

Рис. 15. *Chilotherium orlovi* Baysh., 1982; голотип № 2802/76-П; верхние коренные зубы; Павлодар; нижний плюцен

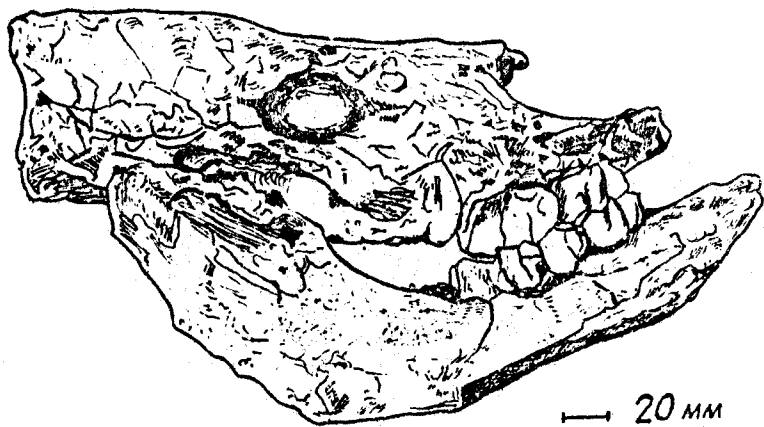


Рис. 16. *Chilotherium orlovi* Baysh., 1982; колл. ИЗ НАН РК, экз. № 2795/76-П; череп с нижней челюстью молодой особи; Павлодар; нижний плюцен

Таблица 18. Молочные переднекоренные зубы носорогов рода *Chilotherium*

Промеры	<i>Ch. orlovi</i>	<i>Chilotherium</i> sp.	<i>Ch. schlosseri</i>
	Павлодар	Калмакпай	Гребеники (Крокос, 1917)
	n-9	<u>1335</u> 81-Кал.	n-7

Верхние молочные переднекоренные

Pd ¹	Длина	19-22-25	25	20-22-23
	Ширина	16-18-20	21	17-20-22
	Высота	17-18-20	18	-
Pd ²	Длина	35-37-40	32	35-36-39
	Ширина	27-29-32	38	30-32-35
	Высота	20-23-25	10	8-10-13
Pd ³	Длина	43-44-45	33	40-43-48
	Ширина	31-34-39	42	37-38-39
	Высота	22-26-30	8	12-15-22
Pd ⁴	Длина	48-52-55	55	48-51-56
	Ширина	32-36-40	46	41-44-48
	Высота	26-30-36	26	23-25-27

Нижние молочные переднекоренные

Pd ₁	Длина	7; 9	-	-
	Ширина	6; 7	-	4
	Высота	9; 12	-	-
Pd ₂	Длина	29-30-30	-	26-27-28
	Ширина	14-15-15	-	12-15-16
	Высота	15-17-19	-	12-16-21
Pd ₃	Длина	36-38-40	-	36-38-39
	Ширина	16-17-19	-	15-18-20
	Высота	17-18-21	-	9-15-22
Pd ₄	Длина	42; 44	-	38-39-40
	Ширина	20; 22	-	21-22-24
	Высота	19; 21	-	20-20-21

ствует, передняя сторона зуба несет низкий воротничок, охватывающий передне-внутренний угол, который образует небольшую выемку. Протокон слабый. Антекроше маленькое, иногда закрывает среднюю долинку, которая дальше медиально прикрыта небольшими столбиками и низким воротничком. Кроше длинное, соединяясь с кистой, образует округлую впадину, а криста спереди, иногда соединяясь с протоконом, также образует округлую впадину. Гипокон широкий, задний конец его вытянут латерально и закрывает вход задней долинки.

Pd^3 четырехугольной формы. Передняя сторона протолофа несет сплошную впадину, ограниченную спереди хорошо выраженным воротничком. Парастиль заметный, выступает вперед. Парастильная складка ясная. Метастиль слабо выражен. Эктолоф ровный, а паракон и метакон снаружи выпуклые, острые концы на жевательной поверхности сильно выступают вверх. Протокон хорошо выражен, при стирании выявляется лучше. Антекроше мощное и нижним концом почти всегда соединяется с гипокондом. Кроше длинное, при стирании немного укорачивается, иногда как у Pd^2 соединяется с кистой, образуя округлую впадину. Криста слабая, часто отсутствует. Гипокон хорошо выражен, но не обособлен, как протокон. Задняя долинка крупная, треугольной формы с медиально вытянутым сверху острым углом.

Pd^4 в основном такой же формы и с таким же строением внутренних образований, как и Pd^3 . Отличие первого заключается в следующем: воротничок низкий, антекроше лучше выражено, кроше очень длинное, но почти всегда свободно от эктолофа, криста слабая, протокон четкий, задняя долинка очень крупная, сзади открытая.

Нижняя челюсть молодого животного. Челюстной угол у более молодых особей слабо выражен. Нижняя сторона горизонтальной ветви неровная, дугообразно изогнута (спереди, начиная от симфизной части, и сзади до суставной поверхности восходящей ветви). Верхний угол челюсти за молочными премолярами постепенно вытянут в задне-верхнем направлении, и восходящая ветвь у челюстного угла широкая (95-104 мм). Высота горизонтальной ветви перед

Pd^2 -45-51 мм, а сзади Pd^4 -55-63 мм. Симфиз маленький. Его задняя часть расположена на уровне переднего края Pd^2 . Наибольшая высота восходящей ветви - от 140 до 170 мм. Зубы прорезаются спереди назад по порядку (Pd^2 , Pd^3 почти одновременно, а Pd^1 часто отсутствует). С появлением M_1 происходит смена зубов Pd^2 и Pd^3 , а когда прорезается M_2 - соответственно Pd^4 .

Молочные резцы очень маленькие, округлые (диаметр - 7-9 мм, длина - 15-20 мм), концы их сужены, но не острые. Одновременно со сменой постоянных зубов, несомненно, происходит и смена резцов. На челюсти № $\frac{2815}{76-II}$ хо-

рошо видна стадия прорезания постоянных резцов, таких же широких и плоских, с острым концом и режущими внутренними краями.

Нижние молочные премоляры (промеры в табл. 18). Pd^1 очень маленький, присутствует в 40% имеющегося в нашей коллекции материала (в основном в челюстях на стадии смены зубов), расположен почти вплотную к Pd^2 . Переднезадняя длина зуба едва превосходит его ширины, сверху острый, передние и задние края плоские, а по бокам выпуклые.

Pd^2 плоский, заметно суживающийся в переднем направлении. Параконид отсутствует, протоконид маленький, а метаконид широкий. Передняя внутренняя долинка выражена в виде вертикальной бороздки, а задняя - крупная, конусообразно сужающаяся книзу. Наружная и вертикальная бороздка хорошо выражена. Энтоконид широкий, а гипоконид короткий и узкий.

Pd^3 слабо суживается вперед, трапециевидной формы. Параконид хорошо выражен. Медиальный конец его загибается назад. Метаконид широкий и высокий, энтоконид также высокий, но узкий. Гипоконид маленький, низкий и только при сильно стертых зубах выравнивается и соединяется на жевательной поверхности с метаконидом. Передняя долинка шире, чем у Pd^2 . Наружная вертикальная бороздка хорошо выражена.

Pd^4 в основном такого же строения, как Pd^3 , но

отличается от последнего более широкими и глубокими передней и задней долинками, а также значительно длинными и узкими протоконидом и гипоконидом и четко выраженной наружной долинкой.

Возрастная изменчивость черепа и зубов. Исследование серийного материала по разновозрастным черепам *Ch. orlovi* из "Гусиного перелета" позволило рассмотреть некоторые закономерности роста отдельных частей черепа и зубов, отмеченные В.И.Кроком (1917). Кроме общего пропорционального роста отделов черепа замечается относительно быстрое удлинение лицевой части между носовым вырезом и передним краем орбиты примерно до трехлетнего возраста. От 3 до 6 лет (время появления заднекоренных зубов) значительно растут в длину верхнечелюстные кости, что заметно при сопоставлении уровней носового и небного вырезов, а также переднего края орбиты.

В связи с возрастным развитием носорогов замечаются некоторые закономерности смены и роста зубов. У самых молодых особей (сосунков) сначала появляются Pd^2 и Pd^3 , а затем прорезаются Pd^4 . На следующем этапе развития, вероятно, когда животное переходит в основном на самостоятельный образ жизни, происходит смена молочных Pd^2 и Pd^3 на постоянные и одновременно прорезаются M^1 . В дальнейшем сменяется молочный Pd^4 на постоянный, а в это время прорезается M^2 . В последнюю очередь прорезается M^3 , по-видимому, в этот период наступает зрелость особей (примерно в 6-7-летнем возрасте). Вероятно, в это время происходит сращивание костей черепа и эпифизов конечностей.

Сопоставление развития черепа и зубов современных носорогов и их биологические данные не противоречат вышеуказанным предположениям с возрастной изменчивости ископаемых форм (табл. 19).

Кости конечностей. Плечевая кость (humerus) массивная, широкая, ее нижний конец снаружи скошен вниз. Головка (caput humeri) сверху широкая, в середине выпуклая, а сзади слабо сужена и немного вытянута вниз, показывающая небольшой размах сгибания и разгибания в

Таблица 19. Сравнительно возрастные изменения черепов *Chilotherium orlovi*

Номера черепов	Зубы	Носовой вырез	Передний край орбиты	Небный вырез
2804* 76-П	$Pd^2 - Pd^3$	Передняя часть Pd^3	Передняя часть Pd^4	Середина Pd^4
2795* 76-П	$Pd^1 - Pd^4$	Середина Pd^3	Между Pd^4 и M^1	Передний край, M^1
2817 76-П	$Pd^1 - M^1$	Задний конец Pd^3	Передняя часть M^1	Середина M^1
1 75-П	$P^1 - M^2$	Задняя часть P^4	M^2	Задняя часть M^2
2802* 76-П	$P^1 - M^3$	M^1	M^3	M^3
2800* 76-П	$P^1 - M^3$ сильно-стертые	M^1	Середина M^3	Задний край M^3

* Черепа в сохлещенных с нижней челюстью

плечевом суставе. Суставная поверхность головки обращена под углом 32-35° назад, а латеральные края ее почти в одной плоскости переходят к большому бугру и загибаются вверх. Мышечные бугорки спереди значительно возвышаются над головкой. Большой бугор высокий, а блоковый желоб глубокий, Малый бугор несколько выступает вперед, а средний очень маленький. Межбугорковый желоб, расположенный между ними, маленький и шероховатый. Латерально расширяющийся гребень (*crista tuberculi majoris*), занимающий 2/3 длины кости, в конце (*tuberositas deltoidea*) утолщен и загибается назад. Наружная сторона последнего шероховатая, а внутренняя (задняя) - гладкая и вогнутая. Нижняя часть диафиза спереди резко суживается, а сзади на этом же уровне начинается другой гребень (*crista epicondylis lateralis*), вытянутый вниз и четко выступающий наружу. Задняя сторона латерального блока полностью занята вытянутым назад гребнем, а внутренняя образует шероховатую впадину. Локтевая ямка (*fossa olecrani*) широкая и глубокая, сверху нее имеется небольшая сужающаяся вверх вогнутость. Расширяющая форма кости, резкие гребни, проходящие через сужающиеся участки диафиза, придают ей своеобразие и особую прочность.

Хорошо выраженные бугорки и шероховатости на переднем отделе верхнего и по бокам нижнего эпифиза свидетельствуют о мощной мускулатуре лопаточно-плечевого сустава хорошо развитых дельтовидной мышце, а также боковых, латеральных и медиальных связках. Нижний суставной блок обращен под углом 40-45° вперед и около 30° косо латеральной частью вниз. Медиальный блок крупный, с сильно суживающимся латерально конусом, отношение которого в перешейке составляет в среднем 49,3%. Латеральный блок маленький (отношение его к медиальному - 64,1%), в середине выпуклый, с суживающимися по обе стороны краями (табл. 20).

Лучевая кость (*radius*) сравнительно крупная, изогнутая назад, в середине плоская с массивными эпифизами. На латеральной стороне кость также несколько изогнута (особенно это хорошо выражено на проксимальном конце). Проксимальный конец спереди, в средней части, имеет кр-

Таблица 20. Плечевые кости носорогов рода *Chilotherium*

№ п/п	Промеры и индексы	Ch. orlovi	Ch. schlosseri
		Павлодар	Гребеники (Крокос, 1917)
		n-5	n-6
1	Наибольшая длина	357-378	338-368
2	Ширина головки	70-82	74-84
3	Ее поперечник	65-79	79-84
4	Ширина верхнего эпифиза	150-163	128-159
5	Поперечник там же	104-120	107-146
6	Ширина диафиза	60-75	54-63
7	Поперечник там же	50-61	47-52
8	Ширина нижнего эпифиза	129-154	113-127
9	Поперечник там же	85-105	90-99
10	Ширина нижней сочленов- ной поверхности	92-97	85-93
11	Поперечник внутреннего отдела блока	80-83	70-79
12	То же, наружного	49-54	50-57
13	То же, в переломе	39-42	-
	6:1	16,8-19,8	15,9-17,1
	7:6	81,3-83,3	82,5-87,0
	8:1	36,1-40,7	33,4-34,5
	12:11	61,2-65,0	71,4-72,1
	13:11	48,7-50,6	

ную шероховатую выемку, где закрепляется довольно мощный сгибатель локтевого сустава. Медиальная часть крупного сустава (для плечевой кости) более плоская и слабо вогнута в середине, а латеральная - очень маленькая и сравнительно более вогнута. Угол их излома в середине - 25-30° (длина и ширина: первой - 53-56 и 52-54, второй - 42-43 и 30-33). Задняя сторона эпифиза несет две фасетки для локтевой кости. Внутренняя - узкая, длинная, вытянута вдоль верхнего сустава, а наружная - небольшая и более вытянута

Таблица 21 Кости предплечья носорогов рода
Chilotherium

№ п/п	Промеры и индексы	Ch. orlovi	Ch. schlosseri
		Павлодар	Гребеники (Крокос, 1917)
		n-6	n-5
Локтевые кости			
1	Наибольшая длина	375-380	332-364
2	Переднезадний поперечник верхнего бугра	125-130	106-117
3	Его ширина сзади	84-90	67-79
4	Высота полулунной вырезки	58-65	54-69
5	Его наибольшая ширина снизу	86-90	74-80
6	То же, в середине	42-45	-
7	Поперечник нижнего эпифиза	59-61	59-63
8	Его ширина	57-60	54-63
	2:1	33,3-34,2	31,9-32,1
	3:2	67,2-69,2	63,2-67,5
Лучевые кости			
1	Наибольшая длина	292-320	262-286
2	Ширина верхнего эпифиза	89-100	83-94
3	Его поперечник	52-65	53-60
4	Ширина по середине диафиза	54-67	50-55
5	Его поперечник	31-34	27-36
6	Ширина нижнего эпифиза	80-93	86-96
7	Его поперечник	45-57	51-60
	2:1	30,4-31,2	31,6-32,8
	4:1	18,4-20,9	19,0-19,2
	6:1	27,3-29,0	32,8-33,5

вниз. Нижняя суставная поверхность занята фасетками для ладьевидной и полулунной костей запястья. Первая фасетка широкая, косо расположенная под 35-40° от заднемедиального угла вперед к середине кости, спереди вогнута, а сзади суживается и загибается вверх, а вторая - узкая, слабо вогнута в середине и расположена на наружной части, ближе к заднему краю. Спереди, на этой же стороне, имеется крупный бугорок. Весь эпифиз занят шероховатыми небольшими бугорками, где закрепляются связки запястных костей (табл. 21).

Локтевая кость (ulna) сравнительно крупная, часто встречается сросшаяся с лучевой костью. Локтевой бугор (olecranon) массивный, сзади утолщен и шероховатый в том месте, где крепится мощный разгибатель сустава. Полулунная вырезка широкая, снаружи у клювовидного отростка (processus anconeus) сильно загибается латерально и вытянута вверх, а снизу вытянута медиально и ширина там почти равняется ширине верхнего сустава лучевой кости. Внутренние края более плоские, а наружные - от 30 до 70° (снизу вверх более крутые) загибаются назад. Клювообразный отросток от нижнего края кости заметно выступает вперед. Диафиз кости треугольной формы, в середине слабо изогнут назад, а сбоку на латеральной стороне крылообразно расширяется. Нижняя часть кости значительно перемещена к наружной стороне лучевой кости и снизу имеет фасетку для трехгранной кости запястья. Спереди она более плоская, с округлыми краями, на наружной стороне в середине бугорком выступает вниз, а сзади загибается вверх и вытянута латерально.

Ниже приведены промеры костей запястья *Chilotherium orlovi*.

Ладьевидная кость (n-6)

Наибольшая высота кости спереди	39-40
То же, сзади	51-55
Ширина по середине кости	50-54
Наибольший поперечник	77-80
Длина фасетки для большой кости	34-35
Ее ширина	25-26
Длина фасетки для трапециевидной кости	28-29
Ее наибольшая ширина в середине	30-32
Наибольшая ширина фасетки для полулунной кости	44-48
Ее переднезадний поперечник	48-52

Полулунная кость (n - 4)	
Наибольшая высота спереди	35-38
Ширина там же	37-40
Наибольший поперечник	62-67
Ширина верхней суставной площадки	37-39
Ее поперечник	31-32
Наибольшая длина фасетки для ладьевидной кости	42-48
Ее ширина в середине	15-17
Ширина фасетки для крючковой кости	24-27
Ее поперечник	28-30
Трехгранная кость (n - 8)	
Высота спереди	43-48
То же, сзади	34-38
Наибольшая ширина	35-41
Переднезадний поперечник	41-43
Наибольшая ширина верхней суставной поверхности	34-36
Ее поперечник	29-31
Ширина нижней суставной поверхности	31-33
Ее поперечник	27-30
Трапециевидная кость (n - 5)	
Высота спереди	30
То же, сзади	31
Ширина в середине	25-26
Наибольший поперечник	38-40
Наибольшая ширина фасетки для большой кости	27-30
Ее поперечник	23-25
Ширина фасетки для mtc II	20-21
Ее поперечник	30-31
Большая кость запястья (n - 4)	
Наибольшая ширина спереди	44-45
Высота там же	25-29
Высота в середине	33-43
Переднезадний поперечник	90-91
Поперечник бугорка	44-45
Ширина фасетки для ладьевидной кости	34-35
Ее поперечник	26-27
Ширина фасетки	44-45
Ее поперечник	46-47
Ширина в середине фасетки для mtc II	11-12
То же, сзади	15-17
Ее наибольший поперечник	33-35
Ширина фасетки для крючковой кости	15-18
Ее поперечник	15-19
Ширина фасетки для трапециевидной кости	15-16
Ее поперечник	25-30

Крючковатая кость (n - 3)	
Высота спереди	37-41
Наибольшая ширина	53-55
Ее поперечник	79-81
Ширина фасетки для трехгранной кости	33-34
Ее поперечник	31-32
Ширина фасетки для полулунной кости	28-30
Ее поперечник сверху	28-32

Ладьевидная кость (*os scaphoideum*) спереди сравнительно низкая, сзади высокая, а в середине по бокам выпуклая. Верхняя суставная площадка для лучевой кости в середине вогнутая, широкая и значительно выступает на латеральной стороне. Спереди она сильно суживается и вытягивается вверх, на латеральном углу загибается вниз и образует небольшую, округлую вниз фасетку для полулунной кости, а сзади еще сильнее вытянута с загнутыми вперед краями.

Нижняя сторона кости несет две фасетки. Передняя, расположенная снизу вытянутого латерального отростка, для большой кости более плоская с едва заметной в середине выемкой, сзади округлая, а спереди вытянута латерально. Наружный край здесь загибаются вверх и образуют узкую, вытянутую вдоль латерального края фасетку для полулунной кости. Сзади она граничит с предыдущей под углом 120° - 125° , а спереди переходит к острому углу в 60° - 65° (длина и ширина - 25-28 x 7-9 мм). Задняя фасетка для трапециевидной кости с боков вытянута вверх, а передние и задние края - вниз. Сзади она клювообразно выступает вниз и суживается. Задний конец фасетки с наружной стороны примыкает к небольшой, округлой сзади и изогнутой в середине фасетке, по-видимому, для трапециевидной кости запястья.

Полулунная кость (*os lunatum*) небольшого размера, снизу вклинивается между костями, с одной стороны ладьевидной, с другой - трехгранной. В середине узкая, а сзади вытянутая. Верхняя суставная площадка полулунной кости, расположенная на передней части кости, в середине выпуклая, спереди широкая, края загибаются вниз, а сзади суживаются и также загнуты вниз. Медиальная сторона на задней части фасетки ограничивается небольшой суставной поверхностью для сочленения с ладьевидной костью, на латеральной сто-

роке имеется такая же по размеру фасетка для трехгранной кости. Снизу на задней части расположена овально-округлая (полулунная) фасетка для верхнего округлого отростка большой кости запястья. Спереди по ровной площадке она вытнута латерально, а медиальный угол загибается вверх и образует небольшую суставную поверхность для нижней фасетки ладьевидной кости.

На латеральной стороне, снизу передней части, расположена косо вытянутая наружными краями вверх, крупная, плоская фасетка для крючковатой кости. Снизу она ограничивается с передним выступом для большой кости запястья под углом $70-75^\circ$.

Трехгранная кость (*os triquetrum*) высокая, спереди очень узкая. На латеральной стороне в середине выпукла, а на медиальной — вогнута. Верхняя сторона полностью занята фасеткой для локтевой кости, которая в середине вогнута и вытянута в боковом направлении. На медиальной стороне, где она граничит с узкой фасеткой для полулунной кости, резко срезана, а на латеральной — вытянута несколько назад и вниз, передние же и задние края приподняты вверх. Сзади фасетка переходит узкой и вытянутой вниз к суставной площадке для гороховидной кости, которая обращена в задневерхний угол. Снизу кость имеет одну фасетку округло-треугольной формы, которая в середине вогнута, с выступающими вниз передними и задними краями для крючковатой кости. На медиальной стороне фасетка под прямым углом загибается вверх и образует небольшую узкую площадку для нижней части полулунной кости.

Трапециевидная кость (*os trapezoidum*) маленькая узкая, передний и задний края высокие, а в середине изогнуты как сверху, так и с нижней стороны. Верхняя сторона кости несет одну фасетку для ладьевидной кости такой же формы, как и для локтевой на трехгранной кости, с выступающими вверх передними и задними краями. В середине она изогнута, внутренняя сторона срезана, где под прямым углом граничит с фасеткой для большой кости запястья, а снаружи вытянута вниз и назад почти до самого нижнего края кости. Судя по едва заметному рельефу поверхности, задний и нижний края фасетки здесь заняты другой (трапе-

циальной) костью. Фасетка для большой кости запястья, расположенная на внутренней стороне, занимает от верхнего до нижнего сустава всю заднюю и среднюю части кости. Спереди она плоская, а сзади сужающийся конец кости загибается наружу. Нижняя сторона кости, как и верхняя, также несет вогнутую спереди назад фасетку для *mtc II*.

Большая кость запястья (*os magnum*) спереди плоская, широкая, сзади узкая, вытянутая, а сверху в середине имеет небольшой, но резко выступающий вверх бугорок. Верхняя и передняя стороны ее заняты фасеткой для полулунной кости. Медиальная часть перед бугорком несет крупную фасетку для ладьевидной кости, которая сверху более плоская и ее выпуклость в середине едва заметна, а латеральная (плоская, маленькая, сильно отклоненная наружу) занята фасеткой для крючковатой кости, которая обращена несколько вбок к примыкающей снизу под углом $80-85^\circ$ фасетке для *mtc III*, а сверху под углом 130° — к фасетке для ладьевидной кости. На медиальной стороне сверху расположена незначительно вогнутая в середине фасетка для трапециевидной кости. Спереди под углом $130-135^\circ$ она граничит с фасеткой для ладьевидной кости, а снизу под углом $105-110^\circ$ — с фасеткой для *mtc II*. Спереди ее верхний край немного сужается и несколько загибается вниз. Нижняя сторона занята крупной, спереди назад значительно изогнутой фасеткой для *mtc III*, передняя часть которой широкая, а задний конец вытянут и слабо обращен латерально. Выступающий вперед отросток свободен от фасеток. Медиальная сторона его плоская, изогнутая, а наружная — сильно шероховатая.

Крючковатая кость запястья (*os unciforme*) спереди высокая и шероховатая. Наружная сторона с округлыми снизу краями вытянута назад. Нижняя сторона кости широкая с вытянутыми вперед краями суставных площадок. Сверху как спереди, так и по бокам, она резко сужается. Заднюю сторону занимает округлый, слегка вытянутый назад отросток с шероховатой поверхностью. На наружной стороне имеется суставная площадка, середина которой занята сильно вогнутой фасеткой, по-видимому, для *mtc V* (в нашей

коллекции mtc У не встречается). Верхняя суставная площадка, расположенная на передней части для трехгранной кости, спереди назад изогнута с округлыми передненаружными краями, а прстивоположный угол прямой. На медиальной стороне она ограничивается фасеткой для полулунной кости под углом 130° , обращенной медиально вверх. Эта фасетка плоская, сзади немного загибается. Сверху она широкая, снизу сужается, особенно ее задний край. Нижняя сторона кости несет несколько фасеток, сливающихся или переходящих друг в друга на одной плоскости. Первая, самая узкая с загнутыми вверх краями на медиальном конце имеет суставную поверхность для большой кости запястья, которая граничит с полулунной фасеткой под углом $75-80^{\circ}$, а второе тоже небольшая, сзади более узкая, чем спереди, немного загибается и вытянута для mtc III. Далее на латеральной части расположена третья более крупная фасетка для mtc I которая сзади вытянута кнаружи, а в середине изогнута. Ее ширина спереди—19—21 мм, поперечник между передними и задними концами по прямой — 25—30 мм. Промеры остальных фасеток соответствуют размерам одноименных сочленяющихся костей. На нижней стороне сзади фасетки для большой кости имеется глубокая впадина, вытянутая назад вдоль суставных поверхностей для мощных связок как с большой кости запястья, так и с mtc III.

Пястные кости (табл. 22).

Mtc II. Кость широкая, массивная, в середине плоская и слегка изогнутая. Верхние суставные поверхности не ходятся несколько выше, чем у mtc III. Внутренняя сторона кости шероховатая, особенно на эпифизах, хорошо выражены бугорки для межпальцевых связок. Наружная часть кости тонкая и спереди оттянута назад. Фасетка для трапециевидной кости (верхняя суставная площадка) спереди вытянута с приподнятыми вверх краями, а сзади загибается вниз (длина — 28—30 мм, ширина — 22—23 мм). На наружной стороне кости ниже суставной площадки имеется вытянутый в сторону шероховатый бугорок, передняя сторона сува также ограничена бугорками, где прикрепляются сильные разгибатели и сгибатели пальцев. Внутренняя сторона с

Таблица 22. Пястные кости носорогов рода Chiloterium

№ п/п	Промеры и индексы	Ch. orlovi			Ch. cf. orlovi	
		Mtc II	Mtc III	Mtc IV	Mtc II	
		Павлодар			Ойыл-кара	Кулан-Утпас
		n-15	n-18	n-8	754	284
					64-Мур.	ЦКТУ-66
1	Длина кости	113-124	128-153	107,115	117	-
2	Ширина верхнего эпифиза	40-47	54-62	36-42	36	37
3	Его поперечник	36-43	43-54	45-49	39	36
4	Ширина посередине диафиза	31-42	41-46	34-39	37	35
5	Его поперечник	15-19	19-26	18-20	16	14
6	Ширина нижнего эпифиза	35-40	44-52	35-42	-	-
7	Его поперечник	34-39	37-46	32-40	-	-
	2:1	55,3-37,9	40,5-42,1	33,6-36,5	30,7	-
	6:1	30,9-32,2	33,9-34,3	32,7-36,5	-	-
	3:2	90-91,4	79,6-87	116,6-125	108,3	97,2
	7:6	97,1-97,5	84,0-88,4	91,4-95,2	-	-
	6:2	85,1-87,5	81,4-83,8	97,2-100	-	-

става, отступая спереди на 10 мм, граничит с узкой, вытянутой до заднего края фасеткой для большой кости запястья. Спереди угол у них острый, а сзади они почти сливаются друг с другом. Фасетка в середине узкая передние и задние края оттянуты вниз и образуют полудунный кагиб. По анатомическому положению кости в скелете эта фасетка расположена вертикально с несколько наклонным спереди концом. Длина фасетки – 29–34 мм, ширина в середине – 10–11 мм, по краям – 12–13 мм. Снизу фасетка ограничивается широкой и овальной фасеткой для mtc III. Она обращена прямо вбок и несколько вниз. По длине последняя фасетка расположена так же вертикально, как и предыдущая (длина – 28–37 мм, наибольшая ширина – 10–11 мм). Нижняя суставная поверхность спереди выпуклая с округло-суживающимися краями (сверху). Внутренний угол у них ограничен хорошо выраженным и более вытянутым вверх бугорком. Задняя сторона в середине разделена скошенным кнаружи сагиттальным гребнем. Латеральные края сустава более вытянуты вниз и назад, чем медиальные, и образуют углубленную и широкую поверхность для сезамовидной кости. Сзади фасетки имеются глубокая и широкая выемка, с краю ограничивающаяся гребнями, которые на латеральной стороне очень высокие.

Mtc III. Кость крупная, широкая. Верхний и нижний эпифизы, где выражены суставные поверхности, утолщены, а диафиз гладкий и тонкий. Нижний эпифиз уже верхнего, их отношение – 82,5%. Передняя сторона верхнего эпифиза бугорчато-шероховатая, с глубокими выемками для прикрепления сухожилий и, по-видимому, очень мощным лучевым разгибателем запястья (*m. extensor carpi radialis*). Верхняя суставная поверхность для большой запястной кости широкая, спереди поперечно вогнутая, сзади выпуклая в переднезаднем направлении, медиальная часть смещается к середине, а в конце узким отростком загибается вниз и скручена медиально, наибольшая ширина ее – 37–43 мм, длина – 42–46 мм. Медиальные края фасетки спереди приподняты, а сзади через едва заметный тулой гребень загибаются вниз, образуя небольшую продолговатую (иногда

сильно сужающуюся в середине) фасетку для mtc II. Ее длина (переднезадняя) – 18–22 мм, ширина – 5–11 мм. Латеральные края большой запястной фасетки вытянуты вверх и (сверху) сходятся под прямым углом с плоской, трапециевидной фасеткой для крючковатой кости запястья, которая обращена вверх и кнаружи (длина – 25–26 мм, ширина – 20–25 мм). Снизу под углом 100–110° она граничит также с трапециевидной передней фасеткой для mtc IV, обращенной вбок и несколько вниз. Спереди фасетка широкая (12–16 мм), а сзади значительно суживается (длина – 24–26 мм). Вторая фасетка для mtc IV, расположенная на латеральной поверхности заднего отростка, вертикально вытянута, с округлыми краями и несколько наклонена назад. Между передней фасеткой имеются крупная впадина, вытянутая с задневерхнего угла к противоположному, а ниже – постепенно сужающиеся шероховатые площадки, к которым примыкает mtc IV. Дистальная суставная поверхность изогнута спереди назад. Передняя ее площадка плоская, в середине выпуклая, а сзади в средней части разделена сагиттальным гребнем. Выемки для сезамовидной кости спереди мелкие, доходят до половины фронтальной плоскости, а сзади – глубокие. Ширина суставной площадки – 47–49 мм, переднезадний поперечник – 39–42 мм. Передние и задние края округло сужаются, спереди они ограничены небольшими бороздками, в средней части ровные, а сбоку, под бороздкой имеется бугорчатый желобок, который несколько расширяет и утолщает эпифиз. Задняя сторона нижнего эпифиза от середины кости также постепенно утолщается и в конце, загибаясь назад, примыкает к суставной площадке. Середина кости имеет маленький гребень, подпирающий сагиттальный гребень сустава, а по бокам расположены небольшие впадины, края которых ограничены боковыми утолщениями эпифиза.

Mtc IV. Кость небольшая, изогнута кнаружи, причленяется к mtc III почти на одном уровне. Эпифиз проксимальной части значительно утолщен. Диафиз округлой формы, медиальная сторона его более толстая и шероховатая, а латеральная – гладкая и тонкая. На поверхности эпифиза хорошо выражены выемки и бугорки, где закрепляются мышцы раз-

гибателей и сгибателей. Верхняя суставная площадка для крючковатой кости спереди на латеральной стороне вогнута, а медиальные края приподняты вверх. Сзади латеральный край выпуклый и приподнят вверх. Сбоку имеется небольшая полулунная фасетка, вероятно, для рудиментарной mtc V. Спереди на этой стороне она загибается вниз. Ее длина - 35-43 мм, ширина спереди - 26-28 мм. Медиальная сторона фасетки почти под прямым углом граничит с передней суставной поверхностью для mtc III. Спереди она широкая с округлыми нижними краями, а сзади немного сужается (ширина спереди - 14-15 мм, длина - 23-30 мм). Сзади несколько ниже на медиальной стороне гребня расположена вытянутая с задневерхнего угла к передненижнему вторая фасетка для mtc III (длина - 19-24 мм, ширина - 12-15 мм). Между двумя фасетками расположена шероховатая впадина, а ниже имеется выпуклый бугорок, который служит, как у mtc II, для прикрепления мощных межпальцевых связок. Нижняя суставная поверхность спереди выпуклая, резко сужающаяся вверх, а снизу постепенно расширяется назад. Медиальная выемка для сезамовидной кости плоская и только сагиттальный гребень несколько возвышается, а латеральная - более глубокая и широкая. Сзади сустава имеются две ямки, разделенные в середине небольшим округлым гребнем.

Бедренная кость (femur) крупная, в середине более плоская и широкая, головка бедра несколько направлена во внутреннюю сторону, суставная поверхность головки округлая (табл. 23). На медиальной стороне кости хорошо выражен гребешкообразный малый вертел, к которому прикрепляется подвздошно-поясничная мышца для супинации бедра и сгибания тазобедренного сустава. Большой вертел расположен ниже головки и через шероховатый средний вертел вплотную примыкает к головке. Наружная сторона третьего вертела сзади с неровными шероховатыми поверхностями образует прямой угол спереди с острым и слабо изогнутыми во внутрь краями. Поперечник нижнего эпифиза больше его ширины (138-144 мм). Блок (trochlea patellaris) крупный, в середине глубокий, широкий. Внутренняя часть

Таблица 23. Бедренные кости носорогов рода
Chilotherium

№ п/п	Промеры и индексы	Ch. orlovi
		Павлодар
		n-6
1	Наибольшая длина	438-485
2	Ширина верхнего эпифиза	185-195
3	Поперечник головки бедра	76-88
4	Ширина головки бедра	79-90
5	То же, нижнего эпифиза	120-138
6	Поперечник нижнего эпифиза	137-144
7	Расстояние между сочленовными мышелками снаружи	101-116
8	То же, с внутренней стороны	16-29
9	Толщина тела на уровне 3-го трохантера	39-51
10	Наименьшая ширина тела внизу	69-83
	2:1	40,2-42,2
	3:4	06,2-97,2
	5:6	87,5-95,8

блока крупная, высокая, а наружная - низкая и более оттянута вниз и вперед. Надблоковая ямка хорошо выражена. Нижние суставные мышелки обращены вниз и назад под углом 60-70°. Межмышелковая впадина книзу сужается до 10 мм. Медиальный суставной мышелок (condylus medialis) широкий, более плоский, а латеральный (condylus lateralis) узкий и обращен медиально. Верхние концы мышелков находятся на одном уровне.

Коленная чашечка (patella) (табл. 24). Кость асимметричная, ее ширина больше длины. Верхняя часть широкая, спереди выпуклая и более утолщена, чем нижняя. Суставная поверхность на задней стороне продольно разделена гребнем, резко выступающим вверх и слабо изогнутым в середине. Наружная часть ее узкая и обращена ла-

Таблица 24. Коленные чашечки носорогов рода
Chilotherium

№ п/п	Промеры и индексы	<i>Ch. orlovi</i>		
		<i>Chilotherium</i>		
		Павлодар	Калмакпай	
		n-6	1332	1333
			81-Кал.	81-Ка
1	Длина кости в проекции	85-96	85	95
2	Наибольшая ширина	90-97	91	89
3	Ширина наружного отдела задней поверхности до гребня	34-40	35	35
4	То же, внутреннего отдела	56-60	58	56
5	Наибольшая толщина кости	40-47	39	37
	2:1	101,4-105,8	107,0	93,6
	5:	47,0-48,9	45,8	38,9

терально, снизу сужается (длина - 62-68 мм, ширина - 28-31 мм), а внутренняя сверху широкая с загнутыми назад краями снизу значительно сужается, а в середине согнутая (длина - 67-73 мм, ширина - 42-48 мм). Нижняя часть, ограниченная небольшой бороздкой вдоль нижнего края внутреннего сустава, вытянута вниз. Выступ внутреннего края кости оттянут медиально на 15-22 мм дальше от края суставной поверхности.

Большая берцовая кость (*tibia*) сравнительно длинная и массивная, гребень (*crista tibiae*), расположенный спереди проксимального конца, мощный и изогнутый в наружную сторону (табл. 25). Утолщенный бугор (*tuberositas tibiae*) крупный, шероховатый. Передне-внутренняя сторона кости также несет шероховатую площадку. Сочленовная поверхность (*facies articularis*) для малой берцовой кости расположена в передне-наружном углу латерального мыщелка (*condylus lateralis*) и обращена больше вниз, чем наружу. Внутренний мыщелок (*condylus medialis*) крупный, расположен ближе к

Таблица 25. Большие берцовые кости носорогов рода
Chilotherium

№ п/п	Промеры и индексы	<i>Ch. orlovi</i>	
		<i>Ch. schlosseri</i>	
		Павлодар	ребенки
		n-11	n-12
1	Наибольшая длина	280-340	270-322
2	Перечник верхнего эпифиза	109-145	100-139
3	Ширина верхнего эпифиза	111-125	99-139
4	Перечник диафиза	45-55	32-48
5	Ширина диафиза по середине	48-58	-
6	Перечник нижнего эпифиза	64-74	57-67
7	Ширина нижнего эпифиза	82-100	76-94
8	Ширина нижней суставной поверхности	66-85	57-68
	3:1	36,7-38,8	35,4-43,1
	7:1	28,3-29,4	27,2-29,1
	8:7	80,4-85,0	72,3-76,3

передней стороне, его мыщелок без возвышения (*eminentia intercondyloidea*) смешан вперед больше, чем у наружного, и больше вытянуто вверх. Наружные края мыщелков округлые, а в середине сужаются. Бороздка у мыщелковых возвышений мелкая. Дистальная суставная поверхность для астралага разделена спереди назад сравнительно плоским, слабо скошенным валиком. Наружная суставная впадина мелкая, широкая, сзади сужающаяся и вытянутой формы наружу. Внутренняя впадина узкая, глубокая. С медиальной стороны у переднего угла она окаймлена хорошо выраженной лодыжкой, а задние края более оттянуты вниз. Нижняя сочленовная поверхность для малой берцовой кости треугольной формы.

Малая берцовая кость (*fibula*) очень редко встречается отдельно, в большинстве случаев она сращена с большой берцовой костью. Кость тонкая, с шероховатыми

поверхностями. Передненаружные углы на дистальной части кости гребешкообразно выступают наружу, передние стороны плоские. Проксимальный конец, который срашен с большой берцовой костью, загнут вверх, а дистальный вогнут на противоположную, внутреннюю сторону. Сочлененная часть (наружная лодыжка) выступает вниз от наружного края большой берцовой кости. Фасетка для астрагала обращена медиально и несколько вниз. Наружная сторона ее шероховатая, в середине имеет вертикальную бороздку, которая расширяется вверх.

Наибольшая длина - 260-297 мм, ширина головки - 45-48 мм, наименьшая ширина в середине - 14-27 мм, ширина нижнего конца - 44-55 мм.

Таранная кость (astragalus) крупная и широкая, ширина ее - 123,8% высоты, а переднезадний диаметр - 68,6% ширины (табл. 26). Наружный блок значительно больше внутреннего. Для сочленения с пяточной костью имеет три фасетки. Верхнелатеральная сверху широкая и в середине вогнута. Нижний конец ее также вогнут. Медиальные края фасетки вытянуты по диагонали от верхневнутреннего угла к нижненаружному и в связи с этим фасетка сужается сверху вниз. На латеральной стороне в верхненаружном углу имеется треугольная выемка. Медиальная фасетка овально-округлая, расположена в виде островка в середине кости, края которого ограничены шероховатыми впадинами. На верхней и наружной сторонах, где закрепляются мощные связки для пяточной кости, впадины глубокие. Нижнелатеральная фасетка узкая, поперечно-вытянутая, иногда соединяется с медиальной фасеткой (наибольшая ширина в середине - 11 мм, длина - 20-31 мм). Снизу фасетка граничит почти под прямым углом с кубовидной фасеткой, также вытянутой поперечно с переднелатерального угла назад до уровня медиальной пяточной фасетки. Фасетка для кубовидной кости спереди широкая, плоская, иногда поперечно-выпуклая и сильно скошена латерально под углом 30°, а сзади резко сужается (ее длина - 41-44 мм, наибольшая ширина спереди - 21-24 мм, сзади - 11-12 мм). Ладьевидная фасетка шири-

Таблица 26. Таранные кости носорогов рода *Chilotherium*

№ п/п	Промеры и индексы	Ch.orlovi	Ch.cf.orlovi
		Павлодар	Бала-Кундызды
		n-25	n-4
1	Наибольший поперечный диаметр	72-95	80-91
2	Поперечный диаметр сочленовных блоков	65-81	71-79
3	Переднезадний диаметр	45-62	42-53
4	Вертикальный диаметр	65-79	68-73
5	Вертикальный диаметр наружного блока	61-71	55-62
6	То же, внутреннего блока	48-61	45-57
	1:4	110,7-123,8	117,6-124,6
	2:1	85,2-90,2	86,8-90,2
	3:1	62,5-68,6	52,5-58,2
	5:4	89,8-94,0	80,8-84,9
	6:5	78,6-85,9	81,8-91,9

кая, поперечно выпуклая, спереди значительно загнута вверх, а по бокам - вниз. Латеральный край ее спереди ограничивается фасеткой для кубовидной кости, которая гребешкообразно, острым углом выступает вниз, а сзади они почти сливаются, только на самом краю их разделяет небольшой бугорок. Медиальный конец фасетки расположен точно на уровне медиального края блока (переднезадний поперечник - 35-39 мм, ширина - 38-42 мм). Нижневнутренний угол кости несет более выступающий медиально шероховатый бугорок. Наружный блок крупный, нижний конец его часто вытянут до уровня латерального конца фасетки для кубовидной кости. Наружная суставная поверхность блока сравнительно широкая, нижние края несколько загнуты назад. Шероховатая выемка, занимающая у многих форм всю среднюю часть сустава, здесь незначительна. Ниже сустава, а

центре кости (по оси блока), имеется конусообразное углубление. Внутренняя сторона постепенно сужается в средней бороздке. Внутренний блок маленький. Медиальная суставная поверхность его широкая, особенно передняя часть. Связочная ямка, расположенная спереди под блоками, глубокая и шероховатая. Ее края мелкие, часто под медиальным блоком полностью перегороджены.

Пяточная кость (os calcaneum) сравнительно длинная, массивная шириной ее на уровне sustentaculum равна 71,4% наибольшей длины кости (табл. 27). Пяточный бугор (tuber) сзади шероховатый. Сбоку его нижние края несколько выступают, а спереди сужены и кривообразно вытянуты (индекс ширины к его высоте равен 82,6). Верхнелатеральная фасетка в середине вогнута, снизу латерально вытянута, а сверху выпуклая, ее верхневнутренний край загнут назад и образует под углом 90° полукруглую фасетку (длина - 18-29 мм, ширина - 10-13 мм) для сочленения с наружным валиком большой берцовой кости. Медиальная фасетка крупная, в середине несколько вогнута. Между ней и верхнелатеральной фасеткой имеется глубокое углубление. Переднезадний диаметр фасетки - 22-26 мм, поперечный - 25-32 мм. Нижнелатеральная фасетка небольшая, ланцетовидная с прямым нижним краем, граничащим с фасеткой для кубовидной кости под прямым углом. Его длина варьирует от 23 до 32 мм, ширина - 9-10 мм. Нижнелатеральная фасетка иногда соединена узким мостиком с медиальной фасеткой.

Площадка между латеральной и медиальной фасетками широкая, с мелкобугорчатой поверхностью, к которой прикрепляются, по-видимому, очень сильные связки таранно-го сустава. Фасетка для кубовидной кости обращена под углом 35-40° медиально к оси кости. Спереди она широкая, а заднезаднем направлении вогнутая, а сзади сужается и загибается вниз. Наибольшая ширина ее 32-35 мм, переднезадний поперечник 22-27 мм. Наружная сторона кости снизу имеет крупный шероховатый выступ, отделяющийся от кубовидной фасетки (для кубовидной кости) резким выраженной узкой бороздкой. Выше выступа, сбоку, у верхнелатеральной фасетки имеет

Таблица 27. Пяточные кости носорогов рода *Chilotherium*

№ п/п	Промеры и индексы	Ch. orlovi	Ch. cf. orlovi
		Павлодар	Ойсылкара
		n-28	<u>5565</u> 73-Ойсыл.
1	Наибольшая длина кости	102-122	107
2	Ширина пяточного бугра	43-62	43
3	Высота " "	51-78	56
4	Ширина на уровне sustentaculum	76-89	-
	4:1	68,8-75,9	-
	2:3	79,6-84,9	76,7

углубление для связки с таранной костью, края которой гребнеобразно приподняты. Задняя сторона кости более широкая и шероховатая, где прикрепляются сильные разгибатели и сгибатели сустава. На верхней стороне пяточного бугра, спереди, имеется выемка, середина которой разделена несколькими выступающим вперед бугорком, куда крепится мощная трехглавая мышца голени (*m. triceps surae*), разгибающая скакательный и сгибающая коленный суставы. Кароидный отросток сравнительно длинный, выступает прямо медиально. Наружная сторона кости в проекции несколько вогнута в середине. На медиальной стороне, под головкой пяточного бугра, имеются шероховатости с небольшими отверстиями для прикрепления поверхностного сгибателя пальцев.

Ниже приведены промеры костей заплюсны *Chilotherium orlovi*.

Ладьевидная кость (n = 7)

Высота спереди	23-25
" сзади	24-28
Наибольшая ширина	44-50
Переднезадний поперечник	49-57
Ширина фасетки для таранной кости	37-47

Ее поперечник	35-44
Ширина фасетки для третьей клиновидной кости	33-36
Ее поперечник	40-42
Ширина фасетки для второй клиновидной кости	16-19
Ее поперечник	22-25
Диаметр для первой клиновидной кости	12-15

Третья клиновидная кость (n= 4)

Наибольшая ширина	24-27
Ширина спереди	41-48
Наибольший поперечник	45-55
Ширина фасетки для mtt III	39-42
Ее наибольший поперечник	34-37
Ширина передней фасетки для mtt II	13-16
Ее поперечник	16-19
Ширина задней фасетки для mtt II	10-12
Ее поперечник	11-15
Высота фасетки для кубовидной кости	22-25
Ее ширина	11-12

Кубовидная кость (n= 5)

Высота спереди	32-36
Ширине там же	42-49
Наибольший поперечник	55-61
Ширина фасетки для таранной кости	20-25
Ее поперечник	28-41
Ширина фасетки для пяточной кости	15-21
Ее поперечник	27-32
Ширина фасетки для mtt IX	29-33
Ее поперечник	36-41

Ладьевидная кость (os scaphoideum tarsi)

плоская, трапециевидной формы. В середине по бокам имеются небольшие выемки, которые особенно на латеральной стороне резко выражены. Вся верхняя сторона кости занята фасеткой для астрагала, у которой передний и задний края приподняты вверх, а боковые - вниз. Ее передний угол на латеральной стороне вытянут вперед и обращен в сторону. Нижняя сторона кости занята несколькими фасетками. Первая

из них крупная, для третьей клиновидной кости. Она треугольной формы, сзади суженным концом вытянута к латеральному углу, а передний угол на этой стороне (разделенный в середине шероховатой выемкой) загибается вверх. Иногда она соединяется с верхней фасеткой, образуя небольшую боковую суставную поверхность для кубовидной кости, а сзади под углом 115-120° - со второй, более крупной фасеткой для этой же кости. Последняя сверху граничит с верхней суставной поверхностью (высота - 21-23 мм, поперечник - 15-18 мм). Заднемедиальный угол несет небольшую, спереди узкую, а сзади расширяющуюся дугообразным концом фасетку для второй клиновидной кости, внутренний край которой сзади между третьим клиновидным суставом имеет треугольную шероховатую западину. Фасетка сзади под углом 135-145° загибается вверх и образует небольшую округлую площадку для первой клиновидной кости.

Третья клиновидная кость (сuneiforme-3) треугольная, плоская, с более ровными суставными поверхностями, занимающими всю верхнюю площадку. Передняя сторона кости в середине заметно шероховатая и выступает вперед. Здесь крепились, по-видимому, мощные плюсневые и заплюсневые связки. Латеральная сторона кости сзади несет шероховатую выемку (так же, как на верхнем суставе mtt III), которая обеспечивает большую прочность связок, проходящих между костями заплюсны и плюсны, для плоских сочлененных поверхностей. Нижняя фасетка для mtt III треугольная (по форме кости), плоская и только в середине незначительно вогнута. На медиальной стороне спереди и сзади фасетка загибается вверх и образует две небольшие закругленные фасетки для mtt II, которые слабо налегают на последние. На латеральной стороне спереди под углом 70-75° они граничат с относительно узкой, длинной (до верхнего сустава) фасеткой для кубовидной кости, которая является самой утолщенной частью. Верхнюю сторону кости занимает такая же по форме, как и нижняя, фасетка для ладьевидной кости, в середине вогнутая, с выступ южными вверх краями, особенно на латеральной стороне, где переходит к фасетке для кубовидной кости. Сзади с этой же

стороны она граничит с маленькой, округлой фасеткой диаметром 3-10 мм для кубовидной кости (иногда она отсутствует). На медиальной стороне спереди и сзади кость загибается вниз и образует две очень маленькие сочленовные поверхности для второй клиновидной кости.

Кубовидная кость (*os cuboideum*) крупная, высокая, сзади имеет несколько изогнутый вниз отросток. Латеральная сторона кости спереди и сзади имеет выступающие шероховатые связочные бугры, в середине которых расположена глубокая впадина. Верхняя суставная площадка посередине (спереди назад) разделена слабым гребешком и отделяет фасетки: внутренняя - более плоская и широкая, предназначена для астрагала, а наружная - узкая, с загнутыми вниз боковыми краями - для пяточной кости. На медиальной стороне имеются две фасетки: передняя - широкая, длинная, вытянута от нижней суставной поверхности под углом 120-125° до верхней для сочленения с третьей клиновидной костью, а самый верхний ее угол - для ладьевидной кости; задняя - вытянута в направлении от верхней суставной поверхности под углом 120-130°, часто отдельная, округлая, расположена ниже суставной поверхности для ладьевидной кости. Ее нижняя сторона иногда загнута вниз и образует маленькую фасетку для третьей клиновидной кости. Форма и размеры фасетки для ладьевидной кости, как и для астрагала, изменчивы. Фасетка для ладьевидной кости округлая или трапециевидная, обращена в основном вверх, а иногда сливается с более вытянутой назад астрагальной фасеткой и обращена латерально. Нижняя сторона кости занята спереди широкой фасеткой для *mtt IV*, слабо выпуклой в середине, а сзади суживающейся и закрученной латерально на 20-25° с округлыми углами.

Плюсневые кости (табл. 28).

Mtt II. Кость сравнительно небольшая, массивная. Поперечник как верхнего, так и нижнего эпифизов всегда больше их длины. Диафиз кости (на передненаружной стороне) круглый. Наружные кости вытянуты назад, особенно на эпифизах. Верхняя суставная площадка для второй клиновидной кости спереди овальная, сбоку с приподнятыми вверх

Таблица 28. Плюсневые кости носорогов рода *Chilotherium*

№ п/п	Промеры и индексы	Ch. orlovi			Ch. cf. orlovi		
		Mtt II	Mtt III	Mtt IV	Mtt II	Mtt III	Mtt III
		Палеодар					
		n-7	n-12	n-4	360	1585	65-Кр.
1	Длина кости	98-106	107-127	90-105	-	-	-
2	Ширина верхнего эпифиза	24-39	42-47	32-38	28	-	-
3	Его поперечник	34-44	39-44	40-45	42	-	-
4	Ширина посередине дист. эпифиза	23-28	38-47	24-34	-	-	-
5	Его поперечник	18-22	17-20	19-23	-	-	-
6	Ширина нижнего эпифиза	31-35	42-50	26-36	-	-	45
7	Его поперечник	35-38	36-40	34-41	-	-	36
	2:1	24,4-36,7	37,0-39,2	35,5-36,1	-	-	-
	6:1	31,6-43,0	39,2-39,8	31,1-34,2	-	-	-
	3:2	11,2-14,1	92,8-93,6	16,6-125,0	150,0	-	80,0
	7:6	105,8-112,9	80-85,7	109,3-121,4	-	-	-
	6:2	89,7-129,1	100-106,3	87,5-94,7	-	-	-

краями. На внутренней стороне в середине, где проходят связки заплюсневых костей, имеется выемка, которая разделяет фасетки для третьей клиновидной кости. Передняя фасетка расположена на внутренней стороне выступающего вперед бугорка и обращена более вверх (ее высота - 10-12 мм, переднезадний поперечник - 15-16 мм). Снизу эта фасетка граничит под углом $135-140^\circ$ с маленькой, с округлыми снизу краями фасеткой для mtt III. Задняя, плоская, округлой формы фасетка расположена на 10-11 мм от первой и обращена несколько вверх (под углом $130-135^\circ$ от верхней суставной поверхности). Наружная сторона кости несет маленькую фасетку для первой клиновидной кости (высота - 10-12 мм, ширина - 6-7 мм). Нижняя суставная поверхность узкая и утолщена спереди назад. Передняя сторона ее сужается и загибается вверх. Сагиттальный гребень на задней поверхности выражен слабо и расположен спереди, ближе к внутреннему краю. Наружная часть более вытянута назад, на ней за суставными поверхностями имеется глубокая выемка, огражденная снаружи высоким гребнем.

Mtt III. Кость прямая, широкая, в середине плоская. Спереди под верхними суставными площадками имеется узкий ряд бугорков, служащих для прикрепления сгибателей сустава. Выше нижнего сустава по краям резко выступают вперед два гребешкообразных бугорка, которые выражены и по бокам, а середина их спереди вогнута. Они, вероятно, служат для прикрепления мощных боковых сезамовидных и межпальцевых связок. Верхняя суставная площадка для третьей клиновидной кости треугольной формы с выемкой в середине (на латеральной стороне), проходящей между фасетками для mtt IY. Передняя часть первая широкая и плоская, сзади сильно сужается, а на конце слегка загибается вниз (ее ширина спереди - 39-45 мм, переднезадний поперечник - 34-38 мм). На медиальной стороне она граничит под тупым углом с маленькой фасеткой для mtt II. Нижняя сторона которой округлая и немного сужена назад. Вторая такая же маленькая фасетка для mtt II расположена сзади и обращена в заднемедиальный угол. Длина первого - 10-19 мм, ширина - 6-7 мм; второго - соответственно 12-15 и

8 мм. На другой стороне также расположены две фасетки (только значительно крупнее) для mtt IY. Первая расположена в переднем углу, плоская, треугольной формы, обращена под прямым углом граничит с фасеткой для третьей клиновидной кости (ее высота спереди - 11-13 мм, переднезадний поперечник - 13-16 мм), а вторая расположена на латеральном конце выступа, округло-продолговатой формы, обращена несколько вверх, составляя угол с верхней суставной площадкой в $100-110^\circ$ (высота - 10-20 мм, поперечник - 12-14 мм). Между фасетками имеется глубокая выемка, к которой прикрепляются связки заплюсны. Она вытянута до середины кости (с шероховатыми бугорками) и обращена к задненаружному углу mtt IY. Такая же площадка имеется и на другой стороне для mtt II. На дистальной части кость слегка расширяется. Нижняя суставная поверхность, у которой $2/3$ части медиальной стороны более вытянута спереди, загибается вверх. Задняя часть суставной поверхности постепенно сужается, а по середине сагиттальный гребень разделяет их на две симметричные фасетки для сезамовидных костей. Сзади их расположены две выемки, разделенные также небольшим гребнем. Наибольшая ширина суставной площадки снизу - 45-46 мм, переднезадний поперечник - 37-39 мм.

Mtt IY. Кость массивная, в середине латерально изогнута, проксимальный конец широкий, на краях суставных площадок и на внутренней стороне имеются шероховатые возвышающиеся бугорки. Поперечник проксимального конца все еще больше его ширины и по отношению к дистальной суставной поверхности здесь наблюдается скручивание слева направо. Нижняя суставная площадка для кубовидной кости в середине слабо вогнута, задненаружный угол несколько выступает вперед, при этом края фасетки возвышаются, а сзади снова сужаются вниз. Передняя часть фасетки более плоская, широкая, а задняя узкая и сужается кнаружи (ширина спереди - 31-33 мм, переднезадний поперечник - 36-38 мм). Верхняя сторона несет две фасетки для mtt III; первая вытянута вдоль верхнего сустава, граничит с ним под углом 80° , сзади узкая, спереди высокая (ее высота - 17-

18 мм, ширина спереди - 10-11 мм) задняя отделена от передней и от верхней суставной поверхности на 7-8 мм. Она плоская, слабо вытянута в верхнезаднем направлении, с округлыми краями и несколько наклонена вниз (наибольшая длина ее - 15-17 мм, ширина - 11-12 мм). Нижняя суставная площадка в основном такая же, как и у *mtt II*, спереди узкая, постепенно расширяется вниз и назад. Сабитальный гребень выражен очень слабо и расположен ближе к внутреннему краю, а выемки для сезамовидных костей едва заметны. Задний край сустава ровный, имеет две впадины, разделенные небольшим тонким гребнем.

Геологический возраст. Нижний плиоцен (понг).

Местонахождение. Павлодар, "Гусиный перелет"; Тургайская область, Тулыксай (25 км к юг-западу от Аркалык.).

Chilotherium cf. orlovi

Табл. XXX, фиг. 1*

Chilotherium cf. schlosseri: Байшашов, 1976, с. 29-35, табл. 1.

Материал. Колл. ИЗ НАН РК. Верхнекоренные зубы: P^1 - № 362/65-Г., M^2 , M^3 - № 140/52-А; фрагменты первого и второго шейных позвонков - № 5570, 5572/73-Ойсыл.; крючковатые кости запястья (задние отростки обломаны) - № 1541, 1545/65-КР.; проксимальная часть второй глестной кости - № 284/ЦКТГУ-66; проксимальная часть в четвертой пястной кости - № 354/65-Г.; проксимальные части второй и четвертой плюсневой кости - № 360/65-Г., № 1553/65-КР.; вторая пястная кость - № 754/64-М.г.; дистальный конец третьей плюсневой - № 1565/65-Кр.; пяточная кость - № 5565/73-Ойсыл.; таранные кости - № 5557/73-Ойсыл., № 273, 277, 281/ЦКТГУ-66

Описание. Зубы сравнительно небольшие. Парастиль слабый, передняя долина лучше выражена и спереди перекрыта воротничком. Кроше соединено с внутренней стенкой эктолофа и образует округлую впадину. Антекроше отсут-

ствует. Средняя долина медиально закрыта. Протоком выражен хорошо. У P^1 передняя, средняя и задняя долины открыты. Металоф медиально утолщен и образует сравнительно крупный столбик, а протолоф выражен в виде небольшого гребня.

M^2 четырехугольной формы, парастиль слабый, парастильная складка едва заметна. Протоком крупный, хорошо обособлен от протолофа. Антекроше длинное, соединено с металофом, кроше слабое, имеется небольшая криста. Внутренняя долина медиально прикрыта и заполнена гипсом, а задняя - маленькая, округлая.

У M^3 парастиль и его складка сравнительно лучше выражены. Антекроше небольшое, узкое, кроше длинное, конец его загибается латерально и соединяется с внутренней стенкой эктолофа. Протоком также хорошо выражен. Внутренняя долина медиально открыта. Передне-внутренний угол зуба несет низкий воротничок.

Первый шейный позвонок массивный, крыло позвонка крупное, с шероховатыми поверхностями для прикрепления, по-видимому, мощных краниальных и каудальных мышц головы. Передняя сторона его отделяется от тела позвонка глубокой выемкой. По сторонам от дорсальной дуги расположены крупные межпозвоночные отверстия (*foramen intervertebrale*), открывающиеся в спинномозговой канал на внутренневерхнем углу краниальной суставной поверхности. На задней стороне крыла позвонка у самого края каудальной суставной поверхности расположено поперечное отверстие (*for. transversarium*). Его передний конец открывается у крышовой выемки. Наибольшая длина между крыльями краниальной и каудальной суставными поверхностями - 104 мм, ширина переднего выступа (для сочленения с черепом) - около 150, наибольшая высота в середине кости - 110 мм.

Зубовидный отросток второго шейного позвонка хорошо выражен, на нижней стороне его заметна округлая площадка для сочленения с первым позвонком. Бесковые края краниальных суставных поверхностей несколько оттянуты вниз.

Сверху по бокам от каудальной суставной поверхности расположено поперечное отверстие, открывающееся в боковом направлении. Длина тела снизу (с зубовидным отростком) — 1,14 мм, наибольшая ширина краниальной суставной поверхности — около 1,46 мм.

Вторая пястная кость массивная, слабо изогнута в наружную сторону. Ширина переднего диафиза на 1–2 мм больше верхнего и нижнего концов. Внутренняя сторона кости посередине толстая и шероховатая, а наружная тонкая и плоская. Нижний конец на наружной стороне выступает назад и наружу. Эта часть кости более изогнута. Проксимальный конец имеет три фасетки: большую верхнюю для трапецевидной кости, боковые края которой овальные и приподняты вверх, а задний край оттянут назад и дугобразно изогнут вниз. Фасетка для большой запястной на внутренней стороне вытянута в переднезаднем направлении, а в середине сужена. Внизу по всей длине она ограничивается тупым углом от такой же по форме фасетки для *mtc III*, обращенной вниз и в сторону. Суставная поверхность для первой фаланги расположена в передненижнем углу кости (см. табл. 22).

Четвертая пястная кость поперечно вытянута, спереди назад сужена. Задняя фасетка для *mtc III* крупная, округлой формы, верхнезадний угол ее загибается на 130° назад. Верхняя суставная площадка для крючковатой кости спереди вогнута.

Таранная кость для сочленения с пяточной имеет 3 фасетки: верхняя — овальная, нижняя ее часть выпуклая, а наружнонижний конец вытянут и загибается вовнутрь; нижнелатеральная — узкая, удлиненная; медиальная — округлая, высокая, на верхнелатеральной стороне имеет глубокую впадину. Ладьевидная фасетка спереди широкая, сзади медиально вытянута и оба конца загнуты вверх. Под нижним концом латерального блока имеется впадина, а у медиального блока эта впадина не заметна (см. табл. 26).

Пяточная кость массивная, верхнелатеральная фасетка для астрагала выпуклая, внизу овальная. Медиальная фасетка сверху округлая, нижние края ее прямые; нижнела-

теральная — узкая, удлиненная (длина — 25 мм, ширина — 8 мм), кубовидная — треугольного очертания, медиальный угол ее изогнут вниз. Задняя сторона кости шероховатая (см. табл. 27).

Дистальный конец третьей плюсцевой кости широкий, с прямоугольными краями. Суставная поверхность спереди плоская, гребень, разделяющий ее, сзади несколько углошен и вытянут вверх. Переднебоковые края кости внизу у суставной поверхности несут два хорошо выраженных выступа (см. табл. 28).

Проксимальная часть четвертой плюсцевой кости крупная и широкая. Наружные края верхней суставной поверхности ограничены хорошо выраженными бугорками. Передняя фасетка для *mtc IV* маленькая, а задняя крупная, округлой формы и обращена слабо вниз (см. табл. 28).

Сравнение. Описываемая форма по размерам и характеру эмалевых рисунков на поверхности зубов близка *Ch. orlovi* из Павлодара. От *Ch. schlosseri* из Гребеников (Крокос, 1917) отличается более крупными размерами костей конечности, лучше выраженными фасетками на боковых плюсневых для средних пальцев и значительными шероховатостями для прикрепления межсуставных связок, от *Ch. anderssoni* из Китая (Ringstrom, 1924) и *Chilotherium sp.* (колл. Амер. муз. № 29832) из Индии (Colbert, 1935) — более крупными таранными и плюсневыми костями, а от *Ch. sarmaticum* из Берислава (Короткевич, 1970) — наличием трех, а не двух фасеток для сочленения с пяточной костью.

Геологический возраст. Нижний плиоцен.

Местонахождение. Карагандинская область, Осакаровский район, совхоз "Молодежный" и Нуринский район, р. Бала-Кундызды, Семипалатинская область, правый берег р. Аягуз, в 25 км вниз по течению от г. Аягуз; Актюбинская область, Новороссийский район, левый склон долины р. Ойсылкара.

Chilotherium anderssoni Ringstrom, 1924

Табл. XXX, фиг. 2^{*}; табл. XXX1, фиг. 1, 2^{*}.

Chilotherium anderssoni: Ringstrom, 1924, s. 26-39, Taf. III-IV, VIII; *Chilotherium anderssoni*: Глеубердина, Байшатов, 1987, с. 57-60.

Диагноз. Носороги среднего размера. Носовые кости длинные (150-192 мм), у носового выреза широкие (88-115 мм). Надглазничные бугры хорошо выражены. Зубы относительно узкие, длинные (отношение ширины к длине на переднекоренных - от 86 до 119,5%, на коренных - от 80,3 до 100%), коронки высокие (отношение высоты к длине - от 59 до 106,9%). Антекроше более крупное, криста слабая и часто отсутствует. Парастиль сравнительно длинный.

Геологический возраст. Верхний миоцен.

Местонахождение. Алматинская область, правый берег р. Чилик, 4 км западнее пос. Курметы, перевал Бота-Мойнак.

Chilotherium sp.

Табл. XXXII, фиг. 1, 2^{*}

Материал. Колл. Музея природы ИЗ НАН РК. Череп с молочными переднекоренными и M¹ (темная часть сверху повреждена) - № 1335/81-Кал.; коленные чашечки - № 1332/81-Кал., 1333/81-Кал.; таранные кости - № 1330/81-Кал., 1331/81-Кал.

Описание. Череп крупный, длинный, основная длина от переднего края Pd¹ до затылочного отверстия - около 410 мм. Ширина лобной части - 126 мм, у носового выреза - 65, а наибольшая ширина у скуловой дуги - 270 мм. Носовой вырез находится на уровне переднего конца Pd¹, передний край орбиты - на уровне передней половины M¹, а небный вырез - у заднего конца M¹. Подглазничное отверстие крупное и расположено очень близко к носовой вырезке.

Верхние молочные переднекоренные крупные, относительно широкие (см. табл. 18).

^{*} Составлен по T. Ringstrom (1924) с некоторыми уточнениями автора.

Pd¹ треугольной формы. Эктолоф выпуклый. Парастиль длинный, парастильная складка хорошо заметна, с внутренней стороны образует округлую лопасть. Передняя долька открыта, а внутренние средняя и задняя замкнуты. Имеется небольшая криста. Антекроше выражено в виде небольшого бугорка.

Pd² сильноостертый, четырехугольной формы. Парастиль короткий, складка его выражена слабо. Дентин эктолофной части значительно шире, что увеличивает ширину вилки. Кроше не выражено, антекроше широкое, но короткое, а криста заметна в виде небольшой складочки. Внутренняя долька лингвально перекрыта, а задняя продольно-округлой формы. Протоков слабый.

Pd³ такой же, как Pd² только антекроше крупнее, чем у последнего, и направлено лингвально. Протоков хорошо выражены, а гипокон слабый. Задняя долька сзади закрыта.

Pd⁴ трапециевидной формы. Парастиль короткий, но складка его хорошо выражена. Криста маленькая, а кроше и антекроше очень крупные, длинные. Протоков хорошо выражены, а гипокон - слабо. Задняя долька продольно вытянутая, сзади закрытая.

M¹ в стадии прорезывания. Внутренняя долька крупная. Здесь на внутренней стенке эктолофа имеются две небольшие лопасти (криста). Кроше очень длинное, антекроше среднее. Протоков при стирании зуба хорошо очерчивается. Парастиль умеренный, средняя часть его загнута лабиально. Задняя долька крупная, отшнурованная.

Коленная чашечка сильно вытянута по оси вертикально, по бокам сужена. Гребень, разделяющий суставные поверхности, снизу более пологий (см. табл. 24)

Гаранная кость сравнительно низкая, широкая. Для соединения с пяточной костью имеет три, отделенные глубокими впадинами фасетки. Верхнелатеральная фасетка маленькая, бугорок, расположенный на нижней части, хорошо выражен. Медиальная фасетка крупная, поперечно-вытянутая. Ширина ее - 28 мм, высота - 19 мм. Медиальный блок более сжат и направлен вверх. Его нижние края отделены заметным

выступом. Связочная ямка широкая и глубокая. Фасетка для кубовидной кости очень узкая, маленькая (длина - 31 мм, ширина - 16 мм). Суставная поверхность для ладьевидной кости также сравнительно узкая и более направлена медиальными краями вперед (ширина - 40 мм, поперечник - 34 мм) (см. табл. 26).

Сравнение. Описываемая форма от *Ch. sarmaticum* отличается хорошо выраженными тремя, а не двумя фасетками таранной кости для сочленения с пяточной, от *Ch. anderssoni* из Бота-Мойнак - более широкими ладблочными впадинами таранной кости, значительно узкими фасетками для кубовидной кости и более оттянутыми вниз верхнелатеральными фасетками, от *Ch. schlosseri* - относительно маленькими блоками таранной кости, более узкими нижними суставными поверхностями и широкими задними и от *Ch. orlovi* - сравнительно крупными размерами черепа, относительно широкими переднекоренными зубами, хорошо развитыми на них кристами, лучше выраженными протоконами, крупными антекроше. Суставные блоки таранной кости у описываемого носорога относительно коротки, медиальный блок более скошен назад. Подблоковая впадина более крупная. Фасетка для кубовидной кости значительно узкая и маленькая, коленная чашка относительно длинная и более плоская.

Геологический возраст. Средний плиоцен.

Местонахождение. Восточно-Казахстанская область, Зайсанский район, 19 км восточнее пос. Пржевальск, правый берег р. Калмакпай.

Подсемейство *Dicerorhininae* Simpson, 1945

Род *Dicerorhinus* Gloger, 1841

Dicerorhinus kurmetiensis Bayshashov, 1983

Табл. XXXIII-XXXIV^а Рис. 17

Dicerorhinus kurmetiensis: Байшашов, 1983, с. 131-134, рис. 1, 2.

Название вида от пос. Курметы.

Голотип. Колл. ИЗ НАН РК. Череп с зубами P^2-M^3 № 337/78-Б-М; Алматинская область, Кегенский район, пос. Курметы, местонахождение Бота-Мойнак; верхний миоцен.

102

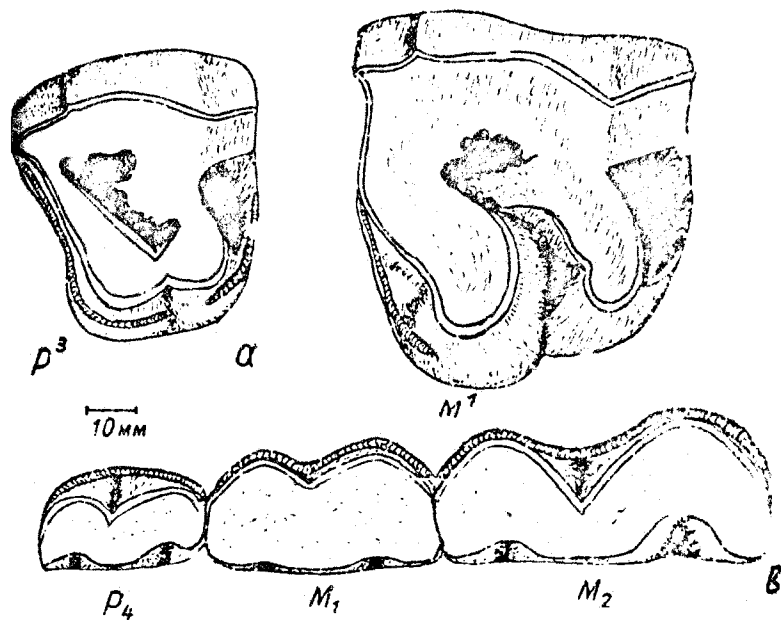


Рис. 17. *Dicerorhinus kurmetiensis* Baysh., 1983: а, б - верхние коренные зубы (а - P^3 , б - M^1); в - нижние коренные зубы P^4-M^2 ; Казахстан, Бота-Мойнак, верхний миоцен

Диагноз. Скуловая дуга высокая (86 мм). Носовая перегородка отсутствует, верхнечелюстные кости высокие (перед P^2 - 55-63 мм). Парастиль на верхнекоренных зубах длинный, гребень парастильной складки четкий. На протолофах и металофах эмаль широкая (3,2 мм), а на внутренней стенке эктолофа она едва заметна. Антекроше не выражено, а кроше длинное. Протокон и гипокон слабые.

Геологический возраст. Верхний миоцен.

Местонахождение. Алматинская область, Кегенский район 4 км западнее пос. Курметы, перевал Бота-Мойнак.

103

Dicerorhinus orientalis (Schlosser), 1921
Rhinoceros (Ceratorhinus) schleiermacheri
(var. *orientalis*): Schlosser, 1921

Dicerorhinus orientalis: Ringstrom, 1924, s. 5-26,
Taf. 1; *Dicerorhinus orientalis*: Глеубердина 1982, с. 33.

Диагноз. Череп умеренно длинный. Передний отдел носовых костей круто загнут вниз. Затылочный гребень сильно нависает над затылочной поверхностью. Горизонтальная ветвь нижней челюсти мощная, симфизный отдел укорочен, резцы редцированы. Кроше и креста хорошо развиты, а анткроше - слабо.

Геологический возраст. Средний плиоцен.

Местонахождение. Алматинская область, Нарынкольский район, Есекарткан.

Dicerorhinus sp.

Табл. XXXV*

Материал. Колл. ИЗ НАН РК. Нижняя челюсть с зубами P_3-M_3 - № 5390/70-Кб. (симфизная часть спереди и восходящая ветвь за M_3 обломаны); кубовидная кость - № 5233/69-Кб.

Описание. Нижняя челюсть очень крупная. На левой челюсти одновременно находятся молочный зуб Pd_3 и постоянный P_3 , прорезавшийся лабиально. На правой челюсти поперек также прорезался P_3 , а спереди - Pd_3 . Горизонтальные ветви нижней челюсти массивны (толщина над премолярами - 65-70 мм, под молярами - 60-65 мм) и высоки. Сзади горизонтальные ветви широко расставлены друг от друга, расстояние между ними у M_3 (снаружи) составляет 245 мм, у P_3 - 165 мм. Передняя часть челюсти, начинающаяся под P_4 , загибается вверх. Симфиз широкий (между P_3 с внутренней стороны - 70 мм), задний конец его находится на уровне переднего края P_4 .

Нижние коренные зубы. Переднекоренные относительно короткие - длина P_3-P_4 по жевательной поверхности -

76 мм, а заднекоренные очень крупные, длинные (длина M_1-M_3 - 184 мм). Коронки на рассматриваемых зубах высокие, их передние и задние долилки заполнены цементом.

P_3 сильноостертый. Параконид и энтоконид узкие, первый загнут медиально, метаконид крупный, широкий, гипоконид спереди соединен с метаконидом. Передняя и задняя долилки хорошо выражены, а наружная вертикальная бороздка - слабо.

Длина зуба - 37 мм, ширина - 22, высота - 28 мм.

P_4 спереди слабо суживающийся, трапецевидной формы. Параконид очень короткий, метаконид крупный, медиальные края его широкие и вытянуты несколько назад. Передняя долилка маленькая, а задняя - крупная. Наружная вертикальная бороздка хорошо выражена. Гипоконид спереди сильно сужен, энтоконид широкий и длинный. Длина зуба - 45 мм, ширина - 32, высота - 41 мм.

M_1 короткий и относительно широкий, передние и задние края его вплотную прилегают к последующему зубу. Передняя долилка отсутствует. Жевательная поверхность зуба плоская и широкая, посередине разделена эмалевыми складками задней долилки (с внутренней стороны) и вертикальной бороздкой (с наружной). Длина зуба - 41 мм, ширина - 36, высота - 25 мм.

M_2 относительно крупный. Параконид узкий, длинный, метаконид широкий, гипоконид длинный, задняя долилка широкая, а передняя - узкая. Наружная вертикальная бороздка глубокая, особенно на жевательной поверхности вытянута медиально. Энтоконид широкий и длинный. Длина зуба - 70 мм, ширина - 38, высота - 37 мм.

M_3 в основном такого же размера, как M_2 . Задняя долилка крупнее, чем у M_2 , а гипоконид несколько уже. Длина зуба - 79 мм, ширина - 36, высота - 35 мм.

Кубовидная кость очень крупного размера, спереди сильно шероховатая, наружная сторона ее несет два крупных связочных бугра. Гребень, разделяющий по середине верхнюю суставную поверхность, едва заметен. Ее внутренняя часть для сочленения с астрагалом относительно узкая, в середине слабо вогнутая (наибольшая длина фасетки - 61 мм, ширина - 29 мм) а наружная для пяточной кости латерально загнута

вниз (ее длина 60 мм, ширина – 33 мм). Асрагальная фасетка на задне-внутреннем углу ограничивается сравнительно крупной, а в середине овально-вогнутой фасеткой для ладьевидной кости заплюсны. Нижняя ее часть спереди под углом 115° загнута вниз и образует небольшую округлую фасетку (диаметром 13 мм) для третьей клиновидной кости. Вторая, более крупная фасетка (длина спереди назад – 22 мм, ширина – 12 мм) для этой кости расположена в переднем углу у нижней суставной поверхности для *mtt* IV. Наибольшая длина кости – 81 мм, наибольшая ширина спереди – 38, высота – 49 мм.

Сравнение. Описываемая форма от *D. orientalis* отличается более длинным симфизом, относительно узкими нижними переднекоренными и значительно длинными заднекоренными, лучше развитыми наружными вертикальными бороздками, а от *D. megarhinus* – длинными заднекоренными нижней челюсти со слабо выраженными на них передними внутренними долинками.

Геологический возраст. Нижний-средний плиоцен.

Местонахождение. Восточный Казахстан, 80 км западнее Семипалатинска, северо-западный берег оз. Карабагтуз.

Подсемейство Elasmotheriinae Dollo, 1885

Под *Sinotherium* Ringstrom, 1922

Sinotherium zaisanensis Bayshashov, 1986

Табл. XXXУ1–XXXУШ, фиг.1*. Рис.18

Sinotherium zaisanensis: Байшашов, 1986, с.83–87, рис. 1,2.

Название вида по местонахождению в Зайсанской впадине.

Голотип. Колл. ИЗ НАН РК. Фрагмент нижней челюсти с правыми P_4 – M_2 – № 1349/81–Кал.; Восточный Казахстан, Зайсанский район, правый берег р.Калмакпай; средний плиоцен, карабулакская свита.

Диагноз. Нижняя челюсть спереди сильно сужена и симфизальная часть под углом 35° загибается вверх. Корен-

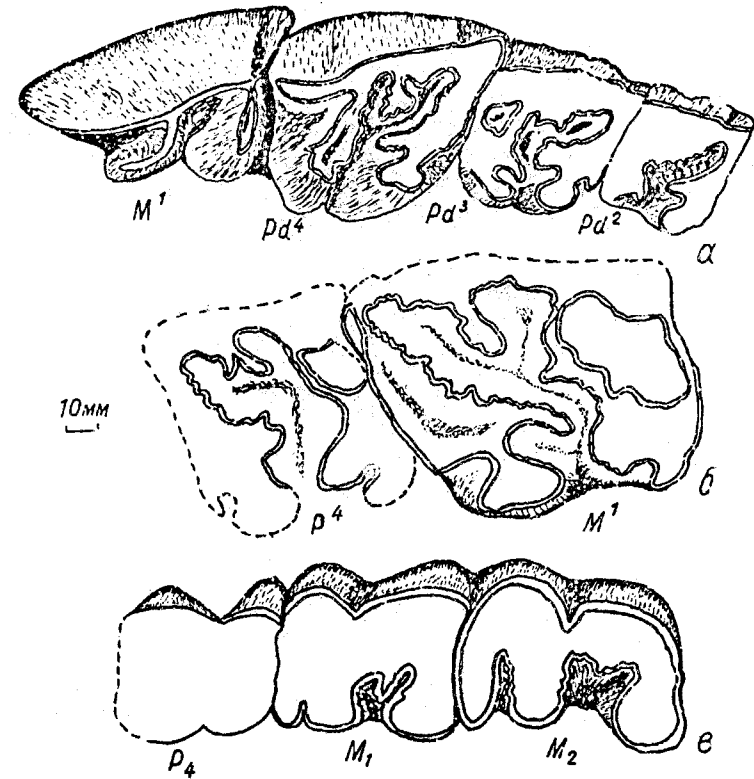


Рис. 18. *Sinotherium zaisanensis* Baysh., 1986: а – верхние молочные зубы, экз. № 1630; б – верхние коренные зубы, экз. № 1616; в – нижние коренные зубы, голотип № 1349

ные зубы шире (отношение ширины к длине на M_1 составляет 78,5%, на M_2 – 64,7%), внутренние долинки на них сравнительно маленькие, узкие. Внутренний выступ гипоконида хорошо выражен. Верхнекоренные зубы сравнительно крупные, протокон и гипокон на них лучше развиты.

Геологический возраст. Средний плиоцен.
Местонахождение. Восточно-Казахстанская область,
Зайсанский район, р.Калмакпай.

Sinotherium sp.

Табл. XXXVIII, фиг.2,3*

Материал. Колл. ИЗ НАН РК. Трехгранная кость -
№ 1346/63-П, первая фаланга второго пальца - № 1493/
63-П.

Описание. Трехгранная кость запястья массивная, кубо-
видной формы, с наружной стороны выуклая. Проксимальная
суставная поверхность для локтевой кости седлообразно вогну-
нутая, со слабо вытянутыми передне-внутренними и задне-на-
ружными углами. Передняя часть сустава более плоская и
широкая, а задняя узкая, ближе к внутреннему углу имеет
резко выступающий бугорок. Наибольшая ширина и передне-
задний поперечник суставной поверхности одинаковы (56 мм).
Дистальная суставная поверхность для крючковатой кости
в середине вогнутая, передний и задний края ее слабо оття-
нуты вниз. Передняя часть сустава с наружной стороны ок-
ругло загибается и суживается к внутреннему углу, а задняя-
относительно широкая. Наибольшая ширина сустава - 60 мм,
переднезадний поперечник - 52 мм. Внутренняя сторона ко-
сти у проксимальной и дистальной суставных поверхностей
несет две узкие, поперечно-вытянутые фасетки для полулун-
ной кости. Нижняя из них более крупная с оттянутыми вниз
передними и задними концами (по очертанию нижней су-
ставной поверхности), а верхняя - очень маленькая, ланцето-
видной формы. У первой ширина спереди - 24 мм, сзади -
13 мм, длина - 52 мм, а у второй наибольшая ширина в се-
редине - 8 мм, длина - 28 мм. На задне-наружном углу про-
ксимальной суставной площадки расположена небольшая фасет-
ка для гороховидной кости. Верхняя ее часть узкая, обра-
щена на заднюю сторону, а нижняя резко расширена и обращена
к верхне-наружному углу. Сверху эта фасетка ограничивается
с проксимальной суставной поверхностью прямым углом
(90°), а снизу расположена почти в одной плоскости, угол
между ними составляет около 150°. Ширина фасетки снизу -

22 мм, сверху - 6 мм, длина - 41 мм. Наибольшая высота
кости спереди - около 75 мм, ширина - 65 мм, передне-
задний поперечник - 79 мм.

Первая фаланга второго пальца. Кость массивная, эпифи-
зы верхней и нижней суставной поверхностей сильно бугорча-
тые, широкие, а в середине между ними на передней стороне
имеется сравнительно глубокая впадина. Верхняя суставная
площадка для mtc II округлая, с незначительно выступа-
ющим наружно-нижним углом, а в середине слабо вогнутая.
Наибольшая ее ширина - 49 мм, переднезадний поперечник -
26 мм. Нижняя суставная площадка для второй фаланги асим-
метричная. Ее внутренняя часть плоская и несколько переме-
щена вперед, а наружная - с загнутыми вниз краями вытя-
нута назад. Наибольшая ее ширина - 50 мм, поперечник -
22 мм. Задняя сторона кости сверху имеет резко выраженный
выступ. Наибольшая длина кости - 55 мм, ширина верхнего
эпифиза - 56 мм, ее переднезадний поперечник - 50 мм.

Замечания. Описываемые кости на основании сравни-
тельных данных по размерам и характеру расположения фа-
сетки отнесены к роду *Sinotherium*, присутствие которого
ранее в местонахождении "Гусиный перелет" неоднократно
упоминалось (Вангенгейм, Жегалло, Закигин, 1972; Сави-
нов, 1972; Беляева, 1975).

Следует отметить, что отличия этих костей от таковых
у эласмотериев значительны. Так, трехгранная кость запя-
стья отличается от таковой кости рода *Elasmotherium*
относительно короткими суставными поверхностями для лок-
тевой кости, лучше выраженным бугорком и более широкой
низу фасеткой для гороховидной кости. Хорошо выступаю-
щий у эласмотериев шишковидный бугорок, расположенный
на задней стороне между фасетками для гороховидной и
полулунной костей, на описываемой форме не выражен.

Геологический возраст. Нижний плиоцен.
Местонахождение. Павлодар, "Гусиный перелет".

4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ НОСОРОГОВ СЕМЕЙСТВА RHINOCEROTIDAE

Систематика и филогения носорогов сем. *Rhinocerotidae* в зависимости от степени изученности интерпретировались по-разному. Так, G. Osborn (1900) объединял европейских носорогов в 6 подсемейств: *Diceratheriinae*, *Aceratheriinae* (сюда же под вопросом он отнес и *Elasmotheriinae*), *Brachypodinae*, *Ceratourinae*, *Atelodinae*, *Rhinocerotinae*. По его мнению, пропорции костей черепа и конечностей, форма черепа и присутствие рогов и ресцов являются наиболее важными признаками при построении филогенетических древ. Позднее T. Ringstrom (1924) указывал, что при определении систематической принадлежности носорогов целесообразно обращать внимание на форму черепа. В качестве примера он приводит случаи, когда внутри рода известны как брахицефальные, так и долихоцефальные типы черепов. Носорогов позднего кайнозоя Китая он относит к двум семействам: *Rhinocerotidae*, *Elasmotheriidae* и трем подсемействам: *Dicerorhininae*, *Teleocerinae*, *Diceratheriinae*.

W. D. Matthew (1931), рассматривая возможные филогенетические связи носорогов сем. *Rhinocerotidae*, развитие зубной системы, высоту коронок и наличие рога, делит их на 3 подсемейства: *Valuchitheriinae*, *Diceratheriinae* и *Rhinocerotinae*. Однако такая систематизация объединяет значительно отдаленных по морфологическим особенностям групп носорогообразных.

Обобщая известные данные, Е. И. Беляева с соавт. (1962) делили сем. *Rhinocerotidae* на 7 подсемейств: *Caenopinae*, *Rhinocerotinae*, *Allaceropinae*, *Aceratheriinae*, *Teleoceratinae*, *Dicerorhininae*, *Elasmotheriinae*.

L. B. Radinsky (1967, 1969) же носорогов *Allacerops* рассматривает в рамках сем. *Hyracodontidae*. Хотя А. А. Борисяком (1918) приведено подробное сопоставление этих носорогов с "настоящими носорогами", мнение L. B. Radinsky заслуживает внимания и требует тщательного изучения.

В результате ревизии носорогов сем. *Rhinocerotidae* K. Heissig (1972) делит их на 3 подсемейства: *Rhinocerotinae*, *Aceratheriinae*, *Diceratheriinae*. К первому подсемейству он относит трибы *Rhinocerotini*, *Elasmotheriini*, ко второму — *Aceratheriini* и *Teleoceratini* и к третьему — *Caenopini* и *Diceratherini*. Подобного систематического деления придерживаются и некоторые другие исследователи (Groves, 1983; Prothero, 1986). С. P. Groves (1983), в основном принимая выводы K. Heissig (1972, 1974), подсемейство *Rhinocerotinae* делит на 3 трибы: *Elasmotherini*, *Dicerotini*, *Rhinocerotini*. Последняя делится на 4 трибы: *Lartetotheriina*, *Rhinocerotina*, *Dicerorhinina*. D. R. Prothero (1986) на основании ряда общих признаков (короткий базилариум, уменьшенные сагитальные гребни, предчелюстная кость и т. д.) в составе сем. *Rhinocerotidae* рассматривает следующие группы носорогов: мейоцератины, ацератерины, телеоцератины, риноцеротины. По филогении трибы *Rhinocerotini* он полностью придерживается мнения С. P. Groves (1983). Однако некоторые факты свидетельствуют о том, что вышеперечисленные систематические деления не вполне обоснованы. Эласмотериины — своеобразные животные, сильно отличающиеся по строению черепа и зубов от других носорогов, в связи с чем их самостоятельность в рамках подсемейства не вызывает сомнений. Несмотря на то, что ацератерины и телеоцератины филогенетически считаются очень близкими, различия между ними существенны (парастильные гребни у последнего

широкие и не соединяются в середине, как у ацератерии, кроме того, у некоторых имеются небольшие шероховатости на конце носовых костей, внутренние выстулы верхних коренных зубов развиты лучше, передняя часть симфиза нижней челюсти сильно расширена, дистальные отделы конечностей укорочены и т.д.). Сходства двух групп носорогов, на наш взгляд, незначительны и не позволяют нам объединить их в одно подсемейство. Большинство двурогих носорогов (за некоторым исключением их предковых форм) в настоящее время рассматривают как представителей подсемейства *Dicerorhininae*, в связи с чем нет смысла изменять их название на *Diceratheriinae*, хотя последние были известны раньше и принимались как отдельное подсемейство (Ringstrom, 1924).

C. Guerin (1980) на основании исследований позднемiocеновых носорогов Западной Европы и ныне существующих в семейство *Rhinocerotidae* включает 6 подсемейств: *Aceratheriinae*, *Teleoceratinae*, *Dicerotinae*, *Dicerorhininae*, *Rhinocerotinae*, *Elasmotheriinae*. Его систематика, как и систематика, предложенная Е.И. Боллевым, более убедительна и вполне применима, хотя и с некоторыми уточнениями: 1) носороги подсемейства *Dicerotinae* (в основном современные *Diceros bicornis* и *Ceratotherium simum*) по морфологическим особенностям не выходят за пределы представителей подсемейства *Dicerorhininae* и выделять их в самостоятельное подсемейство не обосновано; 2) представители носорогов подсемейства *Caenopinae* в основном были распространены в позднем эоцене - раннем плиоцене Северной Америки. Однако их систематическое положение требует дополнительного изучения.

Более достоверно решать вопросы филогенетических связей можно лишь на основании новых, более полных находок позднемiocеновых и раннеэоценовых носорогов. Сравнительный анализ ранних и более поздних форм этих животных (с учетом условий обитания) свидетельствует о следующих основных направлениях их развития: на определенных этапах эволюции и наряду с увеличением размеров животных происходит образование рогов на носовых и лобных костях в связи

с разнообразностью и твердостью кормов, усиливались моляризация и гипсодонтность верхних коренных зубов, кроме того, эмалевые складки на них становились более сложными; увеличивалась площадь жевательной поверхности внутренних образований (кроше, антекроше, криста, протокой и др.); за счет адаптации к более сухим ландшафтно-климатическим условиям укорачивались и уменьшались боковые и соответственно увеличивались средние пальцы.

Наиболее древними представителями сем. *Rhinocerotidae* являются члены подсемейства *Caenopinae*. В неогене были типичны представители подсемейств: *Aceratheriinae* Dollo, 1885; *Teleoceratinae* Hay, 1902; *Dicerorhininae* Simpson, 1945; *Elasmotheriinae* Dollo, 1885, каждое из которых представляет собой самостоятельную ветвь носорогов. По размерам носовых костей Е.И. Боллевым (1960) разделяет азиатских носорогов на две группы: с длинными носовыми костями - *A. abeli*, *A. aralense*, *A. depereti* и с короткими - *A. goniense*. Кроме того, нижеприведенные признаки она считает характерными для эволюционно продвинутых форм: парietальные гребни (*crista parietalis*) у олигоценового *A. aralense* сравнительно широкие, у миоценовых *A. depereti* и *A. goniense* они сзади соединяются и образуют узкий сагиттальный гребень (*crista sagittalis*); шероховатости над орбитальными буграми у последних уменьшаются, моляризация зубов миоценовых форм, как и их внутренние образования, выражена лучше, чем у олигоценового. Из ацератерии из верхнеолигоценовых-нижнемиоценовых отложений Казахстана описан *A. aralense*, из нижнемиоценовых - *A. depereti*, а из средне-верхнемиоценовых - *A. goniense*. Среди этих носорогов следует отметить *A. aralense* и *A. depereti*, характеризующиеся рядом общих признаков: носовые кости длинные и узкие, носовые вырезы глубокие, лобные кости ромбической формы, что, вероятно, отражает их близкое родство, т.е. они образуют единую филогенетическую линию, тесно связанную с некоторыми европейскими видами. Так, раннемиоценовый западноевропейский *A. platiodon* отличается от одновозрастного

A. depereti из Кушук широкой площадкой между теменными гребнями и глубокой выемкой затылочного гребня. В то же время эти признаки характерны и для олигоценового *A. aralense* из Акселе. Среднемиоценовый западноевропейский *A. tetradactylum* имеет сходные морфологические признаки, характерные для раннемиоценового казахстанского *A. depereti*. Возможно, некоторые европейские виды, мигрировавшие из Центральной Азии, сохранили ряд признаков предковых форм. Это можно проследить в линиях *A. aralense* - *A. platyodon* и *A. depereti* - *A. tetradactylum*. Следовательно, носороги - ацератерины в конце палеогена и начале неогена неоднократно мигрировали из Центральной Азии в Европу. При изучении позднемиоценового азиатского носорога *Chilotherium anderssoni* также заметно некоторое сходство с *Ch. sarmaticum*, известным из сарматских отложений Украины. Предположения о миграции некоторых азиатских видов носорогов в Европу отмечались ранее (Antunes, Ginsburg, 1983).

Подсемейство *Teleoceratinae* образует одну из боковых ветвей "настоящих" носорогов, которая отделилась, по-видимому, от "основного ствола" в конце олигоцена. У этих носорогов дистальные отделы конечностей значительно укорочены и поэтому их называют коротконогими. Телеосератины имели сравнительно широкие зубы с крупными кроше и антекроше, иногда с кистой и с хорошо выраженным протоконом. Верхние резцы в некоторых отсутствовали, а нижние (1₂) были крупными и расходились в стороны. Развитие этих носорогов происходило параллельно с ацератериями, но только в других, более влажных, прибрежных биотопах, что отразилось на их общей морфологии. Самая ранняя их форма - аprotodon, известная по фрагментам нижних челюстей из олигоценовых отложений Белуджистана и Казахстана, по-видимому, является предшественником широко распространенных в неогене Евразии носорогов рода *Chilotherium*. По имеющимся в коллекциях костям сходство этих двух носорогов настолько велико, что рассматривать их в качестве представителей разных родов очень трудно. Для решения их филогенетических взаимоотношений необходим

дополнительный материал по носорогам рода *Aprotodon*. У *Brachypotherium* и *Teleoceras* симфиз нижней челюсти сравнительно уже, чем у хилотериед, кроше, антекроше и креста на зубах развиты слабее, а парастильная складка выражена лучше. Таким образом, носороги рода *Chilotherium* были более специализированными формами. Некоторые исследователи (Heissig, 1972; Цискаришвили, 1987) относят хилотерия к ацератериям, однако ряд особенностей (широкие парастильные гребни, развитие внутренних выступов верхних коренных, расширение переднего отдела симфиза, короткие дистальные отделы конечностей и т.д.) показывает, что они ближе к телеосератинам. К этому подсемейству относится и раннеплиоценовый американский *Teleoceras fossiger* с непропорционально короткими, массивными конечностями и мало возвышающимся над землей туловищем, по внешности напоминающий больше бегемота, чем носорога. T. Ringstrom (1924) отмечал, что *T. fossiger* - крайне специализированная форма, обособленная от типичных носорогов. Хотя каждый из указанных родов характеризуется определенными признаками, во многом они сходны между собой и филогенетически являются близкородственными в пределах подсемейства, что можно объяснить их адаптацией к прибрежным, пойменным участкам рек и озер. Возможно, определенную часть времени они проводили в мелких водоемах, подобно современным бегемотам.

Представители подсемейства *Dicerorhininae* были широко распространены главным образом во второй половине неогена - антропогене, некоторые же виды дожили до настоящего времени. Вопросы, касающиеся их филогении, до сих пор слабо изучены. На основании новых данных большинство ранее выделенных видов носорогов рода *Rhinoceros* сведено в синонимы и описано как представители р. *Dicerorhinus* (Borissiak, 1938; Feifer, 1964; Kahke, 1965; Векуа, 1972). Самая ранняя палеоолигоценовая форма этих носорогов - *Dicerorhinus (=Rhinoceros) tagicus* (Rom.) имеет больше отличий от дicerоринов, чем сходства, и поэтому вслед за предыдущими

исследователями (Antunes, Ginsburg, 1983) мы считаем, что ее, вероятно, следует относить к протацератериям (*Protaceratherium* Abel, 1910). Кроме того, среднемиоценовый *Dicerorhinus caucasicus* Boris., переведенный К. Heissig (1974) в новый род *Beliajevina* (Heissig, 1974) (подсемейство *Elasmotheriinae*) имеет ряд особенностей (Цискаришвили, 1987), которые вызывают сомнения в правильности отнесения его к эласмотериям.

Дикерорины – высоко специализированные носороги, приспособленные к обитанию в разнообразных ландшафтно-климатических условиях. Процесс моляризации коренных зубов у них привел к увеличению эмалевых складок, необходимых для пережевывания более сухой и твердой пищи. В первой половине миоцена их предки отделились, по-видимому, от ацератерии и приспособились к обитанию в более открытых, степных участках. Некоторые из них были приспособлены даже к жизни в холодном климате и имели волосяной покров *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1807.

Ряд характерных признаков (сравнительно слабая моляризация коренных зубов, короткие премоляры и т.д.) *Dicerorhinus kurmetiensis*, описанного из верхнемиоценовых отложений местонахождения Бота-Мойнак (Байшапов, 1983), позволяет считать его более примитивным представителем подсемейства.

Подсемейство *Elasmotheriinae* объединяет очень крупных, однорогих носорогов, которое составляет особую филогенетическую ветвь. Они резко отличаются от других носорогов крупными размерами, очень высокими гипсодонтными зубами с хорошо развитым цементом и сильно складчатой эмалью, куполообразным вздутием фронтальной части черепа.

Внутри трибы *Elasmotheriini* К. Heissig (1976) рассматривает филогенетический ряд: *Caementodon* Heissig, 1972 – *Beliajevina* Heissig, 1974 – *Elasmotherium* Fischer, 1808. По этому поводу Г.В. Цискаришвили (1987) справедливо отмечает некоторые противоречивые факты (например, у первого из них резцы

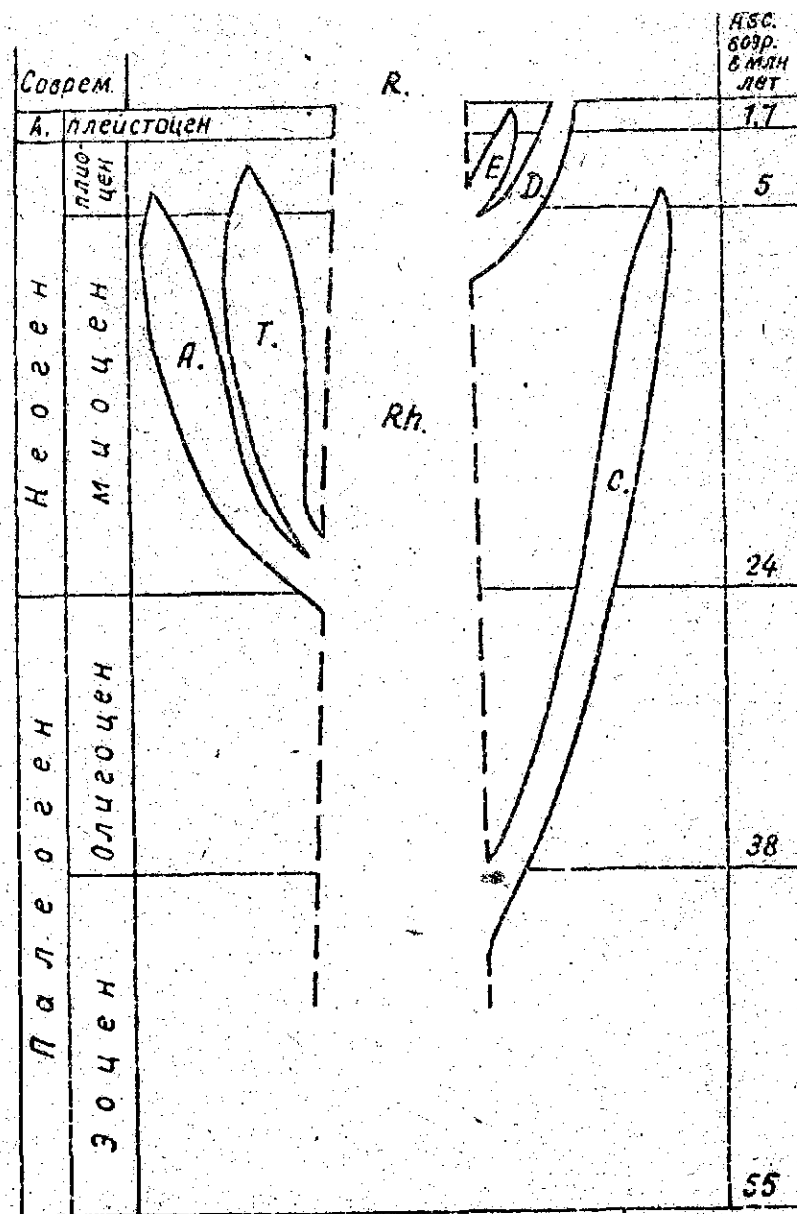


Рис.19. Схема филогенетического древа сем. Rhinocerotidae; Rh – Rhinocerotidae; C – Caeropininae; A – Aceratheriinae; T – Teleoceratinae; D – Dicerorhininae; E – Elasmotheriinae; R – Rhinocerotinae

сильно редуцированы, у второго — крупные, а у третьего — совсем отсутствуют). Другие авторы (Antunes, Ginsburg, 1983) *Caementodon* и *Beliajevina* отождествляют с родом *Hispanotherium*. На основании целого ряда признаков, прогрессирующих в ходе эволюционного развития (редукция резцов, образование куполообразного вздутия костей крыши черепа, развитие гипсолонтности зубов, увеличение на них эмалевых складок и т.д.) и учитывая, что находки их остатков происходят из постепенно сменяющих друг друга геологических слоев, этих носорогов можно рассматривать в такой последовательности: *Hispanotherium Crusafont Pairo*, 1948 — *Sinotherium Ringstrom*, 1922 — *Elasmotherium Fischer*, 1808.

Слабая гофрировка эмалевых складок коренных зубов и относительно меньшая площадь внутренних образований по сравнению с эласмотериями характеризуют *Sinotherium zaisanensis* (Байшацов, 1986) как переходную форму от видов, близких к дицероринам и эласмотериям. Если дицерорины не являются прямыми предками эласмотерии, то их происхождение от общих предков не вызывает сомнения.

Таким образом, исследование материала по неогеновым носорогам Казахстана и анализ ранее высказанных предположений по систематике сем. *Rhinocerotidae* показывают, что систематика Е.И.Беляевой с соавт. (1962) более всего соответствует современному представлению об их филогении, за исключением носорогов подсемейства *Allicerorinae*, вызывающих некоторые сомнения в том, что они относятся к семейству *Rhinocerotidae* (Radinsky, 1969). Более вероятные, на наш взгляд, филогенетические линии носорогов в рамках этого семейства приведены на рис.19.

5. НЕКОТОРЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СКЕЛЕТА НЕОГЕНОВЫХ НОСОРОГОВ И ИХ ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ СРЕДА ОБИТАНИЯ

Изучение ископаемых животных в морфофункциональном аспекте впервые было осуществлено В.О.Ковалевским (1948), который показал, что строение скелета связано с образом жизни. Подобные наблюдения над черепами и целыми скелетами различных млекопитающих проведены рядом авторов (Marinelli, 1924; Osborn, 1929; Громова, 1952; 1963; Трофимов, 1954; Касьяненко, 1959; Флеров, 1970; Гамбарян, 1972; Габуния, 1973; Короткевич, 1974а; Жегалло, 1978; Рашетов, 1979 и др.). Исследования в этом отношении носорогообразных проводили А.А.Борисяк (1918, 1954), Н.Ф.Ошборн (1923), Т.Рингстром (1924), Ф.Е.Зейнер (1926), Е.И.Беляева (1954), В.И.Громова (1959) и др.

Существование носорогов в различных ландшафтно-климатических условиях отразилось в строении костей разных их видов. Особенности строения костей скелета, характер строения зубов и другие признаки позволяют восстановить внешний облик, питание и поведение животных. Для более достоверной реконструкции адаптаций ископаемого животного необходимы и более полные материалы — скелеты, полные черепа или хорошо сохранившиеся основные диагностические элементы частей скелета.

Морфофункциональные особенности черепа

Носороги рода *Chilotherium* имели относительно крупный, удлинённый череп, без верхних резцов и с очень крупными двумя нижними резцами (I_2), направленными под углом 30° вверх и несколько наружу. Таким образом, при движении нижней челюсти вперед и вверх их острые верхне-внутренние углы оказываются режущими. При отрывании растительности или выкапывании корней резцы использовались, вероятно, следующим образом: при помощи верхних губ растение прижималось к верхней плоскости резца и движением головы вверх и направо подрезалось левым резцом, а затем таким же движением налево-правым. Для безрогого носорога с короткими конечностями и крупным бочкообразным туловищем эти резцы могли служить средством защиты от хищных зверей, а также турнирным оружием. Резким движением головы вперед и вверх он, возможно, наносил своими резцами смертельные раны любому животному.

Межрезцовые кости верхней челюсти короткие и тонкие, в середине образуют округлую небную щель (*fissura palatina*), а спереди загибаются внутрь. У самого основания кости (*incisivus superior*) хорошо развита шероховатость, куда, по-видимому, одним концом прикреплялись верхнерезцовые мышцы (*m. incisivus superior*), а другой их конец был соединен, очевидно, с хорошо развитым круговым мускулом рта. Особенно хорошо была развита верхняя губа, которая выполняла функцию верхних резцов, прижимая растение к верхней плоскости нижних резцов. Несомненно, губа была короткой и широкой, как у современных "белых" африканских носорогов *Ceratotherium simum*, а ее боковые края несколько вытянуты вниз, о чем свидетельствует вышесписанное положение пары нижних резцов (их направление и форма стертой поверхности), которое исключает возможность для верхних губ опускаться вниз в виде хоботка, как у *Diceros bicornis*. Передняя часть нижней челюсти значительно изгибается вверх и поэтому нижняя сторона морды спереди вместе с широким симфизом имела загнутую вверх лопатообразную форму. Подрезовая

часть имеет здесь две крупные бороздки, куда крепились нижнерезцовые мышцы (*m. incisivus inferior*). Они подтягивали среднюю часть нижней губы вверх. Боковые стороны верхней челюсти резко расширены с заметной шероховатостью для закрепления мощных опускателей верхней губы. Таким образом, у хилотерия губы, по-видимому, выглядели следующим образом: верхняя - широкая, по бокам вытянута вниз и назад, а нижняя - более длинная, в середине между резцами широкая и оттянута вверх, по бокам - назад и слабо вниз. Кроме того, в верхней и нижней челюстях у основания моляров можно заметить следы прикрепления довольно крупной щечной мышцы (*m. buccinator*), выполняющей основную функцию при продвижении пищи в полости рта. Е.И.Беляева (1954) предполагает, что в связи с длинным, спереди расширенным симфизом пища у носорогов рода *Aprotodon*, подобно современным бегемотам, сначала попадала в симфизный отдел, а затем продвигалась в рот. Передняя часть морды у хилотериев сверху была также более короткой и узкой, а снизу резко расширенной и загнутой несколько вверх. Такое своеобразное строение, несомненно, связано с характером питания (добыванием пищи), когда пища в определенном количестве сначала скапливается в симфизе, а затем при помощи симфизной мышцы перемещается к коренным зубам, где происходит процесс перетирания. В этом отношении несколько отличаются черепа у носорогов рода *Aceratherium*, у которых имеются верхние резцы, носовые кости длинные и часто загнуты вниз, симфиз нижней челюсти спереди не расширяется. Здесь мы видим равномерно суживающийся передний отдел морды. Нижние резцы некоторых видов *A. depereti*, *A. lemanense* острые, длинные и, вероятно, не полностью закрывались губами.

Подглазничное (*for. infraorbitale*) и подбородочное (*for. mentale*) отверстия у хилотериев, связывающие ротовую часть одноименными кровеносными и нервными сосудами, хорошо развиты.

Носовые кости хилотериев тонкие, спереди слабо загнуты вверх, носовой вырез высокий, ноздри, по-видимому, были

расположены высоко. Предорбитальная часть черепа спереди резко сужена, с боков сильно шероховата. Здесь, вероятно, были прикреплены довольно мощные боковая и поперечная мышцы (*m. lateralis transversus nasi*). Совместно с носогубным поднимателем (*m. levator nasolabialis*) они расширяют и поднимают ноздри. Последний связан с крупными лобными фасциями, расположенными на вогнутой поверхности лобной кости. Вогнутость этой кости у хилотерия отмечается еще в первых описаниях В.И. Крокоса (1917) и Т. Ringstrom (1924) как одна из отличительных признаков этого носорога. По поводу функционального значения вогнутости черепа сверху высказывались разные мнения. Так, на основании изучения черепа ископаемой свиньи (*microstonyx*) Б.А. Трофимов (1954) пришел к выводу, что вогнутость черепа связана с функцией клыков, которая усиливает амортизационную способность для смягчения толчков при рытье и предупреждения сотрясения мозга. Такое предположение, на наш взгляд, в основном применимо и к хилотериям. У них это связано с действием нижних резцов, причем основная сила давления на череп приходилась со стороны передневерхнего угла.

Хилотерий имел сильно развитую крыловую мышцу (*m. pterygoideus*), которая крепилась на крупной шероховатой поверхности крыловидной и небной костей. Медиальная часть ее заканчивалась в более вогнутой крыловой ямке нижней челюсти и обеспечивала основное движение последней вперед и вверх. Это связано с действием резцов. Латеральная часть этой мышцы соединена крупными мясистыми пучками с более утолщенным задним краем ветви нижней челюсти. У шератериев, особенно у *A. galatense* и некоторых антропогейовых носорогов, таких, как эласмотерии и шерстистые носороги (Беляева, 1954), места прикрепления мускулов, поднимающих нижнюю челюсть вверх, сравнительно слабее выражены, чем у хилотериев. У гигантских носорогов слабо выражена крыловая ямка и относительно менее загнуты задние края нижней челюсти по сравнению с хилотерием, которые связаны со слабо развитой крыловой мышцей.

Скуповая дуга хилотерия массивная, высокая, сзади широкая, спереди на уровне орбиты с небольшим медиальным изгибом. Здесь, по-видимому, крепилась довольно крупная скуловая мышца (*m. zygomaticus*), оттягивающая угол рта назад и вверх. Более прочная и широкая суставная поверхность нижней челюсти позволяет производить значительные боковые перемещения и сдерживает давление при действии нижней челюсти вперед. Работа челюстей хорошо прослеживается на жевательной поверхности зубов. Она состоит из 3-х основных фаз: смыкания челюстей, бокового движения (перетирание пищи) и размыкания челюстей (Butler, 1952a, b). В целом процесс повторяется по круговому движению челюстей: сначала в одну сторону, а затем в другую.

Наблюдение за жевательным процессом современного носорога (*D. bicornis*) и изучение характера стирания, а также измерения площадок окклюзии среднестертых зубов *Ch. oriovi* позволяют предположить многообразное движение челюстей. Во время первой фазы нижняя челюсть двигается несколько вправо и вверх, где металофид и гиполофид прижимаются латеральными краями к жевательной поверхности эктолофов верхних зубов (правый ряд). При этом параконид у нижних коренных соприкасается с метаконом верхних, протоконид — с заметалофной частью эктолофа до впередистоящего метастила и парастилем соответствующего зуба, а метаконид — с протоконулем, гипоконид — с параконном, а энтоконид — с мегаконупем. У P_2 металофид полностью закрывает жевательную поверхность P^1 и парастиль P^2 , а гиполофид — среднюю часть эктолофа (паракон) P^2 . Во время второй фазы нижняя челюсть перемещается медиально: сначала несколько вперед, затем назад по направлению к поперечным гребням верхних коренных. К концу этой фазы параконид нижних зубов оказывается на уровне задней долилки впередистоящего верхнего зуба, протоконид — на уровне протоконуля и метаконид — на уровне протокона, гипоконид соприкасается с внутренними образованиями (креста, кроше, антескроше) средней долилки, а энтоконид — с гипоконном. В третьей фазе нижняя челюсть двигается

вниз и свободно переносится вперед в прежнее положение. Затем этот процесс переносится на левый ряд или край верхних коренных и здесь вновь повторяется в том же порядке. Таким образом, полный цикл движения жевательного процесса состоит из 6 фаз (3 и 3), где круговое движение челюстей в основном происходит в вертикальном направлении, а в промежуточных фазах — в горизонтальном. На нижней челюсти особенно хорошо выделяются места прикрепления мощных жевательных мышц — *m.masseter* и *m.pterygoideum*, которые обеспечивали поднимающее вверх и перетирающее движения нижней челюсти.

Один из характерных признаков черепа хилотериев — строение лобно-теменных гребней. Спереди и сзади они широко расходятся друг от друга (наименьшая ширина в средней части — 45–75 мм), а сверху образуют плоскую площадку. Иногда посередине имеется продольно вытянутая бороздка (особенно у молодых особей). Основное значение широкого лобно-теменного (париетального) гребня заключается, по-видимому, в усилении затылочного гребня, а также в обеспечении большей прочности мозговой коробки (Marinelli, 1924; Орлов, 1947; Трофимов, 1954), которая рассеивает удары (тряски, возникающие в основном при питании) к наиболее отдаленным от центра точкам, где они амортизируются мышцами. Боковые края этого гребня острые, а ниже у височных костей — слабо вогнутые. Здесь располагались пучки толстой височной мышцы (*m.temporalis*). Мышечный отросток нижней челюсти, куда закреплялась вторая порция височной мышцы, маленький и, по-видимому, ее сдавливающее действие не было особенно сильным.

У носорогов рода *Aceratherium* лобно-теменные гребни узкие, в середине почти соединены между собой, как сагиттальный гребень у хищных зверей и лошадей. У носорогов рода *Dicerorhinus* они широкие, но слабо выражены, с округленными краями. У кабанов гребень очень широкий и хорошо выражен, сильно расширен затылочный отдел, который связан с развитием шейно-головных мышц, обеспечивающих резкие копательные движения головы.

Гребень затылочной кости у хилотерия очень широкий, с утолщенными шероховатыми краями, к которым крепились мощные пластыревидная (*m.splenius capitis*) и полуостистая (*m.semispinalis capitis*) мышцы, поднимающие голову вверх и поворачивающие ее в боковые стороны, а также оттягивающие лобную часть назад (при добывании пищи основное движение головы, вероятно, было вперед и вверх). Так как небольшое движение крупной, тяжелой головы сопровождалось сильным напряжением вышеуказанных мышц, они, очевидно, заканчивались несколькими сухожильными полосками на остистых отростках позвонков (начиная от 2-го шейного и кончая 2–4-мя грудными).

Высокий и широкий затылочный отдел черепа у хилотерия имеет большое функциональное значение, оттягивая затылочную часть назад. Высота затылочной кости, как правило, увеличивается у тех животных, которые при питании часто двигают голову вперед и вверх (*Chilotherium*, *Aceratherium* и некоторые свинообразные). При этом затылок действует как рычаг (рис. 20). Если условно обозначить: затылочный мышелок — А, затылочный гребень — В, а носовую часть черепа — С, то чем больше расстояние АВ (или относительно меньше расстояние ВС), тем легче поднять точку С вверх, упираясь на точку А, оттягивая угол АВС назад.

Для животных, у которых голова при питании двигается вниз и назад (например, гигантские носороги), характерен относительно низкий затылок. У них более крупные яремные отростки, к которым крепилась мощная и прямая латеральная мышца головы (*m.rectus capitis lateralis*).

У носорогов рода *Aceratherium* затылок высокий, а затылочный гребень, так же, как и симфиз нижней челюсти, значительно уже, чем у хилотерия.

Кроме того, ширина затылочного гребня хилотерия, по-видимому, связана с действием широко расставленных нижних резцов и обеспечивала хотя и небольшое, но резкое круговое движение головы. Существенное значение при этом имеет действие прямых дорсальных мышц головы (*m.rectus capitis dorsalis*), которые прикреплялись с одной сто-

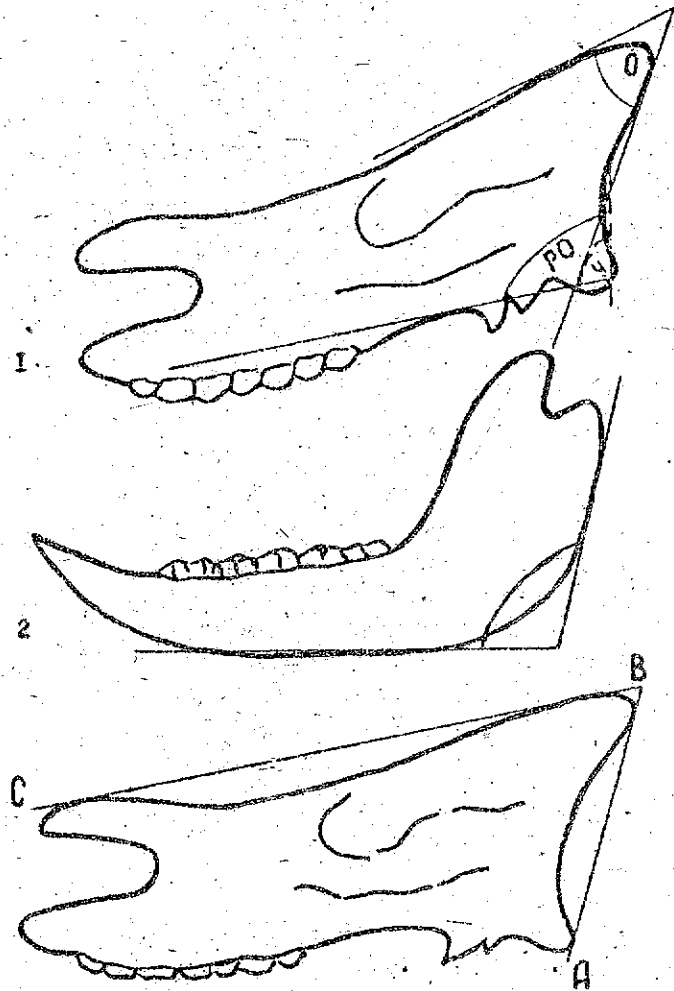


Рис. 20. Измерение угла наклона черепа по схеме Ф.Е. Зенитер (1936) (1). О - угол затылочного гребня; РО - угол между затылочной костью и небом; У - угол между вертикальной осью и небом. Измерение угла наклона челюсти по схеме Е.Д. Короткевич (1974). (2). Измерение относительной высоты затылочной кости (3) (описание см. в тексте)

роны, к сильно выступающей в центре чешуе затылочной кости (*squama occipitalis*), а с другой - к первому и второму шейным позвонкам. Такие движения помогают при режущих движениях внутреннего края резцов, а связки, соединяющие череп с позвонками, вполне способствуют этим движениям. Для прикрепления хорошо развитой канатиковой части выйной связки, помимо глубокой выйной ямки, вероятно, служил также и направленный назад клювообразный отросток. Он расположен на выемке между левой и правой половинами затылочного гребня и часто встречается у хилотерия.

Некоторые морфофункциональные особенности костей конечностей

Большой бугор плечевой кости у *Ch. orlovi* высокий, блоковый желоб глубокий, хорошо развит гребень большого бугра, где закрепились *m. supraspinatus* и *m. infraspinatus*, - разгибающие и отводящие в сторону плечевой сустав. Места прикрепления сгибателей: *m. teres maior et minor* слабые, а *m. deltoideus* хотя и выражены лучше, но находятся ближе к нижней части диафиза.

Высокое расположение верхнего конца *m. deltoideus* у эоценового тапироида *Lophialetes expeditus* В.Ю. Решетов (1979) считает одним из характерных адаптаций к быстрому бегу.

Более мощное сгибательно-разгибательное движение выражено в анатомии локтевого сустава (размах - от 60 до 120°). Здесь среднее положение сустава ближе к прямоугольному, поэтому плечевая кость, принимающая большую боковую нагрузку, утолщена и более прочна (хорошо развиты гребни, плотный и толстый надкостный слой и др.). Локтевая ямка широкая и глубокая, а локтевой бугор предплечья крупный и шероховатый. Он служил для прикрепления сильных разгибателей *m. anconeus* и *m. triceps brachii, caput mediale*. Эпифизы лучевой кости значительно утолщены и имеют хорошо развитую шероховатость там, где крепились сильные связки сустава. На передней стороне проксимального эпифиза имеется анадина, стенки которой

испещрены следами прикрепления очень мощной *m. biceps brachii*, сгибающей локтевой и разгибающей лучевой суставы. Здесь же на латеральной стороне заметны бугорки для разгибателей пальцев: *m. extensor digitalis communis et lateralis*. Передняя сторона пястных костей имеет сверху бугорчатые образования для *m. extensor carpi radialis*, а задняя сторона несет глубокие шероховатые выемки (особенно на нижнем конце), где закреплялись очень сильные связочные сухожилия и пучки мощных *m. flexor digitalis superficialis*. В связи с удаленностью друг от друга дистальных отделов метаподий у *Ch. orlovi* медиальные, боковые пальцы резко утолщены и имеют продольные наросты, к которым прикреплялись сильные межпальцевые связки. У хилотерия хорошо развиты сезамовидные кости и места прикрепления *m. flexor digitalis superficialis* на задней поверхности фаланги, которые, вероятно, связаны с большим наклоном относительно поверхности земли.

Большой вертел бедренной кости массивный и покрыт шероховатыми бороздками, откуда берут начало очень мощные пучки *m. glutaeus*, разгибающие тазобедренный сустав. Очень хорошо выражен задний гребень с медиальным изгибом для *m. glutaeus medius*, который образует здесь глубокую вертлужную впадину для *m. quadratus femoris*. Третий вертел широкий, с утолщенными, шероховатыми задними краями для *m. glutaeus superficialis*. По-видимому, также сильно были развиты и порции *m. biceps femoris*, четкие следы крепления которых имеются на коленной чашке, гребне большой берцовой кости и пяточном бугре. На дистальном отделе тазовой кости хорошо выражены места прикрепления *m. semimembranosus*, *m. adductor femoris*, *m. gastrocnemius* и *m. popliteus*. Последняя мышца в основном фиксирует и двигает коленный сустав, а также разгибает тазобедренный сустав. Передняя сторона коленной чашки сильно шероховатая с продольными бороздками для *m. rectus femoris*, сгибающей тазобедренный сустав и участвующей в разгибании коленного сустава. Шероховатый бугор (*tuberositas tibia*) большой берцовой кости

крупный и вытянут латерально, сюда одним концом прикреплялся сильный сгибатель заплюсневой сустава (*m. tibialis anterior*). На хорошо выраженном гребне — *crista tibia* прикреплялись *m. semitendinosus* и *m. biceps femoris*, участвующие в сгибании коленного сустава, разгибании тазобедренного и заплюсневой суставов. Суставные блоки таранной кости низкие, широкие и слабо скошены, что свидетельствует о небольшом размахе и некоторой "пассивности" движения в суставе. На внутренней и наружной сторонах пяточной кости имеются четкие бугорки и бороздки — следы сильных суставных связок. Пяточный бугор массивный и короткий, поэтому, хотя *m. triceps surae* хорошо развит, он не может способствовать сильному скакательному движению. На медиальной стороне, под головкой пяточного бугра заметны шероховатости с небольшими отверстиями для прикрепления поверхностного сгибателя пальцев.

Предполагаемая среда обитания неогеновых носорогов

T. Ringstrom (1924), описывая род *Chilotherium*, считал этих носорогов обитателями степных биотопов, аргументируя это развитием гипсодонтности зубов, положением резцов в нижней челюсти и удлинением средних пальцев относительно боковых. Е. Л. Кероткевич (1970) допускала, что такое предположение приемлемо только для наиболее поздних представителей рода. Ранние хилотерии (сармат), по ее данным, обитали в прибрежных песисто-болотистых биотопах, а гипсодонтность зубов у них могла развиваться в связи с перетиранием жесткой болотной растительности, состоящей из корневиш с частицами земли и песка. По мнению Е. И. Беляевой (1954, 1966), хилотерии, как и другие коротконогие носороги, обитали в пониженных влажных и болотистых местах. В. И. Ромова (1954) отмечала некоторые черты конвергенции в строении конечностей хилотериев и болотных носорогов (широкая лопатка, укороченные конечности, расширенность и малоподвижность кисти и стопы и др.).

Особенности строения скелета *Ch. orlovi* также свиде-

тельствуют о том, что это животное обитало в пониженных, прибрежных участках с обильной растительностью и, по-видимому, большую часть времени проводило в мелких водоемах. Возможно, это в какой-то мере служило их защите от хищных зверей. Более ранние виды хилотериев - *sarmaticum* (Короткевич, 1970) и *Ch. anderssoni* (Ringstrom, 1924) были небольших размеров, с относительно длинными и более высокими коронками зубов. Следующую стадию занимает более крупный мезотический *Ch. schlosseri* (Weber, 1904), а самым крупным, по-видимому, был понтический *Ch. orlovi*.

Таким образом, можно предположить, что носороги рода *Chilotherium* обитали в пониженных прибрежных участках (возможно, часто в мелких водоемах) и их основной пищей служили прибрежные, водные растения, а носороги рода *Aceratherium*, как считала Е.И.Беляева (1960), обитали, вероятно, в полуоткрытых, лесостепных биотопах и питались предположительно листвой деревьев и кустарников. Такие выводы основаны на следующих анатомических особенностях их скелетов.

1. Высокий и широкий затылочный гребень *Ch. orlovi* слабо отклонен назад, а среднее положение головы по схеме F.E.Zeuner (1936) несколько наклонено вниз (угол затылочного гребня - 80° , угол между затылочной костью и небом - 65° , угол, образуемый вертикальной осью и небом - 95°). Нижнечелюстной угол по схеме Е.Д.Короткевич (1974б) у него немного больше прямого ($100-110^{\circ}$). Это означает, что животное в основном держало голову вниз (см. рис. 20). Находясь в пониженных, болотистых местах или водоемах, хилотерий питался обильными прибрежными растениями и поэтому ему не было необходимости сильно наклонять голову вниз. Этому способствовали короткие конечности. Например, у гигантских носорогов, которые объедали листья деревьев, нижнечелюстной угол всегда острый, а у форм, питающихся низкими стелющимися растениями (современный африканский носорог *Ceratotherium simum*), - тупой. Среднее положение головы последних сильно наклонное (угол затылочного гребня - 64° , угол между затылочной костью и небом - 88° ,

угол, образуемый вертикальной осью и небом - $110,5^{\circ}$).

Е.И.Беляева (1954) отмечает у *A. aralense* среднее положение головы, близкое к горизонтальному. Исследование черепа *A. depereti* показало в основном такое же горизонтальное положение головы, как и у современных южноазиатских носорогов (*R. unicornis* и *R. sondaicus*), питающихся главным образом веточным кормом. Угол затылочного гребня *A. depereti* - $85-90^{\circ}$, угол между затылочной костью и небом - около 60° , угол, образуемый вертикальной осью и небом - 85° , нижнечелюстной угол - $75-80^{\circ}$.

2. Судя по строению зубов и особенностям симфиза нижней челюсти, можно сделать вывод, что хилотерий - одна из групп узкоспециализированных носорогов. Их основная пища состояла из сочных, но довольно жестких кормов, в состав которых, возможно, входили различные водоросли, осока, камыш, рогоз, корневища и опавшие плоды растений. Об этом свидетельствуют утолщение внутренних образований на зубах, развитие эмалевых складок (протокон хорошо выражен, лучше развиты антекроше и кроше, иногда встречается криста), усиливающих перетирающую способность зуба и замедляющих его стирание, а также развитие у некоторых видов гипсодонтности (*Ch. sarmaticum*, *Ch. anderssoni*). Расширенный спереди совкообразный симфиз, с направленными вверх и вперед (несколько нзужу) крупными, сверху плоскими и на конце острыми резцами также может рассматриваться в качестве приспособленности к питанию прибрежными и водными растениями.

Зубы ацератериев имеют более упрощенное строение: протокон отсутствует или слабо развит, гипокон не выражен, криста также отсутствует, парастий сравнительно небольшой, внутренняя и задняя долилки часто открытые, на M_2 и M_3 гипоконид иногда отделен от металофида, симфиз узкий, имеет пару режущих резцов.

Примерно такое же строение зубов имеют гигантские носороги, питавшиеся исключительно листьями и ветками деревьев. У последних зубы сравнительно менее молярнозаны, переднекоренные относительно короткие, металоф ма-

ленький, а протолоф длинный и иногда медиально перегораживает внутреннюю долинку.

Зубы носорогов-дicerorhinus крупнее, чем у ацератериев, с высокой короной, длинными парастильями, четкими парастильными складками, ветвистыми краями кроше и хорошо выраженными кристами. Такой характер строения свидетельствует о грубых кормах, вероятно, состоящих из периодически высыхающих жестких трав.

Очень своеобразные зубы у носорога - синотерия, отличающиеся крупными размерами, большей гипсодонтичностью, хорошо развитым цементом и сложностью эмалевых складок. Такое строение зубов является особенностью сильно специализированных животных, которые питаются жесткими растениями. По-видимому, основной пищей их были жесткие травянистые растения.

3. Сильное укорочение дистальных отделов конечностей и бочонкообразное туловище (как у бегемотов) хилотерия свидетельствуют о том, что они не были приспособлены к долгому и быстрому хождению по твердой почве в поисках пищи или к спасению бегством от хищных зверей. Доказательством этому могут служить и их относительно короткие нижние отделы конечностей. Отношение длины лучевой кости к плечевой у *Ch. orlovi* - 85,0%, *mtc III* к плечевой - 38,1%, большой берцовой кости к бедренной - 70,3%, *mtt III* к бедренной - 25,9%. У более подвижных носорогов (*A. depereti*) дистальные отделы конечностей относительно длинные. Отношение длины лучевой кости к плечевой составляет у них 94,2%, *mtc III* к плечевой - 46,1%, большой берцовой к бедренной - 79,3%, *mtt III* к бедренной - 34,6%. Более короткие проксимальные отделы конечностей, служащие рычагом, увеличивают изгибы в суставах и улучшают движение, следовательно, ацератерий более адаптирован к бегу, чем хилотерий. У последнего отмечен небольшой размах сгибательно-разгибательных движений в суставах. Изучение костей конечностей *Ch. orlovi* показало, что в плечевом суставе этот размах равен 20° , в локтевом - около 60° , в коленном и плюсневом - примерно одинаково (по 30°).

Фаланги пальцев павлодарского хилотерия были направлены к поверхности земли под более острым углом (до 30°), чем у кушукского ацератерия ($50-60^{\circ}$). Острый угол фаланг пальцев к поверхности земли у первого свидетельствует о передвижении животного по более мягкой почве.

4. По расположению фасеток на центральных костях и их размерам можно предположить, что у хилотерия (*Ch. orlovi*) тяжесть тела распределена на все три пальца более равномерно, чем у носорогов рода "ацератериум" (для сравнения использованы хорошо сохранившиеся в естественном сочленении центральные кости *Aceratherium cf. gobiense* из Караганды). Фасетка для сочленения *os magnum* на ладьевидной кости запястья хилотерия по сравнению с таковой у ацератерия небольшая, а для *os trapezoideum* - более крупная. Последняя переносит тяжесть тела более равномерно на *mtc II* через трапециевидную кость. Нижняя сторона полулунной кости хилотерия имеет очень крупную, широкую (ширина - 28 мм, длина - 30 мм) фасетку для *os lunatum*. С фасеткой для *os magnum* она составляет угол в 125° . У ацератерия ее размеры не превышают 21 и 28 мм, а соответствующий угол равен 115° . Большая кость запястья у ацератерия значительно выше, чем у хилотерия. Выступ для сочленения с *os lunatum* тонкий, длинный, суставная поверхность у него с более загнутыми краями, фасетка для *os unciniforme* более вытянута. Характер верхних суставных поверхностей большой кости запястья у ацератерия демонстрирует передачу большей тяжести тела со стороны проксимального ряда запястья. Передний край нижней суставной поверхности для *mtc III* в середине четко выдается вниз, что обеспечивает более устойчивое сочленение этих костей.

Крючковатая кость, передающая тяжесть тела непосредственно на *mtc IX*, у хилотерия крупнее, чем у ацератерия. У первого суставные поверхности широкие, фасетка для *os lunatum* (через которую тяжесть тела передается к боковому пальцу) хорошо выражена и расположена под углом 130° к верхней суставной площадке для *os triquetrum*. У ацератерия фасетка для *os lunatum* маленькая и распо-

жена более вертикально, поэтому вышеназванный угол не превышает 120° .

Фасетка для *os suboideum* таранной кости у хилотерия сравнительно крупная, широкая, особенно передняя часть, у ацератерия — небольшая, узкая, показывающая незначительную передачу тяжести на *mtt* IV через кубовидную кость. Кроме того, у последнего замечается большая скошенность по диагонали (к передненаружному углу) как верхних блоков астрагала, так и нижней суставной поверхности для *os scaphoideum tarsi*, которые определяют размах сгибательно-разгибательных движений.

На ладьевидной кости заплюсны верхняя суставная поверхность для астрагала у хилотерия более плоская и со значительно слабее вытянутыми вниз боковыми краями, чем у ацератерия, что указывает на меньшую устойчивость и небольшую подвижность сустава первого. Фасетка для *supeliforme-3* на переднеанутреннем крае загибается вверх и образует еще одну большую фасетку для *os suboideum*. У ацератерия эта фасетка часто отсутствует. Задняя фасетка для этой же кости у хилотерия более наклонена ($115-120^{\circ}$ к нижней суставной поверхности) и заметно упирается на кубовидную кость. Этим достигается рассеивание тяжести тела от центральной части стопы к бокам. У ацератерия эти фасетки составляют прямой угол ($90-100^{\circ}$) и служат, по-видимому, только для сочленения с кубовидной костью.

Нижняя суставная поверхность третьей клиновидной кости хилотерия на переднеанутреннем крае соединена под углом 120° с более крупной фасеткой для *mtt* II, при этом суставная поверхность несколько упирается на вторую плюсневидную кость. У ацератерия фасетка для *mtt* II меньше и расположена под углом $100-110^{\circ}$ к нижней суставной поверхности. Определенная часть тяжести тела на боковые пальцы в этом случае передается через кубовидную и вторую клиновидную кости.

Почти на всех костях запястья и заплюсны у хилотерия лучше выражены шероховатости для прикрепления очень сильной связки, ограничивающей боковые движения и предохраняющей вывихи более плоских, неустойчивых суставов.

5. У *Ch. orlovi* ширина верхнего эпифиза *mtc* II составляет в среднем 75,8% от *mtc* III при длине 85,7%, *mtc* IV — соответственно 68,9 и 80,7%, у *Ch. schlosseri* соответствующие индексы несколько меньше: *mtc* II — 70,1 и 84,2%; *mtc* IV — 66,6 и 75,1%, у *Ch. anderssoni*: *mtc* II — 71,1 и 86,7%, *mtc* IV — 61,5 и 71,0%.

Таким образом, у первого носорога боковые пальцы относительно широкие и длинные, что позволяет предполагать, что он обитал на участках с мягким почвенным покровом.

Носороги рода *Aceratherium* отличаются от хилотерия более широкими верхними эпифизами центральных пястных костей, чем боковых (*A. depereti* из Кушук *mtc* II составляет 60% от *mtc* III, *mtc* IV — 56,0% от *mtc* III; у *Aceratherium cf. gobiense* из Караганды эти значения равны 60,7 и 53,5%). Боковые метаподии у них более прямые и значительно прижаты к центральным, менее расставлены фаланги пальцев. Все это характерно для животных, передвигающихся по твердому субстрату и способных к быстрой ходьбе или бегу.

Таким образом, относительно сильное укорочение дистальных отделов конечностей, расположение фаланг пальцев по отношению к поверхности земли под острым углом указывают на обитание хилотериев в пониженных, прибрежных участках с мягким грунтом. Слабый наклон головы вниз, длинный, спереди сильно расширенный симфиз нижней челюсти и сравнительно хорошо развитые внутренние образования верхних коренных зубов свидетельствуют о своеобразном способе добывания пищи и питания сочными, но в какой-то мере жесткими (подземные части растений), прибрежными и водными растениями.

У носорогов рода *Aceratherium* положение головы ближе к горизонтальному, относительно длинные дистальные отделы конечностей, передача основной тяжести тела через центральные кости больше к среднему пальцу, расположение фаланг пальцев почти под прямым углом к поверхности земли. Все эти признаки позволяют предположить,

что эти носороги придерживались лесостепных участков и питались в основном листвой и побегами кустарниковых растений.

Увеличение гипсодонтности и площади внутренних образований верхних коренных зубов у носорогов рода *Dicerorhinus* указывают на питание более жесткими травянистыми растениями в лесостепных зонах.

Носороги рода *Sinotherium*, по-видимому, обитали на более открытых степных участках и в основном питались жесткими степными растениями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неогеновые носороги сем. *Rhinocerotidae* на территории Казахстана в настоящее время представлены 13 видами, объединенными в 5 родов и 4 подсемейства. Их остатки обнаружены в 24-х местонахождениях, из них в 4-х известны носороги рода *Chilotherium*, в 7 - *Aceratherium*, в 4-х - *Dicerorhinus*, в 3-х - *Sinotherium* и в 1-м - *Brachypotherium*.

Судя по морфологическим особенностям скелета, носороги были адаптированы к различным ландшафтно-климатическим условиям. Так, носороги рода *Aceratherium*, существовавшие с позднего олигоцена до раннего плиоцена, обитали в условиях достаточно теплого климата, значительной зазеленности и питались веточным кормом; носороги рода *Chilotherium*, жившие с позднего миоцена до позднего плиоцена, обитали в пониженных прибрежных биотопах, основной пищей которых служили прибрежные, водные растения; носороги рода *Dicerorhinus*, представители которых дожили до настоящего времени, известны с позднего миоцена. Для них характерны лесостепные участки с обилием травянистых растений, которыми питались эти животные, и, наконец, носороги рода *Sinotherium*, существовавшие с позднего миоцена по средний плиоцен, населяли более открытые степные площади, в пищу употребляли в основном травы и, возможно, подземные части растений.

У олигоценового казахстанского *Aceratherium aralense* и раннемиоценового европейского *A. platyodon*, с одной стороны, и у раннемиоценового казахстанского *A. depereti*

Система		К е о г е н			Восточная Палеарктика			Западная Палеарктика
		М и о ц е н		П л и о ц е н	Казахстан	Монголия	Китай	Европа
		ранний	средний	поздний	ранний	средний	поздний	
<i>A. depereti</i>		<i>A. gobiense</i>			<i>S. zaisanensis</i>			
<i>Baurellanense</i> var. <i>gailiti</i>		<i>Ch. anderssoni</i> <i>Ch. cf. orlovi</i>			<i>Chilotherium</i> sp.			
		<i>D. kurmetiensis</i>			<i>D. orientalis</i>			
<i>G. mongoliense</i>		<i>Ch. wimani</i> , <i>Ch. habereri</i>						
<i>A. gobiense</i> <i>Be. borissiakii</i>		<i>Sinotherium</i> sp.						
		<i>Ch. anderssoni</i> , <i>Ch. habereri</i> , <i>Ch. wimani</i> , <i>Ch. gracile</i> , <i>Ch. plangi</i> , <i>Sinos</i>						
		<i>Gracile</i> <i>A. hipparionum</i> , <i>S. lagrelii</i>						
<i>A. platyodon</i>		<i>A. tetradaetylum</i>						
		<i>A. zernovi</i> , <i>A. belaevae</i>						
<i>D. caucasicus</i> <i>B. brachypus</i>		<i>Ch. sarmaticum</i> <i>Ch. schlosseri</i>			<i>D. orientalis</i>			

Рис. 21. Схема стратиграфического распространения некоторых неогеновых носорогов Палеарктики: А - *Aceratherium*; В - *Brachypotherium*; Ch - *Chilotherium*; S - *Sinotherium*; D - *Dicerorhinus*; Be - *Begerttherium*; G - *Gobitherium*; P - *Plesiaceratherium*

и среднемиоценового европейского *A. tetradactylum*, с другой, имеется ряд общих признаков строения черепа. Не исключено, что мигрировавшие в Европу в разное время азиатские ацератерии принадлежат к разным филогенетическим ветвям, а их европейские потомки сохранили некоторые черты предковых форм. Общие особенности отмечены и у позднемиоценовых форм хилотериев - *Ch. anderssoni* (Казахстан, Киргизия, Китай) и *Ch. sarmaticum* (Украина).

Ископаемые остатки носорогов могут быть использованы для биостратиграфического расчленения континентальных отложений Казахстана. Так, для раннего миоцена Казахстана характерен *A. depereti*. Унаследовав от предковых форм (*A. aralense*) основные черты строения зубной системы, он приобрел ряд прогрессивных признаков: большая моляризация переднекоренных зубов и лучшее развитие на них внутренних выступов протолофов и металофов. В позднем миоцене Казахстана отмечен большое родовое и видовое разнообразие носорогов. Например, *A. gobiense*, описанный из местонахождения Малый Калкаман, и *Ch. anderssoni*, *D. kurmetiensis* из Бота-Мойнака, по уровню эволюционного развития соответствуют сарматским формам. *Ch. orlovi* характеризует послемэотический (понт) возрастной интервал. Из среднеплиоценовых отложений Калмакпая, Зайсанской впадины описан *S. zaisanensis* - самая поздняя форма этого рода (рис. 21).

ЛИТЕРАТУРА

Абдрахманова Л.Т. Палеогеновые и неогеновые жвачные на территории Казахстана: Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Алма-Ата, 1973. 25 с.

Абдрахманова Л.Т. Ископаемые позвоночные Карабастуза // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1974. Т.6. С.82-83.

Абдрахманова Л.Т. Неогеновые жвачные Тулыксай // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1977. Т.7. С.49-61.

Автократов И.А. Курс анатомии сельскохозяйственных животных. М.; Л., 1928. 232 с.

Акаевский А.И. Анатомия домашних животных. М., 1962. 282 с.

Алексеев А.К. Фауна позвоночных д.Ново-Елизаветовки. Одесса, 1915. 315 с.

Аубекеров Б.Ж., Чалыхьян Е.В. Кайнозой зоны канала Иртыш-Караганда. Алма-Ата, 1974. 107 с.

Бажанов В.С. Обзор истории фауны наземных позвоночных Казахстана // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1955. Т.1. С.5-13.

Бажанов В.С. Время появления гиппарионов в пределах Казахстана // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т.3. С.3-10.

Бажанов В.С., Пигулевский Н.А. О некоторых особенностях и возрасте третичных черепах *Testudo kegenica* Кёнов. // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1955. Т.1. С.87-94.

Бажанов В.С., Костенко Н.Н. Схема стратиграфии третичных отложений юго-востока Казахстана и севера Киргизии в свете палеонтологических данных // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1958. Т.2. С.5-16.

Бажанов В.С., Костенко Н.Н. Атлас руководящих форм млекопитающих антропогена Казахстана. Алма-Ата, 1962. 110 с.

Бажанов В.С., Костенко Н.Н. Корреляция отложений кайнозоя Казахстана и Индии по фауне млекопитающих // Мат-лы к XXII Межгеол.конгр. Алма-Ата, 1964. С.82-96.

Байшашов Б.У. Находки костей ископаемого неогенового носорога из Актюбинской области // Изв. АН КазССР. Серия биол. 1976. № 6. С.29-35.

Байшашов Б.У. Новые находки носорога рода *Chilotherium* из Тургайской области // Мезо-кайнозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана. Алма-Ата, 1977. Т.7. С.62-74.

Байшашов Б.У. Новый вид носорога рода *Chilotherium* из Павлодара // Фауна позвоночных и флора мезозоя и кайнозоя северо-востока и юга Казахстана. Алма-Ата, 1982. Т.8. С.72-83.

Байшашов Б.У. Новый носорог из неогена Казахстана // Палеонтол. журн. 1983. № 1. С.131-135.

Байшашов Б.У. Новый вид синотерия из плиоцена Казахстана // Палеонтол. журн. 1986. № 4. С.83-88.

Байшашов Б.У. Этапы развития неогеновых носорогов Казахстана // Межрегиональное сопоставление мезозой-кайнозойских фаун и флор Казахстана. Алма-Ата, 1988. Т.10. С.74-82.

Беляева Е.И. Новые материалы по третичным носорогообразным Казахстана // Третичные млекопитающие. М., 1954. Т.47, вып. 2. С.24-54.

Беляева Е.И. Об ацератериях Монголии // Третичные млекопитающие. М., 1960. Т.77, вып. 4. С.108-127.

Беляева Е.И. К истории носорогов СССР // Всесоюз. совещ. по палеонтол. млекопитающим кайнозоя: (Тез. докл.). Тбилиси, 1966. С.23.

Беляева Е.И. К вопросу о географическом и стратиграфическом распрсе ранении синотерия (Mammalia, Rhinocerotidae) // Ископаемая фауна и флора Монголии. М., 1975. Вып. 2. С.54-60.

Беляева Е.И. и др. Непарнопалые // Основы палеонтологии. М., 1962. С.286-337.

Бирюков М.Д., Воскобойников М.Е., Савинов П.Ф. К стратиграфии неогена Казахстана // Изв. АН КазССР. Серия геол. 1968, № 2. С.48-52.

Бобоедова А.А., Сахаров В.А. Тургайский прогиб // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М., 1986. Т.2. С.29-39.

Борисов Б.А. Стратиграфия верхнего мела и палеоген-неогена Зайсанской впадины // Материалы по геологии и полезным ископаемым Алтая и Казахстана: Тр. ВСЕГЕИ. Новая серия. Л., 1963. Т.94. С.11-75.

Борисяк А.А. Остеология *Epiaceratherium turgaicum* sp.nov. Петроград, 1918. 82 с.

Борисяк А.А. О новом мастодонте из нижнемиоценовых отложений Казахстана // Докл. АН СССР. 1933. № 1. С.34-36.

Борисяк А.А. *Aceratherium aralense nov.sp.* // Докл. АН СССР. 1944. № 1. С.30-32.

Борисяк А.А. О древнейшем ацератерии из Казахстана // Третичные млекопитающие. М., 1954. Т.47, вып. 2. С.5-23.

Борисяк А.А., Беляева Е.И. Местонахождения третичных наземных млекопитающих на территории СССР // Тр. ПИН АН СССР. 1948, Т.15, вып. 3. С.5-115.

Боярунас М.В. К геологии Тургайского района Казахстана // Тр. ПИН АН СССР. 1936. Т.5. С.243-260.

Вангенгейм Э.А., Жегалло В.И., Зажигин В.С. Этапы развития фауны млекопитающих позднего неогена и начала антропогена в Северной Азии // Геология и геофизика. Новосибирск, 1972. № 6. С.58-65.

Венус Б.Г., Верзилин Н.Н., Кянсел-Ромашкина Н.П. и др. Палеолимнология Зайсана. Л., 1980. 184 с.

Воробейчик А.А. Остатки млекопитающих из отложений

Аральской свиты на р.Аягуз // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1958. Т.2. С.28-33.

Габуния Л.К. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных. Тбилиси, 1973. 137 с.

Гамзрия П.П. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л., 1972. 334 с.

Громова В.И. Гиппарионы // Тр. ПИН АН СССР. 1952. Т.36. С.477.

Громова В.И. Болотные носороги Монголии // Тр. ПИН АН СССР. 1954. Т.55, вып. 3. С.85-189.

Громова В.И. Гигантские носороги // Тр. ПИН АН СССР. 1959. Т.71. С.164.

Громова В.И. О скелете тарпана и других диких лошадей // Тр. МОИП. 1963. Т.10. С.10-61.

Дмитриева Е.Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий // Советско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. М., 1977. Вып. 6. 116 с.

Жегалло В.И. Гиппарионы Центральной Азии. М., 1978. 152 с.

Зинова Р.А. Эоплейстоцен севера Центрального Казахстана и нижняя граница антропогена: Автореф. дис. ... канд. г.-м. наук. М., 1972. 26 с.

Зыкин В.С. Новые данные о разрезе неогеновых отложений у г. Павлодара // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. 1982. № 521. С.66-72.

Касьяненко В.Г. Значение функционального анализа суставов конечностей современных млекопитающих для осе-щения функций конечностей древних форм // Вопр. палеобиол. и биострат. 1959. С.158-163.

Ковалевский В.О. Палеонтология лошадей. М., 1948. 252 с.

Кожамкулова Б.С. Итоги исследований ископаемой териофауны южной половины Казахстана // Фауна и флора из мезокайнозоя Южного Казахстана. Алма-Ата, 1974. С.5-9.

Короткевич Е.Л. Млекопитающие Бериславской поздне-сарматской гиппарионовой фауны // Природная обстановка и фауна прошлого. Киев, 1970. Вып. 5. С.14-121.

Короткевич Е.Л. Новый вид ацератерия из раннего сармата Украины//Вестн. зоол. АН УССР. 1974а. № 2.

Короткевич Е.Л. К вопросу о некоторых особенностях строения нижней челюсти копытных//Природная обстановка и фауна прошлого. Киев, 1974б. Вып. 8. С.54-62.

Крокос В.И. *Aceratherium schlosseri* Web. из села Гребеники Херсонской губернии//Зап. Об-ва с.х. Южной России. Одесса, 1917. Т.87. С.96.

Лавров В.В. О единой стратиграфической схеме для континентальных третичных отложений Приаралья, Тургай и юга Западной Сибири//Вестн. АН КазССР. 1951. № 1.

Лавров В.В. Континентальный палеоген и неоген Арало-Сибирских равнин. Алма-Ата, 1959. 430 с.

Лычев Г.Ф. Неогеновые млекопитающие Малого Калкмана (Павлодарское Прииртышье)//Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т.4. С.12-21.

Лычев Г.Ф., Аубекерова П.А. Ископаемые бобры Казахстана//Ископаемая фауна и флора Центрального и Восточного Казахстана, 1971. Т.5. С.12-33.

Орлов Ю.А. Раскопки фауны гиппариона на Иртыше//Природа. 1930. № 1. С.47-58.

Орлов Ю.А. Новые местонахождения третичных млекопитающих в Казахстане//Природа. 1937, № 9. С.118-121.

Орлов Ю.А. Фауна Павлодара//Природа, 1939, № 4. С.64-67.

Орлов Ю.А. *Pegomyia*, новое подсемейство куниц из неогена Евразии//Тр.ПИН АН СССР. 1947. Вып. 3, № 10. С.5-56.

Пригоровский М.М. Несколько данных о континентальных третичных отложениях Тургайской области//Изв. Академии наук, У1 серия. 1915. С.1265-1280.

Решетов В.Ю. Раннетретичные тапирообразные Монголии и СССР, М., 1979. 141 с.

Рождественский А.К. Комплексы мезозойских и кайнозойских наземных позвоночных Средней Азии и прилегающих районов Казахстана и их стратиграфические и палео-

биофациальные исследования и их практическое значение. М., 1970. 58 с.

Савинов П.Ф. Палеогеновые и неогеновые носороги ацератерии Казахстана//Мат-лы конф. по вопросу зоогеографии суши. Алма-Ата, 1960. С.111-112.

Савинов П.Ф. Тушканчиковые неогена Казахстана//Мат-лы по эволюции наземных позвоночных, М., 1970. С.91-134.

Савинов П.Ф. Общие результаты палеобихологических исследований Павлодарского Прииртышья//Терриология. Новосибирск, 1972. Т.1. С.131-142.

Тарасов С.А. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Кочкорской впадины (Киргизия) на основе изучения ископаемых позвоночных: Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Фрунзе, 1968. 18 с.

Тлеубердина П.А. Поздненеогеновая фауна юго-востока Казахстана. Алма-Ата, 1982. 117 с.

Тлеубердина П.А., Байшатов Б.У. Новое захоронение гиппарионовой фауны в Тянь-Шане//Мезозойская и кайнозойская фауна и флора Центрального Казахстана, Южного Алтая и Северного Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1987. Т.9. С.45-68.

Тлеубердина П.А. Основные местонахождения гиппарионовой фауны Казахстана и их биостратиграфическая корреляция//Межрегиональное сопоставление мезозой-кайнозойских фаун и флор Казахстана. Алма-Ата, 1988. Т.10. С.33-73.

Трофимов Б.А. Ископаемые свиньи рода *Microstonyx*//Третичные млекопитающие. М., 1954. Т.47, вып.2. С.81-99.

Флеров К.К. Образ жизни и морфологические адаптации в эволюции копытных//Мат-лы по эволюции наземных позвоночных. М., 1970. С.63-70.

Хозацкий Л.И., Кузнецов В.В. Новая находка неогеновой черепахи в Северном Тянь-Шане//Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т.4. С.3-11.

Цискаришвили Г.В. Позднетретичные носороги (*Rhinocerotidae*) Кавказа. Тбилиси, 1987. 141 с.

Яншин А.Л. Геология Северного Приаралья//Мат-лы к познанию геол. строения СССР // МОИП. Новая серия, 1953. Вып. 15. 672 с.

Antunes M., Ginsburg L.//Systematique, ecologie, paleogeographie, valeur stratigraphique. Mem. Univ. Nova. Lisbon, "Ciencias du Terra", 1983. N 7, 17. P.49.

Andree J.//Palaeontologische Zeitschrift. Bd.3. Berlin, 1921. S.56-98.

Azzaroli A.//Palaeontografia Italica, 1968. V.47. P.11-20.

Baddard F.E.//Proc. Zool. Soc. London, 1889. P.7-25.

Borissiak A.A.//Изв. АН СССР. Серия биол., 1927а. T.21. С.769-786.

Borissiak A.A.//Изв. АН СССР. Серия биол. 1927б. T.21. С.273-286.

Borissiak A.A. //Тр. ПИН АН СССР. 1938. Т.8, вып. 2. С.7-68.

Butler P.M.//Proc. Zool. Soc. London, 1952а. V.121, Pt.4. P.777-817.

Butler P.M.//Proc. Zool. Soc. London, 1952 б. V.121, pt. 4. P.819-843.

Colbert E.H.//Trans. Amer. Philos.Soc. 1935. V.26. P.177-214.

Feifar O.//Rozpravy UUC, Svazek 30. Praha, 1964. P.7-115.

Heissig K.//Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. München, 1972. S.7-110.

Heissig K.//Mitt. bayer. Staatssmal. Palaeont. hist. Geol., 1974. H.14. S.21-35.

Heissig K.//Geol. Jaf r., 1976. H.9. S.3-121.

Kahlke H.D.//Sonderdruck aus Paläontologische abhandlungen, abteilung A. Berlin, 1965. B.2, h. 2, 3. S.453-524.

Kaup T.T.//Isis. 8. 1832. P.898-904.

Marinelli W.//Palaeont. Zeitsch. Berlin, 1924. N 6. S.14-32.

Mermier E.//Nozaike en Royans. Ann. Soc. Linneenne de Lyon, 1896. T.43. P.225-240.

Matthew W.D.//University of California Publications in Geological Sciences. 1931. V.20. P.1-9.

Osborn H.F.//Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.1900. N 13. P.229-267.

Osborn H.F.//Amer. Mus. Novitates. 1923. N 78. P.1-15.

Osborn H.F.//U.S. Geol. Surv. Monogr., 1929. V.2, N 55. P.706-894.

Prothero D.R.//Zoological Journal of the Linnean Society. 1986. N. 87. P.341-366.

Ginsburg L., Antunes M.T.//C.r. Acad. sci. 1979. N 5. P.493-495.

Groves C.P.//Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutions. 1983. N.21.S.293-313.

Guerin C.//Comparaison avec les especies Actueles. Lion. 1980. N 79, Fasc 1. P.11-401.

Radinsky L.B.//Bull. of the American Mus. of Natur. history. 1967. V.36. P.5-45.

Radinsky L.B.//Evolution. 1969. V.23, N 2. P.308-328.

Ringstrom T.//Bull.geol. Surv. of China. Peking, 1922. N 5. P.91-93.

Ringstrom T.//Pal. Sinica. 1924. Ser. C.V. 1. S. 1-156.

Weber M.//Bull. Soc. Natur. Moscou, 1904. N 8, h.4. P.476-501.

Zeuner F.E.//Problems of paleontology. 1936. V.1. P.199-215.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ НЕОГЕНОВЫХ НОСОРОГОВ КАЗАХСТАНА	9
2. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОСНОВНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ	14
3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	26
4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НОСОРОГОВ СЕМЕЙСТВА RHINOCEROTIDAE	110
5. НЕКОТОРЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСО- БЕННОСТИ СКЕЛЕТА НЕОГЕНОВЫХ НОСОРО- ГОВ И ИХ ПРЕДПОЛАГАЕМАЯ СРЕДА ОБИТА- НИЯ	119
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	137
ЛИТЕРАТУРА	140

ПРИЛОЖЕНИЕ