

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ФАУНА МЛЕКОПИТАЮЩИХ  
И ПТИЦ  
ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА  
И ГОЛОЦЕНА СССР



УДК 569.732

Н. В. Гарутт

Горный институт, Ленинград

**АНОМАЛИИ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ  
ШЕРСТИСТОГО НОСОРОГА  
COELODONTA ANTIQUITATIS BLUMENBACH, 1799**

Анализируются случаи проявления атавизма в зубной системе *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), выражающиеся в сохранении у единичных экземпляров в онтогенезе молочных резцов  $dI^1$ . Малая частота проявления данного признака свидетельствует о его филогенетической древности. Описывается резец плиоценового носорога *D. megarchinus* УССР из Винницкой обл., с Журавлевка. Эта находка подтверждает, что, вероятно, уже у предков носорогов родов *Dicerorhinus* и *Coelodonta* резцы были значительно редуцированы. Отмечается, что исчезновение резцов одновременно сопровождалось сокращением числа премоляров (редукция первого премоляра  $P^1$ ) и усилением функциональной значимости переднего рога, что привело к значительному его развитию у носорогов родов *Dicerorhinus* и *Coelodonta*. Другой рассматриваемый случай аномалии зубной системы — сверхкомплектность  $P^4$  и  $M^3$  у 2 экз. *C. antiquitatis* аномалии зубной системы шерстистого носорога есть проявление средовых факторов и наследственности, учет которых позволяет получить дополнительную информацию об условиях обитания носорогов и их эволюции.

При просмотре большой серии краниологического материала по шерстистому носорогу *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach (245 образцов) были выявлены черепа с верхними резцами и сверхкомплектными  $P^4$  и  $M^3$  зубами. Кроме указанного материала, автор имел возможность исследовать 15 черепов (4 полных и 11 фрагментарных) древних дицерорин (*Dicerorhinus etruscus* Falconer, *Dicerorhinus kirchbergensis* Jaeger) и 47 черепов рецентных носорогов (*Didermocerus sumatrensis* Fischer, *Rhinoceros unicornis* Desmarest, *Rhinoceros sondaicus* Linnaeus, *Diceros bicornis* Linnaeus, *Ceratotherium simum* Burchell).

Присутствие верхних резцов у *C. antiquitatis* впервые было выявлено автором в 1987 г. при работе с большой коллекцией (60 черепов) в Зоологическом институте АН СССР. г. Ленинград (ЗИН № 14 100 и 10 716). В том же году при изучении черепов шерстистого носорога (33 экз.) в Геологическом музее Казанского государственного университета были выявлены сверхкомплектные (дополнительные к нормальным)  $P^4$  и  $M^3$  зубы у 2 индивидов (ГМКГУ № 732 и 737). По поводу указанных аномалий в зубной системе шерстистого носорога литературные сведения отсутствовали, поэтому автором особо обращалось внимание на подобные

элементы зубной системы, и со временем подобрался интересный материал, который дал возможность обобщить и осмыслить это явление.

## Резцы

Череп (ЗИН, № 14 100), (рис. 1, *вклейка*) из Якутии. Принадлежит взрослой особи, самке. Молочные зубы полностью заместились постоянными,  $M^3$  вышел из альвеолы, но еще не затронут стиранием. В резцовой кости (*os incisivum*) в правой альвеоле глубоко погружена коронка резца очень малых размеров ( $12 \times 8$  мм), сферической формы. В левой половине резец не развился и альвеола слабо выражена (рис. 2, *а, б, вклейка*).

Череп (ЗИН, № 10 716), местонахождение неизвестно. Принадлежит взрослой особи, самцу. Зубы в черепе не сохранились, но большие размеры и малая глубина альвеол  $M^2$  и  $M^3$  указывает на то, что они были уже значительно стертые. Левая альвеола резца ( $15 \times 8$  мм) с хорошо сформированным корневым каналом. Резец явно имелся, но выпал. В первой половине резцовой кости намечены только границы альвеолы. Размеры коронки резцов колеблются от  $4 \times 5,5$  мм до  $16 \times 10$  мм.

У других отмеченных мною 9 черепов *S. antiquitatis* присутствовали резцы или ясно выраженные резцовые альвеолы, указывающие на то, что таковые имелись, но не сохранились. Прослеживается четкая асимметрия, когда резец или альвеола находятся только в одной стороне межчелюстной кости. В сводной таблице представлен пол и указано местоположение (правое, левое) резца или альвеолы в межчелюстной кости. Это дает возможность заметить, что чаще всего резец развивается в правой, более функционально активной половине челюсти. Из 245 исследованных черепов *S. antiquitatis*, с резцами встречены лишь 11 экз., что составляет 4,5%.

Замечено, что в онтогенезе доминируют признаки, которые дошли до более поздних стадий филогенеза, т. е. более молодые (Малиновский, 1970). Таким образом, присутствие у единичных экземпляров слабо развитых и притом непарных резцов может свидетельствовать, что данный признак является атавистическим.

Редукция резцов, очевидно, началась еще у дальних общих предков носорогов рода *Coelodonta* и *Dicerorhinus*. Так, у позднеплиоценового носорога, *Dicerorhinus megarhinus* De Christol верхние резцы  $I^1$  были значительно редуцированы.

В коллекции Горного музея, Ленинград (ГМЛГИ, № 3/7), хранится резец ( $I^1$ ) *D. megarhinus* из Винницкой обл., с Журавлевка (рис. 3, *б, вклейка*), имеющий следующие размеры: длина — 20 мм, ширина — 17 мм, высота с корнем — 78 мм. Высота коронки без корня — 20 мм. Конфигурация коронки напоминает таковую у резцов шерстистого носорога, но не столь сильно реду-

Дисперсия по полу и местоположению молочных верхних резцов ( $dI^1$ ) у шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis*

Коллекционные номера	Местонахождение	Местоположение резца	
		dex.	sin
Самцы			
ЗИН, № 10 716	Неизвестно		+
ЗИН, № 10 695	Курская обл., р. Сейм, близ с. Букель	+	
ГМЛГИ, № $\frac{54}{1}$	Неизвестно	+	
ГМЛГИ, № $\frac{9}{357}$	—>—	+	
ГМЛГИ, № $\frac{10}{357}$	—>—	+	
ГМКГУ, № 719	Татарская АССР, р. Кольва, г. Ядринск	+	
Самки			
ЗИН, № 14 100	Якутия, Верхне-Вилюский р-н	+	
ЗИН, № 10 690	Неизвестно	+	
МГРИ, № 122	—>—		+
ГМКГУ, № 769	Татарская АССР		+
КПИ, № 1	Курская обл., р. Сейм		+

цирована. Не исключено, что резцы встречались и у промежуточных форм потомков *D. megarhinus*, *D. etruscus*, *D. kirchbergensis*, *D. hemitoehus*, хотя бы в виде атавистических элементов.

Данный пример не является характерным только для вымерших носорогов родов *Coelodonta*, *Dicerorhinus*. Аналогичные примеры встречаются и у представителей рецентных форм, например: *Diceros bicornis*, экземпляры из Берлинского естественно-исторического музея (№№ 40933, 41482); *Ceratotherium simum*, там же (№№ 83247, 54402, 83246). О подобных же фактах упоминает и В. Шаурте (Schaurte, 1965).

Современные виды африканских носорогов в процессе эволюции не совсем утратили резцы и имеют их, но столь малых размеров, что они никогда не прорезываются и скрыты мягкими тканями. Их закладка происходит в эмбриональном периоде, а в постнатальном и позднее, когда наступает смена молочных зубов, примерно в 3—4 года, атавистические молочные резцы ( $dI^1$ ) чаще всего полностью или частично резорбируются. Только незарощенные лунки резцовых альвеол могут сохраняться до момента прорезывания  $M^3$ , т. е. до 7—8 лет, а у некоторых особей и дольше 20 лет. Просмотренные мною 2 черепа *D. bicornis* из Берлинского естественно-исторического музея (экз. №№ 40933, 41482) имели хорошо сформированные молочные резцы  $dI^1$  в верхней и нижней челюстях. Индивидуальный возраст обоих экземпляров, одного — несколько недель, другого — от года до полутора лет. Такие же наблюдения на эмбрионах *D. bicornis* приводятся и в работе Шаурте (Schaurte, 1965). Частота встречаемости атавистических резцов

различна не только у разных видов носорогов, но и, вероятно, колеблется в одной и той же популяции в различные временные периоды ее развития.

Другой, противоположный, пример — это современные виды азиатских носорогов, которые имеют сильно развитые большие резцы как в верхней, так и в нижней челюсти. Сравнивая обе группы носорогов — «резцовую» и «безрезцовую», можно обнаружить некоторую четкую взаимосвязь между степенью развитости (в размерах) резцов и первых премоляров, с одной стороны, и с величиной рога, с другой. При значительных размерах резцов —  $I_1^1$ , достигающих у ныне живущих форм азиатских носорогов величин  $100 \times 60$  мм (рис. 3, а, вклейка), и хорошо развитых и нормально функционирующих премоляров  $P_1^1$ , рога данных видов небольших размеров длиной (от 480 до 650 мм) и часто развитие получает лишь передний рог. Для добывания пищи и при обороне современные азиатские носороги используют успешно свои большие резцы и не используют рог. Условия среды обитания азиатских носорогов близки к таковым, в которых обитали самые ранние предковые формы представителей всех известных родов современных и вымерших носорогов. Смена стадий влажных тропических лесов на все более умеренные и, далее, на лесостепи и степи, заставило носорогов группы *D. etruscus* → *D. kirchbergensis* и *Coelodonta antiquitatis* приспосабливаться к более грубому корму, большую долю которого составили ксерофитные кустарники и травы. Это привело к увеличению высоты коронки премоляров и моляров и редукции резцов и первых премоляров  $P_1^1$ . В связи с изменениями в зубной системе возрастало и функциональное значение переднего рога. Исчезновение резцов и первых премоляров способствовало укорочению межчелюстной кости и срастанию ее с частичной или полной костной медио-сагитальной носовой перегородкой (*septum nasi osseum*). Таким образом, развивающаяся костная носовая перегородка, срастаясь с носовыми (*op nasale*) и межчелюстными костями, образовывала единый монолит, поддерживающий массивный передний рог. Наибольшего развития подобный костный блок получил у шерстистого носорога *S. antiquitatis*. Это может служить доказательством интенсивного использования переднего рога в процессе добывания пищи. Функцию резцов выполняла грубая ороговевшая краевая пластина верхней широкой мускулистой губы.

### Сверхкомплектные зубы

Сверхкомплектность зубов — аномалия, которая часто проявляется в некоторых группах млекопитающих (чаще всего у хищных, семейство псовых — *Canidae*). Сверхкомплектные зубы носорогов нормально развиты, правильной формы, если они появляются в конце зубной аркады, например, в случае лишних  $M^3$ . При удвоении четвертого премоляра  $P^4$  наблюдается смещение или

вытеснение лишнего зуба из-за недостатка для него места в середине зубной аркады, и тогда он располагается вне зубной дуги, прорезывая небные кости. В литературе отмечали, что сверхкомплектность более характерна для зубов верхней челюсти (Корневен и Лесбор, 1932).

В коллекции Геологического музея Казанского университета хранятся черепа *S. antiquitatis* (ГМКГУ, № 732 и № 737), имеющие сверхкомплектные зубы —  $P^4$  и  $M^3$  (рис. 4, 5, *вклейка*).

Череп (ГМКГУ, № 732), Ср. Волга, принадлежит самке, взрослой особи,  $M^3$  затронут стиранием. Жевательная поверхность зубов образует ровный тритор. Сверхкомплектный зуб  $P^4$  располагается вне зубной дуги с лингвальной стороны на небе. Аномальный премоляр своим эктолофом плотно прилегает к мета- и протолофам зубов  $M^1$ ,  $P^4$ ,  $P^3$  и несколько разворачивает по оси коронку  $P^4$ . Гребни коронки его плотно сближены, без признаков стирания. Коронка по форме напоминает бутон тюльпана. Зубы левой стороны черепа развиты нормально (рис. 4, б, *вклейка*).

Череп (ГМКГУ, № 737), Ср. Волга, принадлежит самцу, старой особи. Зубы  $P^2$  и  $P^3$  выпали,  $P^4$  и  $M^1$  стерты почти до основания,  $M^2$  и  $M^3$  стерты больше чем на половину своей высоты. В левой половине челюсти сохранился лишь один сверхкомплектный  $M^3$ , хорошо сформированный, но также совершенно не затронутый стиранием (рис. 5, *вклейка*). Гребни коронки так же сближены, как на  $P^4$  у черепа № 732. Аномальный  $M^3$  располагается на уровне стенки хоан. При прорезывании он деформировал стенку хоаны, сузив левый канал.

Обращает на себя внимание то, что даже те сверхкомплектные зубы, которые располагаются в зубной дуге, не подвергаются сколько-нибудь заметному стиранию. Возможно, они запаздывают в своем прорезывании и появляются значительно позднее аналогичных зубов в ряду и не соприкасаются с зубами нижнего ряда. Сами по себе дублетные зубы в том виде, как мы их наблюдаем, вероятно, не снижали функциональной активности жевательного аппарата и не влияли неблагоприятно на развитие животных. В морфологии черепа имеющихся экземпляров не отмечаются отклонения от нормы, и индивидуальный возраст их значительно зрелый, чтобы думать, что эта аномалия стала причиной гибели животных.

О причинах же появления подобных аномалий можно предполагать, что это результат взаимодействия как средовых факторов, так и наследственных. Есть наблюдения, которые отмечают случаи появления сверхкомплектности в одной линии домашних животных, когда видно, что данный признак явно наследовался (Корневен, Лесбор, 1932). Существует мнение, что сверхкомплектность есть результат отпочковывания от зубного зачатка добавочной пластинки или же расщепление зачатка зуба в результате воспалительного процесса в парадонте, но тогда сомнительно, чтобы из подобных зачатков развились вполне нормальные зубы.

В результате обширной практики современной стоматологии накопилось много фактов, которые подтверждают связь между структурными особенностями (макропризнаками) зубочелюстного аппарата и тенденции к особому рода аномалиям в развитии зубной системы.

Так замечено, что у лиц с меньшей активностью жевания отмечаются более узкие и короткие челюсти, больший угол нижней челюсти и большие размеры зубов. У этой же группы лиц имеется определенная морфофункциональная предрасположенность к такого рода аномалиям как скученность зубов, уменьшение их количества (Левченко, 1989). Причина тому — замедление темпов онтогенеза, замедление кальцификации, в результате чего время роста коронок зубов удлиняется, а челюсть не успевает достигать больших размеров, сохраняя ювенильные признаки.

Явление сверхкомплектности, скорее всего, должно указывать на ускорение темпов онтогенеза, усиление кальцификации, что, возможно, может свидетельствовать о благоприятных условиях существования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Корневен, Лесбор. Определение возраста по коренным зубам у домашних животных / М.—Л.: Госуд. изд-во сельскохозяйств. лит-ры, 1932.— 247 с.
- Левченко Л. Т. Морфологическая типология зубочелюстного аппарата / Автореф. канд. мед. наук. Новосибирск, 1989.— 39 с.
- Малинковский А. А. Незавершенные ндс некоторых советских генетиков // Природа, 1970.— № 2.— С. 78—83.
- Schaurte M. T. Beiträge zur Kenntnis des Gebisses und Zahnbaues der afrikanischen Nashörner // Säugetierkunde, 1966.— Bd. 14.— Hf 4.— S. 327—341.

N. V. Garutt

#### ABNORMALITIES OF DENTITION OF THE WOOLY RHINOCEROS *COELODONTA ANTIQUITATIS* (BLUMENBACH, 1799)

#### Summary

Atavism in dentition of *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) is analyzed. It is manifested in preserving of milk incisors  $I^1$  in ontogenesis. Low frequency of this character is the evidence of its phylogenetically ancient age. Incisor  $I^1$  of Pliocene rhinoceros *D. megarhinus* is described from the Ukraine (Vinnitskaya Region, Zhuravlevka village). The finding confirms that incisors must have been reduced considerably in ancestors of rhinoceros of the genera *Dicerorhinus* and *Coelodonta*. It is noted that disappearing of incisors was accompanied by reduction of the number of premolars (reduction of the first premolar  $P^1$ ) and strengthening of functional significance of the anterior horn which led to its considerable development in rhinoceros of the genera *Dicerorhinus* and *Coelodonta*. One other case of abnormalities in dentition is supernumerary of  $P^4$  and  $M^3$  in two specimens of *C. antiquitatis*. Abnormalities of dentition in the woolly rhinoceros is the result of environmental factors and heredity. With regard to these factors one can obtain additional information on conditions of life of the rhinoceros and its evolution.

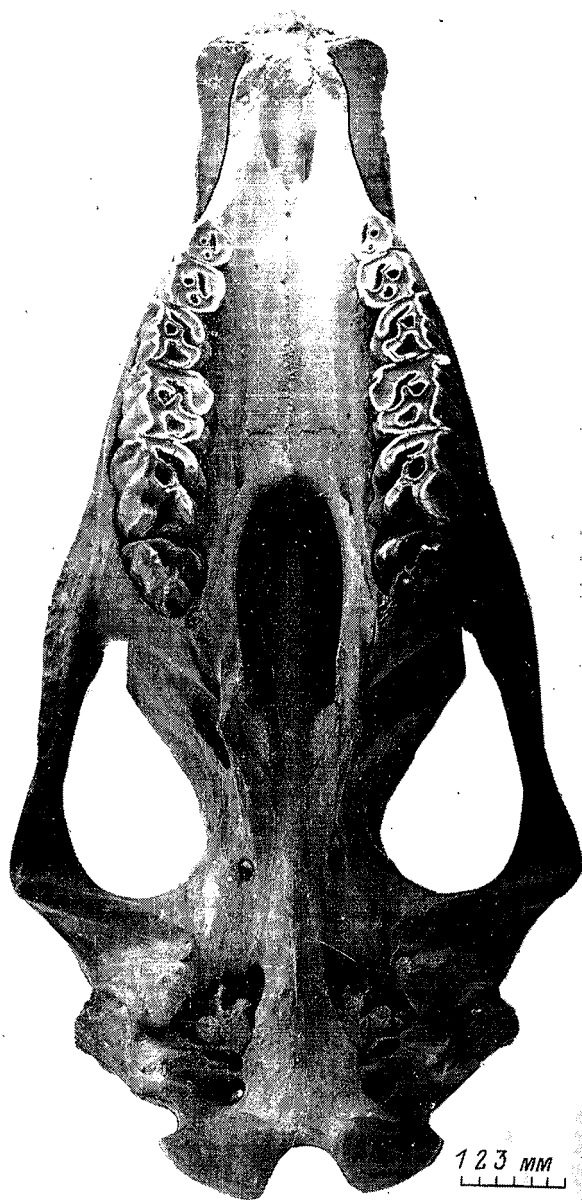


Рис. 1. Череп *Coelodonta antiquitatis* (ЗИН № 14 100). Якутия,  
Верхоянский р-н  
Вид с дорсальной стороны



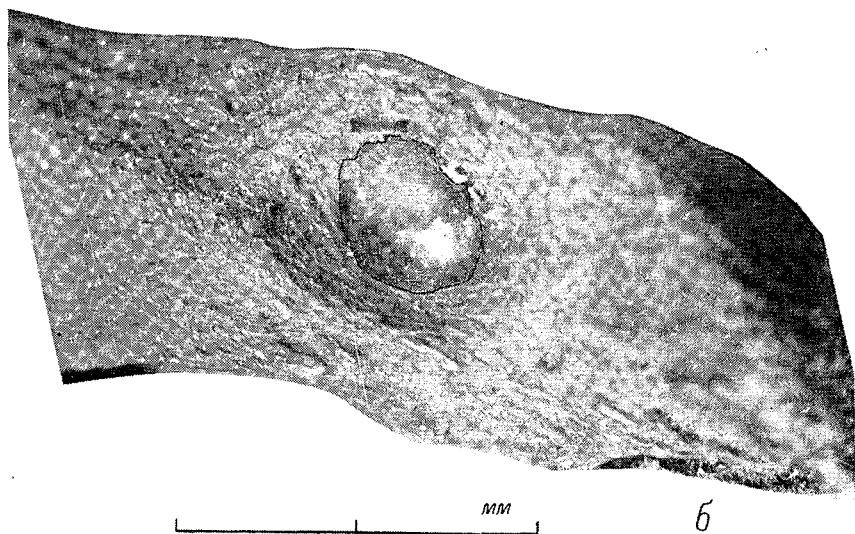


Рис. 2. Череп *Coelodonta antiquitatis* (ЗИН № 14 100)

*a* — в правой половине резцовой кости виден слабо развитый резец; *б* — то же, увеличение 1×4

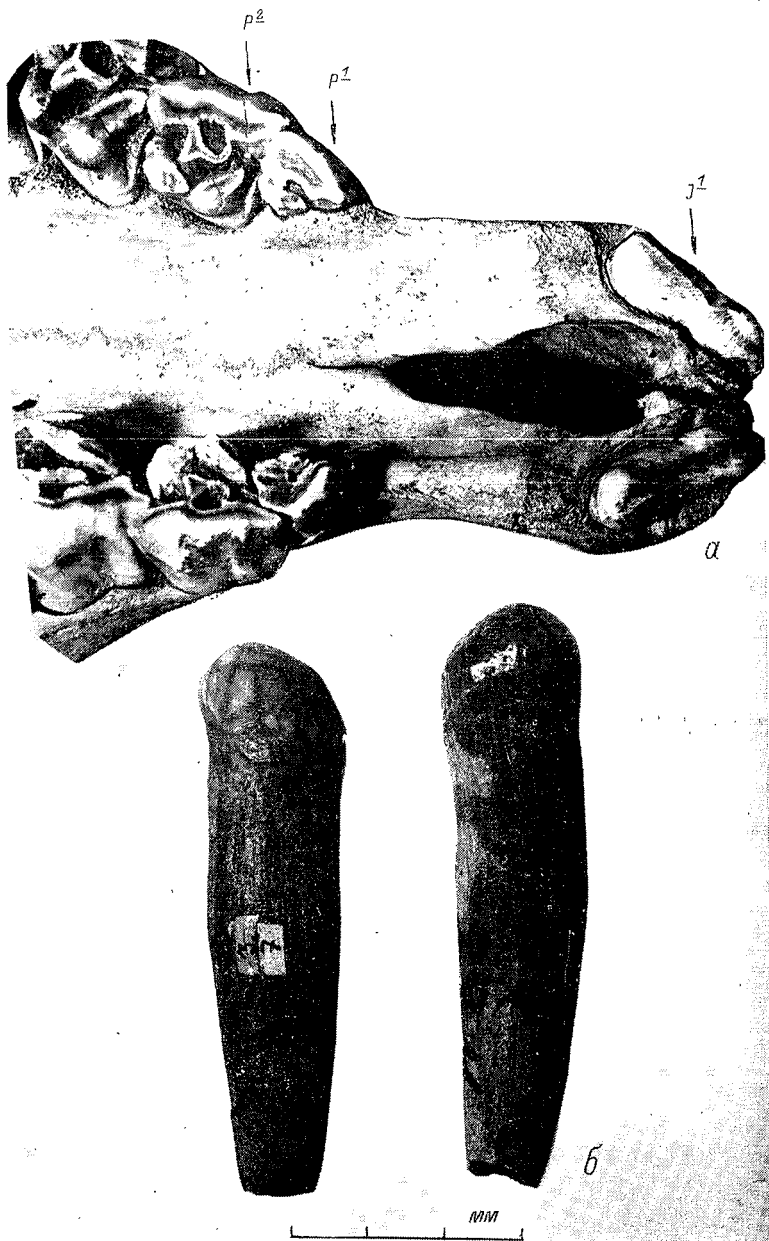


Рис. 3. Череп *Rhinoceros unicornis* (ЗИН № 1885)  
 а — характерны сильно развитые резцы ( $I^1$ ) и первые премоляры ( $P^1$ ); б —  
 первый резец ( $I^1$ ) *Dicerorhinus tugarhinus* (ГМЛГИ № 3/7). УССР, Винниц-  
 кая обл., с. Журавлевка



Рис. 4. Зубной ряд *Soelodonta antiquitatis* (ГМКГУ № 732). Средняя Волга  
 а — вид сбоку; б — вид со стороны жевательной поверхности. Присутствует супрадонтный (дубленый) пре-  
 моляр  $P_4$ , находящийся вне зубного ряда

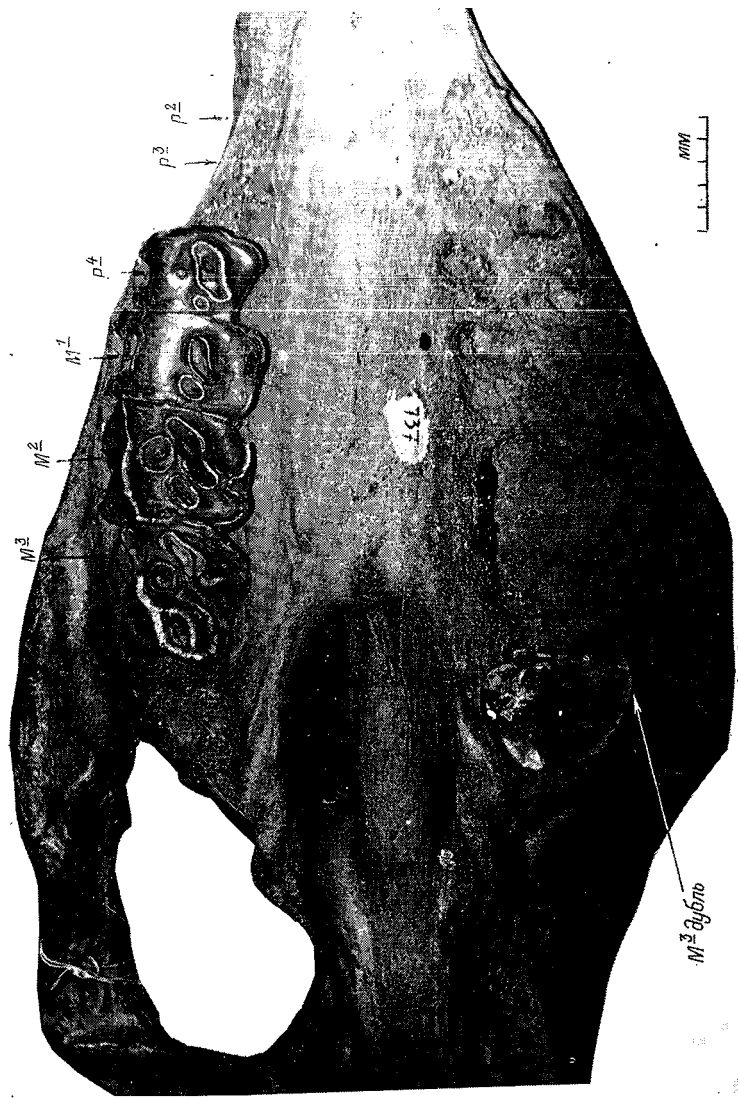


Рис. 5. Череп *Coelodonta antiquitatis* (ГМКГУ № 737) Средняя Волга  
 В левой половине челюсти присутствует супрадонтный  $M^3$  (остальные зубы утрачены), в правой половине сохранились сильно стертые  $P^4 - M^3$