

PALEONTOLOGIA

RESTOS JUVENILES DE *COELODONTA ANTIQUITATIS* BLUMENBACH, 1799 (RHINOCEROTIDAE) DEL MAR DEL NORTE

*David García-Fernández*³

RESUMEN

Se describen restos juveniles de *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799, procedentes del Mar del Norte (Holanda). Se comparan morfométricamente, se aplican criterios para determinar la edad del animal y se analizan radiológicamente.

Palabras clave: *Rhinocerotidae*, *Coelodonta*, dentición, edad, Brown Bank, Pleistoceno superior.

RESUM

Es descriuen restes juvenils de *Coelodonta antiquitatis* –Blumenbach, 1799-, procedents de la Mar del Nord (Brown Sea, Holanda). Es comparen morfomètricament, s'apliquen criteris per a determinar l'edat aproximada de l'animal i s'analitzen radiològicament.

Paraules clau: *Rhinocerotidae*, *Coelodonta*, dentició, edat, Mar del Nord, Plistocè superior.

RESUMÉ

Dans cette travail on étudie quelques restes juvéniles de *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799 du Mer du Nord (Hollande). On fait la comparaison morphométrique, on applique des critères pour établir l'âge de l'animal et on fait la description des images radiologiques.

Mots clés: *Rhinocerotidae*, *Coelodonta*, dentition, âge, Brown Bank, Pléistocène supérieur

ABSTRACT

Some juvenile mandibular remains of woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799, from the North Sea (Netherlands) are described. They are compared morphometrically, the age of the animal is determined, and radiological images are analyzed.

Key Words: *Rhinocerotidae*, *Woolly rhino*, dentition, age, Brown Bank, Upper Pleistocene.

3 Centre d'Estudis de la Natura del Barcelonès Nord. e-correu: davidapus@gmail.com

INTRODUCCIÓN

En 1773, Pallas denominó los restos de rinoceronte hallados en un afluente del Río Lena como *Rhinoceros lenensis*. Fue la primera denominación para el rinoceronte lanudo, *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799). Otras denominaciones han sido, por ejemplo: *Rhinoceros antiquitatis* (BLUM, 1803), *Rhinoceros tichorhinus* (FISCHER, 1811), *Rhinocerotis antiquitatis* (BRANDT, 1849), *Tichorhinus antiquitatis* (RINGSTÖRM, 1927) o *Rhinoceros lenensis* –Pallas- *antiquitatis* –Blumenb- (JACOBHSAGEN, 1933).

El origen del género *Coelodonta* (BRONN, 1831) se sitúa entre los 2,55 - 2,16 Ma en Asia Central (DENG, 2004; 2008; QIU *et al.*, 2004; KAHLKE y LACOMBAT, 2008). Los últimos autores consideran que la expansión del género hacia el norte de Asia no se produjo antes de 0,6 Ma. La especie más antigua es *C. thibetana* (DENG *et al.*, 2011) –Plioceno medio-, Altiplano del Tibet, seguida de *C. nihowanensis* (KAHLKE, 1969; CHOW, 1978; TZU GANG *et al.*, 1979; TONG Y WANG, 2014) del Plioceno tardío de Longdan -Ganshu, China (DENG, 2008). KAHLKE y LACOMBAT (2008) sitúan la cronología de sus primeros restos entre 2.4-1.0 Ma. La especie precursora del género en Europa Oriental y Central sería *C. tologojensis* (BELYAEVA, 1966), con una cronología entre 478.000 y 424.000 años (KAHLKE y LACOMBAT, op. cit.). GUÉRIN (1980; 2010) denomina a la forma temprana de *C. antiquitatis*, *C. antiquitatis praecursor* e indica que no debe confundirse con *C. tologojensis*, cuya presencia aún no habría sido demostrada en el Pleistoceno medio europeo (GUÉRIN, 2010).

El origen de *C. antiquitatis* se sitúa en el Villafranchense del norte de China, irrumpiendo en Asia nororiental en el Pleistoceno inferior (BOESKOROV, 1999; 2001). En el Pleistoceno medio ocupa Asia Central y, al final del periodo, Europa Occidental, pero no las islas mediterráneas (GUÉRIN, 1980). Persiste durante el Pleistoceno superior y desaparece al final de la última glaciación (GUÉRIN, 2010). Sus restos más orientales se localizan en el Noreste de China y Mongolia interior -antigua Manchuria- (TOKUNAGA Y NAORA, 1934; 1939) y en Corea (GUÉRIN, 1980). En su distribución temporal, coexiste con otros dos rinocerontes, *Stephanorhinus hemitoechus* y *Stephanorhinus kirchbergensis* (GUÉRIN, op. cit.; VAN DER MADE, 2010) con los que convive en yacimientos como Neumark Nord -Saxony-Anhalt, Alemania (VAN DER MADE, 2010).

En la Península Ibérica, *C. antiquitatis* no ha sido reconocida en Portugal, sí en 26 localidades españolas (ÁLVAREZ LAO, 2014), de las que 20 están en la cornisa cantábrica (p.e; FUENTES Y MEIJIDE, 1977; ALTUNA, 1972; 1979; ALTUNA Y MARIEZKURRENA, 2000). Las restantes se reparten así: tres en el centro peninsular (p.e; ARSUAGA Y AGUIRRE, 1979; SOTO Y SESÉ, 1991; ÁLVAREZ LAO, 2014) y tres en la cuenca mediterránea, sólo en Catalunya (p.e; HARLÉ, 1920; DAURA *et al.*, 2013;

ÁLVAREZ-LAO, op. cit.).

Los procesos de reemplazo dental y el orden de erupción en las cinco especies aún existentes de rinocerontes se conocen bien. GROVES (1967) establece 6 grupos de edad para los rinocerontes asiáticos. ANTOINE (2002) los agrupa en cuatro. Para las dos especies africanas, ANDERSON (1966) y HITCHINS (1978) estudian los procesos en el rinoceronte negro (*Diceros bicornis*, Linnaeus). HILLMAN-SMITH *et al.* (1986) en el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum simum* Burchell). En rinocerontes fósiles, los estudios de su dentición juvenil son poco frecuentes, aunque trabajos como, entre otros, SANTAFÉ (1978), SANTAFÉ Y BELINCHÓN (1988) o SANTAFÉ Y CASANOVAS (1978; 1992) describen exhaustivamente estos restos.

La dentición de *C. antiquitatis* ha sido estudiada, entre otros, por BRANDT (1849); HESCHELER, (1918); FRIANT, (1957; 1961), pero la decidual ha recibido menos atención. GIEBEL (1851), NIEZABITOWSKI (1911) y BAYGER *et al.*, (1914) determinan orden de erupción y reemplazo. SIEGFRIED (1975) estudia cráneos juveniles. GUÉRIN (1980) describe la dentición decidual. GARUTT (1992; 1994) establece su odontogénesis comparándola con la de los actuales rinocerontes blanco y negro y definiendo grupos de edad en relación al desgaste dental. SHPANSKY Y BILLIA (2006) describen restos mandibulares y postcraneales juveniles de la región de Tomsk – MIS 3, Sureste de Siberia-. SHPANSKY (2014) amplía el estudio con más restos, propone Grupo I para animales con edad superior a un mes e inferior a 2,5 años y amplía rango del Grupo III hasta los 7 años (GARUTT, 1994, lo situó entre 3-4 años).

Los restos estudiados proceden de los fondos del Mar del Norte, sector suroeste de la *Orilla Marrón* (Brown Bank). DRESS (1986), VAN KOLFSCHOTEN Y VAN DER MEULEN (1986) revisan las faunas. El primero realiza el primer estudio estratigráfico de las dos áreas con mayor densidad de hallazgos, el *Canal Profundo* y la *Orilla Marrón*. Los depósitos más extensos son los de edad Holocena y Pleistocena superior. La lista faunística incluye formas marinas (Plioceno superior-Holoceno) y terrestres agrupadas en 4 asociaciones (VAN KOLFSCHOTEN Y LA BAN, 1995). El área del Brown Bank define la asociación Tipo III -*Mammuthus primigenius* - *Coelodonta antiquitatis*, Edad: Pleistoceno superior.

METODOLOGÍA

El estudio sigue la metodología y usa la terminología empleada en diferentes estudios anatómicos de rinocerontes fósiles (p.e., LOOSE, 1975; GUÉRIN, 1980; CERDEÑO, 1989; FORTELIUS *et al.*, 1993; ANTOINE, 2002; LACOMBAT, 2005; TONG Y WANG, 2014) y los específicos de la especie (p.e. FRIANT, 1961; BORSUK-BIALYNICKA, 1973). En las descripciones, mesial equivale a anterior, distal a posterior, entoléfido a la rama posterior del hipoléfido y sinclinal externo al surco externo.

La determinación de la edad del animal se establece aplicando los criterios de HILLMAN-SMITH *et al.* (1986) para *C. s. simum*, por tratarse de la especie actual con régimen y hábitos alimenticios más similares a *C. antiquitatis* (HERNESNIEMI *et al.*, 2011), y los criterios específicos establecidos por GARUTT (1992; 1994) y SHPANSKY (2014).

Las dimensiones de los dientes se expresan en milímetros. Los dientes entre paréntesis son los que están dentro del alveolo.

Las abreviaturas usadas en texto y tablas corresponden a: **Al.** Altura. **An.** Anchura. **BB:** Brown Bank. **CA:** *Coelodonta antiquitatis*. **CM:** Canal Mandibular. **d:** Diente decidual inferior. **Hy:** Índice de hipsodoncia a partir de la fórmula $Hy = 100 \times An / L$. **L:** Longitud. **M:** Muestra. **m:** Molar inferior. **Máx:** Máximo/a. **Mín:** Mínimo/a. **Med:** Media. **p:** premolar inferior.

Paleontología Sistemática

- Clase: Mammalia LINNAEUS, 1758
- Orden: Perissodactyla OWEN, 1848
- Familia: Rhinocerotidae OWEN, 1845
- Género: *Coelodonta* BRONN, 1831
- Especie: *Coelodonta antiquitatis* BLUMENBACH, 1799

Material

CABB1. Hemimandíbula derecha con d2-d3-d4

CABB2. Hemimandíbula derecha con p2-d3 (p3)-d4 (p4)-m1-m2-(m3)

Descripción de la hemimandíbula derecha con serie d2-d3-d4. –CABB1- (Tablas 1 y 1^a. Figuras 1-3)

La rama es baja y gruesa. Forámen mentoniano tabicado situado por debajo del d1 y a 18 mm del borde alveolar. Hay otros forámenes, uno por debajo del premaxilar alineado con el mentoniano y dos por detrás de éste, más pequeños y no alineados; uno dista 9 mm del borde alveolar y está por debajo del lóbulo posterior del d3, otro a 6 mm del borde alveolar y por debajo del intervalo d3-d4. Viendo rostralmente la hemimandíbula, se aprecia ligera torsión labial de la zona sinfisaria; la salida del CM es amplia, ovalada, a 7 mm del borde alveolar con área

circundante de textura ósea esponjosa. Sífnisis en vista lingual elíptica ensanchada, con eje mayor oblicuo en sentido anteroposterior, inclinado 315° respecto al borde alveolar. Borde posterior a la altura del intervalo d1-d2. Caudal a este punto está la fosa de inserción para el músculo geniohioideo implicado en dirigir rostralmente la lengua y el hioideo. Es pequeña, poco profunda y paralela al borde ventral, en su límite. Perfil vertical labial cóncavo por debajo del d2, oblicuo externamente por debajo del d3 y convexo por debajo del d4. Perfil lingual convexo en la mitad superior, cóncavo en la central, donde se alojaba el músculo miloioideo –Línea miloioidea- encargado de la elevación de la lengua. Perfil de la mitad inferior menos convexo que en la superior. Perfil longitudinal del borde ventral convexo, inflexión entre d3-d4. En vista dorsal, lado labial del borde ventral rectilíneo, labial convexo, abultándose de forma gradual desde el intervalo d2-d3 hasta por debajo del d4, a partir de éste se estrecha.

La imagen radiológica muestra el CM corticalizado. Sigue el borde ventral a una distancia promedio de 13 mm. Irriga todas las raíces, es más ancho y sinuoso entre la base del d2 y el intervalo d3-d4. Tejido óseo interradicular esponjoso, compacto entre el CM y el borde ventral.

Parámetros	CABB1	1	2	3	4	5
Edad	2-2,5 años	6-10 meses	1-1,5 años	1,5-2 años	2-2,5 años	1.5-2,5 años
Al. Rama horizontal debajo de p2	50,8				54	46
Al. Rama horizontal entre d2-d3	51,7					
Al. Rama horizontal debajo d3	54,0	40	44	56	70	59
Al. Rama horizontal entre d3-d4	54,7				70	56,5
Al. Rama horizontal entre d4-m1	48,7				63	60
Longitud serie d1-d4	133,3				114,5	118
An. Max. borde ventral	38,0	30,5	32,6	39,5	42	40

Tabla 1. Dimensiones de hemimandíbula derecha CABB1 comparadas con: 1. PM TSU 5/2588; 2. PMTSU 11/32; 3. PMTSU 5/2351; 4. PMTSU 5/1269; 5. PMTSU 5/4811 en Shpansky, 2014.

		1	2	3	4	5	6
Dentición		Garutt	Shpansky	Shpansky	Altuna et al.	Guérin	Guérin

d2

L	26,4	28	25	23	35,5	26-29,5	27,23
An	16,1	16	15	15	19	15-18,5	16,33
Al	22,8	26,5			23,5	21-30	24,08
Hy	86,3	94,6			66,2	77,8-88,9	83,6

d3

L	35,2	37	35	34,7	35,5	34,5-41,5	37,17
An	20,5	20	18,4	19,4	19	17-24	20,44
Al	25,2	30		23,5	25	24,5-36	27,82
Hy	71,5	81,08			70,4	65,8-80,7	72,6

d4

L	37,7		39	39	40/46,5	37-51	42,33
An	21,9		20	21,7	20,5/24	19-25,5	22,54
Al	32,7				29/31	27-46	32,75
Hy	86,73				72,5/66,7	60-90,2	73,5

Tabla 1a. Dimensiones de la dentición de la hemimandíbula CABB1 comparadas con: (1) IEMEG N/3751-35, Garutt, 1994; (2). PMTSU 5/1269; (3) PM TSU 5/4811 en Shpansky, 2014; (4). Altuna y Mariezkurrena, 2000; (5) Mínimo y máximo en Guérin, 1980; (6). Media en Guérin, 1980.

Dentición

d1

Sólo se conservan los alvéolos. Triradiculado. Perímetro triangular, inclinado longitudinalmente en sentido lingual-labial. Separado 28 mm del d2; L. del alvéolo = 11,8 mm; An. mesial/distal = 9 mm/11,1 mm. En la imagen radiológica, se ve una fina capa de esmalte recubriendo las raíces y la incipiente reabsorción en el tejido óseo mandibular del alveolo posterior.

d2

Perímetro triangular. Sección transversal con paredes labial y lingual convergentes en el borde oclusal. Esmalte granuloso verticalmente. Dentina oculta en la mitad anterior del paralófidio. Perfil vertical de los lóbulos aplanado; perfil horizontal plano en el anterior, convexo en el posterior. En vista labial, perfil longitudinal en "V" invertida, simétrica con vértice en el protocónido. Sinclinal externo ancho, poco profundo e inclinado posteriormente; alcanza la base del diente. Pliegue del

paracónido marcado. Paralófidio desdoblado a partir de arista curvada distalmente desde el paracónido cerrando el valle anterior, embrionario. Pliegue del paracónido estrecho y saliente, poco relevante el del protocónido. Tubérculo de esmalte adherido a la pared lingual del metalófidio como en d2 de *C. nihowanensis* (TONG Y WANG, 2014. Fig. 2). Ángulo metalófidio-paralófidio casi obtuso. Valle posterior cerrado. GUÉRIN (1980: 653) sólo indica una observación de este carácter. Metacónido y entocónido débilmente estrangulados. Su imagen radiológica muestra una capa de esmalte continua y más delgada en la superficie oclusal y la corona que en las raíces. Capa de dentina gruesa, proporcionalmente más que en d3 y d4. Dimensiones dentro de la variabilidad específica: longitud y altura como los mínimos, anchura coincidente con la media e índice de hipsodoncia superior al promedio (GUÉRIN, op. Cit.).



Figura 1. *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach 1799. Hemimandíbula derecha CABBI. Edad 2-2,5 años. Vista lingual: de izquierda a derecha serie d2-d3-d4.

d3

Contorno subrectangular con lado lingual ligeramente oblicuo anteriormente. En sección transversal, paredes labial y lingual paralelas. Dentina expuesta con continuidad en toda la superficie oclusal. Perfil vertical del lóbulo anterior cóncavo

en los 2/3 superiores, convexo en el inferior. Perfil del lóbulo posterior vertical en la mitad superior, convexo en la inferior. Perfil horizontal del anterior cóncavo, convexo el del posterior. En vista labial, sinclinal externo en “V”, más inclinado posteriormente que el de d2. En vista oclusal, pliegue del paracónido ligeramente pinzado, ángulo protolófido-metalófido casi obtuso. La proyección distal del extremo lingual del metalófido no contacta el entolófido, por lo que el valle posterior queda abierto. Metacónido y entocónido estrangulados. En vista lingual, valles en “V”, estrecha en el anterior. Sin diferencia de nivel entre los vértices. Mismas características radiológicas que en d2. Dimensiones dentro de la variabilidad, misma consideración para longitud y anchura que en el d2, altura coincidente con la media, índice de hipsodoncia inferior a la media (Guérin, op. Cit.).



Figura 2. *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach 1799. Hemimandíbula derecha CABBI. Edad 2-2,5 años. Vista oclusal: de derecha a izquierda, alveolo del d1, serie d2-d3-d4.

d4

Perímetro subrectangular, lado posterior oblicuo en sentido labial-lingual. En sección transversal, paredes labial y lingual paralelas. Nivel de desgaste incipiente, dentina sólo visible entre paracónido y protocónido. Perfil vertical de los lóbulos y

perfil horizontal del anterior plano, convexo el del posterior. En vista labial, sinclinal externo en “V”, más profundo y largo que el de d3 pero menos inclinado posteriormente. Metacónido y entocónido estrangulados. En vista oclusal, pliegue del paracónido más pinzado que en d3, ángulo protolófido-metalófido ligeramente superior al recto. Sin proyección distal del extremo lingual del metalófido. En vista lingual, valle anterior en “U”, posterior en “V” asimétrica con vértice 4 mm por debajo del anterior. Reborde basal de cíngulo distal, diagonal ascendente labialmente. Señalizadas facetas de desgaste 6 y 7 (HERNESNIEMI *et al.*, 2011). La imagen radiológica indica erupción incompleta, el alveolo aún no se ha estrechado en el borde alveolar, “abrazando” el cuello del diente. Dimensiones dentro de la variabilidad específica, anchura y altura similares al promedio, longitud sobre el mínimo, índice de hipsodoncia superior al promedio (GUÉRIN, op. cit.).

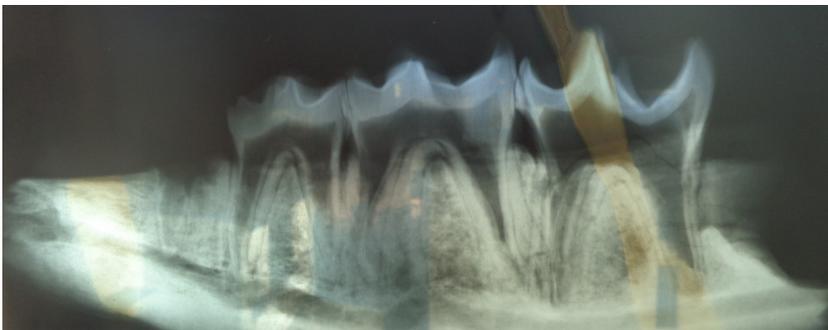


Figura 3. *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach 1799. Hemimandíbula derecha CABB1. Edad 2-2,5 años. Imagen radiológica: de izquierda a derecha, alveolo del d1, serie d2-d3-d4.

m1

Sólo se conserva su cavidad alveolar. Amplia, con paredes lingual y labial lisas, sin impresión de raíces. Fondo inclinado posteriormente. Canal mandibular abierto, sección circular, diámetro 5,6 mm, dista 9 mm del borde ventral.

Edad

La comparación del nivel de desgaste de la dentición con el que reproduce HILLMAN-SMITH *et al.* (1986) para *C. s. simum* indica su asimilación con grupo de edad IV-V -entre 1-3 años-. Comparando con *C. antiquitatis*, asimilación con grupo C-I, II -juvenil, edad entre 1-3 años- (GARUTT, 1994) y con Grupo 2 – joven, edad desde 2,5 meses hasta 2,5-3 años- (SHPANSKY, 2014).

Estudio comparativo

STUDER (1911. Fig. 3) reproduce una rama horizontal de Rapperswyl –Suiza- con serie d1-d2-d3-d4 y m1 en erupción. Se diferencia por: inflexión del perfil longitudinal ventral retrasada al intervalo d4-m1, mayor ángulo sínfisis-cuerpo mandibular. Dentición más desgastada (p.e; dentina expuesta con continuidad en d4). Raíces de d2, d3 y d4 más emergidas del borde alveolar. Pliegue del paracónido más relevante. Misma situación del foramen mentoniano y prolongación distal del extremo lingual del metalófido en d2 y d3.

TOKUNAGA Y NAORA (1939) estudian, entre otros, tres restos mandibulares recuperados en la campaña de 1933 en la antigua Manchuria. Dos son comparables por edad con CABB1. El primero (TOKUNAGA Y NAORA, op. cit. Pl. XVIII. Fig. 1) es una mandíbula con serie d2-d3-d4 y alveolo del m1. Se considera que lo indicado por los autores como alveolo del d1 es la salida del canal mandibular. Las diferencias con CABB1 son: rama más alta, borde posterior de la sínfisis retrasado por debajo del d2, dentición más desgastada (dentina expuesta con continuidad en d4).

En la sínfisis de la hemimandíbula derecha (TOKUNAGA Y NAORA, op. cit. Pl. XIX. Fig. 2) hay un alveolo que, por situación y sección, pudiera ser de un i1. Además de esta diferencia se observa: alveolo del d1 más cerrado; foramen mentoniano adelantado a la presínfisis. Perfil ventral longitudinal rectilíneo a partir de la inflexión, adelantada al intervalo p2-d3. Ángulo sínfisis-cuerpo mandibular mayor. Dentición decidual más usada y proceso de reemplazo más adelantado con p2 y m1 iniciando su erupción.

La hemimandíbula de Salawusu –V8384-4- (QI, 1975. Lám. 1. Figs. 5-6) conserva la serie d2-d3-d4 más gastada. La de Danangou – V7257 2- (LI, 1984. Lám. 1. Fig. 12) serie decidual completa menos usada. Muy similares morfológicamente a CABB1 (p.e: misma situación del borde posterior de la sínfisis, mismo grado de inclinación posterior de su eje mayor, mismo perfil longitudinal ventral y situación de la inflexión. Las diferencias en morfología dental se observan en el d4: en el de Salawusu, el pliegue del paracónido está más marcado y es más agudo el ángulo hipolófido-entolófido. En el de Danangou el perfil de entrada del valle posterior es en “U”.

GARUTT (1994) describe la mandíbula IEMEG N/3751-35 del Mar de Laptev (Península Shikotan) con serie decidual completa, apenas usada y con el d4 aún no completamente formado ni emergido. El d2 y el d3 son más largos, igual de anchos y más hipsodontos que en el ejemplar estudiado.

SHPANSKY Y BILLIA (2006) y SHPANSKY (2014) estudian los restos juveniles de la región de Tomsk, área de Priobe –Sureste de Siberia-. La edad de los animales

oscila entre los 6-10 meses y los 3-3,5 años. Los restos de animales más jóvenes que CABB1 son:

PM TSU 5/2588 (6-10 meses; SHPANSKY, op. cit.). El d3 acaba de salir y el d4 iniciaba su salida. Rama horizontal más baja y estrecha ventralmente.

PM TSU 11/32 (1-1.5 años; SHPANSKY, op. cit.). El d2 y el d3 ya han salido. La rama horizontal sigue siendo baja y estrecha ventralmente, pero la diferencia es menor. Hay restos de la sincondriosis (Shpansky, op. cit.).

PM TSU 5/2351 (1.5-2 años; SHPANSKY, op. cit.). Casi finalizada erupción del d3, iniciada la del d4. La imagen radiológica muestra p3 sin las raíces formadas. Rama más alta por debajo del d3 y más ancha ventralmente.

La edad del rinoceronte CABB1 es equiparable con:

PM TSU 5/1269 (2-2,5 años; SHPANSKY Y BILLIA, 2006. Lám. VIII. Figs.7-8; SHPANSKY, 2014. Fig. 3.4, 3.5. Tablas 2 y 3). Presenta estas diferencias: foramen mentoniano único, mayor y sensiblemente retrasado por debajo del intervalo d1-d2. Rama horizontal más alta por debajo del d3, más ancha en el borde ventral. Perfil longitudinal ventral más convexo con inflexión adelantada por debajo del d3 y mayor ángulo sínfisis-cuerpo mandibular. Al nivel dental, el d2 y el d4 presentan un nivel de desgaste ligeramente superior -dentina expuesta en parálido del primero y metalóido del segundo-. Las diferencias son; pliegue del paracónido en el d4 menos saliente.

Cabe indicar que SHPANSKY (op. cit.: 94) señala la presencia de alveolo para el i1. En base a lo observable en SHPANSKY Y BILLIA (2006. Lám. VIII. Fig. 7) y SHPANSKY (2014. Figs. 3.4), el alveolo estaría en posición casi lateral. GUÉRIN (1980) descarta la presencia de dentición anterior aunque señala la existencia, en ocasiones, de alvéolos en la sínfisis que contienen gérmenes reducidos. En 1875, Delfortrie descartó la presencia de incisivos en la especie y lo hizo a partir del estudio de un atlas adulto (*Rhinocéros tichorhinus*) que carecía de la escotadura marginal, pero tenía los dos canales vertebrales para la arteria vertebral que se observan en los rinocerontes “vivientes” sin incisivos.

En las especies que sí los tienen habría escotadura y un solo canal (DELFORTRIE, op. cit.). BAYGER *et al.* (1914. Tabla XV. Fig. XXVIII) reproducen incisivos. Sí parece existir, como se ha indicado, un alveolo para i1 en hemimandíbula de Manchuria (TOKUNAGA Y NAORA, 1939. Lam. XIX Fig. 2). BORSUK-BIALYNICKA (1973) no hace referencia a presencia de incisivos y en las ilustraciones de animales adultos, no hay alvéolos. GARUTT (1994) incluye los incisivos en la fórmula dentaria decidua, no en la definitiva, por lo que posiblemente algunos animales sí los desarrollen ocasionalmente en su etapa infantil y los retengan en parte de la juvenil,

perdiéndolos durante su transición a adultos.

PM TSU 5/4811 (1,5- 2 años; SHPANSKY, op. cit. Fig. 3.6 y 3.7. Tablas 2 y 3). Las diferencias son: rama más alta por debajo del d3 y ligeramente más ancha ventralmente. Serie dental sensiblemente más corta. Dentición más usada con dentina sólo oculta en el paralófidio del d4. No hay proyección distal del extremo lingual del metalófidio en el d2, menor en el d3 aunque es en ambos sentidos, mesial y distal. En el d3 ángulo hipolófidio-entolófidio mayor, rama del primero rectilínea e insertada más internamente.

Comparando con dentición aislada se observan estas diferencias:

El germen del d3 de Châtillon-Saint Jean (GUÉRIN, 1972) presenta proyección mesial del extremo lingual del metalófidio. Es más largo y ancho.

Misma morfología en los d4 de la Grotte de Jaurens (Guérin, 1974). Métricamente, uno es muy similar al estudiado, el otro es más corto y netamente más ancho.

El d3 de Labeko Koba (como d2, en ALTUNA Y MARIEZKURRENA, 2000. Fotografía 9.2) presenta proyección mesial del extremo lingual del metalófidio, distal muy reducida. Rama del hipolófidio rectilínea, ángulo con entolófidio más saliente y agudo. Dimensiones muy similares.

El d4 de Labeko Koba (ALTUNA Y MARIEZKURRENA, op. cit. Fotografía 9.3) presenta más desgaste y ángulo metalófidio-entolófidio más agudo. Los autores aportan medidas de dos d4, uno es netamente más largo y ancho; el otro, muy similar al estudiado.

Descripción de la hemimandíbula derecha con serie: p2-d3(p3)-d4(p4)-m1-m2-(m3) –CABB2.

(Tablas 2 y 2a. Figuras 4-6)

Se conserva rama horizontal y borde anterior de la rama vertical inclinado en ángulo de 45° respecto al borde alveolar. A nivel de la dentición, aún es visible el alveolo del d1. Saliendo p2 y m2 más retrasado. El d3 y el d4 funcionales y muy desgastados. El m1 ha entrado en uso. El m3 en estado de germen. Hay tres forámenes; uno en la parte ventral de la sínfisis, el segundo en la pared labial de ésta, más elíptico y grande y el tercero, el foramen mentoniano, por debajo del p2 y a 24 mm del borde alveolar. Sínfisis rota anteriormente, borde posterior a la altura del intervalo p2-d3. En vista lingual, contorno triangular, con eje mayor menos inclinado que en CABB1 respecto al borde alveolar. Rama horizontal alta y gruesa, de perfil ventral longitudinal convexo con inflexión por debajo del intervalo d4-m1. Anchura mínima del borde ventral entre p2-p3, máxima entre d3-d4. Perfil

vertical labial ligeramente cóncavo en la mitad superior, convexo en la inferior. Perfil vertical lingual convexo, sin la concavidad que en el centro y longitudinalmente recorre la hemimandíbula CABB1 ya descrita.

La imagen radiológica muestra corticalización íntegra del CM, sin irrigación desde su salida en el margen alveolar hasta el intervalo d1-p2. Se distinguen tres tramos en el CM. Uno anterior que transcurre desde su salida en el margen alveolar hasta el alveolo del p3 describiendo entre ambos puntos una concavidad. El tramo medio es sinuoso, transcurre desde la base del (p3) hasta el intervalo (p4)-m1 y discurre muy cerca del borde ventral. El tercer tramo, desde el (p4) hasta el m3, se desarrolla en oblicuo ascendente casi en paralelo al borde ventral. El CM irriga las raíces de p3, posterior de m1, las dos en formación de m2 y las bases de las coronas de (p4) y (m3).

		1	2	3	4
Parámetros	CABB2	Guérin	Soto y Sesé	Guérin	Guérin
Al. por debajo del p2	7-14 años	(82)			
Al. Rama horizontal entre p2-p3 (p2-d3)	81,0	85		61-106	81.63
Al. Rama horizontal entre p3-p4 (d3-d4)	87,0	97,5	70	68-110	88.46
Al. Rama horizontal entre p4-m1 (d4-m1)	97,3	103/103	93	75-126	96.80
Al. Rama horizontal entre m1-m2	91,0	106		74-124	101.01
Al. del cóndilo	(215)			200-334	263.82
Longitud de la sínfisis		79			
An. borde ventral debajo del d4 (p4)-m1	58,1		55,5		

Tabla 2. Dimensiones de la hemimandíbula derecha CABB2 comparadas con: (1) GUÉRIN, 1973. (2), SOTO Y SESÉ, 1991. (3) Mínimo y máximo en Guérin, 1980; (4). Media en Guérin, 1980.

Dentición

d1 (alveolo)

Contorno triangular con vértice redondeado. Posiblemente triradiculado. En su imagen radiológica se aprecia el fondo de los alvéolos alejados del canal mandibular. Sección en “V” de ambos, el posterior en fase más avanzada de asimilación en el tejido óseo mandibular.



Figura 4. *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach 1799. Hemimandíbula derecha CABB2. Edad 7-14 años. Vista lingual: de izquierda a derecha: p2, en erupción, serie d3-d4-m1-m2, en erupción y m3 visible en cuerpo mandibular, estado de germen.

p2

Ha iniciado su salida. Sinclinal externo vertical, estrecho y poco profundo. Perfiles vertical y horizontal de los lóbulos aplanados. Perfil longitudinal de la pared externa en “V” cerrada y con rama posterior truncada, con diferencia de nivel acentuada -7 mm- respecto al protocónido que es la cúspide más relevante. En vista oclusal, paralófido levemente curvado, metalófido en ángulo obtuso con el anterior. Fosa del trigónido semicircular. En vista lingual, valle anterior embrionario señalado inferiormente por débil escotadura en “V”. Perfil de entrada del posterior en “V” cerrada simétrica, valle profundo y amplio. Su imagen radiológica

muestra interrupción del recubrimiento de esmalte entre el paracónido y el protocónido. Raíz anterior irrigada por el canal mandibular, la posterior no. Sus dimensiones, tomadas en la parte basal de la corona emergida, están dentro de la variabilidad específica, longitud sensiblemente superior a la media, anchura coincide con el mínimo (GUÉRIN, op. cit.).

		1	2	3	4	5	6
CABB2		Guérin	Soto y Sesé	Altuna et al.	Álvarez-Lao	Guérin	Guérin

p2

L	27,4		29,8/29,8		24.3/24.2	19-34	26,75
An	14,1		20,3/19		15.17/14,8	14-20,5	18,1

d3

L	33,4		37.6/38		32.81/33.35	34,5-41,5	37,17
An	22,8		22,6/22,8		18.35/19.5	17-24	20,44
Al	12,5					24,5-36	27,82

d4

L	38,0	43 (i)	42,2/42,2	40/46,5	39,4/38,55/ 41,85/41,55	37-51	42,33
An	25,0	25 (i)	25,4/25,2	20,5/24	23,25/23,3/ 21,84/22,27	19-25,5	22.54
Al	16,4					27-46	32,75

m1

L	49,8	51.5	51,8/51,5		44.01/45.1/ 51.41/50.64	38-51,56	44,88
An	24,1	29	25,1/25,4		26.07/26.3/ 28.85/28.97	24-36	30,17
Al	39,3						
Hy	78,91					100-122,1	112,7

Tabla 2a. Dimensiones de la dentición de la hemimandíbula derecha CABB2 comparadas con: (1) Guérin, 1973. (2) Soto y Sesé, 1991. (3) Altuna y Mariezkurrena, 2000. (4) Álvarez-Lao, 2014. (5) Mínimo y máximo en Guérin, 1980; (6). Media en Guérin, 1980.

d3

Capa de cemento dental rodeándolo salvo en su lado lingual y sin alcanzar el borde oclusal. Altura máxima de la corona; 11 mm en el entocónido. Perfil vertical de los lóbulos aplanado, horizontal levemente cóncavo en el anterior, convexo en el posterior. Muy desgastado, sin relieves en la pared labial. La superficie oclusal es

un área rectangular continua de dentina, con perfil transversal cóncavo y longitudinal plano, rodeada por una delgada capa de esmalte. El cuello del diente sobresale 8 mm por encima del borde alveolar. Su imagen radiológica lo muestra prácticamente exento de la rama. Raíces reabsorbidas casi en su totalidad. Sin recubrimiento de esmalte. No existe ya cavidad pulpar delimitada. Desvitalizado. Longitud ligeramente inferior al valor mínimo específico, aunque la diferencia se ajusta al margen de desvío. Anchura superior a la media.

p3. Descripción radiológica

Raíces formadas, recubiertas de esmalte e irrigadas por el CM. Superficie oclusal desarrollada con cobertura de esmalte más gruesa que en las raíces. Cavidad pulpar amplia.



Figura 5. Coelodonta antiquitatis, Blumenbach 1799. Hemimandíbula derecha CABB2. Edad 7-14 años. Vista oclusal: de derecha a izquierda serie d3-d4-m1-m2.

d4

Altura máxima de la corona, 14 mm., al nivel también del entoconido. En vista oclusal, surco de separación de los lóbulos en “V” abierta simétrica, poco profundo. Nivel de desgaste menor que el del d3 al aún estar abierta la fosa del

talónido y ser observable morfología oclusal con rama del hipolófidio muy acortada, convexa labialmente y formando ángulo superior al recto con el entolófidio. Raíces en fase de reabsorción inicial, el cuello del diente emerge 0.5 mm del borde alveolar. En vista lingual, valle anterior cerrado, entrada del posterior en “V” ancha, simétrica, con vértice 3 mm por debajo de donde estuvo el del valle anterior. La imagen radiológica muestra raíces en proceso de reabsorción con abundante tejido óseo circundante. Restos de esmalte en las raíces, en la superficie oclusal y en la pared distal. Cavidad pulpar reducida, posiblemente ya desvitalizado. Dimensiones dentro de la variabilidad, con longitud ligeramente superior al mínimo específico y anchura coincidente con el máximo (GUÉRIN, op. cit.). Misma consideración para la altura que para el d3.

(p4). Descripción radiológica

Corona formada y recubierta de esmalte. Aún no cerrada la cavidad pulpar. Raíces en fase inicial de desarrollo. El diente se inclina en sentido labial contactando su paralófidio con la base de la corona del p3. El p4 emerge cuando lo han hecho, en este orden, m1 y p3. Esta circunstancia provoca en ocasiones anomalías al disponer el p4 de poco espacio para salir (ver en *C. antiquitatis*, CHOW, 1961; QI, 1975; en *Chilotherium wimani*, CHEN *et al.*, 2011 o en Rinoceronte blanco (DIETRICH, 1945. Taf. XVII. Fig. 31).

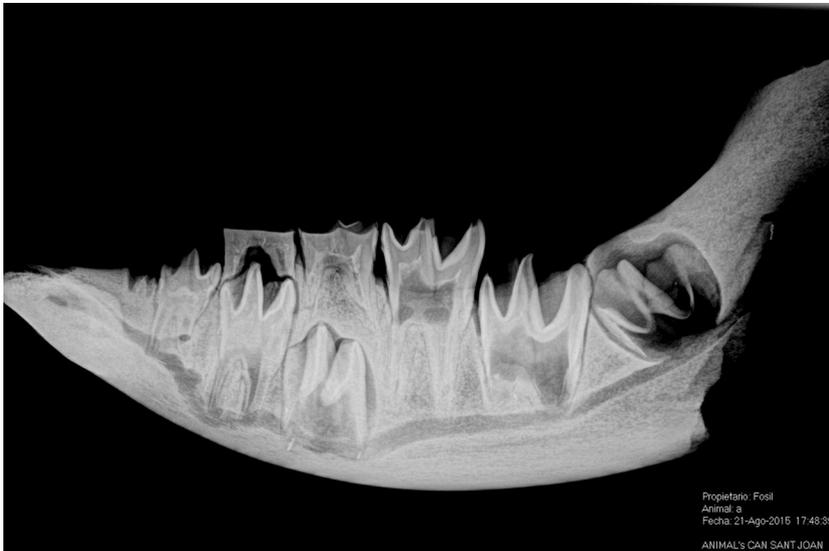


Figura 6. *Coelodonta antiquitatis*, Blumenbach 1799. Hemimandíbula derecha CABB2. Edad 7-14 años. Imagen radiológica: de izquierda a derecha, alveolo del d1; p2, en erupción; p3 formado, d3 por encima; p4 formando las raíces, d4 por encima; m1 emergido; m2 en erupción, formando las raíces; m3 en estado de germen.

m1

Recubierto de cemento dental salvo en el límite con el borde oclusal. Perfil vertical de los lóbulos, aplanado, cóncavo el transversal en el anterior, plano en el posterior. En vista labial, sinclinal externo vertical, profundo, alcanza la base de la corona. En norma oclusal, dentina sólo oculta en el extremo lingual del paralófidio y área estrangulada del metalófidio. Pliegue del paracónido pinzado. Ángulos metalófidio-paralófidio e hipolófidio-entolófidio ligeramente superiores a 90°. Superficie oclusal inclinada labialmente. En vista lingual, valles en “V” asimétrica posteriormente. Valle posterior profundo con vértice a 5 mm por debajo del anterior. La imagen radiológica muestra diente formado y emergido en su totalidad con alveolo estrechado en el cuello del diente. Recubierto de esmalte. La raíz anterior no parece contactar con el CM. Dimensiones dentro de la variabilidad específica, longitud ligeramente inferior al valor máximo, anchura coincidente con éste (GUÉRIN, op. cit.).

m2

Sobresale mitad del lóbulo anterior, despunta el posterior. En vista labial, perfil longitudinal del lóbulo anterior oblicuo ascendente en sentido distal en ángulo agudo respecto al plano oclusal del paralófidio. Lóbulo del posterior insertado muy abajo con diferencia de altura protocónido-hipocónido de 10 mm. Protocónido y metacónido son, en este orden, las cúspides más relevantes. Comparado en vista oclusal con el m1, ángulo paralófidio-metalófidio e hipolófidio-entolófidio más abierto, metalófidio más estrangulado, en ambos no lo está el entocónido. Su imagen radiológica muestra estadio de desarrollo más avanzado que el del p4. La corona ha ascendido por el alveolo para permitir el crecimiento de las raíces; la anterior sólo contacta con la superficie cortical del canal mandibular, la posterior irrigada en éste. Corona formada y recubierta de esmalte. Cavity pulpar delimitada. Dimensiones no comparadas por apenas estar emergido. A título informativo; L: 46.7. An: 26.

(m3). Descripción radiológica

En estado de germen, proyectado en oblicuo-mesial respecto al borde alveolar. Corona formada y recubierta de esmalte. Cavity pulpar sin delimitar. No hay desarrollo radicular.

Edad

Comparando con los grupos de edad establecidos para *C. s. simum* por HILLMAN-SMITH *et al.*, (1986), se equipara con el Grupo VIII (4-7 años). Para *C. antiquitatis*, comparando con GARUTT (1992, 1994), equiparación al Grupo IV-V -edad 8-15 años-. Comparando con SHPANSKY (2014), equiparación con Grupo IV, adulto-joven, edad 7-14 años.

Estudio comparativo

Las diferencias con CABB1 son: sínfisis en vista lingual más larga, triangular, eje mayor menos inclinado. Borde posterior más retrasado. Sin restos de la sincondriosis mandibular. Fosa del músculo geniohioideo más profunda y alejada del borde ventral. Línea milohioidea no marcada. Rama más alta y gruesa, alveolar y ventralmente. Pared labial de perfil vertical oblicuo, ángulo sínfisis-cuerpo mandibular mayor, inflexión del perfil longitudinal ventral retrasada.

La mandíbula nº 42092 de La Fage (GUÉRIN, 1973) se diferencia de CABB2 por: reemplazo dental más retrasado con estado inicial de erupción de p2, p3 y m2, menor desgaste y reabsorción de sus raíces, d4 sin emerger del borde alveolar. Sínfisis más corta, borde posterior adelantado al d1, ambas características posiblemente relacionadas con la menor edad del animal. Foramen mentoniano adelantado por debajo del d1. Inflexión del perfil longitudinal ventral retrasada a la altura del m1. Altura de la rama horizontal ligeramente mayor, diferencia máxima entre p3-d4, mínima por debajo del p2.

La hemimandíbula nº33 de *C. antiquitatis* de Dubravica, Serbia (MARKOVIC, 1992-1998: Pl. IV. Figs. 7-9) presenta proceso de reemplazo dental más adelantado al retener sólo el d4 (MARKOVIC, op. cit., como p4 muy desgastado). El p2, el p3 y el m1 en uso, el m2 ha completado su salida y del m3 despunta la parte posterior del metalófido. Ambas con: mismo perfil longitudinal ventral convexo, ángulo sínfisis-cuerpo mandibular y situación de la inflexión. No hay diferencia de nivel entre los vértices de los valles en el m1 de de la hemimandíbula serbia, sí en CABB2. El perfil del anterior es en “U” y en “V” ancha el del posterior, los dos en “V” en CABB2.

Las mandíbulas del Arenero de Arroyo del Culebro, Getafe, Madrid (SOTO Y SESÉ, 1991: Figura 4) y Jou Puerta, Asturias (ÁLVAREZ-LAO, 2014: Figs. 5a, 5b) presentan proceso de reemplazo dental más adelantado. En ambas, p2 y p3 han emergido, retienen el d4 en estado más avanzado de desgaste y reabsorción de sus raíces (como p4 “muy desgastado” en SOTO Y SESÉ, op. cit.: 16). Los m2 ya emergidos pero en uso muy incipiente en Arenero del Culebro, sin uso en Jou Puerta. Entre ambas, la primera presenta más desgaste dentario, p2 y p3 en uso, no lo están en Jou Puerta. ÁLVAREZ-LAO (2014) le atribuye una edad de 7-8 años y apunta que las

dimensiones de la dentición, inferiores al promedio de GUÉRIN (1980), pudieran indicar que se trató de una hembra. En la presínfisis izquierda de la mandíbula del Arenero del Arroyo del Culebro se observa la salida del canal mandibular. Se diferencia de CABB2 por: borde posterior de la sínfisis ligeramente adelantado; hay un saliente que delimita caudalmente la fosa de inserción del músculo geniohioideo. Ramas más bajas y ligeramente más estrechas ventralmente por debajo del d4 (p4, en SOTO Y SESÉ, op. cit.) y m1.

La mandíbula de Jou Puerta se diferencia de CABB2 por: inflexión del perfil ventral longitudinal menos redondeada y adelantada por debajo del d4. Perfil longitudinal no convexo, rectilíneo entre la inflexión y el lóbulo anterior del m2 y desde éste en sentido posterior oblicuo ascendente leve. Dimensiones estimadas sobre la escala de la Fig. 5 (ÁLVAREZ-LAO, op. cit. no recogidas en tablas por condición juvenil) indicarían altura inferior de la rama por debajo de los intervalos p2-p3, p3-d4, d4-m1 y m1-m2. Al nivel de morfología dental: m1 con pliegue del paracónido más anguloso, estrangulación del metalófido más intensa con abultamiento anterior mayor, misma consideración para el entolófido. Los p2 (M: 2) son más cortos, uno ligeramente más ancho el otro, muy similar. Los p3 (M: 2), d3 en CABB2, con misma longitud pero más estrechos. Los d4 (M: 4) son más largos y ligeramente más anchos. Los m1 (M: 4) son todos más anchos, dos más cortos, los otros dos con misma anchura que CABB2. No consideradas dimensiones del m2 de CABB2 por estar en fase inicial de erupción.

CONSIDERACIONES FINALES

Se han descrito y comparado morfométricamente dos hemimandíbulas de *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799) procedentes de la Orilla Marrón, Mar del Norte, Pleistoceno Superior. La aplicación de criterios para establecer la edad de los animales permiten afirmar que:

- La hemimandíbula CABB1 perteneció a un individuo infantil de 2-2,5 años.
- La hemimandíbula CABB2 perteneció a un individuo juvenil de entre 7-14 años.

Al nivel de morfología mandibular indicar que comparativamente:

- El borde posterior de la sínfisis está adelantado en CABB1, en las del Grupo II (SHPANSKY, 2014), en la de Salawusu (Qi, 1975) y Danangou (Li, 1984) respecto a CABB2 y en las que el p2 ha emergido (p.e. Arenero del Arroyo del Culebro, Labeko Koba o Jou Puerta), cuyo borde posterior se retrasa situándose entre la altura del valle anterior del p2 (Arenero del Arroyo del Culebro) y entre p2-p3 (Jou Puerta).

- Señalización nítida de la línea milohioidea y débil de la fosa para el genioihioideo en CABB1, a la inversa en CABB2 donde la primera no se aprecia. Posible alternancia en la preeminencia del grupo muscular del genioihioideo en los animales adultos relacionada con una mayor necesidad de elevar la lengua que no de dirigirla anteriormente junto al hioides.

Al nivel de morfología dental:

- Es la característica de la especie (p.e; esmalte rugoso, cemento dental). Esmalte expuesto al uso finamente estriado. Pliegue del paracónido constante en la serie; se acentúa de delante hacia atrás. Hipolófidio convexo en los dientes visibles. Estrangulamiento del metacónido constante en dientes con desgaste bajo o medio. Dimensiones dentro de la variabilidad específica (GUÉRIN, 1980).

- Las imágenes radiológicas indican: ausencia de canal incisivo; corticalización del CM completada en una edad inferior a los 2 años, con reabsorción en el tejido óseo mandibular a partir de la erupción del p2, como se observa en hemimandíbula CABB2. Desarrollo radicular posterior al de la corona. Tejido óseo esponjoso entre canal mandibular y borde alveolar, compacto entre el primero y el borde ventral.

AGRADECIMIENTOS

A quienes siempre están y de los que nunca se deja de aprender. Es posible además de dar gracias a personas también a sus lugares; Centre d' Estudis de la Natura del Barcelonès Nord, Roser, Joan, Salvador, Francesc..., Museo Geológico del Seminario de Barcelona, Dr. Sebastián Calzada, Dr. Antonio Abad, investigadores por vocación todos. También a Manel, mi dentista, a Sergi, “nuestro” veterinario y... a Ana.

BIBLIOGRAFÍA

- ALTUNA, J. (1972). Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. *Munibe*, 24. Pp. 1-464.
- ALTUNA, J. (1979). Nuevo hallazgo de rinoceronte lanudo (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) en Guipúzcoa. *Munibe. Sociedad de Ciencias Aranzadi*, 3-4. Año XXXI. Pp. 281-282
- ALTUNA, J., MARIEZKURRENA, K. (2000). Macromamíferos del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe*, 52. Pp- 107-181.
- ALVÁREZ-LAO, D. (2014). The Jou Puerta cave (Asturias, NW Spain): a MIS 3 large mammal assemblage with mixture of cold and temperate elements. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 393. Pp. 1-19.
- ANDERSON, J. L. (1966). Tooth replacement and dentition of the Black rhinoceros (*Diceros bicornis*, LINN.) *Lammergeyer*, 6. Pp. 41-46.

- ANTOINE, P-O. (2002). Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). Paris. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 188. Pp. 1-353.
- ARSUAGA, P.M., AGUIRRE, E. (1979). Rinocerontes lanudos en la provincia de Madrid (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach). *Real Sociedad Española de Historia Natural*, 77. Pp. 23-59.
- BAYGER, J.A., HOYER, H., KIERNIK, E., KULCZYNSKI, W., LOMNICKI, M., LOMNICKI, J., MIERZEJEWKI, W., NIEZABITOWSKI, E., RACIBORSKI, M., SZAFER, W., SCHILLE, F. (1914). Wykopaliska Starunskie, Slon Mamut (*Elephas primigenius*, Blum) Nosorozec Wlochaty (*Rhinoceros antiquitatis* Blum. s. Tichorhinus Fisch.), Flora I Fauna. Atlas Tabl. 1. LXVII. *Nakladem Muzeum im. Dzieduszyckich we Lwowie*, 15. Pp. 1-386. Atlas Pp. 181-268.
- BELJAEVA, E. (1966). Eopleistocene mammals of Western Transbaikalia. Order Perissodactyla. Family Rhinocerotidae. *Trudy Geol. Inst.*, 152, Pp.92-143. Moscow
- BIGALKE, R., STEYN, T DE VOS, D. DE WAARD, K. (1950). Observations on a juvenile female square-lipped or white rhinoceros (*Ceratotherium simum simum* (Burch.)) in the National Zoological Gardens of South Africa. *Proc. zool. Soc. Lond.* 120. Pp. 519-528.
- BOESKOROV, G. (1999). Rinocerontes lanudos (*Coelodonta antiquitatis*) distribución en el Asia Nororiental y territorios adyacentes. *Abstract 2nd International Mammoth Conference*.
- BOESKOROV, G. (2001). Woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) distribution in Northeast Asia. *Deinsea*, 8. Pp. 15-20.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. (1973). Studies on the pleistocene rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach). *Palaeontologia Polonica*, 29. Pp. 1-148.
- BRANDT, J.F. (1849). De *Rhinocerotis antiquitatis*, seu tichorhini, seu Pallasii structura externa et osteologica observationes, e reliquiis, quae in museis Petropolitans servantur erutae. *Memoires de l'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersbourg. Sciences Naturelles*, 5. Pp. 161-416.
- BUTLER, P.M. (1952). The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 121. Pp. 777-817.
- BUTLER, P.M. (1972). Some functional aspects of molar evolution. *Evolution*, 26. Pp. 474-483.
- CERDEÑO, E. (1989). Revisión de la sistemática de los Rinocerontes del Neógeno de España. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Pp.1-401.
- CHEN, S.K, DENG, T., WEN, H., SHANGIN, CH.(2011). A dental pathological deformity of *Chilotherium wimani* from the Linxia Basin of Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 49 (2). Pp. 223-228.
- CHOW, B-S. (1961). Note on a pathologic mandible of Woolly Rhinoceros from Siki, Ningsia. *Vertebrata Palasiatica*, Issue 1. Pp. 43-46.
- CHOW, B-S. (1978). The distribution of the woolly rhinoceros and woolly mammoth. *Vertebrata Palasiatica*, 16 (1). Pp. 47-59.
- CUVIER, G. (1807). Sur les Rhinocéros fossiles. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*. Tome VII. Pp. 19-55.

- DAURA, J., SANZ, M., GARCÍA, N., ALLUÉ, E., VAQUERO, M., FIERRO, E., CARRIÓN, J.S., LÓPEZ-GARCÍA, J.M., BLAIN, H.A., SÁNCHEZ-MARCO, A., VALLS, C., ALBERT, R.M., FORNÓS, J.M., JULIÀ, R., FULLOLA, J.M., ZILHAO, J. (2013). Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the "Ebro frontier" and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 60. Pp. 26-48.
- DELFORTRIE, M. (1875). Rhinocéros tichorhinus. *Actes de la Société Linneenne de Bordeaux*, 30. Pp. 175-176.
- DENG, T. (2004). The sequence of Cenozoic rhinocerotid fossils from the Linxia Basin (Gansu, China). 18 th. International Senckenberg conference 2004 in Weimar.
- DENG, T. (2005). Character, Age and Ecology of the Hezheng Biota from Northwestern China. *Acta Geologica Sinica*, Vol. 79, 6. Pp-730-750.
- DENG, T. (2008). Quaternary of Baikalia: Stratigraphy, paleontology and paleoenvironments of the Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations.
- DENG, T., WANG, X., FORTELIUS, M., LI, Q., WANG, Y., TSENG, Z.J., TAJEUCHI, G.T., SAYLOR, J.E., SÁILA, L.K., XIE, G. (2011) Out of Tibet: Pliocene Woolly Rhino Suggests High Plateau Origin of Ice Age Megaherbivores. *Science*, 333. Pp. 1285-1288. Pp. 1-47 (Mat. Compl).
- DIETRICH, W.O. (1945). Nashornreste aus den Quartär Deutsch-Ostrafrikas. *Palaeontographica, Stuttgart*, 96(A). Pp. 45-90.
- DRESS, M. (1986). Kritische kanttekeningen bij de naam "Zwarte botten fauna". *Cranium*, 3. Pp. 103-120.
- HERNESNIEMI, E., BLOMSTEDT, FORTELIUS, M., (2011). Multi-view stereo three dimensional reconstruction of lower molars of Recent and Pleistocene rhinoceroses for mesowear analysis. *Palaeontologia Electronica*, 14 (2), 2T. Pp. 1-15.
- FORTELIUS, M., MAZZA,, P., SALA, B. (1993). *Stephanorhinus* (Mammalia-Rhinocerotidae) of the Western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica*, 80. Pp. 63-155.
- FRIANT, M. (1957). Interprétation de la morphologie dentaire du Rhinocéros à narines cloisonnées, *Rhinoceros (Tichorhinus) antiquitatis* Blum. *Annales de la Société Géologique du Nord*, Lille 77. Pp. 212-219.
- FRIANT, M. (1961). Le *Rhinoceros (Tichorhinus) antiquitatis* Blum. Recherches anatomiques sur la tête osseuse et la dentition. *Société Géologique du Nord. Annales*. Tome LXXXI. Pp. 157-169.
- FUENTES, C., MELJIDE, M. (1977). El Rinoceronte lanudo (*Rhinoceros tichorhinus* Cuvier = *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach) de La Cueva del Nando (Ajo, Santander). *Cuadernos de Espeleología*, 9-10. Pp. 87-98.
- GARUTT, N.V. (1992). Ontogenez zubnoy sistemy sherstistogo nosoroga *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). (Dental ontogeny of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) *Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN*, 246. Pp. 81-102.
- GARUTT, N.V. (1994). Dental ontogeny of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). *Cranium*, jrg. 11 (1). Pp. 37-48.
- GERTH, H. (1923). Neue Funde von *Rhinoceros antiquitatis* in der Maasmündung. *Verhandelingen Geologie en Mijnbouw Genootschap Mededelingen Institute Nederlands*,

Den Haag; Serie 7 (2). Pp. 99-104.

GIEBEL, C.G. (1851). Beitrage zur Osteologie des Rhinoceros. *Jahresbericht des Wissenschaftlichen Vereins Halle*, 3. Pp. 72-157.

GROVES, C. (1967). On the Rhinoceroses of South East Asia. *Säugetierkundliche Mitteilungen, München*, 3. Pp. 221-237.

GUÉRIN, C. (1970). Le Rhinoceros du gisement Pleistocene de Villereversure (Ain). *Documents des laboratoires de géologie Lyon*, 37 Pp. 1-175.

GUÉRIN, C. (1972). Etude de nouveaux restes de vertebres provenant de la carriere forunier a Châtillon-Sint-Jean (Drôme). II. Rhinoceros. Bulletin de l'Associattion française pour l'étude du Quaternaire, 4. Pp. 263-270.

GUÉRIN, C. (1973). Les trois espèces de Rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) du gisement Pléistocène moyen des Abîmes de La Fage a Noailles (Corrèze). *Nouvelles archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 22. Pp. 55-84.

GUÉRIN, C. (1974). Le gisement Pléistocène supérieur de la Grotte de Jaurens a Nespouls, Corrèze, France: Les *Rhinocerotidae* (*Mammalya, Perissodactyla*). *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 21. Pp. 65-85.

GUÉRIN, C. (1980). Les Rhinoceros (*Mammalia-Perissodactyla*) du Miocene Terminal au Pleistocene superieur en Europe Occidentale. Comparaison avec les especes actuelles. *Documents des laboratoires de géologie Lyon*, n°79. 3 Tomos.

GUÉRIN, C. (2010). *Coelodonta antiquitatis praecursor* (*Rhinocerotidae*) du Pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France) *Revue de Paléobiologie*, Genève, 29 (2). Pp. 697-746.

HARLÉ, E. (1920). Restes d'Eléphant et de Rhinocéros trouvés récemment dans le Quaternaire de la Catalogne. *Institució Catalana d'Història Natural*, 2. Any III. Pp. 40-43.

HESCHELER, K. (1918). Über einen Unterkiefer von Rhinoceros antiquitatis Blumenb. aus dem Kanton Schaffhausen. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft*. 62. Pp. 319-326.

HILLMAN-SMITH, A.K.K, OWEN-SMITH, N., ANDERSON, J. L. (1986). Age estimation of the White rhinoceros (*Ceratotherium simum*). *J. Zool., Lond. (A)* (210). Pp. 355-379.

JACOBSHAGEN, E. (1933). Studien amb OberkicfergebiB des wollhaarigen Nashorns *Rhinoceros lenensis* PALLAS) *antiquitatis* BLUMENB. *Palaeontologische Zeitschrift*, 15. Pp. 246-279.

KAHLKE, H. D. (1969). Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Palaeontologische Abhandlungen A*. Volume 3 (3/4). Pp. 667-709.

KAHLKE, D., LACOMBAT, F. (2008). The earliest immigration of woolly Rhinoceros (*Coelodonta tologojensis*, *Rhinocerotidae*, *Mammalia*) into Europe and its adaptative evolution in Palearctic cold stage mammal faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27. Issues, 21-22. Pp- 1951-1961.

LACOMBAT, F. (2005). Les rhinocéros fossiles des sites préhistoriques de l'Europe méditerranéene et du Massif Central, Paléontologie et implications bichronologiques. *Bristish Archaeological Reports International Series*, 1419. Pp. 1-175.

LI, Y. (1984). Fossil Mammals and their Stratigraphic Age from Danangou, Yuxian Co.,

Hebei Province. *Vertebrata Palasiatica*, 22. (1). Pp. 60-68.

LOOSE, H.K. (1975). Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia. *Scripta Geol*, 33. Pp. 1-60.

MADE, VAN DER J. (2010). The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt). *NN: Ein interglaziales Ökosystem des mittelpaläolithischen Menschen Veröffentlichungen des Landesmuseums für Vorgeschichte*, 62. Pp. 433-527.

MARKOVIC, Z. (1992-1998). Woolly Rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1803) from Pleistocene of Serbia. *Bulletin of Natural History Museum, Belgrade*, (A) 47-50. Pp. 217-237.

PALLAS, P. S. (1773). De reliquis animalum exoticorum per Asiam borealem repertis. *Novi comentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, 17. Pp. 576-606.

NIEZABITOWSKI, E.L. (1911). Die Überreste des in Starunia in einer Erdwachsgrube mit Haut und Weichtellen gefundenen Rhinoceros antiquitatis Blum. (tichorhinus Fisco.), Vorläufige Mitteilung. *Bulletin International de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres de Cracovia*, Ser. B, Cracovia 4: Pp. 240-267.

PEI, S.W. (2001). Discovery of *Coelodonta antiquitatis* from Hutouliang in Nihewan Basin. *Vertebrata Palasiatica*, 39. Pp. 72-75.

QI, G. (1975). Quaternary Mammalian fossils from Salawusu River district, Nei Mongol. *Vertebrata Palasiatica*, Vol XIII, (4). Pp.239-251.

QUI, Z., DENF, T., BANYUE, W. (2004). Early Pleistocene Mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China. *Paleontologia Sinica*, 191. Pp. 11-198.

SANTAFÉ-LLOPIS, J. VTE. (1978). Los Rinocerótidos fósiles de España. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Pp. 1-489.

SANTAFÉ-LLOPIS, J. VTE., CASANOVAS-CLADELLAS, M^a.L., (1978). Los Rinocerótidos de Can Parellada y Can Jofresa (Vallesiense terminal de los alrededores de Terrassa, Barcelona, España). *Acta Geológica Hispánica*, 13. Pp. 105-112.

SANTAFÉ-LLOPIS, J. VTE., CASANOVAS-CLADELLAS, M^a.L. (1992). Los Rinocerótidos (Mammalia, Perissodactyla) de la localidad vallesiense de Polinyà (Barcelona). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 2. Pp. 45-67.

SANTAFÉ-LLOPIS, J. VTE. BELINCHÓN-GARCÍA, M. (1988). *Brachypotherium aurelianense* (NOUEL) (*Perissodactyla, Rhinocerotidae*) del Mioceno inferior continental valenciano (Buñol, Valencia). *Acta Geológica Hispánica*, 23 (3). Pp. 217-222.

SIEGFRIED, P. (1975). Der schädel eines juveniles Fellsnashorns *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach), Rhinocerotidae, Mammalia. *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, 35. Pp. 51-70

SHPANSKY, A. V., BILLIA, E. M. E. (2006). Ostatki detenyshy shertistogo nosoroga. (Juvenile remains of the “woolly rhino” *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Rhinocerotidae) iz Tomskogo Priob'ya (Zapadnaya Sibr') (Juvenile remains of the “woolly rhino” *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Tomsk Priob'e region. In. *Rozanov A.V., Lopatin, A.V. & Parkhaev, P.Y. (eds). Sovremennaya Paleontolgya – Klassicheskie I Noveyshie Metody*. Moskwa. Pp. 103-108.

SHPANSKY, A.V. (2014). Juvenile remains of the “woolly rhino” *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Tomsk Priob'e region (Western Siberia). *Quaternary International*, 323. Pp. 86-99.

- SOTO, E., SESÉ, C. (1991). Restos de grandes mamíferos del Pleistoceno del arenero del Arroyo del Culebro (Getafe, Madrid). *Estudios de Prehistoria y Arqueología madrileños*, 7. Pp. 7-27.
- STUDER, TH. (1911). Ueber reste des *Rhinoceros tichorhinus* Fisch. Im Diluvium der Schweiz. *Mitteilungen des Naturforschenden Gessellschaft in Bern*, NR 1796. Pp. 207-213.
- TOKUNAGA, SH., NAORA, N. (1934). Report of Diggings at Ho-Chia-Kou, Ku-hsiang-tung, Kirin, Manchoukuo (in Matuzawa I. & al., eds: Report of the First Scientific Expedition to Manchoukuo under the leadership of Shigeyasu Tokunaga, June-October, 1933). *Geology, Section II, part I. The Institute of Scientific Research of Manchuoukuo*. Pp. 1-119.
- TOKUNAGA, SH., NAORA, N. (1939). Fossil remains excavated at Ku-Hsiang-Tung near Harbin, Manchoukuo (in Matuzawa I. & al., eds: Report of the First Scientific Expedition to Manchoukuo under the leadership of Shigeyasu Tokunaga, June-October, 1933). *Geology, Section II, part IV. The Institute of Scientific Research of Manchuoukuo*. Pp. 1-229.
- TONG, H-W., WANG, X-M. (2014). Juvenile skulls and other postcranials bones of *Coelodonta nihowanensis* from Shanshenmiazozui, Nihewan Basin, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (3). Pp- 710-724.
- TZU-GANG, G., GUANG-LUNG, SH., KE-DING, L. (1979). A Pleistocene Fossil of *Coelodonta* from Gingho Basin, Qinghai Province. *Journal of Lanzhou University*, Volume 1979. Pp. 135-138.
- VAN KOLFSCHOTEN, T.H., VAN DER MEULEN, A. J. (1986). Villanyan and Biharian mammal faunas from the Netherlands. *Mem. Soc. Geol. It.*, 31. Pp. 191-200.
- VAN KOLFSCHOTEN, T.H., LA BAN, C. (1995). Pleistocene terrestrial mammal fauna from the North Sea. *Medel Rijks Geol. Dienft*, 52. Pp. 135-151.