

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

**ИСТОРИЯ КРУПНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ
СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**



УДК 569.732

Н. В. Гарутт

Горный институт, Санкт-Петербург

ОНТОГЕНЕЗ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ШЕРСТИСТОГО НОСОРОГА COELODONTA ANTIQUITATIS BLUMENBACH, 1799

На основании изучения 267 черепов и 160 нижних челюстей шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach установлено, что у данного вида и у современных африканских носорогов *Diceros bicornis* Linnaeus и *Ceratotherium simum* Burchell некоторые особенности в развитии зубной системы имеют большое сходство. Присутствие молочного $D1$, состояние зубов $D2—D4$, а также морфологические особенности в расположении зачатков постоянных коренных зубов в челюстях шерстистого носорога дают возможность предположить, что онтогенетические фазы в развитии молочных зубов у *C. antiquitatis*, *D. bicornis* и *C. simum* были сходными. Рудиментарные резцы $d11$ и $d12$ у взрослых особей шерстистого носорога и современных африканских носорогов *D. bicornis* и *C. simum* встречаются с той же частотой. Особенности закладки, развития и прорезывания зубов $P4$ и $M3$ у шерстистого носорога идентичны с таковыми у рецентных носорогов *D. bicornis* и *C. simum*. Аномалии (неправильное прорезывание $P4$, сверхкомплектность $P4$ и $M3$) встречаются как у рецентных носорогов, так и у вымерших носорогов родов *Coelodonta* и *Dicerorhinus*. На основании морфологического анализа можно заключить, что зубная система носорогов семейства Rhinocerotidae в процессе эволюции не подверглась жесткой специализации, сохранила пластичность и способность к быстрой перестройке.

Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach является одним из распространенных видов крупных плейстоценовых млекопитающих, который широко расселился во время среднего и позднего плейстоцена почти по всей территории Евразии. Его скелетные остатки (череп, нижние челюсти, кости посткраниального скелета) часто хорошей сохранности в большом количестве встречаются в четвертичных отложениях вместе с костями других плейстоценовых млекопитающих. Сборы их в коллекциях значительны. Более чем за два века в коллекциях зоологических и геологических музеев России накопился обширный остеологический материал, но, несмотря на обилие находок, шерстистый носорог, до сих пор остается самым малонизученным видом из всех плейстоценовых млекопитающих мамонтового комплекса. Недо-

статочно изучена морфология черепа и зубной системы, а также индивидуальная изменчивость их у данного вида. Так, до настоящего времени нигде в литературе не освещается онтогенез зубной системы шерстистого носорога, несмотря на преобладающее количество в коллекциях именно черепного материала. Большинство работ включает лишь самое общее описание и промеры единичных находок черепов и зубов. Не был изучен онтогенез зубной системы и у вымерших носорогов рода *Dicerorhinus*, скелетные остатки которых редко и в малом количестве встречаются на территории России, но многочисленны из районов Западной, Восточной и Южной Европы.

Немногочисленны работы и по онтогенезу зубной системы рецентных носорогов. Относительно хорошо онтогенез зубной системы изучен у современных африканских видов: черного узкомордого *Diceros bicornis* Linnaeus (Shaurte, 1966; Dittrich, 1974) и белого широкомордого носорога *Ceratotherium simum* Burchell (Hillman, 1986). Изучение онтогенеза у современных носорогов важно было, прежде всего, для практических целей. За последние 25 лет резко снизилась численность всех видов ныне живущих носорогов. Остро встал вопрос о сохранении вымирающих видов в природе, и тогда для учета и регуляции численности носорогов на ограниченных площадях заповедников потребовалось точно знать индивидуальный возраст животных.

К тому времени были известны некоторые данные о прорезывании и смене молочных зубов у детенышей африканских носорогов *D. bicornis* и *C. simum*. Наблюдения за прорезыванием и развитием зубов проводились у животных, рожденных в зоопарке, но ограничивались периодом, пока молодые животные подпускали к себе и позволяли исследовать ротовую полость. Сведения по онтогенезу зубной системы были дополнены данными, полученными при помощи рентгеноскопии челюстей погибших в зоопарке молодых африканских носорогов. Были изучены зачатки постоянных коренных зубов, скрытые в альвеолярных карманах челюстей (Shaurte, 1966; Dittrich, 1974). Также были изучены зубы в челюстях и черепках белых африканских носорогов, отстрелянных в природе, индивидуальный возраст которых был примерно известен. Одновременно с исследованием макроматериала (черепа и нижние челюсти с зубами) проводились изучение и подсчет микроскопических полос сезонного нарастания дентина в тонких срезах верхнекоренного зуба M^1 (Hillman, 1986). Для более точного установления возраста животных результаты, полученные при применении двух методов, сравнивались.

Сведения по онтогенезу зубной системы азиатских рецентных видов носорогов крайне скудны и касаются только изучения ростовых регистрирующих микроструктур дентина в верхнекоренных M^1 .

Результаты исследования онтогенеза зубной системы у современных африканских носорогов показали, что развитие, временные

фазы прорезывания и смены зубов у носорогов родов *Diceros* и *Ceratotherium* незначительно различаются и в основном совпадают. Время прорезывания и смены зубов не сохраняется постоянным даже у особей одного вида, подвержено индивидуальной изменчивости и зависит от условий обитания и питания животного. Это вносит некоторую неточность в определения индивидуального возраста животных по состоянию стертости их зубов.

Сведения о максимальной продолжительности жизни современных носорогов в природе и условиях зоопарка указывают, что она примерно одинакова для африканских и азиатских видов носорогов и колеблется в пределах 40—45 лет. Эти данные подтверждаются и при подсчете максимального числа микроскопических сезонных слоев нарастания дентина на срезах верхнекоренных M^1 у старых особей белого африканского носорога *Ceratotherium simum* и индийского панцирного носорога *Rhinoceros unicornis* (Hillman, 1986).

Мною была предпринята попытка на обширном серийном материале изучить особенности изменения зубной системы шерстистого носорога *C. antiquitatis* по возрастным стадиям, соответствующим определенным фазам онтогенеза. Для сравнения привлекались материалы по онтогенезу зубной системы современных носорогов, особенно близкого по экологии к *C. antiquitatis* — белому африканскому носорогу *Ceratotherium simum* Burchell.

Исследования по онтогенезу зубной системы шерстистого носорога включают: а) разработку метода по установлению индивидуального возраста *C. antiquitatis* на основании степени стертости коренных зубов, б) выявление индивидуальной изменчивости в строении зубной системы, в) изучение видовых особенностей онтогенеза зубной системы шерстистого носорога.

МАТЕРИАЛ

По шерстистому носорогу *Coelodonta antiquitatis* Blum. было изучено 268 черепов, 160 нижних челюстей и 35 изолированных зубов из коллекций Зоологического института РАН в С.-Петербурге (ЗИН), Геолого-минералогического музея Казанского государственного университета (ГМ КГУ), Института геологии и физики сибирского отделения РАН в Новосибирске (ИГГ). Также исследовался материал из коллекций московских академических институтов: Геологического (ГИН) и Института эволюционной морфологии и экологии животных (ИЭМЭЖ). Региональный материал был изучен в краеведческих музеях 30 городов России и Украины.

Для сравнения с современными носорогами была изучена серия черепов и комплектных нижних челюстей (70 экз.) по современным формам африканских носорогов: черного узкомордого *Diceros bicornis* Linnaeus и белого широкомордого *Ceratotherium simum* Burchell из коллекций ЗИН РАН и Зоологического отдела музея

Естественной истории университета им. Гумбольдта г. Берлина, Германия.

МЕТОДИКА

Измеряли зубы на черепях и нижних челюстях носорогов. Измерения производили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Производили следующие промеры: длина и ширина коронки по жевательной поверхности, высота (только у нестертых зубов), от эмалевого края основания коронки до вершины наиболее выступающего гребня.

С жевательной поверхности правого и левого зубного ряда снимали эстампы. Для определения индивидуального возраста шерстистого носорога по степени стертости зубов были взяты эталонные эстампы верхних и нижних зубных рядов, которые соответствуют определенным возрастным стадиям и фазам онтогенеза в развитии зубов.

Для белого африканского носорога *Ceratotherium simum* по черепам особей, возраст которых был во многих случаях точно известен, Хилманом (Hillman, 1986) выделены 16 возрастных стадий. Они включали и самые ранние стадии молочного возраста (от 1.5 месяцев до 1.5 лет). Сравнивая эстампы с коренных зубов верхнего зубного ряда шерстистого носорога с изображениями верхних зубных рядов *C. simum*, которые примерно соответствовали той же возрастной стадии, мною были выделены для *C. antiquitatis* 10 возрастных стадий. Для шерстистого носорога отсутствуют самые ранние возрастные стадии, соответствующие возрасту молочных детенышей.

Для обозначения возрастных стадий приняты следующие условные сокращения: С — I, ювенильная, соответствующая возрасту особи 1—1.5 лет; С — II, ювенильная, 2—3 лет; С — III, ювенильная, 3—4 лет; С — IV, полувзрослая, 8—11 лет; С — V, полувзрослая, 10—15 лет; С — VI, взрослая, 15—20 лет; С — VII, взрослая, 20—25 лет; С — VIII, взрослая, 25—30 лет; С — IX, старая, 35—40 лет; С — X, старая, 40—45 лет.

Для определения индивидуального возраста шерстистого носорога больше пригодны верхние зубы, так как на верхнекоренных зубах возрастные изменения проявляются более четко.

Обозначения основных морфологических деталей зуба носорога дано по схеме Беляевой (1966) (рис. 1).

На верхнекоренных зубах шерстистого носорога и носорогов рода *Dicerorhinus* часто встречаются одиночные или многочисленные выросты дентиновых отростков. Так как другими авторами в обозначениях зуба носорога на схеме такая деталь не отмечалась, то мною этим выростам дано название «стебелек» (*petiolus mastoideus*) (см. рис. 1, 16).

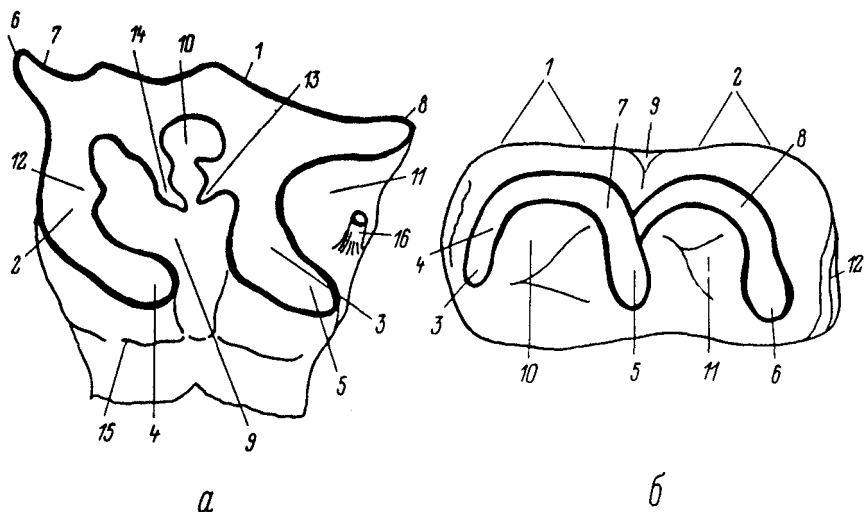


Рис. 1. Схема строения коренного зуба *Coelodonta antiquitatis*:

а — M^2 верхний: 1 — эктолоф, 2 — протолоф, 3 — металоф, 4 — протокон, 5 — гипокон, 6 — парастиль, 7 — парастильная складка, 8 — метастиль, 9 — средняя долинка, 10 — добавочная долинка, 11 — задняя долинка, 12 — антекроше, 13 — кроше, 14 — креста, 15 — цингулум, 16 — стебелек
 б — M^1 нижний: 1 — металофид, 2 — гиполофид, 3 — параконид, 4 — парастилд, 5 — метаконид, 6 — энтоконид, 7 — протоконид, 8 — гипоконид, 9 — наружная долинка, 10 — передняя внутренняя долинка, 11 — задняя внутренняя долинка, 12 — цингулид

ЗУБНАЯ СИСТЕМА

Постоянные зубы вымерших носорогов, обладающие большой прочностью и плотно сидящие в альвеолах, чаще встречаются в черепах и челюстях, чем в изолированном состоянии. Находки же молочных зубов крайне редки. Чаще они встречаются изолированными. Это объясняется тем, что черепа и челюсти ювенильных особей (моложе 3 лет) при захоронении быстро разрушаются и плохо сохраняются в ископаемом состоянии.

Молочные зубы (*dentes decidui*)

От общего количества исследованного материала их доля в выборке составляет 3%.

Верхние резцы (*dentes incisivi*). Иногда встречаются в черепах взрослых особей шерстистого носорога. Частота встречаемости их у *S. antiquitatis* не более 4%.

Резцы dI^1 шерстистого носорога представляют собой рудиментарные очень маленькие (от 4×5.5 мм до 10×16 мм) образования сферической или грушевидной формы с редуцированным корнем. В процессе эволюции они утратили характерные для этих зубов морфологические черты строения. У взрослых особей рудиментарные резцы успевают резорбироваться, но альвеолы их

сохраняются в резцовой кости. Резцы dI^1 не встречаются в паре, а только в какой-либо одной половине резцовой кости, чаще в правой.

Нижние резцы dI_1 , dI_2 . Присутствуют в резцовой кости нижней челюсти ювенильной особи шерстистого носорога, образец ИЭМЭЖ № 3751—35, п-ов Широкостан (восточное побережье моря Лаптевых).

По степени стертости коренных зубов $D_1—D_4$, имеющих в данном образце, можно заключить, что возраст особи был не старше 1—1.5 лет. Нижние резцы шерстистого носорога имеют те же морфологические особенности, что и верхние. Они очень маленькие и сильно редуцированные. Отличает их от верхних резцов то, что они (или их альвеолярные лунки) всегда присутствуют в резцовой кости в паре.

У современных африканских носорогов *D. bicornis* и *C. simum* рудиментарные резцы закладываются и прорезываются на поздних стадиях эмбриогенеза, но незадолго до рождения, или в первые месяцы после рождения резорбируются (Shaurte, 1966; Dittlich, 1974). В челюстях взрослых особей африканских видов носорогов резцы встречаются так же редко, как и у шерстистого носорога.

Верхние коренные (dentes premolares). Детального описания морфологии молочных предкоренных $D1—D4$ шерстистого носорога в литературе неизвестно.

Изолированные молочные предкоренные близкого к шерстистому носорогу раннеплейстоценового вида из Забайкалья (местонахождение Тологой) тологойского носорога *Coelodonta tologojensis* описаны Беляевой (1966).

Молочные предкоренные *C. antiquitalis* в изученной мною выборке представлены целыми верхнечелюстными фрагментами, в которых, кроме молочных $D^1—D^4$, в альвеолярных карманах сохранились закладки постоянных предкоренных $P^2—P^4$. Кроме морфологии молочных зубов, это позволило изучить и раннюю онтогенетическую стадию совместного развития молочных и постоянных предкоренных у шерстистого носорога. Всего в выборке имелось 4 подобных образца. Два из них (из коллекции ГИН РАН, образцы ГИН № 1, № 2, местонахождение неизвестно) принадлежат особям возрастной стадии С—I. В этих образцах не сохранились закладки постоянных зубов. Другой образец (ИЭМЭЖ № 3128—23, бассейн р. Яны) представляет череп ювенильной особи возрастной стадии С—II. Во внутренних альвеолярных карманах сохранились очень нежные, не покрытые еще эмалью зачатки постоянных предкоренных. Четвертый образец (ИГГ № 9201, Кузнецкая котловина) принадлежит особи возрастной стадии С—III.

Предкоренные $D^1—D^3$ данного образца уже сильно стертые, от первоначальной высоты коронки осталось меньше, чем одна треть. Корни их сильно резорбированы, но еще прочно удерживают ко-

ронки зубов в альвеолах. Предкоренной D^1 стерт немного больше половины. Его длинные корни погружены глубоко в челюсть. Жевательная поверхность всех четырех предкоренных вынесена на один уровень и образует общую ровную поверхность (рис. 2, а, б, *вклейка*).

D^1 , $n = 4$. Маленьких размеров, со следами значительной редукции. Коронка треугольной формы, вытянута в продольном направлении, немного уплощенная с боков. Наружная стенка эктолофа с отчетливым передним и задним ребром и приподнимается немного выше поперечных гребней: протолофа и металофа. Протолоф ориентирован косо назад к продольной оси зуба, немного превышает длину металофа. У D^1 образцов (ГИН № 1, № 2) присутствует передняя долинка. Эту деталь Беляева (1966) отмечает и на зубах толгойского носорога как признак архаичности, характерный для ранних предковых форм носорогов. Эмаль тонкая, рисунок эмалевых призм (морщинистость эмали) отчетливо проявлен и сходен с таковым на эмали постоянных предкоренных шерстистого носорога, но более мелкий. Размеры D^1 меньше по сравнению с истинными (при нестертой коронке), так как измерения проводились на сильно стертых коронках. Истинные размеры D^1 у шерстистого носорога превышали размеры таковых зубов у толгойского носорога и приближались по размерам к зубам D^1 шерстистого носорога из Китая, Нихэвань.

Что касается закладки и времени смены D^1 у современных форм носорогов, то известно, что у азиатских видов (*Didermoceros sumatrensis* Fiscer, *Rhinoceros unicornis* Desmarest, *Rhinoceros sondaicus* Linnaeus) в онтогенезе сохраняется как D^1 , так и P^1 , замещающий его. У черного африканского носорога *Dicerorhinus bicornis* замена D^1 первым постоянным премоляром P^1 не происходит, но иногда невыпавший D^1 функционирует вместе с постоянными предкоренными непродолжительное время и выпадает (Dittrich, 1974). У белого африканского носорога *C. simum* первый предкоренной сильно редуцирован и никогда не замещается постоянным (Hillman, 1986).

У всех носорогов семейства Rhinocerotidae (как вымерших, так и современных) первый предкоренной D^1 и замещающий его постоянный премоляр P^1 несут в своем строении заметные признаки редукции: значительно уменьшенные размеры коронок, по сравнению с другими зубами премолярного ряда, упрощенные в деталях строения. На примере закладки D^1 и дальнейшей редукции P^1 в зубах постоянной смены у вымерших носорогов рода *Coelodonta* и *Dicerorhinus* мы встречаемся с явлением палингенеза (закладка и развитие рудиментарных органов) и последующим механизмом эмбриоадаптации, выражающейся в нарушении дальнейшей закладки рудиментарных структур и их уничтожении. В онтогенезе зубной системы современных носорогов это достигается путем разновременности (гетерохронности) закладки зубных зачатков и их прорезывании. Зубы, имеющие большее функциональное

значение, закладываются первыми и первыми прорезываются. Их зачатки имеют больше места и, следовательно, получают больше питания, способствующего их нормальному росту и развитию. Из наблюдений за развитием и прорезыванием зубов у африканских носорогов *D. bicornis* и *C. simum* известно, что первыми у новорожденных носорогов прорезываются зубы — сначала D^3 , потом D^2 (в нижней челюсти молочные предкоренные прорезываются на несколько дней раньше, но с той же последовательностью). У девятимесячного детеныша *D. bicornis* при наличии в ротовой полости зубов D^2 , D^3 , D^4 , однако D^1 к тому времени еще отсутствует и только в возрасте 12—14 месяцев прорезывается одним из последних (Dittrich, 1974).

Подобные онтогенетические особенности в развитии и прорезывании первого молочного предкоренного D^1 , отмеченные у современных африканских носорогов, очевидно, были присущи и для D^1 шерстистого носорога.

Так, в образце ИГГ № 9201 над первым молочным предкоренным D^1 в альвеолярном кармане располагается второй постоянный премоляр P^2 . Его коронка ориентирована в наклонном положении, с вершиной, направленной под корни второго молочного предкоренного D^2 (см. рис. 2, а, б, *вклейка*). Хорошо видно, что крупная коронка P^2 занимает все небольшое пространство над корнями D^1 и D^2 . Для закладки постоянного первого предкоренного P^1 , если бы даже он и мог быть заложен, нет места. Отсутствие P^1 в постоянной зубной смене у шерстистого носорога наглядно подтверждает это.

Все вышеуказанные особенности строения, развития и прорезывания первого молочного предкоренного D^1 , а также редукция P^1 в постоянной зубной смене у современных африканских носорогов и у шерстистого носорога, очевидно, может свидетельствовать о малой функциональной значимости и рудиментарности этих зубов у носорогов всего семейства Rhinocerotidae.

D^2 — D^4 . Коронки зубов моляризованы, трапециевидной формы. Переднее и заднее ребро эктолофа одинаково хорошо развито. Протолоф и металоф, сильно отклоненные назад. Антекроше и кроше рано замыкаются и образуют дополнительную лунку. Средняя долинка узкая, направлена косо вперед. Эмаль тонкая, рисунок эмалевых призм четкий. Характерная черта молочных предкоренных шерстистого носорога — это удлиненные парастильная и метастильная складки. Парастильная складка заднего зуба заходит за метастиль предыдущего.

По форме коронок, развитию и ориентированности парастильной и метастильной складок, степени наклона поперечных гребней молочные предкоренные *C. antiquitatis* имеют сходство с такими зубами вымерших носорогов рода *Dicerorhinus*. Это не свидетельствует о их филогенетической близости, а, скорее, указывает на то, что вышеуказанные признаки являются исходными — характерными для предковых форм риноцеротид.

Верхние предкоренные D^1-D^4 *C. antiquitatis* имеют большое сходство во внешнем строении с предкоренными тологойского носорога *C. tologojensis* и, по-видимому, мало отличались от таких зубов шерстистого носорога ранне- и среднеплейстоценовых форм. Молочные зубы всегда в онтогенезе сохраняют много признаков архаичности присущих их дальним предкам.

На зубах D^3 и D^4 образца ИЭМЭЖ № 3128—23 в области задней долилки имеются выросты дентина — стемельки (*petiolus mastoideus*). Стемельки характерны больше для верхних коренных постоянной смены и часто встречаются в зубах P^4-M^3 носорогов рода *Dicerorhinus*. В образцах верхних заднекоренных *Dicerorhinus kirchbergensis* Jager (из коллекций Института четвертичной геологии г. Веймара, Германия, и Зоологического института Казахской АН, Алма-Ата) дентиновые стемельки локализируются не только в области задней, но и средней долилки, по несколько на одном зубе. Часто стемельки бывают покрыты эмалью. Присутствие дентиновых стемельков отмечается и на молочных зубах тологойского носорога *C. tologojensis* (Беляева, 1966).

На верхних коренных шерстистого носорога *C. antiquitatis* стемельки дентина встречаются реже. Мною отмечена разная частота встречаемости данного признака на зубах *C. antiquitatis* из различных географических регионов. Так, на образцах из районов Среднего Поволжья, Северо-Восточной Сибири и Забайкалья частота встречаемости дентиновых стемельков выше, чем на образцах из районов Центрально-Европейской части России.

Трудно объяснить, какую биомеханическую функцию могли бы выполнять подобные выросты дентина. Возможно, дентиновые стемельки связаны с гиперфункцией секреторной деятельности дентиновых и эмалевых органов, формирующих зубы в эмбриогенезе. Это, в свою очередь, может свидетельствовать о благоприятных природных условиях, в которых могла развиваться данная популяция носорогов.

Нижние коренные. В выборке имеется одна нижняя челюсть шерстистого носорога с коренными зубами (образец ИЭМЭЖ № 3751—35, п-ов Широкостан, восточное побережье моря Лаптевых).

D_1 . Не затронут стиранием. Селенодонтный зуб с сильно развитым протоконидом и одной задней внутренней лункой овальной формы. Коронка, сжатая с боков. Лабиальная и лингвальная стороны гладкие, без складочек. Корней 2, сросшиеся у основания. Эмаль тонкая, рисунок эмалевых призм четкий. Длина коронки — 20 мм, ширина — 11 мм, высота — 17 мм.

D_2 . Стерты только вершины конусов протокониды и гипокониды. На буккальной поверхности металофида и гиполофида имеются желобки. Как и у D_1 , коронка D_2 несколько сжата с боков. На лингвальной поверхности протокониды имеются мелкие бугорки. Передняя внутренняя долилка только слегка намечена, задняя

внутренняя долинка хорошо развита, округлой формы. Длина коронки — 28 мм, ширина — 16 мм, высота — 26.5 мм.

D_3 . Вершины протоконида и гипоконида стертые сильнее, чем у D_2 . Коронка имеет больше сходства с постоянным нижним коренным. Передний и задний гребни отчетливо разделены наружной долинкой. Передняя внутренняя долинка хорошо развита, но неглубокая. Длина коронки — 37 мм, ширина — 20 мм, высота — 30 мм.

D_4 . Коронка зуба разрушена. По фрагментам зуба, сохранившимся на двух половинах челюсти, установлено, что корни D_4 еще не замкнулись. Вход во внутреннюю полость коронки зуба широкий, зуб не полностью сформировался и прорезался, но вершина протоконида уже вынесена на общий уровень жевательной поверхности зубного ряда. Зуб не стерт.

У современных африканских носорогов *D. bicornis* и *C. simum* первыми прорезываются сначала D_3 , в возрасте 2 месяцев, потом D_2 . D_3 первым начинает функционировать, D_2 включается в работу позднее. К первому году жизни носорога первый молочный коренной D_1 только начинает прорезываться и в 1.5 года уже функционирует.

По степени стертости и состоянию молочных зубов нижней челюсти шерстистого носорога (образец ИЭМЭЖ № 3751—35) можно заключить, что последовательность прорезывания нижних молочных зубов и начало их стирания у *C. antiquitatis* соответствовала таковой у носорогов рецентных форм.

На основании данных, полученных при изучении верхних и нижних молочных зубов шерстистого носорога, можно заключить, что зубная формула для молочной смены *C. antiquitatis* имела вид:

$$d1\frac{1}{2}, dC\frac{3}{8}, D1\frac{1}{4}$$

Определение возраста по молочным зубам

У африканских носорогов *Diceros bicornis* и *Ceratotherium simum* смена молочных зубов постоянными происходит для D^2 в возрасте 2.5—3 лет, для D^3 в возрасте 3—4 лет. Разница во времени не более, чем 6—12 месяцев. Молочные зубы $D^1—D^3$ носорогов функционируют недолго — не более 4—6 лет. Только четвертый коренной D^4 функционирует длительное время. У *D. bicornis* и *C. simum* он прорезывается в возрасте 1 года и функционирует до 8—15 лет (Dittrich, 1974; Hillman, 1986).

Если предположить, что прорезывание, функционирование и смена молочных зубов у шерстистого носорога были несколько больше растянуты во времени, то все равно этот период в жизни животных был намного короче, чем время функционирования зубов постоянной смены, поэтому степень неточности в определении индивидуального возраста по молочным зубам меньше.

Сравнив верхнечелюстные фрагменты с молочными зубами шерстистого носорога (образцы: ГИН № 1, № 2; ИЭМЭЖ

№ 3128—23; ИГГ № 9201) с изображениями верхних зубных рядов ювенильных особей белого африканского носорога, а также учитывая данные по времени прорезывания и смены зубов $D^1—D^4$ у этого же вида, мною выделены для шерстистого носорога три возрастные ювенильные стадии:

С—I, ювенильная, соответствующая возрасту 1—1.5 годам (рис. 3). В верхней челюсти находятся молочные зубы $D^1—D^3$. Степень износа зубов средняя (стерты наполовину от первоначальной высоты коронки). В зубах средняя и задняя долилки не замкнуты, парастильная и метастильная складки эктолофа сильно вытянуты. Кроше и антекроше близки к замыканию.

В образцах (ГИН № 1, № 2) не сохранились зубы D^4 и закладки постоянных предкоренных во внутренних альвеолярных карманах.

У *D. bicornis* и *C. simum* в возрасте 1.5 лет четвертый предкоренной еще не прорезался полностью. На рентгеновских снимках челюстей трупа белого носорога видно, что зачатки постоянных премоляров носорогов этого возраста еще несформированные, очень маленькие, корни не развиты (Shaurte, 1966; Dittrich, 1974; Hillman, 1986).

Эти данные подтверждают мое предположение о том, что молочный зуб D^4 и зачатки постоянных зубов в образцах из коллекции ГИН РАН просто не сохранились ввиду своей непрочности и хрупкости.

С—II, ювенильная, соответствующая возрасту 2—3 лет (см. рис. 3). В верхней челюсти присутствуют молочные зубы $D^1—D^4$. В альвеоле находится готовый к прорезыванию коренной M^1 . Во внутренних альвеолярных карманах располагаются незрелые, нежные и хрупкие закладки постоянных предкоренных P^2, P^3, P^4 . Коронки молочных зубов $D^1—D^3$ стерты больше половины, D^4 в начальной стадии стирания (стерты вершины основных гребней). На D^2 замкнуты средняя и задняя долилки, на D^3 замкнута средняя долинка, задняя не замкнута.

С—III, ювенильная, соответствующая возрасту 3—4 лет (см. рис. 3; рис. 2, а, б, вклейка). Молочные зубы $D^1—D^2$ сильно стерты, D^3 стерт больше половины. На всех трех зубах задняя долинка замкнута. D^4 стерт меньше половины. Вход в среднюю долилку широкий, задняя долилка не замкнута. Кроше и антекроше близки к замыканию. M^1 не сохранился в образце ИГГ № 9201. В альвеолярных карманах находятся зрелые закладки постоянных коренных P^2, P^3 , готовых к смене стерты молочных зубов. Зачаток P^4 еще не сформирован; коронка не покрыта эмалью, корни незамкнуты, вход во внутреннюю полость зуба широко открыт.

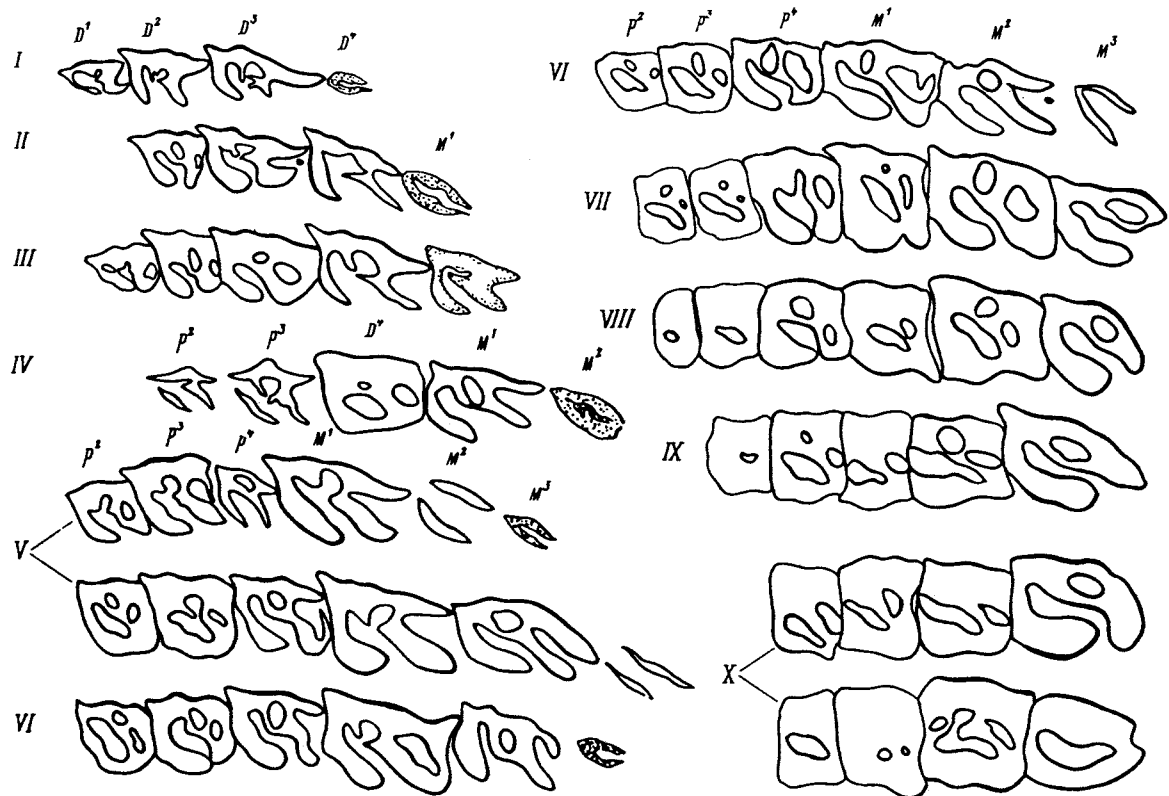


Рис. 3. Возрастные стадии стирания I—X верхних коренных у *Coelodonta antiquitatis*

Постоянные зубы (*dentes permanentes*)

Зубная формула постоянной смены шерстистого носорога:

$$I_0^0, C_0^0, P_3^3, M_3^3$$

Коренные. Верхние премоляры (*dentes premolares*). $P^2—P^4$. Моляризованы, гипсодонтные, имеют призматическую форму коронки. Парастильная и метастильная складки эктолофа развиты только на самых начальных стадиях стирания и быстро выклиниваются. Кроше и антекроше рано смыкаются и образуют добавочную лунку.

У рецентных форм африканских носорогов *Diceros bicornis* и *Ceratotherium simum* прорезывание P^2 начинается в 2.5—3 года, P^3 — в 3—4 года. Окончательное прорезывание зубов этих смен заканчивается к 6—7 годам (Dittrich, 1974; Hillman, 1986).

В первые 2—3 года начавшие функционировать P^2 и P^3 быстрее подвергаются стиранию, так как на них распределяется основная нагрузка, пока заднекоренные M^2 и M^3 окончательно не прорезались и не начали функционировать. По мере включения в работу M^2 и M^3 стирание коронок зубов P^2 и P^3 замедляется. Так как время прорезывания заднекоренных тоже варьирует у разных особей одного и того же вида в зависимости от условий обитания, то и степень стирания P^2 и P^3 не сохраняется одинаковой для одного и того же возраста.

Так, наблюдения за прорезыванием и развитием зубов у носорогов, живущих в неволе, показали, что зубы у них прорезываются значительно позднее, чем у животных, живущих в естественных условиях (Dittrich, 1974; Hillman, 1986).

При просмотре большой серии черепов шерстистого носорога мною было выявлено аналогичное несоответствие в степени стертости первых премоляров по отношению к остальным зубам. Все это усложняет установление индивидуального возраста шерстистого носорога на основании данных по степени стертости P^2 и P^3 . Можно только в общих чертах проследить главные особенности изменения коронок P^2 и P^3 у шерстистого носорога по возрастным стадиям.

С—IV. Начальная стадия стирания коронок P^2 и P^3 (затронуты стиранием основные гребни). В это время в челюсти находится еще сильно стертая коронка четвертого молочного коренного. На M^1 произошло смыкание кроше и антекроше. Средняя и задняя долилки не замкнуты, вход в среднюю и заднюю долилки широкий. M^2 и M^3 не прорезались и скрыты в альвеолах (см. рис. 3).

С—V. На P^3 произошло замыкание задней долилки, на P^3 она близка к замыканию. Средняя долилка не замкнута на обоих зубах. На P^3 парастильная складка эктолофа удлинена и заходит за метастиль P^2 . Коронки P^2 и P^3 стертые меньше половины. В это время или еще остается молочный, или же появляется постоянный четвертый коренной P^4 , но его коронка еще не поднята на общий уро-

вень зубного ряда. На M^1 средняя долинка не замкнута. Парастильная складка эктолофа M^1 удлинена. M^2 на начальной стадии стирания. M^3 скрыт в альвеоле, но готов к прорезыванию.

С—VI. На P^2 и P^3 замыкаются все долинки. Форма коронки приближается к прямоугольной призме. В это время коронка P^4 поднимается на общий уровень жевательной поверхности. Средняя долинка на P^4 не замкнута, дополнительная и задняя замкнуты или близки к замыканию. На M^1 средняя долинка не замкнута, но значительно сужена. Задняя долинка не замкнута. На M^2 дополнительная долинка замкнута, средняя и задняя не замкнуты. M^3 — начало стирания вершин основных гребней (см. рис. 3).

С—VII. На P^2 и P^3 эмалевый край эктолофа выровнен, эмаль утончается. На P^4 и M^1 задняя долинка замкнута, вход в среднюю долинку сужен. На M^2 средняя и задняя долинки не замкнуты. M^3 — начальная стадия стирания (см. рис. 3).

С—VIII. Коронка P^2 укорачивается в продольном направлении. На P^2 и P^3 эмаль фрагментарна. Лунки сокращаются в размерах. На P^4 и M^1 долинки замкнуты. На M^2 замыкается задняя долинка. На M^3 появляется задняя замкнутая долинка (см. рис. 3).

С—IX. Эмаль на коронках P^2 и P^3 отсутствует или фрагментарна. Форма жевательной поверхности неправильная. На коронках P^2 и P^3 присутствует сокращенная до точечных размеров основная лунка. Коронки P^2 и P^3 стертые до основания. На P^4 размеры лунок сокращаются, эмалевый край эктолофа выровнен. На M^1 присутствуют только средняя и задняя лунки, сильно уменьшенные в размерах. На M^2 все долинки замкнуты, эмалевый край эктолофа выровнен (см. рис. 3).

С—X. P^2 и P^3 выпадают. P^4 и M^1 стертые до корня.

P^4 . Из всех зубов премолярного ряда закладывается и прорезывается с большой задержкой. В то время, когда уже начинают функционировать постоянные коренные P^2 и P^3 и первый заднекоренной M^1 , коронка молочного D^4 все еще присутствует и стерта всего лишь наполовину. В это время постоянный коренной находится еще в альвеоле неполностью сформированным, и только, когда M^2 начинает функционировать, а M^3 уже готов к прорезыванию, коренной P^4 замещает молочный D^4 . Коронка молочного коренного D^4 к тому времени стирается до корня так, что от нее остается плоский дентиновый диск, прикрывающий P^4 . Корни молочного D^4 очень медленно резорбируются и у сильно стертого зуба остаются еще очень длинными (до 60—70 мм) (рис. 4, а, б, *вклейка*).

Из-за поздней закладки зачатков постоянного коренного P^4 и медленного их развития, которое растягивается во времени на целых 8—9 лет, возникают и часто встречаются аномалии в развитии и прорезывании зуба данной смены. За такой длительный промежуток времени организм животного мог подвергаться болезням и травмам, которые могли оказывать отрицательное воздействие на развивающийся зуб и способствовать возникновению

аномалий. Первый тип аномалий, который встречается у шерстистого носорога и у современных видов носорогов — это неправильное прорезывание коронки P^4 . Так, на образце ЗИН № 10 818, Западная Африка, череп взрослой особи *D. bicornis*, коронка левого P^4 развернута на 90° вокруг своей оси по отношению к соседним зубам P^3 и M^1 (рис. 5, а, вклейка). Коронка зуба P^4 правого зубного ряда занимает нормальное положение. Аналогичная аномалия встречена в образце ЗИН № 10 705 черепа шерстистого носорога, где у нестертой еще коронки левого P^4 наблюдается косое прорезывание (рис. 5, б). Второй тип аномалии, описанный автором ранее (Гарутт, 1990) — это сверхкомплектность P^4 и M^3 . Проявляется в закладке зачатков лишних зубов и их прорезывании одновременно с комплектным зубом. Если места сверхкомплектному зубу нет, то он прорезывается рядом, через небные кости.

Аномалии первого типа, по всей видимости, происходят из-за того, что корни молочного D^4 ненормально медленно резорбируются и долго удерживают его в челюсти, мешая нормальному прорезыванию постоянного премоляра P^4 . Находясь в альвеолярном кармане челюсти, зачаток постоянного коренного P^4 ничем не фиксирован, так как предыдущие предкоренные уже давно прорезались. Если P^4 не может вытолкнуть остатки молочного зуба D^4 , то, обладая большой подвижностью, коронка P^4 отклоняется при прорезывании в сторону.

Что касается сверхкомплектности зубов у шерстистого носорога, надо заметить, что в черепе *C. antiquitatis*, образец ГМ КГУ № 732 (рис. 5, в), кроме сверхкомплектного коренного P^4 , имеется еще и остеома на верхушке затылочной кости. Патанатомические особенности остеомы указывают на то, что она образовалась у молодого животного на месте травмированного участка кости. Возможно, что это могло повлиять и способствовать патологическому развитию P^4 .

При определении индивидуального возраста шерстистого носорога на возрастных стадиях С—V—VI необходимо учитывать большую индивидуальную изменчивость во времени прорезывания P^4 у разных особей и, следовательно, разную степень стертости коронки P^4 по отношению к таковой других зубов челюсти. На более поздних возрастных стадиях С—VII—X скорость стирания коронки P^4 выравнивается, и точность определения возраста по степени стертости коронки P^4 выше.

На возрастной стадии С—VI коронка P^4 стерта заметно меньше половины. На стадии С—VII коронка P^4 стерта наполовину, или чуть меньше половины. На стадии С—IX—X коронка P^4 стерта практически до корня.

Верхние моляры (*dentes molares*). M^1 . У африканских видов *D. bicornis* и *C. simum* прорезывание M^1 начинается в возрасте 1.5—3 лет. В это время начинается усиленный рост костей лицевого черепа. Челюсти удлиняются настолько, что ста-

новится необходима дополнительная площадь и опора для пережевывания пищи.

В зубной системе шерстистого носорога функциональное значение M^1 возрастает, когда происходит прорезывание четвертого коренного P^4 . В этот момент коронка P^4 еще не полностью выходит на уровень жевательной поверхности зубного ряда. Между зубами P^3 и M^1 образуется временная «диастема». Коронка M^1 к тому времени стерта меньше половины. Парастиль эктолофа M^1 сильно удлиняется, расширяется и направляется в сторону образовавшейся «диастемы». Таким образом уменьшается пустое пространство. За небольшое время коронка P^4 полностью выходит из альвеолы и плотно встает между зубами P^3 и M^1 зубного ряда, компенсаторное расширение исчезает (рис. 6, а—г).

M^2 . Коронка крупных размеров трапецевидной формы. На внешней поверхности эктолофа хорошо развиты переднее и заднее ребра.

У рецентных форм африканских носорогов *D. bicornis* и *C. simum* заднекоренной M^2 прорезывается в возрасте 6—8 лет (Dittrich, 1974; Hillman, 1986).

Как для современных носорогов, так и для шерстистого носорога характерна неравномерность стирания заднекоренного M^2 и M^3 в правой и левой половинах челюсти у одной и той же особи. Часто зубы на правой стороне челюсти бывают стертые сильнее, чем на левой. Это происходит из-за одновременности прорезывания зубов одной смены в правой и левой половине челюсти. Одновременно на обеих половинах челюсти они никогда не появляются. Соответственно и функционировать эти зубы начнут в разное время, и будут стертые в разной степени. Если еще учесть индивидуальную привычку животного пережевывать пищу на какой-либо одной стороне челюсти, то и разница в степени стертости зубов усиливается. Так как разрыв во времени прорезывания молочных зубов одной и той же смены в разных половинах челюсти много меньше (от 2 до 8 дней), то и разница в степени стертости правых и левых зубов меньше и не так заметна. Асинхронность при прорезывании заднекоренных зубов возрастает, и поэтому разница в степени стертости зубов правой и левой половин челюсти бывает больше выражена на зубах данной смены.

Так, на заднекоренных зубах M^2 и M^3 *C. antiquitatis* (образцы ГМ КГУ № 737, Татарстан и ЗИН № 14 100, Якутия) хорошо видна разница в степени стертости зубов M^2 и M^3 справа и слева. На первом образце, правом M^2 задняя долинка не полностью замкнута, а M^3 еще не весь вышел из альвеолы (затронуты стиранием только вершины основных гребней). На M^2 левого зубного ряда задняя долинка полностью замкнулась, на M^3 отчетливо выражена средняя долинка и замкнутая добавочная долинка. На втором образце, наоборот, сильнее стертые M^2 и M^3 правого зубного ряда по сравнению с левым (рис. 7, а, б).

Если учитывать вышеописанную особенность в развитии зуб-

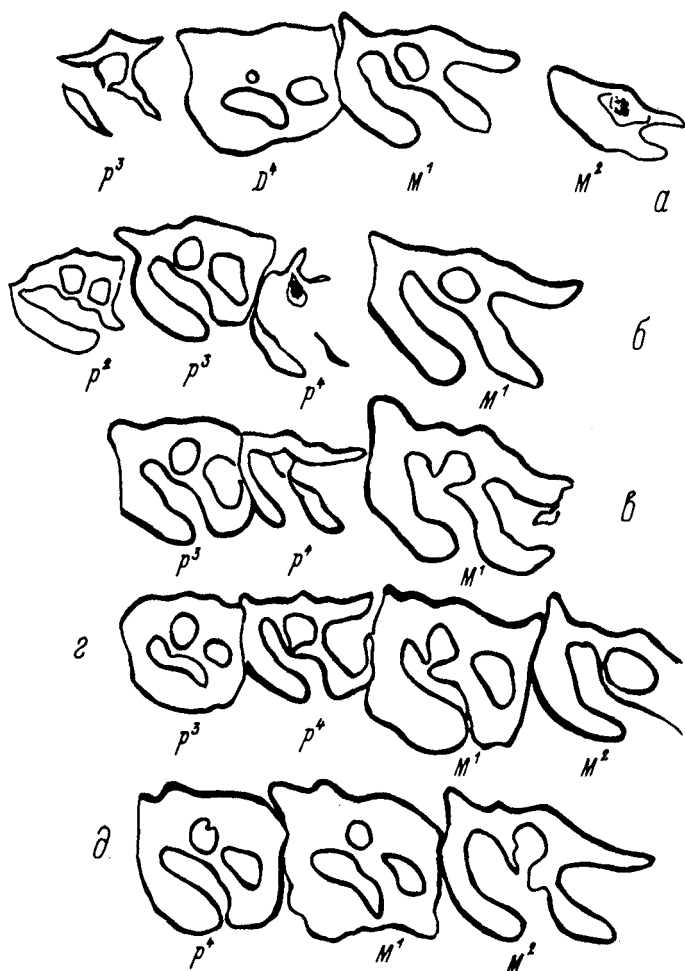


Рис. 6. Изменение рисунка эмали и формы коронки M^1 при прорезывании P^4 и при его дальнейшем стирании у *Coelodonta antiquitatis*:

а — ГМ КГУ № 715, Татарстан, с. Мысы на Каме; б — ГМ КГУ № 716, Татарстан, с. Мысы на Каме; в — ГМ КГУ № 729, Татарстан, д. Елкино на р. Юнга; г — ЗИН № 14 100, Якутия, Верхоянский р-н; д — ГМ КГУ № 735, Татарстан, окрестности г. Цивильска

ной системы шерстистого носорога, то поспешными кажутся выводы Русанова (1968) о том, что у раннеплейстоценовой формы *S. antiquitatis* на M^2 задняя долинка не замыкалась до полного стирания зуба.

Русановым для раннего плейстоцена был выделен подвид шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis pristinus* (берег р. Милькере), который, по его мнению, обладал такой особенностью в строении верхнего заднекоренного M^2 . Рассматривается всего один череп и один изолированный зуб данной формы носорога.

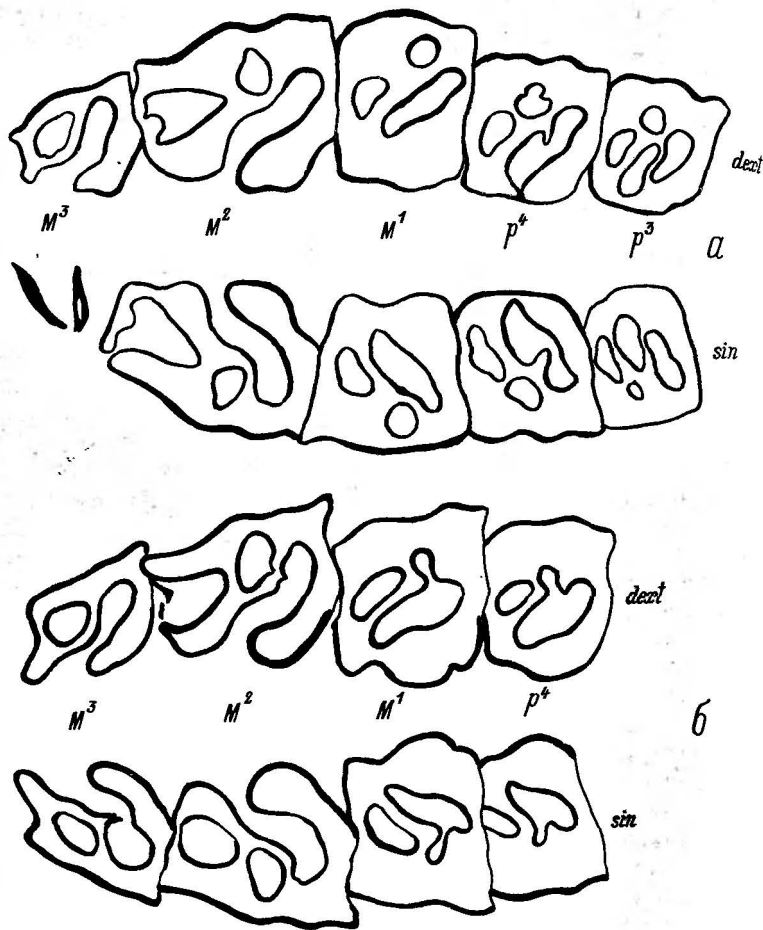


Рис. 7. Эстампы жевательной поверхности верхних коренных *Coelodonta antiquitatis*
 а — ГМ КГУ № 734, Татарстан, д. Шулянгур; б — ЗИН № 14 100, Якутия, Верхоянский р-н. Хорошо
 видна неравномерность стирания зубов правого (сильнее) и левого (слабее) зубных рядов

Другой череп шерстистого носорога относится Русановым к позднеплейстоценовой форме и описан им как *Coelodonta antiquitatis humilis*. У данной формы, по его мнению, рано замыкается задняя долинка M^2 . Ни у одного из этих сравниваемых образцов не сохранились полностью зубы правого и левого зубных рядов, а те, что имеются в челюстях, указывают на разный индивидуальный возраст особей.

Так, образец милькеренского черепа *Coelodonta antiquitatis pristinus* имеет зубы P^2 — M^2 левого зубного ряда и только M^3 — правого. Если учесть стертость M^3 (не полностью вышел из альвеолы, стерты только вершинки основных гребней) и степень стерт

тости сохранившихся зубов P^2-M^2 данного образца, то вполне возможна на этой возрастной стадии стирания VI незамкнутость задней долилки на M^2 . Судя по ее размерам, форме и глубине, задняя долилка была уже близка к началу замыкания. Отдельный же изолированный зуб M^2 (образец № 901, долина р. Омолой) с незамкнутой задней долилкой, даже и сильно стертый еще не может служить основанием для установления самостоятельного подвида.

Приведенный в сравнение к милькеренскому череп *Coelodonta antiquitatis humilis* (образец № 104/5) имеет только зубы M^1-M^3 сильно стертые. Коронка M^1 сильно укорочена в продольном направлении, что характерно для конечной стадии стирания зуба. От основных долинок M^1 остались только две лунки, сильно уменьшенные в размерах. Не удивительно, что на такой поздней стадии стирания VIII—IX данного образца на M^2 замкнута задняя долилка.

Наличие в дополнительной и средней долинках коренных зубов M^2 у *S. antiquitatis pristinus* дополнительных складочек Русановым рассматривается как еще одна характерная черта архаичности, подтверждающая, по его мнению, раннеплейстоценовый возраст данной формы шерстистого носорога. Но, изучив большую серию черепов *S. antiquitatis*, происходящих из различных географических регионов, мною замечено, что данный признак нередко встречается у шерстистого носорога и не только на заднекоренных M^2 и M^3 , но чаще на предкоренных P^3 и P^4 . Размеры и морфологические особенности черепа не влияют на частоту встречаемости данного признака.

В свое время Агаджанян (1972) и Ермолова (1973), исследовавшие черепа *S. antiquitatis* из Якутии и Прибайкалья на большем материале, чем у Русанова, заметили значительную индивидуальную изменчивость рисунка эмали и формы коронки коренных зубов на разной стадии стертости. Они подвергли сомнению выводы Русанова и справедливо заметили, что без знания онтогенеза зубной системы шерстистого носорога невозможно делать такие выводы.

Смыкание антекроше, кресты, кроше, протолофа с металофом, металофа с метастилем на зубах шерстистого носорога — переходные и очень кратковременные моменты в развитии верхнекоренных, и, как мы убедились, подвержены большой индивидуальной изменчивости, поэтому, чтобы выводить какой-либо из этих признаков как диагностический в распознавании подвигов, надо иметь образец с сохранившимися зубами правой и левой половин челюсти и, по возможности, не один, а серийный материал.

M^3 . Характерна пирамидальная форма коронки. До начала стирания зуба гребни его плотно сжаты на вершине коронки.

У африканских носорогов *D. bicornis* и *S. simum* M^3 прорезывается в возрасте от 8 до 15 лет. Не позднее 15 лет M^3 выходит из альвеолы и начинает стираться. Так как M^3 прорезывается в позд-

ние сроки и зачаток его, как и зачаток P^4 , в альвеолярном кармане имеет много места, а коронка ничем не фиксирована, то и для M^3 характерны аномалии в развитии. Сверхкомплектность зубов M^3 отмечается у белого африканского носорога (Hillman, 1986). Сверхкомплектные зубы M^3 мною были встречены в черепах шерстистого носорога (образец ГМ КГУ № 737, Татарстан) и носорога Мерка из музея г. Галле, Германия.

Нижние премоляры и моляры (*dentes praemolares*, *dentes molares*). Гипсодонтные, с четким рисунком эмалевых призм. Закладка и прорезывание нижних коренных происходит раньше, чем верхнекоренных зубов. Соответственно и снашивание, и выпадение их происходит раньше. Так, уже на стадии смены молочного D_4 постоянным P_4 первые предкоренные P_2 и P_3 у некоторых особей шерстистого носорога уже бывают сильно стертymi. Чем старше особь, тем сильнее проявлена разница в степени стирания зубов верхней и нижней челюсти. Индивидуальная изменчивость на зубах нижней челюсти при их стирании проявлена больше. Идентифицировать возрастные стадии стирания зубов верхней челюсти с таковыми стадиями для нижних невозможно, ввиду малого количества черепов шерстистого носорога с комплектными нижними челюстями. Дана только общая схема возрастного изменения нижних зубов при их стирании (рис. 8). Особенности в развитии зубов P_4 и M_3 те же, что и у P^4 и M^3 верхней челюсти, исключая характерные для верхних зубов аномалии неправильного прорезывания и сверхкомплектности.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермолова Н. М. Терофауна долины Ангары в позднем антропогене.— Новосибирск: Наука, 1978. 200 с.
- Русанов Б. С. Биостратиграфия кайнозойских отложений Южной Якутии.— М.: Наука, 1968. 456 с.
- Белыева Е. И. Семейство Rhinocerotidae, 1845 // Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья.— М.: Наука, 1966. С. 52—143.
- Агаджанян А. К. Плейстоценовые млекопитающие Мамонтовой горы (слоны, носороги, олени) // Териофауна плейстоцена.— М.: Изд. Моск. ун-та, 1972. С. 70—143.
- Гарутт Н. В. Аномалии зубной системы шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 212. С. 59—64
- Dittrich L. Beobachtungen zum Milchzahndurchbruch beim Spitzmaul — (*Diceros bicornis*) und Breitmanlnashorn (*Ceratotherium simum*) // Saugetierkunde. Mitt., 1974. Bd. 22. Hf. 4. P. 289—295.
- Hillman K. K. Age estimation of the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) // J. Zool., Ser. A, 1986. Vol. 210. Pt. 3. P. 355—379.
- Schaurte W. T. Beiträge zur Kenntnis des Gebisses und Zahnbaues der africanischen Nashorner // Saugetierkunde. Mitt, 1966. Bd. 14, Hf. 4, S. 327—341.

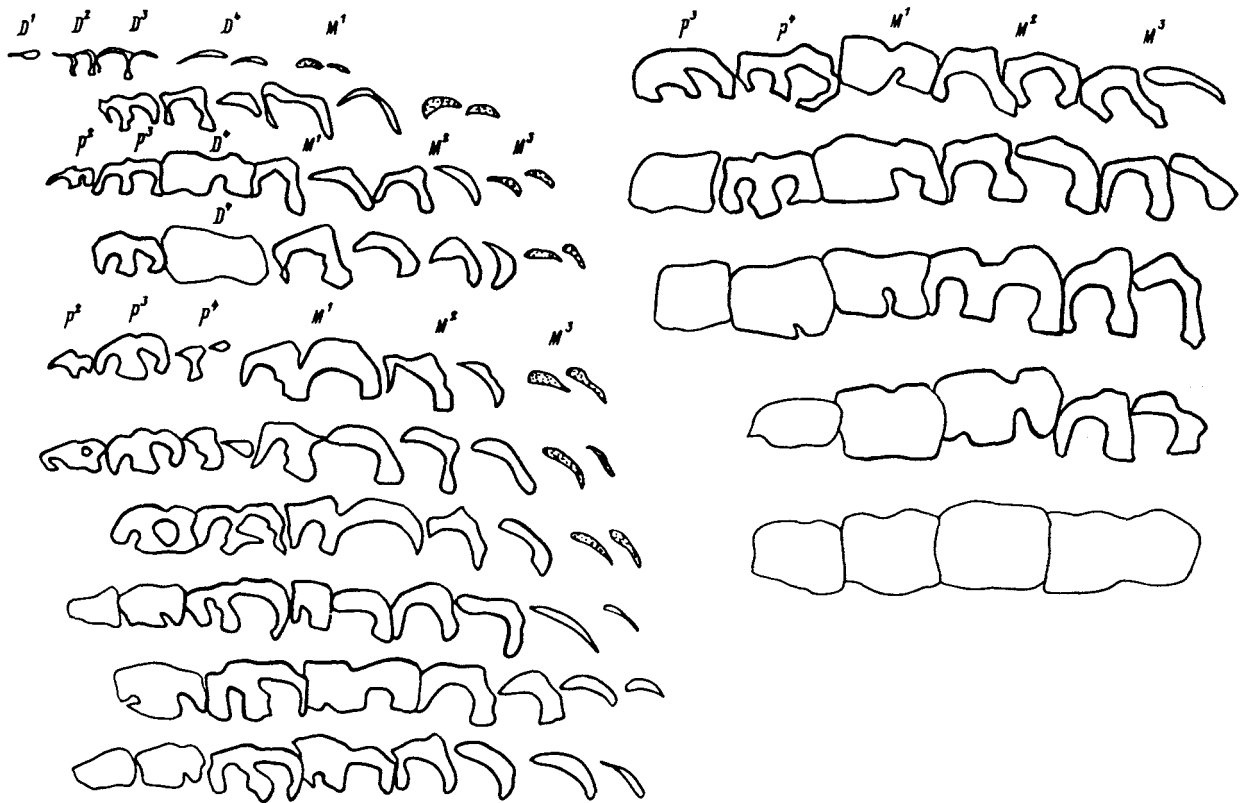


Рис. 8. Возрастные стадии стирания нижних коренных у *Coelodonta antiquitatis*

Summary

N. V. Garutt

ONTOGENESIS OF DENTITION OF WOOLY RHINOCEROS, *COELODONTA ANTIQUITATIS* BLUMENBACH, 1799

A study of 267 skulls and 160 mandibles of wooly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach shows notable similarity in dentition development between this species and recent African rhinoceroses *Diceros bicornis* Linnaeus and *Ceratotherium simum* Burchell. Presence of deciduous D^4 , state of teeth D^2-D^4 , and morphological features of arrangement of rudiments of molars in jaws of wooly rhinoceros suggest similarity of ontogenetic phases in the development of deciduous teeth in *C. antiquitatis*, *D. bicornis*, and *C. simum*. Rudimentary incisors dI_1 and dI_2 occur in adult specimens of wooly rhinoceros and in recent African rhinoceroses *D. bicornis* and *C. simum* with the same frequency. Development and eruption of P^4 and M^3 in the wooly rhinoceros are identical to those in recent *D. bicornis* and *C. simum*. Anomalies, i. e. abnormal eruption of P^4 and supernumerary P^4 and M^3 , occur both in recent rhinoceroses and extinct ones belonging to genera *Coelodonta* and *Dicerorhinus*. Morphological analysis permits a conclusion that dentition of rhinoceroses of the family Rhinocerotidae did not undergo strict specialization in the evolution; it retained flexibility and ability of rapid rearrangement.

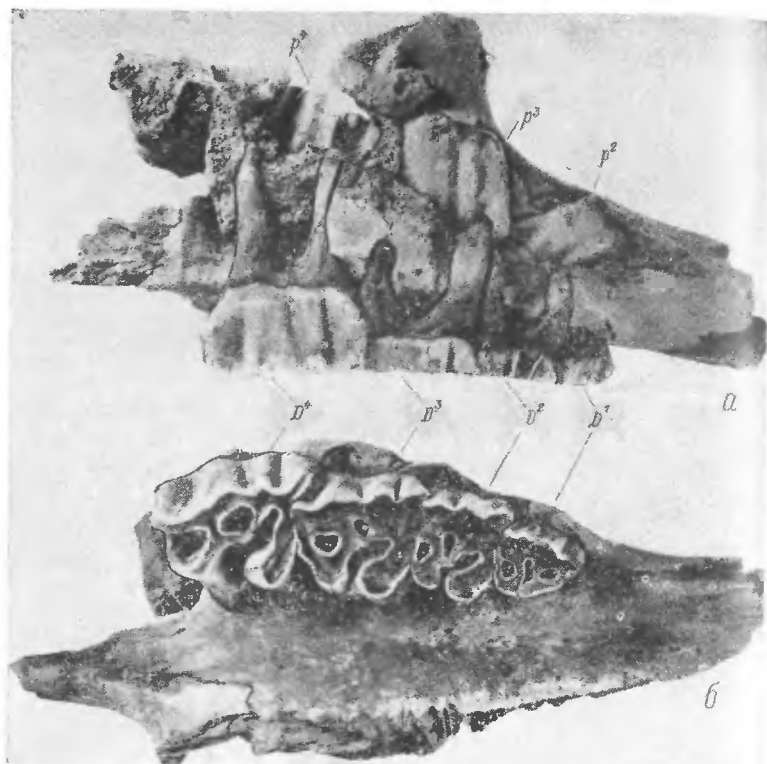


Рис. 2

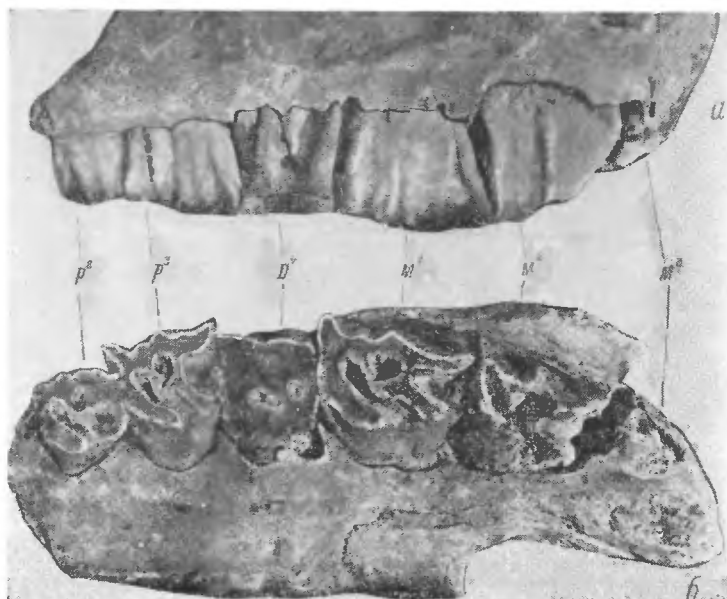


Рис. 4

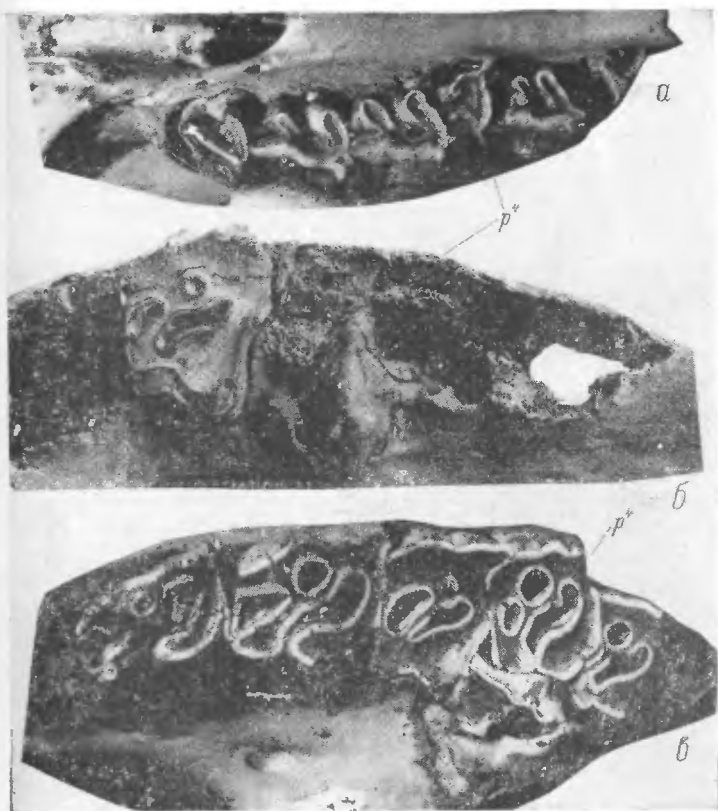


Рис. 5

Рис. 2. Правая верхняя челюсть ювенильной особи *Coelodonta antiquitatis* (ИГГ № 9201, Западная Сибирь, Кузнецкая котловина):

а — вид сбоку со вскрытой внешней стенкой, над молочными предкоренными видна закладка постоянных P^0-P^1 . б — вид со стороны жевательной поверхности

Рис. 4. Фрагмент левой верхней челюсти полузрелой особи *Coelodonta antiquitatis* (Читинский краеведческий музей № 3389, Забайкалье, окрестности г. Читы):

а — вид сбоку, видна стертая до корня коронка D^1 ; б — вид со стороны жевательной поверхности

Рис. 5. Верхние челюсти носорогов с аномалиями развития P^4 :

а — *Diceros bicornis* (ЗИН № 10 818, Западная Африка). б — *Coelodonta antiquitatis* (ЗИН № 10 705, Польша). в — *S. antiquitatis* (ГМ КГУ № 732, Татарстан). Присутствует сверхкомплексный правый P^1