

Шерстистый носорог.

Морфология, систематика, геологическое значение

тема диссертации и автореферата по ВАК 04.00.09,
кандидат геолого-минералогических наук **Гарутт, Нина Вадимовна**

ВВЕДЕНИЕ

- ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ
- ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ
 - 2.1 Общая характеристика изученного материала
 - 2.2. Морфометрия
- ГЛАВА 3. ЧЕРЕП (CRANIUM)
 - 3.1. Общая характеристика
 - 3.2. Половой диморфизм
 - 3.3. Онтогенетические изменения черепа
 - 3.4. морфоэкологическая адаптация-черепа
- ГЛАВА 4. РОГА
 - 4.1. Общая характеристика
 - 4.2. Макроморфология. Форма и размеры
 - 4.3. Микроскопическое строение
 - 4.4. Рост рогов шерстистого носорога
 - 4.5. Половой диморфизм
- ГЛАВА 5. ЗУБНАЯ СИСТЕМА
 - 5.1. Общая характеристика зубов *Coelodonta antiquitatis*
 - 5.2. Молочные зубы (dentes decidui)
 - 5.3. Постоянные зубы (dentes permanentes)
 - 5.4. Аномалии развития
 - 5.5. Верхние моляры (dentes molares)
 - 5.6. Адаптивность зубной системы шерстистого носорога
 - 5.7. Нижняя челюсть (mandibula)
- ГЛАВА 6. АТЛАНТ (ATLAS)
- ГЛАВА 7. РЕКОНСТРУКЦИЯ ВНЕШНЕГО ОБЛИКА
 - 7.1. Форма спины
 - 7.2. Голова
 - 7.3. Уши
 - 7.4. Глаза
 - 7.5. Морда
 - 7.6. кожа и покровы тела
- ГЛАВА 8. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
- ГЛАВА 9. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА
 - 9.1. Степень минерализации
 - 9.2. Сохранность
 - 9.3. Радиоуглеродное датирование
- ГЛАВА 10. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ, ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
 - 10.1. Сопровождающая фауна
 - 10.2. Анализ географического распределения остатков шерстистого носорога
 - 10.3. Состав пищи шерстистого носорога
 - 10.4. Аспекты палеозологии шерстистого носорога
 - 10.5. Пути эволюции и распространение

Введение диссертации (часть автореферата)

Носороги рода *Coelodonta* распространены в плейстоценовых отложениях большей части Евразии, а в границах России - по всей ее территории. Многочисленностью костных остатков, встречаемых в ископаемом состоянии, данный род не уступает слонам рода МаттиШиб.

Массивность и монолитность костей черепа и посткраниального скелета *Coelodonta* способствовали хорошей сохранности его остатков в осадочных породах, в отличие от черепов слонов, которые плохо сохраняются в ископаемом состоянии.

Актуальность работы. Начиная с первой находки черепов и мумий *Coelodonta* привезенных из Сибири академиком П.С. Далласом, в музеях России накопился значительный остеологический материал по шерстистому носорогу. Однако, до настоящего времени род *Coelodonta*.

С начала XX века, и до сего времени, для целей стратиграфии плейстоценовых отложений, использовали преимущественно зубы слонов мамонтовой линии *Aechidiskodon* - МапгатШиз, и малочисленные их черепа.

Однако недостаток черепного материала по ископаемым слонам, и использование для целей стратиграфии одних их зубов (которые сильно подвержены морфофункциональной изменчивости) могут привести к ошибкам в определении возраста, поэтому, носороги рода *Coelodonta* более перспективны для определения возраста и уточнения палеогеографических данных: климата, ландшафта.

Цель исследований - выявление морфологических и эволюционных признаков у носорогов рода *Coelodonta*, отражающих их приспособление к разнообразным условиям среды в плейстоцене, которые могли бы быть использованы для определения возраста

и получения дополнительных палеогеографических данных. Достижение цели требовало решения следующих задач: а) изучения всей совокупности остеологического материала, рогов и мумифицированных голов *Coelodonta* собранного на территории Северной Евразии (в границах бывшего СССР), анализа распределения и сохранности находок, с учетом их морфологического разнообразия; б) изучения особенностей онтогенетического развития зубной системы черепа *Coelodonta* дающих возможность точнее определить возраст остатков животных; в) выявления филогенетических связей с предковыми (неизвестными в ископаемых остатках) формами.

Основные защищаемые положения: 1. На основании морфологического различия выделены два вида шерстистого носорога, эволюционно адаптированных к различным условиям обитания: степной *Coelodonta lenensis* (Pallas, 1772) и лесостепной *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), которые ранее были выделены в ранг подвидов: *Coelodonta antiquitatis pristinus* Rusanovi и *Coelodonta antiquitatis humilis* Rusanovi на единичных экземплярах из плейстоценовых отложений Якутии. При этом восстанавливается несомненный научный приоритет российского исследователя Палласа в перво-описании шерстистого носорога. 2. Предполагается исторически более раннее происхождение (ранний плейстоцен) этих двух видов шерстистого носорога и формирование их в различных центрах; Азиатском (степного вида) и Европейском (лесостепного). 3. Доказывается, что последним ареалом носорогов рода *Coelodonta* перед его вымиранием, на рубеже плейстоцен-голоцена была территория Забайкалья, Монголии и Сев. Китая.

Научная новизна. Впервые для изучения носорогов рода *Coelodonta* был привлечен весь, имеющийся в коллекциях России, остеологический материал. Впервые изучен онтогенез зубной системы шерстистого носорога от ранних ювенильных стадий (молочных детенышей) до поздних (представленный очень старыми особями). Впервые изучены и описаны черепа шерстистого носорога ранних онтогенетических стадий. На большом краниальном материале дополнена и уточнена схема онтогенеза черепа шерстистого носорога предложенная М. Борсук-Беляницкой (Borsuk-Bialynicka, 1973). На серийном материале выделены морфоадаптивные черты в строении зубной системы и черепа *Coelodonta* указывающие на различные условия обитания в ландшафтных зонах, и тем самым подтверждающие предположения: Ф. Цейнера (Zeuner, 1934), Н. Луса (Loose, 1975) и М. Фортэлиуса (Fortelius, 1982, 1985). На 32 образцах рогов *Coelodonta* подробно изучена макроморфология; выделены возрастные, половые различия и морфо-адаптивные признаки, указывающие на условия обитания животных. Впервые изучены черепа *Coelodonta* с прижизненными повреждениями, что дало дополнительные сведения о особенностях поведения и внутривидовой регуляции численности шерстистого носорога. Выполнена ревизия в систематике носорогов рода *Coelodonta* и выделены два самостоятельных вида с характеристикой их местообитания, радиоуглеродными датировками, и геологической изученности. Впервые обобщен материал по радиоуглеродному датированию остатков шерстистого носорога (34 даты по ^{14}C), на основании которого даны выводы о распространении и вымирании носорогов рода *Coelodonta*.

Практическая ценность. Вся совокупность морфологических данных позволяет представить широту адаптивных реакций *Coelodonta*, а на примере этого рода представить механизм адаптации к различным условиям среды обитания плейстоценовых млекопитающих в период глобальных и региональных климатических изменений. Изученность видов шерстистого носорога делает перспективными их для определения возраста и получения палеогеографических данных.

Фактический материал. Началу исследования послужила коллекция Горного музея, Санкт-Петербургского Горного института (Технический университет). Также были изучены коллекции: Зоологического института РАН, Геологического института СО РАН в Новосибирске, Геолого-Минералогическом музее Казанского университета, Геологического музея им. Вернадского, Зоологического музея Московского университета, Антропологического музея им. Анучина. Кроме того изучены коллекции Краеведческих музеев 35 городов России и сопредельных республик, которые автор считает особенно ценными, так как в них присутствует серийный региональный материал, ценность которого обычно недостаточно признавалась.

Изучению коллекций в Краеведческих музеях (которые нередко представляли собой навалы костей в хранилищах), предшествовала большая работа по систематизации, определению и консервации разрушающихся образцов клеящими растворами. В процессе работы проводилось обучение сотрудников краеведческих музеев методам изучения и определения ископаемого материала, а также его консервации, что способствовало сохранению этих коллекций.

В течение четырех лет (1978, 1979, 1982, 1986) автор провел полевые исследования на раскопках палеолитических стоянках Костенки (Воронежская обл.), Юдиново (Брянская обл.), Пушкари (Украина), где занимался определением остеологического материала.

Для сравнения автором изучены коллекции по плейстоценовым носорогам рода *Begobypis* и *Coelodonta* из местонахождений Эринсдорф, Унтермасфельд, Зюссенборн и др. в коллекции института Четвертичной геологии г. Веймара (Германия). Была изучена большая коллекция черепов современных носорогов *Diceros bicornis* L. и *Ceratotherium simum* Burch. (70 образцов) из Музея Естественной Истории г. Берлина (Германия).

В продолжении 1989, 1990, 1991 г. автором проводились наблюдения за живыми двурогими носорогами: *Diceros bicornis* L. и *Ceratotherium simum* в зоопарках г. Таллина (Эстония) и Ростова на Дону (Россия). В процессе наблюдений автором были сделаны многочисленные рисунки, отражающие разные стороны поведения этих животных.

Апробация работы. (Основные результаты работы были изложены на Всесоюзных совещаниях по изучению мамонта и мамонтовой фауны (1987, 1988, 1991, Санкт-Петербург), на Международном симпозиуме по изучению мамонта (1995, Санкт-Петербург), на Международных музейных симпозиумах (1995, Санкт-Петербург), на Всероссийских Палеонтологических сессиях (1996, 1997, 1998). По теме диссертации опубликовано 20 работ, 3 работы находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 247 страницах, включает 51 рисунок, 107 фотографий, 13 таблиц. Состоит из введения, 10 глав, заключения и списка литературы, включающего 106 наименований, в том числе 59 иностранных источников.

Заключение диссертации

Эти выводы не противоречат и морфологическим исследованиям автора, который относит этот образец к степному виду шерстистого носорога *Coelodonta lenensis* Pallas, который занимал открытые участки степных ландшафтов, и питался преимущественно травянистой растительностью.

В находке в 1972 г. в пос. Чурапча (Якутия) полного скелета шерстистого носорога были обнаружены остатки мягких тканей и замороженный монолит кишечника. Споро-пыльцевой анализ его содержимого показал присутствие в большом количестве травянистых растений степных ассоциаций: полыней, осок, сложноцветных, гвоздичных. Среди пыльцы древесных пород были определены лиственница, береза, ель и сосна (Лазарев, 1998г). Недавно полученные результаты радиоуглеродного датирования по ^{14}C показали возраст Чурапчинского носорога = 19.000 лет, который соответствует сартанскому времени на территории Якутии. Изучая остатки пищи из желудков плейстоценовых млекопитающих исследователи в большей мере могут судить о пищевом предпочтении животного в небольшой момент времени до его гибели. Практически все найденные трупы плейстоценовых млекопитающих, остатки пищи которых были исследованы, погибли во второй половине лета или в начале осени. Соответственно,

по остаткам растений, которые оказались в желудках животных на момент их гибели, трудно судить о флористическом составе, и процентном соотношении травянистых и древесных видов растений в их пище в зимние или весенние сезоны. Кроме того, по миграционным особенностям поведения, шерстистого носорога никак нельзя отнести к активно кочующему виду животных.

Ввиду неполноты данных о составе пищи шерстистого носорога, в настоящее время мы можем принять во внимание некоторые морфологические особенности черепа, зубной системы и посткраниального скелета шерстистого носорога, которые показывают некоторые стороны адаптации в приспособлении к питанию пищей с повышенным содержанием древесных видов растений (преимущественно кустарников). Такие морфологические особенности были присущи мелкому виду шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, который обитал в низинных участках русел рек, где особенно были распространены заросли ивняка, березы, осины. Участки, занятые осоками и пушицами также могли служить для него хорошим кормом.

По мнению многих исследователей (Тихомиров, 1962, Гричук, 1982, Величко, Герасимов, 1981) эпоха казанцевского (микулинского) межледникового характеризовалась на европейской части Евразии широким распространением широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Зона тундр и степей отсутствовали, тогда, как в Сибири они были представлены отчетливо. В большей мере с этим мнением можно согласиться, так как радиоуглеродные датировки остатков шерстистого носорога из района Северо-Востока Сибири показывают, что в среднем плейстоцене шерстистый носорог был широко распространен на данной территории. Однако, отвергая присутствие хоть малых участков степных ландшафтов в западной части континента, трудно объяснить, как шерстистый носорог мог попасть в Западную Европу в среднем плейстоцене, и пройти период адаптации, необходимый для выработки некоторых морфологических адаптивных свойств для существования в новых условиях.

Так вышеуказанная точка зрения могла бы объяснить меньшее распространение шерстистого носорога (соответственно и малочисленность его костных остатков) на территории Западной Европы в среднем плейстоцене, но весьма сомнительно допускать, что в Восточной Европе в среднем плейстоцене шерстистый носорог не был распространен по причине доминирования лесных ландшафтов. Если допустить это предположение, то тогда бы количество костных остатков носорога мерка должно быть значительным на Восточно-Европейской равнине, как это отмечается на территории Западной Европы. Однако костные остатки носорогов рода Бкегог-Ыпив с Восточно-Европейской равнины редки.

В климатически обусловленных сменах растительных сообществ В.В. Украинцевой (1988) выделяются два основных этапа: позднеплейстоценовый и голоценовый. Основные тенденции, которые характеризовали позднеплейстоценовый этап - многократные смены теплых (межледниковых) и холодных (ледниковых) ритмов. Растительность межледниковой характеризовалась господствующим значением лесных формаций. Общий план зональности был сходен с современной зональной структурой Северо-Востока Сибири (Украинцева, 1988).

Последующая за казанцевским, каргинское межледниковье фиксирует характер изменения растительности во всех регионах Сибири (Кинд, 1974). Оно было более теплым в Сибири, чем на Европейской части континента (Арсланов, 1982, Кинд, 1974). Господствующим типом растительности Сибири был лесной. На Чукотке произрастали редколесные лиственничники с подлеском кедрового стланика, некоторые участки занимали кустарниковые тундры (Юрцев, 1974).

На Колымской низменности произрастали лиственнично-березовые леса с кустарниковой березой, ольховником. Широко были развиты сфагновые болота (Гитерман, 1985). Аналогичного типа леса произрастали и в горной части бассейна р. Колымы (Юрцев, 1974). В низовьях р. Индигирки получили распространение заболоченные леса и редколесья из лиственницы Гмелина, чередовавшейся с участками различного типа тундр (Горлова, 1982). Южнее, в верховьях Индигирки, к лиственнице примешивались древовидные березы *Betula platyphycia*, *Betula* sp., ель *Picea ajancksis*, *Picea obovata*, сосна сибирская *Pinus sibirica*, ольха пушистая *Alnus hirsuta*. В Центральной Якутии получают широкое распространение степи злаково-разнотравные и полынно - разнотравные (Томская, 1981). В северной части Западно-Сибирской низменности доминировали темнохвойные леса. На широте Омска и Новосибирска леса переходили в лесостепь и южнее - в степи.

Данные палеофлористических исследований вышеуказанных авторов хорошо увязываются и с данными распространения костных остатков шерстистого носорога. Очевидно в каргинское межледниковье лесостепной мелкий вид шерстистого носорога *C. antiquitatis* широко был распространен на Северо-Востоке Сибири. Степной вид *Coelodonta lenensis* уступал в этих районах в численности и отходил в южные широты до 50° - 48° Сибири и Забайкалья, где количество костных остатков данного вида преобладало.

10.4. Аспекты палеозологии шерстистого носорога. Наблюдения в природе за особенностями поведения современных африканских носорогов родов *Diceros* и *Ceratotherium*, которые относятся к тому же подсемейству Dicerorhinae, что и носороги рода *Coelodonta*, дают возможность предположить сходство некоторых поведенческих реакций и у шерстистого носорога.

Отличие в питании у рецентных черного и белого африканских носорогов отражается и на особенностях их поведения в популяции: группового поведения, отношений между полами, брачного поведения.

Наиболее близкий по экологии к шерстистому носорогу, африканский белый носорог, обитающий на открытых степных пространствах, образует группы в популяции от 10-15 и даже до 20 особей (Гржимек, 1973). Такое групповое объединение степных видов вполне объяснимо, если учесть, что на открытых пространствах, хорошо просматриваемых хищниками, даже очень крупное одиночное животное максимально незащищено.

Черный африканский носорог, который обитает в густых, колючих кустарниковых зарослях акаций, где находит себе пищу, скрыт от крупных хищников, и поэтому не образует больших групп. Чаще всего они пасутся одиночно и рассеяны на территории, редко образуя группы до 5 особей (Гржимек, 1973). Когда животных двое, то это обычно самка с детенышем, реже два самца. Только на водопое, на короткое время дня, черные носороги образуют небольшие группы.

Из особенностей группового поведения животных складывается нервный тип и отличия в скорости оборонительной реакции носорогов. Степные белые африканские носороги более спокойные и медлительные животные, так как в группе чувствуют себя хорошо защищенными.

Лесные черные носороги обладают неустойчивым нервным типом, агрессивны и легко раздражимы, с места атакуют противника часто не разглядев кто перед ними (Гржимек, 1973). В густых зарослях, не видя противника и ориентируясь только на слух и обоняние черные носороги находятся всегда в готовности отразить нападение.

Рис. 3.10. Стадо шерстистых носорогов. Настенная фреска позднепалеолитического времени из пещеры Шаве (Франция)

Все вышеописанные особенности поведения рецентных видов носорогов вероятно были присущи в определенной мере и шерстистому носорогу. На пещерных фресках палеолитического времени из Франко-Кантабрийской области имеются изображения носорогов. Однако на фресках более древнего времени, соответствующего 40.000-30.000 лет изображены одиночные фигуры животных, несмотря на то, что рисунки достаточно детализированы. Впервые в пещере Шаве (Франция), возраст фресок и культурного слоя которой 20.000 лет, обнаружены уникальные фрески, изображающие стадо шерстистых носорогов (Рис. 3.10).

Чем объяснить этот факт? Тем ли, что у более древних охотников не была развита способность к композиции и сюжетности изображения, или тем, что в то время шерстистый носорог не был таким многочисленным в Западной Европе, и не встречался большими группами?

В палеолитических изображениях носорогов (Рис. 9.7) прослеживаются и некоторые отличия в экстерьерных признаках. Есть фигуры с длинным телом, короткими конечностями и удлинённой головой, с расширенной на конце мордой. Другие фигуры почти квадратные, с короткими и широкими головами с несколько заостренной мордой. Возможно древний человек изобразил шерстистых носорогов относящихся к разным видам: степному и лесостепного.

Видимые различия в морфологии у двух видов шерстистого носорога дают право автору предполагать, что только степной вид шерстистого носорога *C. lenensis* Pallas образовывал относительно многочисленные группы, в несколько десятков особей, которые можно было назвать стадами.

Другой вид *C. antiquitatis* Blumenbach, который обитал в залесенных ландшафтах, по мнению автора, существовал в небольших группах, но вероятно не в таких малочисленных, как у современного африканского черного носорога.

Сравнивая современных носорогов, которые живут в тропическом климате, с незначительной разницей в колебании сезонных температур, надо учитывать и то, что шерстистый носорог, равно как и другие представители мамонтовой фауны, обитали в плейстоцене умеренных и северных широтах в период глобального похолодания. Разница в амплитуде температур по сезонам была очень большой.

Поэтому, несмотря на некоторое сходство в экологии и в особенностях поведения с современными видами, у шерстистого носорога были и существенные отличия.

Суровые климатические условия в плейстоцене, во много раз должны были усиливать конкурентные отношения между особями в популяции. Особенно это было важно для выживания самок, обеспечивающих стабильность существования всего вида в целом. Несмотря на хорошую адаптацию млекопитающих плейстоцена к условиям холодного климата, неблагоприятное влияние естественного отбора в умеренных и северных широтах было сильнее, чем в теплых.

Так у современных видов носорогов *D. bicornis* и *C. simum* отмечаются особенности территориального поведения, когда самки имеющие детенышей стремятся согнать с кормовой территории взрослых самцов, проявляя при этом агрессивное поведение. Также и самцы белых и черных носорогов затевают между собой бои, в которых животные редко ранят друг друга. Хотя были случаи когда они заканчивались гибелью одного из животных (Гржимек, 1973). Вероятно, жестокие бои происходили в неблагоприятные периоды засухи, когда при нехватке воды и кормов усиливаются конкурентные отношения у животных.

В пещерных фресках позднего палеолита встречаются изображения бьющихся мамонтов (Рис. 4.а-в.10). А в 1994 г. в пещере Шаве была обнаружена фреска изображающая бьющихся шерстистых носорогов (Рис. 4. г. 10).

Эти изображения красноречиво свидетельствуют, что у крупных плейстоценовых млекопитающих внутривидовые конкурентные отношения были сильнее выражены, и направлены на выживание популяции в суровых климатических условиях.

Рис. 4.10. Гравюры и настенные фрески позднепалеолитического времени изображающие бьющихся мамонтов и шерстистых носорогов, а - мамонт в боевой позе, пещера Ламадлен, б - мамонты из пещеры Ложери-Хаут в - мамонты из пещеры Руфиньяк, г - шерстистые носороги из пещеры Шаве.

Кроме вышеуказанных доказательств конкурентного поведения у шерстистого носорога автор имеет и более неоспоримые факты.

При изучении большого серийного краниологического материала, автором были встречены черепа шерстистых носорогов с прижизненными повреждениями их костей. На данный момент имеется 15 таких образцов.

Рис. 5.10. Череп шерстистого носорога. Образец НИИ №170-5, Ср. Волга, а - вид сверху, б - фрагмент теменных костей с повреждением.

Половина повреждений локализованы в области теменных костей. Они представляют собой довольно глубокие вмятины (от 5 до 18 мм) во внешнем слое компакты теменной кости, которая у *Coelodonta* очень прочная и толстая. По внешнему краю вмятин нависают валики смещенной в сторону направления удара костной ткани. (Рис. 5.а-б., 6а-б., 7.а.б. 10). Благодаря прочности и массивности теменных костей и минимальной толщине мышечного и кожного слоя в этой области, нанесенные раны не были смертельны для животных и быстро заживали, не осложняясь другими болезнями.

Рис. 8.10. Череп шерстистого носорога, образец ГМКГУ №742, Казанская губерния, Ср. Волга, а - вид сверху, б - фрагмент поврежденных костей.

Другая группа прижизненных повреждений локализована в области носовых костей, глазницы, челюстного сустава. На костях, подвергшихся травмированию образовывались болезненные изменения. Первичная механическая травма осложнялась посттравматическими заболеваниями; остеомиелитом или артрозом. (Рис. 8.а-б., 9.а-г. 10).

Вышеуказанные области черепа относятся к жизненно-значимым. Они имеют важные группы мышц, связок, нервов и кровеносных сосудов. Ранения в такие области приводили к разможению мягких тканей и нарушению трофики органа. Заживление ран требовало большего времени, поэтому они инфицировались и осложнялись другими заболеваниями, это как правило, приводило к скорой гибели животного, о чем свидетельствует отсутствие на черепках компенсаторных изменений. в г

Рис. 9.10. Череп шерстистого носорога, образец ГМГПП 7/357. Пермская область. Урал, а - вид со стороны зубов, б - нижняя челюсть, вид сверху, в-г - фрагменты скулового отростка височной кости черепа и суставной головки нижней челюсти поврежденные артрозом.

Локализация травматических повреждений находится в зависимости от позы и приемов, применяемых животными в бою. Травматические повреждения распределены в тех участках, которые бывают наиболее открыты и доступны для ударов со стороны противника. Носороги во время поединка сходятся голова к голове и бьются передними большими рогами. Естественно, что при такой позе удары чаще всего достигают теменной области, а при боковом положении головы удары попадают в область носовых костей, глазницы и челюстного сустава.

Рис. 10.10. Белый африканский носорог *C. simum* из зоопарка г. Ростова-на-Дону. На голове животного, в области темени, околороговой области, челюстного сустава и около глазницы видны раны от ударов рогом самки.

В 1990 г. автору удалось наблюдать бой между самкой и самцом белых африканских носорогов в зоопарке г. Ростова-на-Дону. Самка белого носорога, которая постоянно вела себя агрессивно по отношению к самцу, напала на него, и стала наносить сильные удары

передним рогом в голову самца. Через некоторое время служителям удалось отогнать разъяренную самку в зимнее помещение. Автор сфотографировал голову самца со следами свежих ран. Локализация их на голове животного точно совпадает с локализацией травматических повреждений на костях черепов *Coelodonta* (Рис. 10.10).

Рис. 11.10. Череп шерстистого носорога, образец ГМКГУ №747, Казанская губерния, Ср. Волга, а - вид сбоку, б - вид сверху.

В ряду травматических повреждений черепов шерстистого носорога -остеомы относятся к особой группе. Они как правило, локализованы в области затылочно-теменного гребня (Рис. 11.а-б., 12.а-б.Ю). Остеома представляет собой доброкачественную опухоль, которая образуется в месте повреждения хряща. На месте травмы хрящевые клетки начинают бурно делиться, образуя опухоль, которая со временем оссифицируется. Остеома образуется только на ранней детской возрастной стадии организма (Ревелл, 1993).

Локализация повреждений в затылочно-теменной области черепа шерстистого носорога и природа их образований дает право автору предположить, что остеомы возникли на месте раны, которая была.

Рис. 12.10. Череп шерстистого носорога, образец ЧКМ №6997. Окрестности г. Чебоксар, Ср. Волга, а - вид сверху, б - фрагмент затылочно-теменной области черепа с остеомой. нанесена крупным хищником, каким мог быть пещерный лев. Толь ко животные из семейства кошачьих при удержании добычи фиксируют одну лапу на загривке жертвы. Предположение автора подтверждается нередкими находками костей пещерного льва из рай онов, откуда происходят черепа шерстистых носорогов с остеомы ми. Крупные кошки в пищевой цепи биоценоза плейстоцена, в пер вую очередь были связаны с толстокожими: мамонтом и носорогом. Они быстро вымирают практически одновременно с этими видами несмотря на то, что другие крупные копытные: бизон, тур, благо родный олень, овцебык, продолжали существовать.

Рис. 13.10. Пункты находок черепов с прижизненными повреждениями.

Один из черепов шерстистого носорога с локализацией повреждения в затылочно-теменной области, который хранится в Палеонтологическом музее Томского университета, не имеет в данном месте остеомы. Зато отчетливо видны глубокие борозды от когтей пещерного льва. То, что на этом месте не образовалась остеома свидетельствует о том, что животное в момент ранения находилось в более старшем возрасте, когда хрящевой синостоз между теменными и затылочными костями оссифицировался.

Все местонахождения черепов шерстистого носорога с прижизненными повреждениями расположены в области наибольшего распространения его костных остатков, между 60° и 50° широтами (Рис. 13.10). На этом основании можно предположить, что в данном широтном поясе, плотность популяции шерстистого носорога, равно как и других видов мамонтовой фауны, была наивысшей в позднем плейстоцене.

10.5. Пути эволюции и распространение. О самых ранних предковых формах носорогов рода *Coelodonta* в настоящее время известно очень мало. Древнейшие находки их происходят из верхней серии сиваликских отложений среднего плиоцена Индии. Там же найдены остатки носорогов рода *Dicerorhinus*. В галечниках и гравиях татротского и пинджорского горизонтов раннего плейстоцена была обнаружена разнообразная фауна крупных млекопитающих, многие виды которой можно рассматривать как предковые формы родов: *Canis*, *Crocota*, *Lutra*, *Mellivora*, *Panthera*, *Felis*, *Archidiskodon*, *Equus*, *Bubalus*, *Bos*, *Bison*, *Dicerorhinus*, *Coelodonta*, потомки которых широко расселились в среднем и позднем плейстоцене в Евразии, а некоторые существуют ныне.

Миграция млекопитающих из Индии в районы Евразии вероятно была связана с общим похолоданием климата на рубеже плиоцена и плейстоцена, которое вызвало обширные горные оледенения в Гималаях. Отмечается (Кришнан, 1954), что ледники опускались с гор в то время на очень низкие уровни.

Самой ближней областью, на которую могли проникнуть предки носорогов рода *Coelodonta*, была область Китая, Монголии и Забайкалья. Остатки шерстистого носорога были встречены в толщах саньмэнской свиты эоплейстоценового возраста, которые простираются в бассейне р. Нихзвань, и в долине Санваньхэ в провинции Шанси. Ранние формы *Coelodonta* обнаружены в Забайкалье, в эоп-леистоценовых отложениях местонахождения Тологой. В провинции Чжоукоудянь костные остатки шерстистого носорога найдены совместно с другими видами животных, входящих в состав родов: *Ursus*, *Hyaena*, *Felis*, *Archidiskodon*, *Hipparion*, *Equus*, *Cervus*, *Bison*. Встречаются они и в культурных слоях пещерных поселений палеоантропов (Khalke, 1963).

В фауне млекопитающих из отложений чжоукоудяньского яруса раннего плейстоцена отмечается (Ли Сы-Гуан, 1964) смешение теплолюбивых и холодолюбивых форм. Шерстистый носорог и другие представители фауны, ставшие в дальнейшем, типичными для голарктики, встречены здесь с остатками более теплолюбивых видов: носорога мерка, буйвола, обезьяны (рода макака). На первых этапах эволюционного развития предковые формы шерстистого носорога обитали в условиях сравнительно теплого и влажного климата. Необходимо было некоторое время для существования теплолюбивой фауны в условиях холодного климата, прежде чем наметилась «ректификация» холодолюбивых видов (в число которых входили носороги рода *Coelodonta*). Гипотезу выдвинутую автором могут подтвердить заключения исследователей (Barbour, 1930; Teilhard de Chardin, 1930, 1933; Young, 1934) о том, что в эоплейстоце-не на территории Северного Китая неоднократно изменялся климат от теплого и влажного, к холодному и аридным. Особенности рельефа и текстура осадочных пород в горных районах Китая свидетельствуют о горных и локальных долинных оледенениях. Широкие долины и чашеобразные углубления на вершинах гор (следы от древних ледниковых цирков), заполнение этих элементов рельефа валунными глинами, присутствие на ограненных валунах штрихо-ванности указывают на оледенения. В высокогорных районах Китая, где и сейчас имеются ледники, отмечаются очень низкие древние границы ледника, до 1000 м.

За счет поглощения влаги растущими ледниками северной части Индии, Тибета и Китая, на прилегающих равнинных областях Центральной Азии в эоплейстоцене устанавливается аридный и холодный климат. Выпадение снега при низких температурах зимнего времени в условиях открытого ландшафта привело к уплотнению верхнего его покрова. Только при таких условиях окружающей среды мог так рано сформироваться и закрепиться в генах такой морфологический признак носорогов рода *Coelodonta*, как прижизненное окостенение носовой перегородки. Постоянное трение и раздражение эпидермиса конца морды о снег, когда животное в зимнее время добывало корм, и создали условия для мутации.

В холодном климате в условиях открытого ландшафта, в раннем плейстоцене Центральной Азии быстро сформировалась популяция носорогов, которые отличались крупными размерами, длинным и массивным черепом с развитым затылочным гребнем, массивными и укороченными костями конечностей. Призматические, гипсодонтные коронки зубов, с плоской жевательной поверхностью, и грубой, толстой эмалью, были хорошо приспособлены к перетиранию сухого травянистого корма. Вероятно, эта форма и привела к появлению в раннем плейстоцене степного вида шерстистого носорога *Coelodonta lenensis*, который быстро проник в северные широты и распространился на территории Забайкалья и Якутии (Рис. 14.а.10).

Исходная предковая форма лесостепного вида *Coelodonta antiquitatis*, менее крупного и более легкого по строению тела, по мнению автора, также вероятно происходит из эоплейстоцена Северного Китая. Учитывая многократные колебания климата в то время, при которых происходило разделение первичной фауны на теплолюбивые и холодолюбивые виды, можно предполагать возникновение полиморфизма в популяциях носорогов рода *Coelodonta*. При изначальной слабой специализации предковой формы носорогов рода

Coelodonta могли существовать одновременно некоторое время слабо специализированные, более теплолюбивые популяции, и специализированные холодолюбивые популяции. Вероятно, меньшая степень эволюционной продвинутости остатков шерстистого носорога из Нижневанского горизонта по сравнению с носорогом из чокуоудьянского (о которых давно полемизируют в литературе [Kahlke, 1961; Movius, 1944; Kurten, 1959; Oakley, 1962]) может указывать не на разновозрастность материала, а на существование уже в раннем плейстоцене двух видов.

Другие теплолюбивые виды, такие как ранние формы носорогов рода *Dicerorhinus*, приспособленные по типу зубной системы к питанию веточно-лиственным кормом, тоже мигрировали в период похолодания в зоплейстоцене, по узкой полосе лесов и лесостепей, из Центральной Азии в южные ее широты, и далее в Западную Европу. В отличие от носорогов рода *Dicerorhinus*, носороги рода *Coelodonta* проникали в Западную Европу очень медленно, так как пригодные для жизни обширные степные и лесостепные ландшафты ассимилировали их.

Первые достоверные находки остатков шерстистого носорога в Западной Европе известны из среднеплейстоценовых отложений местонахождения Франкенхаузен (Kahlke, 1963) и Борнхаузен в Гарце (Sickenberg, 1962). Зикенберг отмечает в коренных зубах этого носорога менее резко выраженные черты специализации. Коронки зубов его более округлые, имеют эмаль слабо шероховатую, в отличие от угловатых, призматических коронок зубов и грубо шероховатой толстой эмали степного позднеплейстоценового вида. Зикенберг предлагал выделить слабо специализированную форму из среднеплейстоценовых отложений Германии в особый подвид.

Проникнув в конце раннего плейстоцена в Западную Европу предки *S. antiquitatis* не стали там многочисленными видами (Рис. 14.а. 10). Костные остатки носорогов рода *Dicerorhinus* дома нируют в среднеплейстоценовых отложениях Западной Европы над малочисленными остатками *Coelodonta antiquitatis*. В конкурентной борьбе за жизненное пространство с носорогами рода *Dicerorhinus*, *S. antiquitatis* стал мельче, и приобрел ряд адаптаций для жизни в зеленых ландшафтах. Только в верхнем плейстоцене, на рубеже вюрмского оледенения, мелкая модифицированная форма *S. antiquitatis* стала доминировать в численности над носорогом мерка, которые к тому времени стали вымирать из-за сокращения пригодных для их жизни ландшафтов.

В холодные ледниковые фазы среднего и позднего плейстоцена, во время максимального развития открытых ландшафтов в Евразии, рии Восточно-Европейской равнины (рис. 14.б.10) Вероятно, в начале позднего плейстоцена этот вид проникает в небольшом количестве в Западную Европу, но не имеет там широкого распространения (Рис. 14.в. 10). Местный лесостепной вид шерстистого носорога препятствуют расселению мигрантов из Северной Азии.

В свою очередь, лесостепной вид *S. antiquitatis* во время теплых межледниковых фаз позднего плейстоцена, из Западной Европы начинает проникать в восточную часть Европы (на территорию Восточно-Европейской равнины), и далее в Сибирь (Рис. 14.в. 10). Вероятно, в это время происходит объединение двух видов и сосуществование их на общей площади большого ареала распространения (Рис.14.г.10). Межвидовые конкурентные отношения ослабевают за счет существования этих видов в различных экологических зонах. При совместном обитании, в Восточной Европе, в широтах 60°-50° Юга Западной и Восточной Сибири и Забайкалья, ареала по численности преобладал степной вид, в Западной Европе и Северо-Восточной Сибири - лесостепной вид. В южных широтах, восточно-европейской и азиатской частях Евразии, локальные (специфические по условиям обитания) ареалы занимали в среднем и позднем плейстоцене популяции носорогов рода *Dicerorhinus* и *Elasmotherium*.

В конце вюрмского оледенения численность носорогов рода *Coelodonta* резко уменьшается в Западной Европе, что в дальнейшем привело к полному их вымиранию, вероятно под воздействием возросшего антропогенного фактора (Рис.14.д.10).

В Восточной Европе, в это время, ареал распространения обоих видов значительно сужается (Рис. 14.д. 10). Очевидно это связано с развитием в конце плейстоцена, в субарктической части Восточной Европы и Западной Сибири, скудных по кормовым ресурсам тундр. Возможно, что при сокращении общей численности двух видов шерстистого носорога их обобщенный ареал распространения распадается на небольшие локальные ареалы обитания разделенные большими пространствами (Рис. 14.д. 10). К этому времени полностью вымирают представители носорогов родов *Dicerorhinus* и *Elasmotherium*.

Последние представитель носорогов рода *Coelodonta*, исходя из самых молодых датировок по ¹⁴C (10.000 - 15.000 тыс.лет) костей из культурного слоя палеолитических памятников Мальта и Буреть (Приангарье) вероятно обитали на территории Центральной Азии. Постепенно сужая ареал своего распространения на рубеже позднего плейстоцена и голоцена шерстистый носорог вернулся на исходную свою прародину и обитал на территории Монголии и Северного Китая до полного вымирания (Рис.14.е.10).

Обращает на себя внимание крайняя малочисленность находок остатков шерстистого носорога на территории Чукотки, и отсутствие их на территории Амурского края. Единичные находки костей и рогов шерстистого носорога были найдены на Камчатке и о-ве Врангеля. Достоверных находок *Coelodonta* с территории Аляски (Северная Америка) до сих пор не известны. Из этого следует, что шерстистый носорог не проник по Беренгийской суше, вслед за мамонтом и другими видами, в Северную Америку.

Миграционная активности представителей сем. Rhinocerotidae наименьшая, по сравнению с представителями других семейств. По-видимому этим можно объяснить быстрые темпы их вымирания. От большого разнообразия родов этого семейства в неогене, к концу плейстоцена остались считанные единицы. До настоящего времени дожили только 4 рода, представленные по одному виду: *Diceros*, *Ceratotherium*, *Didemnoceros* и *Rhinoceros*. Вероятно, эта причина и является главной, которая объясняет, почему представители рода *Coelodonta* не проникли в Северную Америку.

Причин вымирания, хорошо адаптированных к суровым климатическим условиям плейстоцена, представителей рода *Coelodonta*, очевидно много. Главная из них, по мнению автора, сокращение пригодных для их жизни ареалов обитания (которые и привели к уменьшению численности), что связано с изменением климата в Евразии на рубеже позднего плейстоцена и голоцена. При общем сокращении численности возросло и отрицательное влияние антропогенного фактора.

В архаичных верованиях и обрядах народов нередко сохраняется информация об отношении человека к определенному виду животных, и использование его в хозяйственной деятельности и религиозных культах. Хорошо известен археологам культ пещерного медведя у неандертальцев и кроманьонцев. Известно, что в позднепалеолитических памятниках Мальта и Буреть были найдены не только многочисленные кости шерстистого носорога, но и его рога. Возможно, это может указывать на возросшую охоту кроманьонцев на шерстистого носорога в ритуальных целях. Может быть отсюда происходят стойкие убеждения в сознании восточных народов о чудодейственной силе рога носорога в усилении репродуктивных функций. Резкое сокращение численности и возможное вымирание современных видов носорогов напрямую связано с этим «архаичным» убеждением, и продолжением охоты на носорогов, до сего времени, ради его рога.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные положения развиваемые в данной работе.

История изучения и описания шерстистого носорога показывает, что приоритет в первоописании (на конкретных образцах, которые хранятся в коллекции типовых экземпляров Зоологического института РАН) принадлежит российскому исследователю, академику

П.С. Палласу, а не немецкому исследователю И. Блюменбаху, чье видовое название *C. antiquitatis* закреплено в данный момент за шерстистым носорогом.

2. Значительные морфологические отличия в строении краниального скелета шерстистого носорога дают достаточно оснований для выделения двух самостоятельных видов; *Coelodonta lenensis* Pallas и *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, которые представляют две экологические группы: степную и лесостепную, обитавшие в плейстоцене на протяжении всего времени.

3. Давая этим видам первоначальные названия, выдвинутые П. Палласом и И. Блюменбахом, устанавливается приоритет в первоописании российского ученого и сохраняется право авторства (по старшинству первоописания) И. Блюменбаха.

4. Морфологические отличия степного и лесостепного видов шерстистого носорога показывает спектр адаптивных реакций, направленный на приспособление к различным условиям обитания в нестабильном климате позднего плейстоцена. Особенности строения черепа, степного вида *C. lenensis*, которые проявляются в общих удлиненных пропорциях лицевого и мозгового отделов черепа, удлинении зубного ряда и усилении гипсодонтности зубов определяют его адаптацию к открытым степным ландшафтам с травянистой растительностью.

5. В противоположность степному виду *C. lenensis*, лесостепной вид - *C. antiquitatis* приобрел в эволюционном развитии ряд морфологических черт, указывающие на обитание его в лесостепях и редколесьях, и питание не только травянистым, но и веточно-лиственным кормом.

6. Укорочение лицевого отдела черепа, увеличение общей высоты его (за счет увеличения высоты верхнечелюстной кости и костей основания черепа) приподнятость мозгового отдела черепа над лицевым, сильное выступание затылочной кости и ее сочленовных мыщелков каудально обеспечили этому виду большую подвижность головы в дорсо-вентральном направлении и усиление сжимающих движений челюстей для перетирания древесного компонента пищи.

7. На примере морфоадаптаций двух видов шерстистого носорога хорошо прослеживаются основные направления в морфологической эволюции у плейстоценовых носорогов родов *Dicerorhinus* и *Elasmotherium*.

8. Глобальное похолодание климата в плейстоцене усилило разницу сезонных температур и привело к образованию снежного покрова в зимнее время, что отразилось на морфологической эволюции черепа у всех плейстоценовых носорогов, и сформировало сходные морфоадаптации.

9. Удлинение лицевого отдела черепа у плейстоценовых носорогов связано с увеличением длины дыхательных путей для согревания вдыхаемого холодного воздуха в зимнее время.

10. Удлинение костного неба и отодвигание хоан привело к увеличению объема ротовой полости, что важно было для согревания пищевой массы смешанной со снегом.

11. Удлинение носовых костей и увеличение их площади связано с увеличением нагрузки на рабочий («передний») рог, который активно использовался животным для добывания корма из под снега.

12. Усиление воздействия трения о снежный покров эпидермиса конца морды животных, и увеличение нагрузок на носовые кости под воздействием давления на них основания рога, привело к развитию костной носовой перегородки.

13. Костная носовая перегородка сформировалась в филогенезе у представителей всех родов плейстоценовых носорогов: полная - у *Coelodonta* и *Elasmotherium*, неполная у *Dicerorhinus*.

14. Наличие костной носовой перегородки у плейстоценовых носорогов может доказывать существование снежного покрова в зимнее время в районах обитания этих видов.

15. Костная носовая перегородка носорогов р. *Dicerorhinus* которая не достигала в филогенезе стадии полного окостенения, может указывать на более мягкие климатические условия в плейстоцене на территории Западной Европы.

16. Поздняя стадия окостенения носовой перегородки у шерстистого носорога из районов Европы, по сравнению с шерстистым носорогом, обитавшим в Северной Азии, так же указывает на климат менее суровый в Европейской части, по сравнению с климатом в Азиатской части материка.

17. Впервые проведенные исследования микроструктуры рогов шерстистого носорога показали идентичность ее в строении главных элементов - филаментов, с филаментами рога современных носорогов.

18. Отличия в строении рогов *Coelodonta* от рогов современных носорогов определяются большей площадью латеральных плоскостей переднего рога, и большей спресованностью филаментов в срединной его части, что создавало его характерную уплощенную форму.

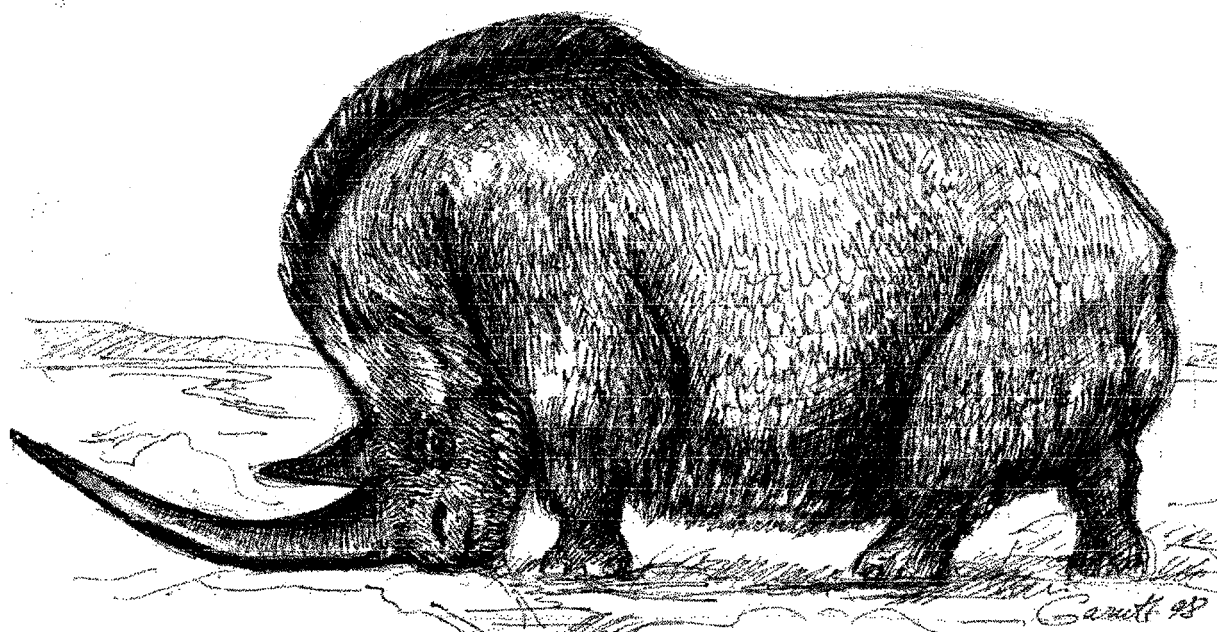
19. Поперечные полосы на рогах *Coelodonta* отражают неравномерность сезонного прироста филаментов его, и указывают на значительную разницу летне-зимних температур климата плейстоцена.

20. Степень сохранности костных остатков *Coelodonta* и радиоуглеродное датирование, показало, что наибольшее их количество происходит из позднплейстоценовых отложений Евразии, что делает носорогов рода *Coelodonta* особенно перспективными для получения палеогеографических данных на всей территории континента.

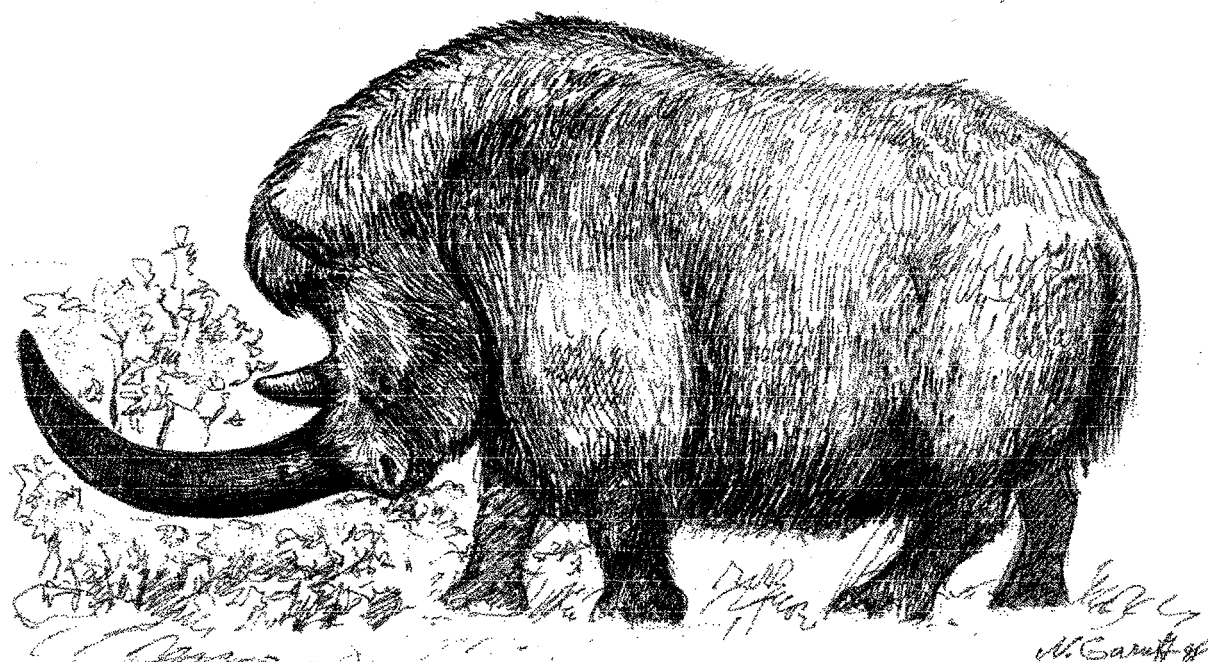
Список литературы диссертационного исследования

1. Архипов С.А., Ветях Р.М. и др. 1977. Последнее оледенение в нижнем Приобье. Новосибирск, Наука, 213 с.
2. Беляева Е.И. 1939. Заметки об остатках млекопитающих полуострова Тунгуз // Бюлл. МОИП, сер. геол., Т. XVII. С.85-89.
3. Беляева Е.И. 1966 Семейство Rhinocerotidae // Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. М.: Наука, С. 92-143.
4. Величко А.А. 1981. К вопросу о последовательности и принципиальной структуре климатических ритмов плейстоцена. В кн.: Вопросы палеогеографии.
5. Гарутт В.Е., Метельцева Е.Н., Тихомиров Б.А. 1970. Новые данные о пище шерстистого носорога в Сибири/Северный Ледовитый океан и его побережье в Кайнозое. Л., Наука, С. 113-125.
6. Гарутт Н.В. 1990. Аномалии зубной системы шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799 // Тр. Зоол. ин-та РАН, Т. 212. С. 59-65.

7. Гарутт Н.В. 1990. Состояние палеонтологических коллекций по плейстоценовой фауне в краеведческих музеях России // Тез. межд. муз. семин. Важнейшие Горные и Геологические музеи Мира. СПб.: С.34.
8. Горлова Р.Н. 1982. Растительные макроостатки, обнаруженные в желудочно-кишечном тракте Юрибейского мамонта. Сб. Юрибейский мамонт. М., Пука, С.35-37.
9. Гржимек Б. 1973. Среди черных носорогов // Природа., №5, С.96101.
10. Гржимек Б. 1973. Среди животных Африки. М., Мысль, 333с.
11. Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. М.: Тр. ин-та геол. наук. Сер. 17. С.523.
12. Ермолова Н.М. 1978. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск. Наука. 92 с.
13. Орлов Ю.А. 1933. Находка трупа сибирского носорога в Галиции // Природа. №3-4. С. 142-144.
14. Кинд Н.В. 1974. Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. М.: Наука. 254 с.
15. Кришнан М.С. 1954. Геология Индии и Бирмы. М.: Иностран. литер. 450 с.
16. Кузьмина И.Е. 1977. О происхождении и истории териофауны Сибирской Арктики // Тр. Зоол. ин-та А.Н., Т.63., Л., Наука, С. 18-55.
17. Лазарев П.А. 1977. Новая находка скелета шерстистого носорога в Якутии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 63. С. 281-285.
18. Лазарев П.А., Томская А.И. Млекопитающие и биостратиграфия позднего кайнозоя Северной Якутии. Якутск. Якутский филиал ин-та Геологии. 169 с.
19. Лазарев П.А. 1988. Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach. Якутск. Якутский научный центр СО РАН. С.54-96.
20. Тихомиров Б.А., Куприянова Л.А. 1954 г. Исследование пыльцы из растительных остатков пищи Березовского мамонта // Доклады Академии Наук СССР. Т.ХСV, №6, С. 1313-1315.
21. Томская А.И. 1981. Палинология кайнозоя Якутия. Новосибирск.:1. Наука, 221 с.
22. Украинцева В.В. Кожевников Ю.П., 1981. Растительный покров района находки Таймырского мамонта (юго-вост. Таймыр, река Большая Лесная Рассоха) // Ботан. ж., Т.66, №7, С. 978-992.
23. Украинцева В.В. 1984. Значение исследований состава пищи крупных растительноядных ископаемых животных Сибири для палеогеографических реконструкций // Ботан. ж., Т.69, №7, С.905-915.
24. Украинцева В.В. 1988. Флора, растительность и природные условия Сибири в позднем антропогене. Автореферат дисс. на соиск. ученой степени доктора биол. наук. Киев. 47с.
25. Флеров К.К. 1952. Млекопитающие. Кабарги и олени // Тр. Зоол. инта АН СССР, М.-Л., Сер.55., 255с.
26. Черский И.Д., 1878. Предварительное сообщение о доставленной из
27. Верхоянского округа головы носорога (*Rhinoceros antiquitatis* seu *tichorhinus*) с сохранившимися при ней мягкими частями // Иркутск. Изв. Восточно-сибирского отд. и Русского Географического общ-ва, С. 165-168.240
28. Черский И.Д. 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих, животных собранных Новосибирскою экспедициею 1885-1886 г. Приложение к LXV тому записок имп. А.Н. СПб. 670 с.
29. Чернова О.Ф., Шер А.В., Гарутт Н.В. Морфология рогов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) // Зоол. ж., М; Т. 77. №1. С. 66-78.



а



б

**Рис. 3.7; Реконструкция внешнего облика
двух видов шерстистых носорогов.
а - степных ландшафтов; б - лесостепных ландшафтов.**

Эволюционно исходная форма шерстистого носорога, которая сформировалась в условиях открытых ландшафтов, имела крупную, массивную, удлиненных пропорций голову, низко опущенную к земле. На длинных носовых костях крепился больших размеров передний рог, который по длине превышал размеры головы живот-

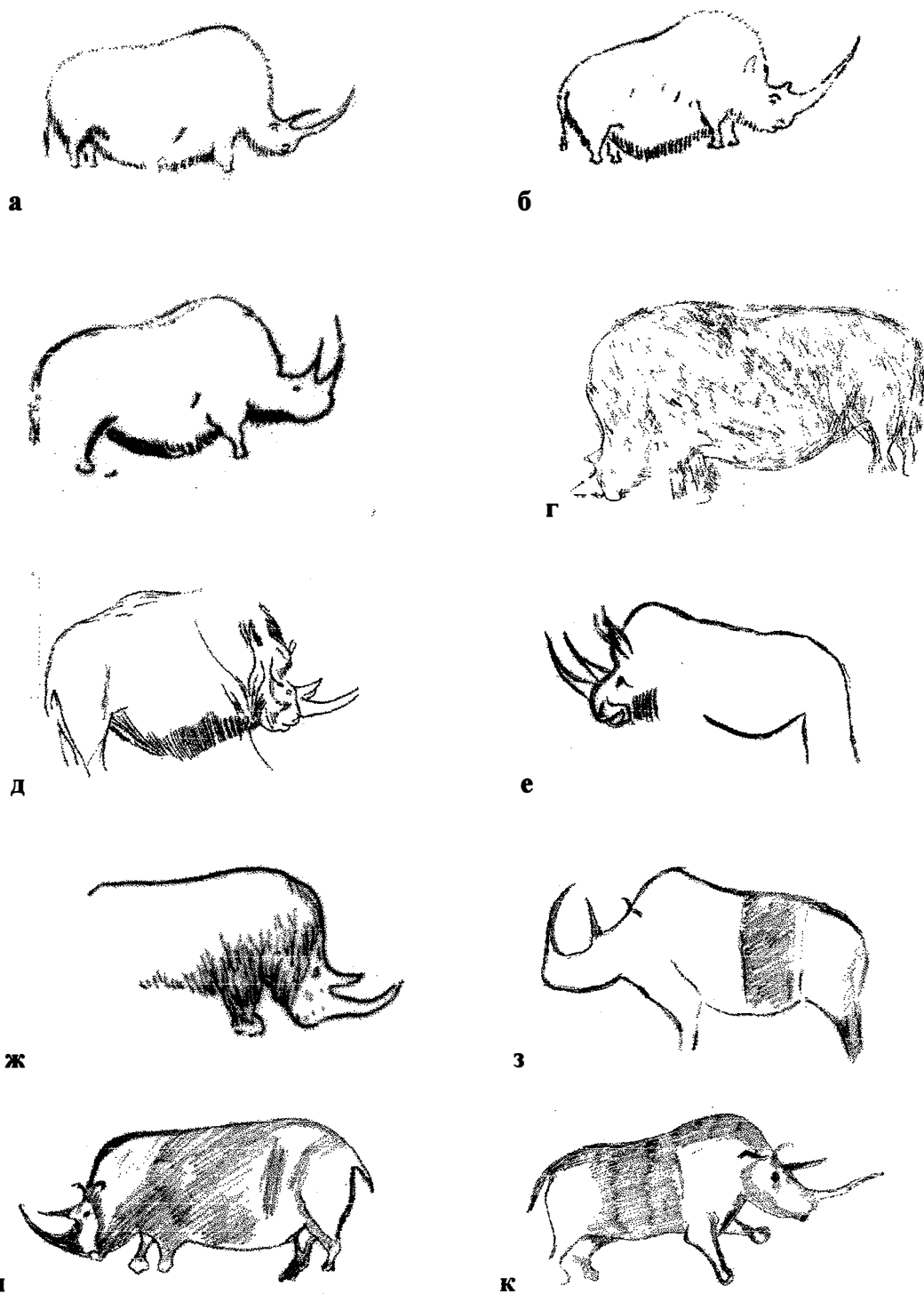


Рис. 9.7. Палеолитические изображения *C. antiquitatis* из пещерных поселений человека древне-каменного века.

а-в. Руфиньяк (Rouffignac) Франция.

г. Гоннерсдорф (Gonnernsdorf) Германия.

д-е. Комбарель (Combarelles) Франция.

ж. Коломбьер (Colombiere) Франция.

з-к. Шаве (Франция).

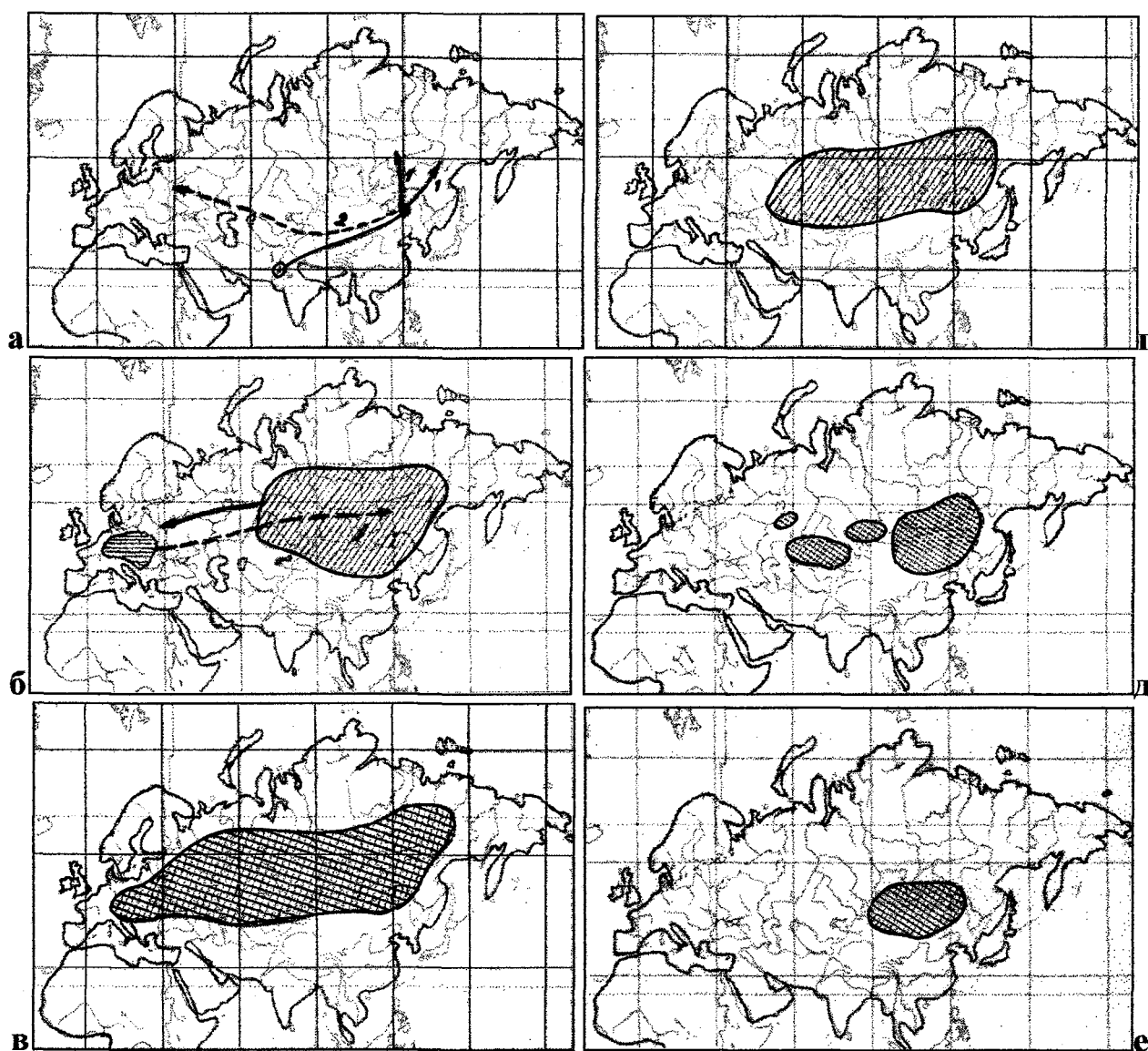


Рис. 14.10. Происхождение и распространение носорогов рода *Coelodonta* в плиоцен - плейстоцене.

а. Проникновение предковой формы носорогов рода *Coelodonta* из Индии в Центральную Азию и распределение на два вида в раннем плейстоцене. *Coelodonta lenensis* Pallas; *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach.

б. Распространение европейского *C. antiquitatis* и азиатского *C. lenensis* видов в пределах своих ареалов в среднем плейстоцене и взаимопроникновение (обмен) в ареалы обитания на границе среднего и позднего плейстоцена.

в. Совмещение ареалов обитания в первой трети позднего плейстоцена.

г. Сужение ареала обитания в конце позднего плейстоцена.

д. Распадение общего ареала на локальные небольшие ареалы.

е. Последний ареал обитания носорогов рода *Coelodonta* перед вымиранием в голоцене.