасте. Не случайно в данной коллекции имеются черепа *Coelodonta* с редкими аномалиями в зубной системе: наличие рудиментарных резцов и сверхкомплектных зубов P^4 и M^3 (Гарутт, 1990). Из трех случаев сверхкомплектности зубов два встречены на образцах из коллекции Казанского университета¹. Другие два черепа шерстистого носорога из той же коллекции имеют патологические изменения костных тканей, вызванные посттравматическим остеомиелитом. Оба черепа принадлежали зрелым животным, погибшим гораздо позднее и от других причин. По характеру остеомии и их локализации ясно, что животные получили ранения в разные возрастные стадии, одно из них – в юном возрасте. У этого экземпляра остеомия располагается на макушке, в области затылочного гребня. По всей вероятности, молодое животное подверглось нападению крупного хищника из кошачьих, у которых при нападении бросок направлен на область шеи жертвы.

Со Средней Волги происходят черепа носорогов (№ 170-5 ПИН РАН, 39/357 ГМ ЛПИ) с очень интересными травматическими поврежде-

¹ Один череп со сверхкомплектным M^3 принадлежал *Diceroshinus kirchbergensis*. Этот образец происходит из верхнелейстоценовых отложений и найден в окрестностях г.Халле (Halle). Осмотрен мною в 1988 г. во время изучения коллекций по плейстоценовым носорогам в Институте четвертичной палеонтологии г.Веймара (Германия).

ниями фронтальной части темечных костей в виде небольших вмятин. Эти повреждения относятся к типу "бойцовых", т.е. получены при боевых стычках между носорогами. Немалый процент встречаемости аномалий и патологий, которые – результат наследственных и средовых факторов, дает нам основание говорить о географической однородности материала из коллекции ИГУ.

Методика исследования

Автором произведены промеры черепов шерстистого носорога по схеме, предложенной К.Гереном (Guérin, 1980) в его монографии по современным и вымершим носорогам. Но в данную схему внесены ряд дополнительных промеров, а некоторые промеры берутся не так, как предлагает это делать К.Герен. Смотри схему (рис. 8а, с, в, рис.9).

1. Общая длина черепа – от верхней, самой выступающей точки на затылочном гребне до конца носовых костей.

2. Кондилобазальная длина – от наиболее выступающей точки на внешней поверхности затылочных мыщелков до конца носовых костей.

3. Носо-орбитальная длина – от внешнего переднего края глазницы (около слезного отростка) до конца носовых костей.

4. Расстояние от внешнего переднего края глазницы до края носорезцовой вырезки (*incisura nasoincisiva*). Носорезцовая вырезка носового отверстия у носорогов отодвинута далеко назад, и глазнице из-за сильного развития и удлинения парных носовых костей, которые у взрослого животного, срастаясь вместе, образуют единое тело, монолитную широкую площадку, на которой крепится массивный передний рог. У шерстистого носорога носовые кости наиболее сильно развиты.

5. Расстояние – от носорезцовой вырезки до конца носовых костей.

6. Расстояние от верхней, самой выступающей точки на затылочном гребне до скулового отростка (*Processus zygomaticus*) лобной кости, он ограничивает дистальный край глазницы.

7. От той же точки на затылочном гребне до надглазничного отростка.

8. То же до слезного отростка глазной орбиты (*processus lacrimalis rostralis*).

9. Расстояние – от заднего края M^3 до наиболее выступающей точки внешней поверхности затылочных мыщелков.

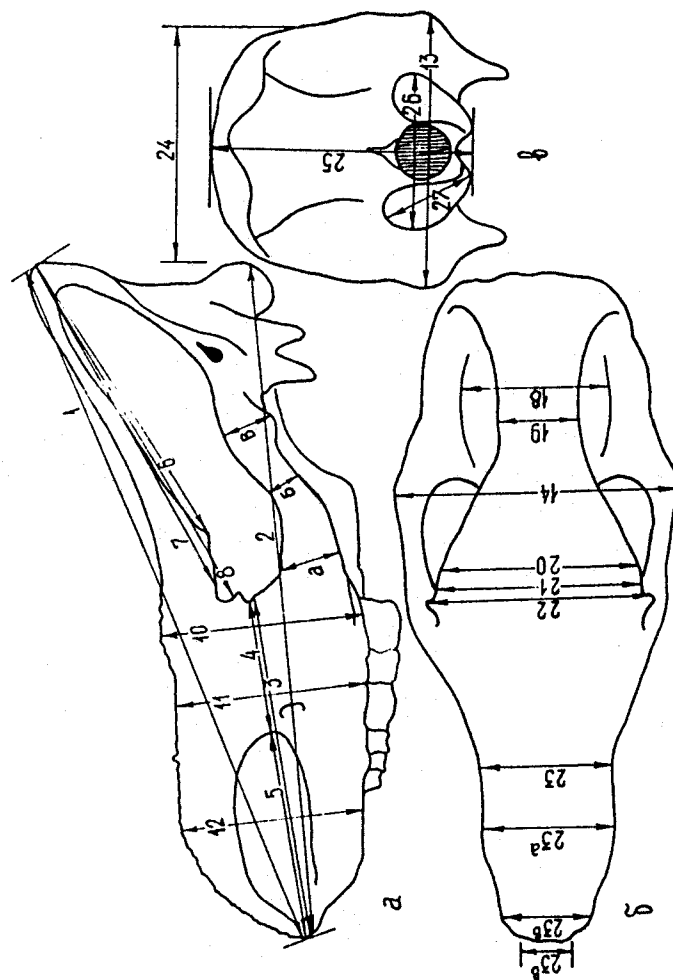


Рис. 8. Схема промеров черепов шерстистого носорога: а – вид сбоку, б – вид сверху, в – вид с затылка

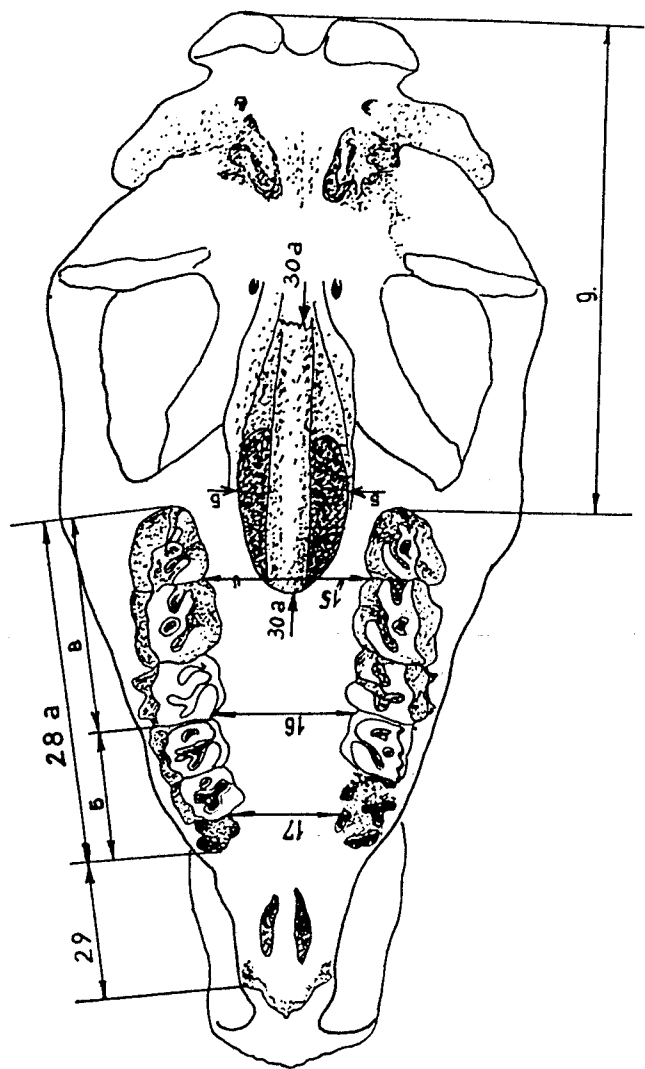


Рис. 3. Схема промеров черепа шерстистого носорога, вид снизу

10. Высота черепа — от внешнего альвеолярного края M^3 до наиболее высокой точки выступания лобных костей. На поверхности лобных костей, равно как и носовых, но в меньшей степени, развиты костные папиллярные выросты. Наиболее выступающая точка центральной части лобных костей свободна от папиллярных наростов и соответствует месту соприкосновения центральной вогнутой внутренней поверхности лобного рога с тем местом, где проходит магистральный кровеносный сосуд, питающий живую ткань основы рога.

11. Расстояние от внешнего альвеолярного края M^1 до точки перегиба лобных костей к носовым, по границе срастания этих костей, где сливаются шероховатые площадки носовых и лобных костей.

12. То же от внешнего, переднего края альвеолы P^2 до точки, совпадающей с наибольшим выступанием носовых костей и, как и на лобных костях, свободной в данном месте от папиллярных выростов.

При взятии данных промеров (10, 11, 12) обращается особое внимание на то, чтобы не происходило отклонение от вертикальной плоскости и заваливание ножек штангенциркуля. Вертикальная плоскость должна быть перпендикулярна к срединной оси черепа.

13. Ширина черепа в наиболее выступающей точке сосцевидных выступов (*Mastoidea externa*) височной кости.

14. Ширина черепа в области наибольшего выступания скуловых дуг.

15. Расстояние между альвеолами зубов M^3 по свободному краю (*Margoliber*) небной поверхности (*Facies palatina*) черепа.

16. То же самое, между альвеолами M^1 .

17. То же самое, между альвеолами P^3 .

18. Наибольшая ширина темени в области височных ямок.

19. Наименьшая ширина темени между внешними краями височных впадин в месте прикрепления большого жевательного мускула (*M. masseter*). На теменных костях, по краю прикрепления большого жевательного мускула формируются теменные гребни (*Crista parietalis externa*), которые очерчивают границы височных ямок и особенно ясно выражены у самцов и у старых самок.

20. Ширина черепа в области скуловых отростков лобных костей.

21. Ширина черепа в области надглазничных отростков.

22. То же, в области слезных отростков глазниц.

23. То же, в области максимального сужения черепа в месте

срастания лобных костей с носовыми. Промеры: ширины носовых костей а) в самом широком месте, б) в средней части, в) в концевой, су- жонной части.

24. Ширина затылочных костей в области внешних краев заты- лочного гребня (*Protuberantia occipitalis externa*).

25. Высота затылка от нижнего края затылочных мыщелков до наиболее выступающей верхней точки затылочного гребня. Керен берет этот высотный промер черепа от внешнего верхнего края заты- лочного отверстия (*Foramen magnum*). Но данный способ измерения высоты затылка приводит к ошибочным цифровым результатам (до 3 - 4 см). Это происходит из-за того, что линия верхнего края большо- го затылочного отверстия подвержена значительным возрастным и ин- дивидуальным изменениям. Она может быть от совершенно ровной или слабо изогнутой до образующей сильный прогиб в сторону че- люсти затылочной кости в виде узкой лакуны (рис. 16). Причина такого яв- ления - развитие вставочной косточки в области соединения швов мыщелковой части затылочной кости (*Pars lateralis*), срастающейся из двух парных костей и челюсти затылочной кости. Если в месте сты- ковки швов образуется вставочная косточка, то в этом месте швы не срастаются на всем протяжении жизни животного. В последующем, по- смертно, при захоронении черепа в различных тафономических усло- виях вставочная косточка часто не сохраняется и выпадает, а в этом месте образуется характерная диастема. Образование вставоч- ной косточки в указанном месте - очень частое явление у шерстис- того носорога.

26. Расстояние между внешними краями затылочных мыщелков.

27. Высота затылочного мыщелка.

28. а) длина зубного ряда, б) премолярная длина $P^2 - P^4$, в) молярная длина $M^1 - M^3$.

29. Размер диастемы. Для выявления признаков полового димор- физма замерялась высота скуловой дуги в трех точках: а) в области нижнего края глазницы, б) в месте наибольшего сужения скуловой дуги (в месте ее срастания со скуловым отростком височной кости), в) в месте расширения скулового отростка височной кости.

30. Размеры хоан: а) длина хоан от дистального края небных костей до места (границы) срастания крыловидных и клиновидных ко- стей.

При неполной сохранности черепа в некоторых случаях брался половинный промер и результат его удваивался. Это вполне можно

допустить при измерении широтных показателей черепа (№ 13, 14, 20, 21, 22, 23), учитывая, что право-, левосторонняя асимметрия черепа незначительная и погрешность в результате измерения будет в общем невелика.

При изучении зубов в черепе автором снимался эстамп с жева- тельной поверхности. У зубов шерстистого носорога она, как прави- ло, плоская и ровная. Эмалевая оторочка гребней не сильно высту- пает над уровнем дентина. Накладывая тонкий лист бумаги на жева- тельную поверхность зуба, мягким графитовым или восковым каранда- шом проводим по жевательной поверхности. Такая методика дает воз- можность изучить изменение рисунка зубной эмали при снашивании зуба и уловить различия систематического порядка.

На коронках зубов замерялись длина, ширина и высота. Высота коронки нестертого зуба или чуть затронутого стиранием отмечалась как истинная высота. Но высотные замеры брались и на стертых зу- бах, при этом отмечалась степень их стертости: а) меньше полови- ны, б) половина коронки, в) больше половины.

Каждый измеренный череп фотографировался в 4-х проекциях: сбоку, сверху, снизу и с затылочной плоскости. По фотографиям до- полнительно изучались угловые черепные показатели. Это проще, чем делать такие трудоемкие измерения большим деревянным транспортом. Важно только, чтобы при фотографировании не были бы допущены искажения в пропорциях черепа. Методика фотосъемки хорошо изложе- на в книге по фотографированию сельскохозяйственных животных (Ар- тухов, Сошальский, 1954).

Половой диморфизм шерстистого носорога

В черепах носорогов ювенильного возраста и даже половозре- лых, но молодых особей труднее бывает выявить признаки, характер- ные для разных полов. Наиболее полного развития эти различия дос- тигают тогда, когда окончательно останавливается рост животного, при этом зубы последней смены M^3 бывают к тому времени значитель- но затронуты стиранием. Яснее всего признаки полового диморфизма проявлены у достаточно зрелых и старых особей. Из этого следует, что, только по возможности точно определив возрастную стадию раз- вития черепа животного, можно приступать к идентификации половых признаков.

В определении возрастной стадии развития учитываются: нали -

чие в черепе зубов разных смен (молочные или постоянные), молочных зубов, находящихся в стадии замены их постоянными; стадия замены молочного последнего предкоренного P^4 на постоянный; стадия прорезывания и функционирования последнего коренного M^3 ; состояние стертости зубов; швы на черепе и степень их зарастания и облитерации: степень окостенения носовой перегородки и срастание ее с носовыми, предчелюстными; а также распространение окостенения вглубь черепа и срастание с небными костями, сошником и клиновидными костями. Это важно учитывать, чтобы не отнести ошибочно к женскому полу черепа ювенильных особей самцов, скелет черепа которых еще до конца не сформировался. Наоборот, на черепах старых самок сильно выражена рельефность костей и часто формируются костные наросты, подобные таковым на черепах самцов. Такие черепа ошибочно можно отнести к мужскому полу.

Признаки в морфологии черепа, характерные для молодых животных

Рассмотрим подробно следующие признаки:

1. Наличие незараставших швов, определяющих границы между отдельными костями черепа. Это один из признаков, который сразу же бросается в глаза и дает возможность выявить ювенильную особь, даже если в черепе не сохранились зубы.

Быстрее всего зарастают швы в костях нейрокраниума и дольше всего держатся в лицевом отделе черепа. Это связано с медленным ростом костей верхней челюсти и формированием в альвеолах зубов.

Уже при полной смене молочных премоляров P^2 и P^3 и одновременно функционировании M^1 и M^2 в черепе еще остаются незараставшими до конца швы максиллярно-скуловые, максиллярно-глазничные, швы в клиновидных костях, между скуловой костью и скуловым отростком височной кости.

В черепах одной возрастной стадии, но различного пола можно видеть разную степень зарастания швов. Череп самки формируется несколько раньше, а на черепе самца еще долго сохраняются швы, вплоть до начала функционирования M^3 .

2. Поверхность костей черепа ювенильной особи гладкая, рельефность слабая, границы височных ямок нечетко очерчены.

3. Носовая перегородка, не полностью окостеневшая и не срастающаяся с костями предчелюстными, носовыми, сохраняет подвижность в

черепе. Один из основных систематических признаков носорогов рода *Coelodonta* — это наличие полностью окостеневшей носовой перегородки. У носорогов рода *Dicerorhinus* носовая перегородка не цельнокостная и развита только в передней части носовых костей. Но в черепах молодых животных *Coelodonta*, у которых процесс окостенения носовой перегородки не прошел до конца, не сохраняются те части носовой септы, которые при жизни животного были хрящевыми. Это вводило в заблуждение неопытных исследователей, и такие черепа определялись ими как принадлежащие носорогу Мерка.

4. Носовые кости длинные и узкие.

5. На поверхности носовых и лобных костей в месте крепления переднего и заднего рога слабо сформированы костные папиллярные выросты, а следы кровеносных сосудов слабо проявлены.

6. Даже если зубы в челюсти не сохранились, то по глубине и форме альвеол и по выпуклости внешней стенки верхнечелюстной кости можно установить, зубы какой смены присутствовали в черепе.

Изучая коллекции по вымершим формам носорогов, автор исследовал и рецентный материал из коллекции ЗИН РАН (С.-Петербург), Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического музея университета им. Гумбольдта (Берлин). Всего было изучено 4 черепа суматранского носорога — *Didermoceros sumatrensis* Fischer, 3 — индийского носорога — *Rhinoceros unicornis* Desmarest, 1 — зондского носорога — *Rhinoceros sondaicus* Linnaeus, 40 черепов черного африканского носорога — *Diceros bicornis* Linnaeus, 3 — белого африканского носорога — *Ceratotherium simum* Burchell. Во многих случаях был известен пол животного, что дало возможность произвести анализ признаков полового диморфизма на черепах современных видов носорогов и использовать эти данные при изучении вымерших.

Так, при характеристике полового диморфизма у млекопитающих обращают внимание на ряд признаков, которые косвенно связаны с размножением: различие в размерах тела, силе, степени развития и величине некоторых зубов (клыков у моржей, бивней у слонов) и наличие разного рода придатков (рога). Наиболее распространенный пример — олени, у которых самцы гораздо крупнее самок и имеют рога. Исключение представляет северный олень — *Rangifer tarandus*, у которого самки тоже вооружены рогами. В этом случае мы сталкиваемся уже с явлением передачи самцовых признаков самкам, что было описано И.И. Шмальгаузенем в 1968 году. Подобные признаки ярко проявляются у носорогов.

Рога носорогов, вероятно, изначально возникли одновременно у обоих полов и относятся больше к родовому признаку. Это влияло на выживаемость данного подсемейства, и действие естественного отбора было направлено на усиление органов защиты (рогов) у носорогов в равной мере как у самцов, так и у самок. Так, в литературе приводятся данные о рекордных размерах переднего рога у современных носорогов. Очень часто обладателями такого большого рога являются самки. Самый большой рог (158 см) принадлежал самке черного африканского носорога (Фрейм, 1972).

Следует обратить внимание и на особенности поведения самок носорогов по отношению к представителям другого пола — самцам. У самок сильно проявляется агрессия по отношению к самцам, и даже в брачный период самки носорогов наносят своим партнерам ощутимые удары рогом. Это находит свое объяснение в необходимости защиты территории, на которой выращивается потомство.

Пример размытия признаков полового диморфизма у носорогов на уровне физиологии связан с поддержанием высокой концентрации половых мужских гормонов в крови у вида в целом и как следствие — повышение концентрации мужских половых гормонов и у самок. Ткани эпидермиса становятся особенно чувствительными, и происходит стимуляция к развитию таких образований, как рога. По этой же причине нивелируются половые различия и при формировании скелета черепа.

Специалисты, изучавшие проявление полового диморфизма на черепах современных и вымерших носорогов, пришли в своих заключениях к двум противоположным выводам. Одни из них (Россок, 1945; Palmarell, Palombo, 1983) утверждают, что половые различия в черепах самцов и самок очень хорошо проявлены. При этом они обращают особое внимание на разницу в степени развития носовых костей (длины, ширины) и шероховатости на поверхности носовых и лобных костей в месте прикрепления переднего и заднего рога. Пальмарелло и Полombo, сравнивая несколько черепов шерстистого носорога, отмечают половые различия в степени рельефности и профилированности затылочной части черепа и в форме затылочного отверстия.

Другого мнения придерживается Г. Лус (Loos, 1975), который считает, что почти невозможно определить пол носорогов по черепу, особенно основываясь на степени шероховатости носовых и лобных костей в месте прикрепления рога. "Я не нашел возможности обнаружить половые характеристики на черепах двух видов *C. simum* и *D.*

bicornis, то же самое и для *Didermoceros sumatrensis*. Из 56 исследованных мною черепов только для 6 животных был определен пол. В результате научных экспериментов, в основном с черепами носорогов рода *Diceros*, я убедился во мнении, что определение пола по черепу носорога — пустая трата времени" (Loos, 1975).

Изучая обширный краниологический материал по шерстистому носорогу, автору также пришлось столкнуться с некоторыми трудностями в определении половой принадлежности особи по черепу. Когда имеешь очень малый материал, то может показаться, что данная проблема не столь сложна. Но когда через руки исследователя проходят десятки и сотни образцов, то нередко приходится сталкиваться с парадоксами размытости признаков полового диморфизма (отчасти за счет гормонального фактора, а отчасти — среднего). И если строить заключение по одному признаку, то вероятность ошибки большая.

Сравним цифровые показатели, которые отражают некоторые пропорциональные характеристики в черепах шерстистого носорога, например: отношение длины носовых костей к общей и кондиллобазальной длине черепа, отношение ширины черепа в скуловых отростках височных костей к общей длине черепа и то же к кондиллобазальной, отношение расстояния между затылочными мышечками к ширине черепа в выступающей поверхности сосцевидного выступа слуховых костей.

Таким образом, результаты просчетов выявили приблизительно одинаковые пропорциональные соотношения отдельных частей черепа, по которым четко различают половые различия у других видов животных. В данном случае выступают отличия не столько качественного порядка, сколько количественного, и не по одному признаку, а по нескольким в совокупности.

В установлении пола по черепу шерстистого носорога автором обращено внимание на следующие признаки:

1. Размерный показатель.
2. Степень развития носовых костей, при этом важен не столько показатель длины, сколько широтные показатели величины носовых костей. У самцов носовые кости имеют форму трапеции. Они уже у конца носовых костей и сильно расширены в основании их. У самок форма носовых костей приближается к вытянутому прямоугольнику и почти одинакова в ширине как у конца, так и в основании носовых костей (рис. 10).

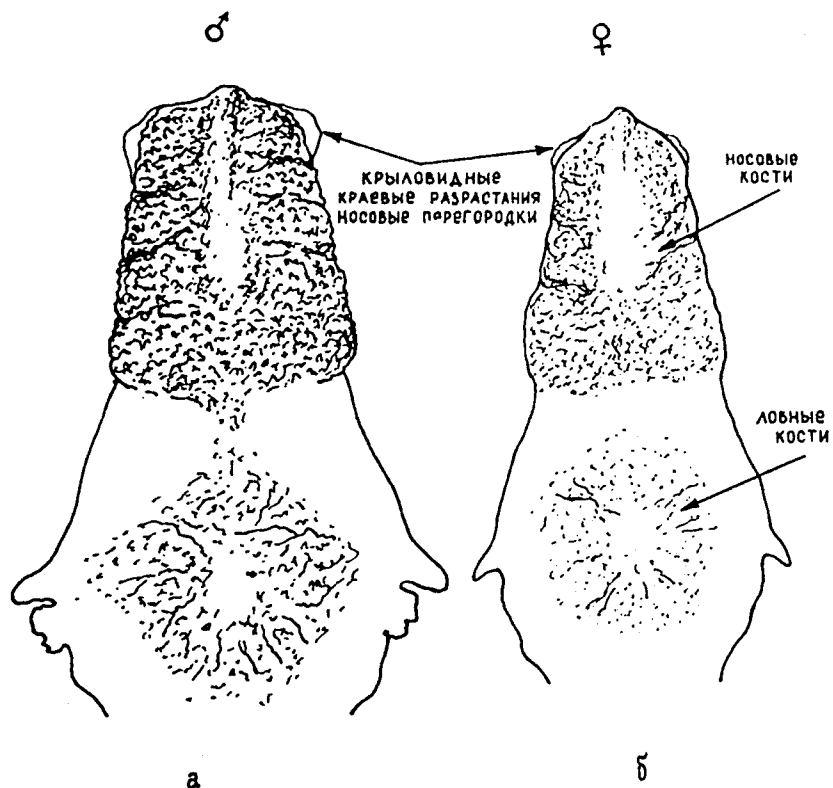


Рис.10. Половой диморфизм в черепах самца и самки шерстистого носорога. Отличие в строении носовых, лобных костей и черепных отростков в области глазницы. а) лицевой череп самца. Вид сверху; б) лицевой череп самки. Вид сверху

3. Носовые кости самцов круче изогнуты и опущены вниз. У самок они прямее и полого опущены.

4. Носовая перегородка (костная носовая септа) (*Septum nasi osseum*) состоит из двух листков, нижним краем срастается с предчелюстными, небными костями и сошником. В верхней части, у носовых костей, два листка носовой септы расходятся в разные стороны под носовые кости и к окончанию роста костей скелета срастаются с ними. Пока рост костей скелета не прекращен, септальные пластинки носовой перегородки продолжают увеличиваться и выходят наружу из-

под носовых костей в их концевой части, образуя в этом месте своеобразные "крылья и подносовые шипы". За счет выдвинутых краев септальных пластинок костной носовой перегородки из-под носовых костей увеличивается общая площадь носовых костей и как следствие - площадь для крепления переднего рога. У самцов края септальных пластинок выдвинуты гораздо сильнее, чем у самок (рис.11).

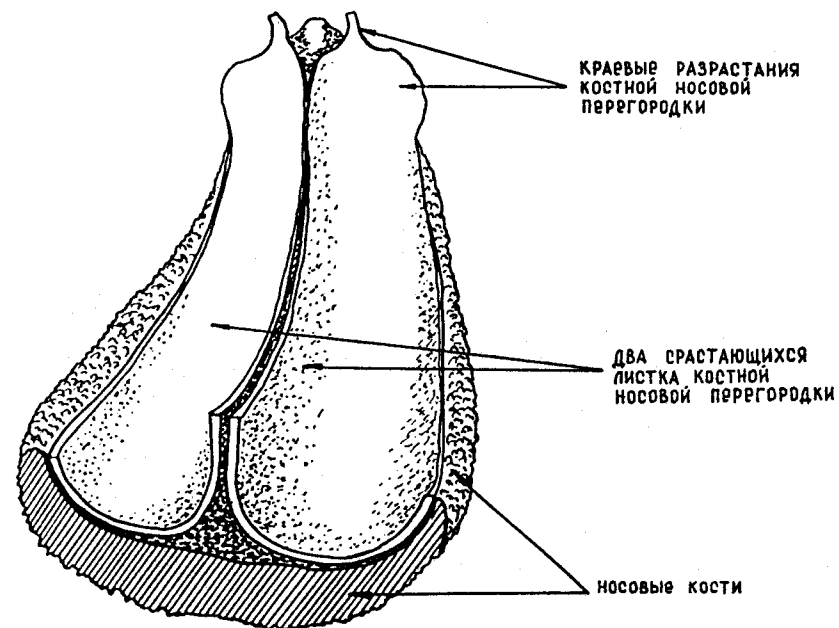


Рис.11. Строение костной носовой перегородки шерстистого носорога. Вид снизу. Верхнечелюстные и предчелюстные кости удалены

5. Шероховатость (костные папиллярные окостеневшие выросты) носовых и лобных костей в местах прикрепления переднего и заднего рога может быть одинаково хорошо развита как у самцов, так и самок в различных популяциях и при этом не связана коррелятивно с длиной рога. Опираясь в определении пола только на этот признак, можно прийти к ошибочному заключению, хотя в общей сумме признаков степень развития шероховатости носовых и лобных костей может учитываться.

6. За счет большей выпуклости поверхности кровли носовых и лобных костей яснее и больше выражен перегиб на профиле черепа в области перехода от лобных костей к носовым у самцов, чем у самок. У последних эта линия перегиба часто совсем с nivelирована.

7. Степень развития орбитальных (глазничных) отростков: слезного, надглазничного, а также скулового отростка лобных костей, которые располагаются по верхнему орбитальному краю позади надглазничного отростка. Этот признак наиболее четко выявляет различия в черепах самцов и самок. У самок слезный отросток глазной орбиты гладкий и тонкий как в основании, так и на всем своем протяжении. Надглазничный отросток слабо выражен, а скуловой отросток лобных костей чаще совсем неразвит и плавно переходит в линию теменного гребня, очерчивающего височные ямки. У самцов все три вышеперечисленных отростка очень хорошо развиты, особенно слезный надглазничный, образуя массивные "капообразные" разрастания костной ткани в этом месте. Скуловой отросток лобной кости четко выступает над задней оконечностью внешнего края глазницы, отделяя ее от височной впадины (рис. 10).

8. Степень развития скуловой дуги. Замеры высоты скуловой дуги в трех точках (смотри схему промеров рис.8) (на более чем 200 черепах шерстистых носорогов и более 40 черепах рецентных) показывают, что у самок даже при некоторой степени массивности черепа у старых особей скуловые дуги всегда выделяются своим грацильным строением. Они гораздо тоньше, особенно в средней своей части, в области сращения скуловой кости со скуловым отростком височных костей и более выпрямленные. У самцов скуловые дуги массивные и сильнее изогнуты. На внутренней поверхности и по нижнему краю скуловой дуги (в месте прикрепления большого жевательного мускула) образуются ребристые выступы и шероховатости (рис.10).

9. Степень развитости отростков: яремного - *Processus jugularis*, околярного - *Processus paracondylaris*. У самцов данные отростки гораздо массивнее (особенно яремный), чем у самок (рис.12). Строение и форма вышеуказанных отростков черепных костей являются важным систематическим признаком.

В морфологическом описании названия костей приводятся на латинском языке. Но в некоторых работах авторами (Loos, 1975; Guerin, 1980) латинские названия отростков даются по старой анатомической номенклатуре. В нашей работе употреблялись латинские названия в соответствии с названиями, принятыми в международной ве-

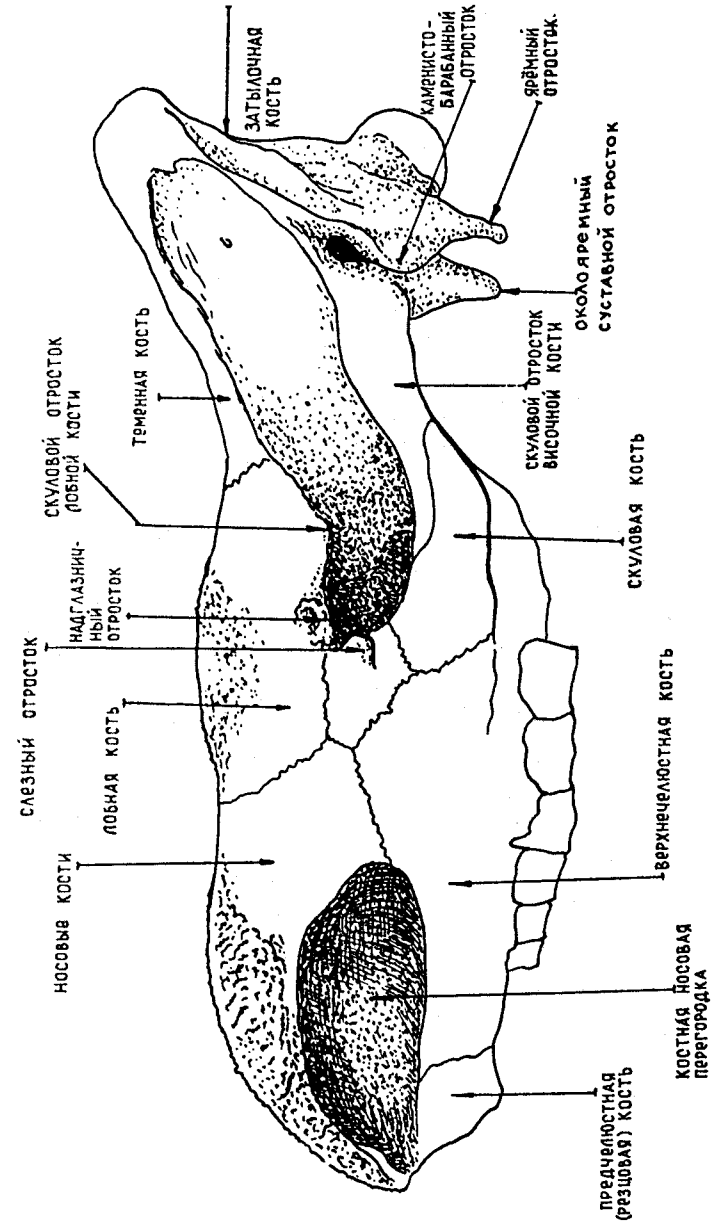


Рис.12. Схема черепа шерстистого носорога с обозначением основных костей и черепных отростков. Вид сверху

теринарной анатомической номенклатуре (1979). Во избежание возможной путаницы в латинских наименованиях разных авторов нами приводится сопоставление названий костей, принятых Гереном и Лусом: *Processus jugularis* = *Processus paroccipitalis* - яремный отросток, *Processus paracondylaris* = *Processus glenoides* - околоушный отросток, *Processus retrotympanicus* = *Processus postglenoides* - каменисто-барабанный отросток (рис.12). В принципе латинские названия отростков: *pr. postglenoides* (*glenoidalis*) (греч.), относящийся к суставной ямке, (суставной отросток) - заднесуставной и *pr. posttympanicus* - заднеслуховой, принятые Лусом и Гереном, - может, и точнее отражают местоположение этих отростков, но они не сопоставлены с названиями международной латинской номенклатуры.

10. На черепе самцов более четко и ясно очерчен височный ямки за счет развития по височной линии, в месте прикрепления большого жевательного мускула, гребней. У молодых особей и самок границы височных впадин более размыты и не такие четкие. Цифровые показатели наименьшей ширины темени между височными впадинами у самцов намного больше, чем у самок, и колеблются в пределах от 90 до 110 мм.

По средней сагиттальной линии теменных костей у самцов наиболее сильно развит теменной бугорок. У самок он выражен слабее и чаще совсем сглажен. Указанный цифровой показатель ширины темени колеблется у самцов и самок в пределах различных географических популяций, и поэтому этот признак для определения пола можно учитывать только в совокупности с другими.

11. Степень развития и рельефность затылочных костей черепа. По данным итальянских исследователей Пальмарелло и Поломбо (*Palmarcelli, Palombo, 1983*), общая конфигурация большого затылочного отверстия четко различима у самцов и самок. Так, по их мнению, затылочное отверстие в черепах самцов имеет эллипсоидную форму в продольном направлении, тогда как у самок оно приближается по абрису к ровной окружности. По большей части этот признак подтверждается, если не учитывать искажение формы затылочного отверстия за счет выпадения вставочной кости.

Затылочный гребень в черепе самцов развит значительно сильнее, чем у самок. Выйная поверхность чешуи затылочной кости *paraclypealis* сильнее углублена, а на особо крупных черепах самцов,

длина черепа которых достигает более 880 мм на выйной поверхности, формируется глубокая ямка диаметром до 30 мм, которая подобна выйной ямке на черепах слонов. В черепах слонов, которые и сами по себе огромны и тяжелы, да еще несут пару крупных и тяжелых бивней в альвеолах предчелюстных костей, присутствие выйной ямки - анатомическая норма. В черепах шерстистого носорога она формируется только у очень крупных особей самцов и функционально связана с дополнительным прочным креплением выйной связки в выйной ямке для поддержания массивной и тяжелой головы животного.

Затылочное предбугорье - *Potubratia occipitalis externa* - выпукло выступает вперед в черепах самцов и слабо выражено у самок. В черепах самок поверхность теменных костей в целом не такая рельефная и четкая (рис.13).

Из всех приведенных признаков полового диморфизма, проявляющихся на черепах самцов и самок шерстистого носорога, которые дают возможность установить пол животного, ни один в отдельности взятый не может быть надежным критерием, а только все признаки, взятые в совокупности.

О п и с а т е л ь н а я ч а с т ь. При изучении краниологической коллекции по шерстистому носорогу был изучен половой и возрастной состав особей и получены следующие соотношения.

По возрастному составу. Учитывая степень стертости коренных зубов, степень сращения черепных швов и глубину зубных альвеолярных лунок в случае отсутствия зубов в черепе вследствие их разрушения был определен возраст животных. Выделены три возрастные группы: а) юные (juvenильные), б) полувзрослые (субадультные), в) взрослые и старые (сенильные) особи. Черепа носорогов, относящихся к последней возрастной стадии, представлены 28 образцами, что составляет 82,3 % от всей коллекции; относящихся к полувзрослым особям - 4, juvenильных - 3, т.е. приблизительно равное количество.

При подсчете соотношения полов (самцов - самок) получается пропорция приблизительно 1:1. Черепов самцов только на два образца больше черепов самок.

По размерным показателям. Самый крупный череп шерстистого носорога имеет общую длину - 875 мм. Этот образец ГММ КГУ № 750 (1/79) (бывшая Вятская губерния) был найден у д.Иербаково бывшего Елабужского уезда. Ныне эта область входит в территорию Татарстана.

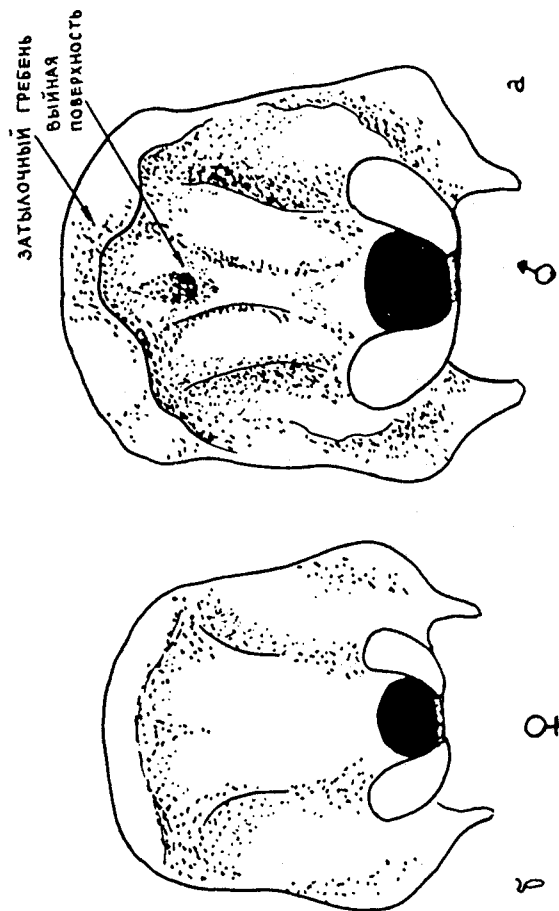


Рис. 13. Половой диморфизм в строении затылочных костей черепа шерстистого носорога: а) самец, б) самка

Самый мелкий череп, принадлежащий самке шерстистого носорога (образец ГММ КГУ № 722), имеет общую длину – 708 мм. Череп был найден на берегу р.Кушерги у с.Пойгулово, бывшего Козмодемьянского уезда, бывшей Казанской губернии.

Между этими крайними показателями черепной длины от наименьшего к наибольшему идут цифровые показатели, которые дают практически плавный переход.

По морфологическому строению черепа шерстистого носорога также четко разделяются на два крайние и третий – переходный морфотип. Особенно четко это подтверждают угловые показатели: отклонения затылочной плоскости от осевой сагиттальной и угол перегиба плоскости лобных костей к плоскости теменных костей черепа. Впервые методика угловых измерений была разработана на черепах носорогов немецким палеонтологом Ф.Цейнером (Zeuner, 1945). Цейнер обнаружил различия в отклонении затылочной плоскости от осевой сагиттальной у ныне живущих носорогов африканских и азиатских видов и связал это с функциональной адаптацией к питанию различным кормом: веточно-лиственным и травянистым и, следовательно, к жизни животных в различных экологических условиях: лесах, лесостепях и степных открытых пространствах. В дальнейшем в своей работе он применил методику угловых измерений для выяснения экологической адаптации у данного травоядного вымершего плейстоценового вида. Цейнер сравнивал шерстистого носорога с близкой ему по экологии формой – белого африканского носорога. Работы Цейнера и его методика угловых измерений хорошо известны каждому палеонтологу. Но Цейнер не обладал серийным материалом, который бы позволил ему выявить морфологическую неоднородность в черепах шерстистого носорога, используя систему угловых показателей.

Для простоты методики, чтобы яснее выявить морфологическую неоднородность на большом серийном материале, автором были отобраны фотографические профильные изображения черепов носорогов с цифровыми показателями общей длины черепа не менее 760 мм. Логически рассуждая, в эту группу должны отойти все самцы. При раскладке и анализе фотоизображений черепов только крупных образцов с первого взгляда четко выделились два явных морфотипа.

I. Первый морфотип – долихокраний (вытянутый в продольном направлении). Сильно вытянутые по сагиттальной оси черепа носорогов. Затылочная плоскость значительно отклонена назад. Затылочный

гребень хорошо развит, нависающий и далеко выступающий назад от затылка. Профильная линия перехода от лобных костей к теменным без резкого перегиба полого поднимается к макушке черепа.

Угловые показатели: угол отклонения затылочной плоскости черепа к сагиттальной осевой составляет в этой группе 115° . Угол перегиба по плоскости теменных костей к лобным равен 100° .

II. Второй морфотип – брахикранный (укороченный, массивный в продольном направлении). Создает впечатление укороченного и массивного черепа с резким перегибом и приподнятостью теменной плоскости к плоскости лобных костей под углом $140 - 150^{\circ}$. Затылочная плоскость отклонена к сагиттальной под углом 90° . Затылочный гребень слабо выражен и не выступает сильно назад.

III. Третий тип – мезокранный (средний между двумя предыдущими). Представляет переходный тип между двумя крайними морфотипами.

То же самое, но менее четкие морфологические характеристики присущи и второй группе черепов шерстистого носорога, в которую были отобраны фотоизображения черепов по размерным показателям общей длины не более 750 мм. Это можно объяснить тем, что во вторую группу мелких черепов вошли преимущественно самки: на их черепках морфологические признаки не так ярко проявлены.

Подсемейство – Dicerorhininae

Семейство – Dicerorhininae

Род – Coelodonta Bronnjar, 1831

Coelodonta antiquitatis Blumenbach, 1799

Синонимы

Rhinoceras antiquitatis Blumenbach, 1799

Rhinoceras tichorhinus Cuvier, 1812

Coelodonta Boiei Bronnjar, 1831

Rhinoceros (Tichorhinus) antiquitatis Brandt, 1877

При выборе типового экземпляра из серии черепов, относящихся к долихокранному типу (вытянутые черепа), возникли некоторые трудности. Ни один череп из данного типа не имел полный набор зубов. Всего четыре черепа ГММ КГУ № 724, 749, 729, 717 имели полный набор моляров $M^I - M^3$ и последний четвертый премоляр P^4 на одной из сторон верхней челюсти. В других черепках зубы не сохранились, и час-

точно имеются разрушения альвеолярной кости черепа. Те экземпляры черепов, в которых сохранилась хотя бы часть зубов, по возрасту относятся к ювенильным особям. У этих особей P^4 только начал функционировать, имеется неполностью окостеневшая носовая перегородка, на черепе присутствуют незарощенные швы лицевого отдела черепа. Другие образцы хоть и принадлежат взрослым особям, но это были животные, рост которых не закончился. M^3 в этих черепках только начал функционировать, а носовая перегородка хоть и окостенела, но внешние края ее, прилегающие к носовым костям, еще не продвинулись к их краю и не произошло окончательного сращения с ними. Черепа взрослых особей, полностью сформированных, у которых, судя по состоянию альвеол, уже были сильно изношены M^3 и M^2 , имеют плохую сохранность. У экземпляра ГММ КГУ № 731 отсутствует левая скуловая кость, у № 739 полностью разрушены небная кость, правая альвеолярная часть верхнечелюстной кости и скуловая дуга.

Учитывая, что черепа лучшей сохранности принадлежат более молодым и еще растущим животным, у которых морфологические признаки еще не полностью сформировались, в качестве типовых экземпляров мы выбрали черепа худшей сохранности взрослых особей, полностью сформированных с устоявшимися морфологическими признаками.

Д о л и х о к р а н н ы й м о р ф о т и п. Типовой экземпляр – ГММ КГУ № 750 (№ 4/79) (рис.14) – из старой, дореволюционной коллекции. Найден у д.Щербаково бывшего Елабужского уезда Вятской губернии. Данная область входит в нынешнюю территорию Татарстана. Крупный череп взрослой особи по всем морфологическим признакам принадлежит самцу. Общая длина черепа с точки наибольшего выступания теменных костей до конца носовых костей – 875 мм. Кондилобазальная длина – 794 мм.

Рельеф черепных костей ясно выражен. Общие пропорции черепа удлиненные. Профильная линия черепа, соединяющая наиболее выступающие точки носовых костей и лобной в месте прикрепления основания первого и второго рога, образует горизонталь и параллельная базальной линии черепа. Высота черепа в области лобных и носовых костей практически одинакова. Носовые кости массивные, удлиненные и круто опущены вниз. На поверхности их сильно развиты костные папиллярные наросты. Отпечатки крупных, питающих рог кровеносных сосудов углублены и защищены костными наростами. Шероховатость лобных костей выражена слабее. Величина и тяжесть рога, по-види-

– 101 –

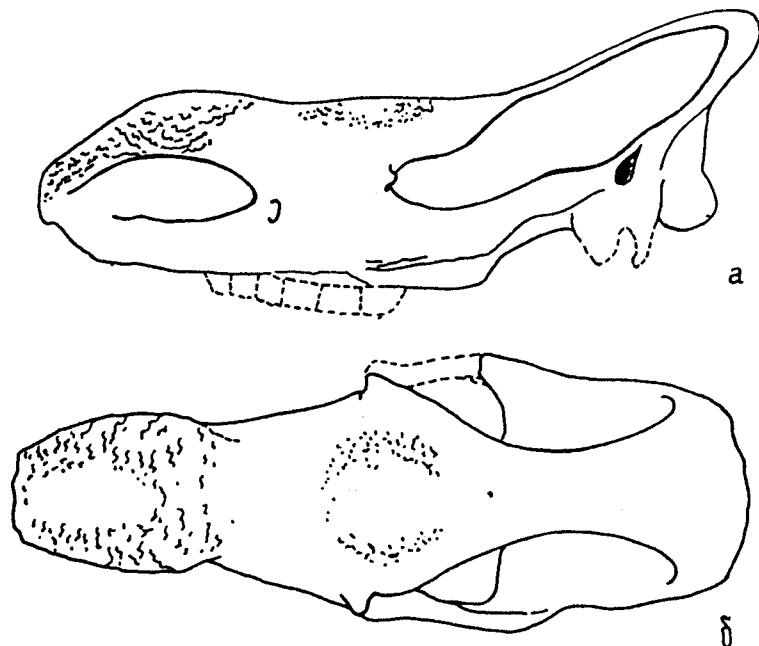


Рис. 14. Череп шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) (ИМН КГУ, № 750 (4/79), д. Шербаково быв. Елабужского уезда Вятской губернии). Типовой экземпляр, долихокранной морфологии: а - вид сбоку; б - вид сверху

тому не оказывали влияние на степень развития шероховатости носовых и лобных костей, как это и подтверждается на примере современных носорогов. Развитию шероховатости костей способствовали нагрузки, создающиеся при работе носорога рогом. Возникла необходимость оградить и защитить питающие рог кровеносные сосуды, что и вызвало появление своеобразных костных ворсистых наростов на носовых и лобных костях.

Профильная линия носовых и лобных костей имеет ясно выраженный перегиб (седловину) в области срастания их между собой, в том месте, где сходятся шероховатые участки костей, на которых крепятся рога носорога: Угол β - отклонение плоскости теменных костей от плоскости лобной - составляет 156° . У других экземпляров данного морфотипа этот угол колеблется от 162 до 150° .

- 102 -

Теменные кости массивные, слегка выгнутые. Наименьшая ширина теменных костей в области височных впадин равна 100 мм.

Затылок прямоугольный. Хорошо развит затылочный гребень. Угол α (отклонение затылочной плоскости от базальной линии) равен 110° . У данного морфотипа угол α имеет вариативные колебания от 124 до 110° , в среднем равен 114° . Величина угла зависит от степени развития затылочного гребня и степени отклонения теменных костей от плоскости лба.

Большое затылочное отверстие - Foramen magnum - грушевидной формы. Верхняя точка внешнего края затылочного отверстия (опистхион - opisthion) вытянута и сужена в сторону чешуи затылочной кости.

Изменение формы затылочного отверстия от эллипса до грушевидной формы или вытянутого треугольника в зависимости от изменения величины угла α ($<$ у по Loos), что замечено Лусом (Loos, 1975), не подтверждается на имеющемся серийном материале.

В черепах долихокранного морфотипа с наибольшим углом α ($<$ у по Loos), достигающим значений от 110 до 124° , наряду с овальным затылочным отверстием часто отмечаются черепа с грушевидной или треугольной формой большого затылочного отверстия. При этом степень вытянутости (опистхион) опистхиона (верхнего края затылочного отверстия) различна и индивидуальна для каждой особи. Если даже предположить, что форма большого затылочного отверстия не зависит от присутствия или отсутствия вставочной кости, а связана только с прижизненным окостенением по сухожильной ткани, которая закрывала щель опистхиона, то ясно одно, что это подтверждено индивидуальной изменчивостью и зависит от функциональных нагрузок (натяжения) на связки и мышцы в области затылка. При фиксации головы и снятии нагрузок в области затылочного отверстия происходит со временем окостенение и образование вторичной кости, закрывающей щель.

Крылья, которые образуются сросшимися отростками клиновидной и основной костей и ограничивают с боков отверстие хоан, - низкие, незначительно приподняты над базальной линией основания черепа. Угол $\gamma = 2^\circ - 3^\circ$. Отверстие хоан вытянутое и узкое.

Зубные ряды верхней челюсти спрямленные и слабо расставленные. Длина премолярного ряда $P_2 - P_4 = 87$ мм. Длина молярного ряда $M_1 - M_3 = 125$ мм. Граница носового отверстия на уровне между $P_4 - M_1$. Край глазной орбиты на уровне между $M_2 - M_3$.

- 103 -

Степень развития шероховатости носовых и лобных костей в месте прикрепления основания переднего и заднего рога в черепах данного морфотипа выражена по-разному. В образцах ГММ КГУ № 717, 739 она практически не развита или очень слабо выражена. При этом размеры черепов достигают: одного—839, другого—828 мм и не оставляют сомнений в том, что они по остальным признакам принадлежат самцам. Череп № 238/2 из Зоологического института г. Санкт-Петербурга (ЗИН РАН) из известного местонахождения плейстоценовой фауны Поволжья (п-ов Тунгуз) хоть и уступает по размерам предыдущим (его общая длина — 786 мм), но имеет носовые кости с сильно развитой шероховатостью, как у экземпляра ГММ КГУ № 750.

Б р а х и о к р а н н ы й м о р ф о т и п. Типовой экземпляр. Череп ГММ КГУ № 720 (8/134) из старой дореволуционной коллекции найден у д.Новый Ильмовый Куст бывшего Буинского уезда Симбирской губернии (рис. 15).

Череп принадлежит взрослому животному, судя по стертости M_3 , который только начал функционировать, особь не достигла еще своих максимальных размеров. Основная длина черепа составляет 721 мм. По степени рельефности и развития костей его можно отнести к черепу самки.

Череп сходного морфотипа — ГММ КГУ № 737. Обнаружен на территории Казанской губернии (точное местонахождение неизвестно). Принадлежит взрослому животному со скошенными зубами M_3 и M_2 наполовину их первоначальной высоты. Основная длина черепа — 871 мм. Кости черепа массивные, рельефные, что указывает на принадлежность черепа самцу.

К характерным особенностям в морфологии данного типа, отличающим его от вышеописанного морфотипа, относятся следующие детали. Череп имеет пропорции более укороченные. Высота черепа в области лобной кости значительно выше, чем в области носовых костей. Профильная линия по носовым и лобной костям ровная, почти без прогиба и резко опущена книзу под углом к базальной линии основания черепа. Угол β изменяется в пределах от 164° до 160° , угол α — от 114° до 104° . Шероховатость носовых костей развита слабо.

Крылья крыловидных и основных костей высокие и значительно приподняты над базальной линией основания черепа. Нейрокраниум (мозговая часть черепа) сильно приподнят над базальной линией че-

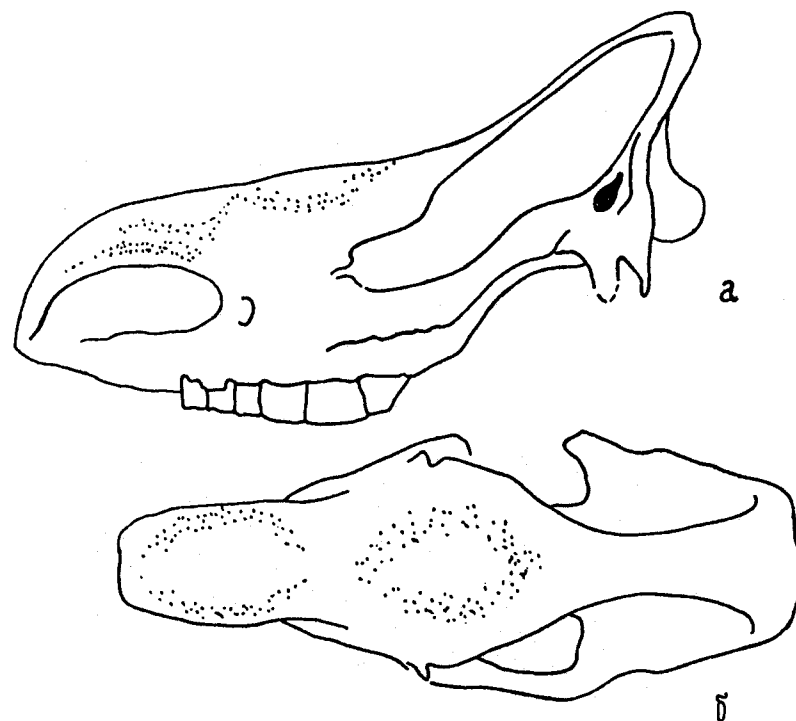


Рис. 15. Череп шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) (ГММ КГУ, № 720 (8/134), д.Новый Ильменовый Куст быв. Буинского уезда Симбирской губернии). Типовой экземпляр, брахиокранный морфотип: а — вид сбоку; б — вид сверху

репа, $\angle \beta = 5^\circ - 15^\circ$. Отверстия хоан укороченные и широкие. Затылочный бугор слабо развит. Затылочное отверстие смещено вверх. Затылочные мышечки не так резко опущены книзу, как у брахиокранный морфотипа.

Яремный и суставной околяремный отростки отодвинуты под углом назад. Яремный отросток — прямой и длинный. Околяремный — массивный и укороченный.

Скуловой отросток височной кости круто изогнут, что создает впечатление общей приподнятости, изогнутости и массивности скуловой дуги. Край носового отверстия на уровне $P_3 - P_4$. Край глазницы на уровне M_3 или за M_3 .

Общая длина зубного ряда - 241 мм; длина премолярного ряда $P_2 - P_4$ - 102 мм; длина молярного ряда $M_1 - M_3$ - 139 мм; зубные аркады более укорочены и изогнуты, больше их расставленность в M_3 .

Мезокраний морфотип. Представляет различные гибридные модификации, где встречаются элементы одного и другого вышеописанных морфотипов. При общей вытянутости лицевого отдела черепа и равной высоте его как в лобных, так и в носовых костях может наблюдаться увеличение высоты крыльев хоан и приподнимание нейрокраниума над базальной линией черепа. Или наоборот, при строении лицевого отдела черепа по брахиокраниальному типу отмечается строение затылка и отклонение темени по долихокраниуму типу.

Четко выраженные стабильные морфологические черты строения могли выработаться только в условиях более или менее устойчивой среды обитания. И те морфотипы, где специализация ясно прослеживается, относятся к периодам стабилизации климатических и ландшафтных условий. В периоды дестабилизации климатической обстановки и смены ландшафтных зон происходили и изменения в строении морфотипа, и отклонение его от исходной формы.

Жесткой специализации в строении костей черепа шерстистого носорога не происходило, и это давало возможность быстро адаптироваться к условиям изменяющейся среды, особенно в позднем плейстоцене. Под воздействием функциональных нагрузок быстро перестраивались кости затылка и основания черепа, это влекло изменения в строении лицевого черепа.

Зубная система шерстистого носорога в процессе эволюции гораздо жестче подверглась специализации, но и она в определенных пределах имела возможность адаптироваться.

Высокие призматические зубы *Coelodonta antiquitatis* Blum. с плоской жевательной поверхностью адаптированы к жестким травянистым ксерофитным кормам. Но в случае добавления к травянистому корму элементов веточколиственного компонента происходило изменение жевательной поверхности коренных зубов, преимущественно моляров M_2 и M_3 . Встречаются черепа шерстистого носорога мезокраниального типа, в коронках M_2 и M_3 которых видны значительные изменения. Они выражаются в степени коррозии жевательной поверхности моляров, заглублении дентина. Уровни протолофа и металофа неравны. Металоф приподнимается над общей жевательной поверхностью коронки. Эмаль четче выступает над уровнем дентина. Внешняя верхняя

поверхность эктолофа приполировывается, как это видим в коронках зубов листоходных носорогов - черного африканского *Diceros bicornis* Lin. и в коронках зубов носорогов азиатских форм, которые питаются смешанным кормом. Изменяется структура эмалевых призм в коронке зуба. Зубы, адаптированные к ксерофитным травам, имеют грубые, хорошо различимые визуально эмалевые призмы. В эмали зубов, адаптированных к смешанному корму, эмалевые призмы становятся менее различимы. Поверхность эмали более гладкая.

Что касается черепов носорогов долихокраниального типа, то по некоторым признакам их можно отнести к более ранней форме. Этих черепов меньше в коллекции, они более массивные, кости сильнее минерализованы.

Череп брахиокраниального типа скорее всего относятся к поздней форме шерстистого носорога. Они мельче, лучшей сохранности и слабой минерализации.

Район Среднего Поволжья интересен тем, что в черепах шерстистого носорога сильнее выражена модификация, чем в черепах *Coelodonta* из других районов бывшего СССР. В плейстоцене эта область попадала на границу нескольких ландшафтных зон, где происходили динамические изменения климата. Здесь же отмечаются активные миграции фаунистических элементов с территории Казахстана.