

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

ОТДЕЛ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ, ТОМ XI (1)
под редакцией А. Архангельского, Л. Давиташвили, Д. Перкина и Н. Шатского

ГОД 1933

НОВАЯ СЕРИЯ, ТОМ XLI.

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ DES NATURALISTES
DE MOSCOU

SECTION GEOLOGIQUE, TOME XI (1)
publiée
sous la rédaction du prof. A. Arkhanguelsky, L. Davitachvili, D. Perkin et N. Schatsky

ANNÉE 1933

NOUVELLE SÉRIE. TOME XLI.

Таксономическое положение *Indricotherium asiaticum* Boriss.

С. А. Гатуев (Ленинград)

Indricotherium asiaticum Boriss. and its Taxonomic Position

S. A. Galuev (Leningrad)

В 1910 г. молодому тогда палеонтологу Форстеру Куперу (Кембридж) удалось собрать в нижнемиоценовых (по Куперу) отложениях Белуджистана (Индия) кости многочисленных вымерших животных. Среди прочих костей Купер нашел огромных размеров первый шейный позвонок (atlas) и несколько спинных, которые он отнес к животному, описанному под новым родовым и видовым названием *Paraceratherium bugtiense*. Материалом для установления этой формы послужила нижняя челюсть¹.

Во вторую экспедицию в ту же местность удалось отыскать череп животного, нижняя челюсть которого была описана как *P. bugtiense*, и тогда было обнаружено, что первый шейный позвонок, найденный в 1910 г., принадлежит какому-то другому животному, так как он не соответствовал найденному черепу. В эту же экспедицию было добыто еще несколько костей гигантского животного, именно: три других шейных позвонка, femur, tibia, часть ulna, два humerus и кое-что еще из костей конечностей. Собранные кости потребовали установления нового рода из подотряда (или отряда), как тотчас установил Ф. Купер, однокопытных (*Perissodactyla*). Новое животное было названо *Thaumastotherium osborni*, в честь знаменитого американского палеонтолога².

В этом предварительном сообщении Ф. Купер дает описание и некоторые размеры, а также рисунки найденных частей скелета, еще не окончательно препарированных. В кратком морфологическом анализе отмечены некоторые особенности строения костей, сравнение которых с известными формами представило большие трудности. Астралал походит на таковой однокопытного и, именно, скорее всего носорога, несмотря на различие в величине и пропорциях. Между тем femur и humerus имеют слоновый облик. На femur, по Куперу, нет третьего трохантера. Позвонки удлиненные и несколько необычайной формы свидетельствуют, однако, об очень длинной шее. При отсутствии черепа и зубов Ф. Купер в своем определении таксономического положения нового животного остановился на том, что, вероятно, это носорог.

В том же 1913 году Ф. Купер заменил предложенное им первоначальное родовое название *Thaumastotherium* новым *Baluchitherium*, ввиду использованности первого³.

В 1915 г. появилась статья Борисяка «Об индрикотерии»⁴, посвященная находкам крупного млекопитающего в Тургайской области горн. инженера Матвеева (1912 г.), студента Гайлита (1912 и 1913 г.) и препаратора Академии наук Козлова (1914 г.). В статье этой дается описание кисти задней конечности, длинных костей конечностей, отме-

чаются особенности последних, сохраняющих признаки носорогового строения при относительно большой длине и стройности, чем у названных животных. Далес Борисяк отмечает присутствие на femur третьего трохантера и описывает задний верхний коренной зуб, принадлежность коего носорогу не вызывает сомнений. «Таким образом», заканчивает свою статью Борисяк, «мы имеем (в данном случае. — С. Г.) дело с своеобразным, очень примитивным носорогообразным животным колоссальной формы роста». В 1916 г. во второй статье, посвященной этой же форме, А. А. Борисяк на основании изучения материалов, собранных в 1915 г. и давших почти полный ряд (отсутствует лишь P¹) верхних зубов, приходит к заключению, что по строению зубного аппарата индрикотерий представляет примитивнейшую стадию Rhinocerotidae, к которой он несомненно относится, представляя среди них одну из многочисленных ветвей, рано вымершую. При огромном росте и некоторых своеобразных чертах в строении скелета животное это сохранило весьма примитивную форму зубов.

В 1917 г. Борисяк дает краткое описание остеологии индрикотерия⁵. Здесь в соответствующем месте отмечается присутствие третьего трохантера на femur⁵, и на основании строения зубов скелета делается вывод, что описываемое животное представляет настоящего носорога, т. е. принадлежит семейству Rhinocerotidae, а не какой-либо боковой ветви Rhinoceroidea. В примечании к этому говорится, что «многие своеобразные черты строения (индрикотерия) быть может побуждали бы выделить его в особое подсемейство среди носорогов, но будет осторожнее подождать более точно устанавливая его таксономическое положение до того, как будет найден цельный череп».

В течение 1923 г. вышло четыре работы, посвященные Baluchitherium. В феврале этого года появилась монография Купера, посвященная установленному им роду и видам Baluchitherium osborni (? Syn. Indricotherium «turgaicum») Borissiak⁶, в июне — статья Осборна о гигантском носороге западной и центральной Азии⁷, в сентябре — небольшая заметка Купера о балучитерии и, наконец, концом августа датирована монография Борисяка «О роде Indricotherium n. g.» (сем. Rhinocerotidae), сданная в печать еще в сентябре 1916 г. В монографии Купера дается описание отдельных костей скелета Baluchitherium, изображения (рисунки, не фотографии); размеры, отмечаются особенности их строения, сравнения с другими типами группы Perissodactyla. При рассмотрении femur отмечается присутствие третьего трохантера, отрицавшегося в предварительном сообщении. Особенно подробно Ф. Купер останавливается на сравнительном описании костей запястья и предплюсны. В части, посвященной черепу и зубам, Ф. Купер пользуется имевшимися у него работами А. А. Борисяка. Он подробно останавливается на крупных однокорончатых с одним корнем зубах, которые второй автор принял за клыки и верхние резцы и которые по своей форме напоминают клыки хищника. Купер сравнивает эти зубы с найденными им in situ нижними резцами с нижней челюстью описанного им же Paraceratherium bugtiense. Допуская естественность отнесения крупных зубов и крупных костей одному и тому же животному, Ф. Купер указывает на большое сходство, и по размерам, зубов взрослого Paraceratherium с описанными А. А. Борисяком образцами. Между тем череп первого животного значительно меньше, по сочленовым бугоркам, соответствующей части черепа Baluchitherium. В заключении остеологического анализа остатков скелета Baluchitherium Ф. Купер оставляет открытым вопрос о таксономическом положении своей формы, которая в одних признаках походит на лошадь, в других на носорога, в некоторых отношениях — на слона.

1. Baluchitherium, по его мнению, можно рассматриваться как единственный член конца серии Perissodactyla, которая развилась на высоконогом пальцехождении (дигитиградии) и, вероятно, длинноголовой ли-

нии эволюции с увеличением в размерах, которое, в конечном отчете, стало неадаптивным.

2. *Baluchitherium* — из примитивных родственников *Rhinocerotinae*, несколько затемненной адаптацией к тяжести тела.

3. Предковая линия *Baluchitherium* остается пока неизвестной. *Indricotherium* Борисяка Ф. Купер, как видно из заглавия его монографии, склонен считать синонимом *Baluchitherium*. Исключительный интерес представляет небольшая статья известного американского палеонтолога Г. Осборна, вызванная находкой третьей азиатской экспедицией огромных костей ископаемого животного, которые оказались принадлежащими *Baluchitherium* (1922 г.) и среди которых был, наконец, найден и череп с нижней челюстью. Местонахождение — Монголия, Igen Daba у Лоха и т. д. Из сравнения найденных костей с таковыми белого африканского носорога, коротконогих ископаемых носорогов и гигантской канзасской лошади Осборном, совместно с Грегори, были высчитаны пропорции тела *Baluchitherium*. Оказалось, что животное по размерам превосходило нынешних слонов как африканского, так и индийского, так как при одинаковой с последними длине humerus и femur оно имело более длинные нижние части конечностей, было более ходульным. При массивном теле и длинной лошадинообразной шее голова была относительно мала, хотя и очень крупна абсолютно. Судя по форме зубов, *Baluchitherium* был листоедом, подобно жираффе и окапи. Это было животное, обитавшее в саваннах Монголии и хорошо защищенное от врага своей величиной, быстротою бега и сильными бивнями, в которые превращены верхние резцы. Последний признак исключает близкое родство *Baluchitherium* с прочими носорогами, в частности с ацеротериями, с которыми он имеет общее в пропорциях тела и в отсутствии рогов. Ничего подобного бивням *Baluchitherium* нет ни у одной группы носорогов. Верхние резцы у них либо имеют низкую коронку, либо исчезают, но никогда не бывают остроконечными бивнеподобными. На основании всех этих признаков Осборн считает необходимым отнести *Baluchitherium* к новому подсемейству, восьмому, сверх семи им ранее принятых линий развития носорогов (см. ниже).

В напечатанной в сентябрьском номере «Nature» статье *Baluchitherium osborni and its relations*⁸ Купер излагает кратко историю открытий различных костей *Baluchitherium*, включая череп, в различных пунктах Азии: Белуджистане, Туркестане, Монголии. После описания некоторых дополнительных к прежним признакам и повторения последних, Форстер Купер, касаясь таксономии и взаимоотношений *Baluchitherium* с другими носорогами, считает их неясными. «Это был, конечно, носорог», пишет он, «но непохожий ни на одну известную форму. По зубам и челюсти, за исключением сильных вниз направленных верхних бивней, он подобен вымершему безроговому ацеротерию, но лошадиное строение ног и шеи исключает тесную связь. Родство с лошадью сразу исключает структура зубов». Нужно уйти далеко в глубину веков, чтобы найти исходный пункт *Baluchitherium*, и этот пункт пока неизвестен, хотя автор предположил, что маленький эоценовый *Triplorus* с некоторыми лошадиными чертами в конечностях, может быть является предком *Baluchitherium*.

В упоминавшейся выше монографии Борисяка⁹ автор этот уже во введении усиленно подчеркивает самостоятельность установленного им рода. По его утверждению, найденный в 1912 г. в Тургайской области индрикотерий очень близок к описанному из Белуджистана *Baluchitherium* как по размерам, так и по своеобразным особенностям скелета — длинная шея с пустотелыми позвонками, слоновобразные длинные кости конечностей, длинные метаподиальные кости. Однако он не тождествен индийской форме Купера и представляет, по Борисяку, меньшую специализацию, которая выражается отсутствием у *Baluchitherium* третьего

трохантера на бедре, в то время, как у *Indricotherium* он еще имеется. Другими словами Борисяк считает, что между *Indricotherium* и *Baluchitherium* имеется, быть может, генетическая связь, но в процессе развития *Baluchitherium* утерял третий трохантер, оставаясь, в то же время, как и *I.*, носорогом. И это отсутствие третьего трохантера Борисяк считает основанием, которое дает ему право создать новый род *Indricotherium*. Это заставляет его остановиться более подробно в своей монографии (стр. 94) на третьем трохантере; говоря же о сходствах и различиях описываемой им формы с другими, еще раз отметить, что у *Baluchitherium* — «бедро . . . без следов третьего трохантера». То, что последняя фраза набрана у автора в разрядку, доказывает исключительное значение, какое он придавал этому признаку при описании своего рода. В заключительной части своей монографии Борисяк опять упоминает о третьем трохантере⁹, а в диагнозе рода *Indricotherium*, кроме включения в число признаков его третьего трохантера, читаем:

«К этой же группе (подсемейству) принадлежит еще один род *Baluchitherium* (*Thaumastotherium*) F. Coop., остатки представителя которого, *B. osborni* F. Coop., были открыты в 1911 г. в верхнеолигоценовых отложениях Bugti-Hills Белуджистана. Отсутствие подробного описания лишает возможность дать полное сравнение его с индрикотерием. (Монографии Ф. Купера Борисяк, очевидно, еще не имел.—С. Г.) Наиболее существенным отличием является отсутствие у *Baluchitherium* третьего трохантера на бедре (ср. выше стр. 94), заставляющее, как и некоторые другие признаки, рассматривать *Baluchitherium* как форму, еще более специализированную, чем индрикотерий».

В 1924 г. Борисяк снова возвращается к индрикотерии¹⁰ в связи с получением им новых материалов по этой форме и появлением новых работ, проливающих свет на строение черепа, нами уже разобранных выше. Борисяк указывает на использование Ф. Купером в его монографии о *Baluchitherium* описания остеологии индрикотерия 1917 г. (см. выше). Купер, по сообщению Борисяка, признавая большую близость, может быть даже тождество своей формы с тургайской, недостающие части скелета дополняет описанием последней формы, «тем самым искусственно увеличивая впечатление тождественности обеих форм»¹⁰. В доказательство различий Борисяк дает сравнения отдельных костей *Baluchitherium* и *Indricotherium*. Все эти различия — порядка количественного: «короче, длиннее, более сплюснуто, менее сплюснуто, изящнее» и т. д.

Единственный качественный признак — третий трохантер — на этот раз оказывается и у *Baluchitherium*: «затем бедро *Baluchitherium* имеет, как и *Indricotherium*, незначительный третий трохантер; это последний отрицался в предварительном описании, поэтому, как одно из существенных отличий *Indricotherium* от *Baluchitherium*, было указано присутствие у первого третьего трохантера»¹⁰.

Мы уже видели выше, какое значение А. А. Борисяк придавал третьему трохантеру, создавая новый род (см. выше цитату из монографии 1923 г.).

Чтобы показать, насколько все прочие признаки обеих форм сравнительно неопределенны, достаточно привести несколько примеров из работ Борисяка¹⁰. «Уlna. Имеется лишь верхний конец (у Купера.—С. Г.); судя по рисунку, сходство с костью *Indricotherium* очень большое, если рисунок сделан точно в 1/80, но размеры значительно меньше и иное соотношение размеров отдельных частей (например, *fossa semilunaris* и *olecranon*)». Как известно, размеры могут весьма колебаться в пределах даже одного вида, не говоря уже о роде. Соотношение частей? Но ведь *olecranon*». Как известно, размеры могут весьма колебаться в пределах ибо *fossa* — это выемка, которая ограничена *olecranon*.

«*Tibia* (у *Baluchitherium*. — С. Г.) короче, чем у *Indricotherium*, и значительно более расширяется книзу». Тут же имеется примечание: «Fig. 12 В. Forster Cooper, вероятно, изображает проксимальный, а не

дистальный конец». Выходит, что рисунки Купера такого качества, что не разобрать, где верх, где низ. Это примечание дополняется описанием tarsus: «Astragalus и naviculare дают менее значительные отличия (в расположении задних суставных поверхностей астрала и пр.), еctosuneiforme, повидимому (судя по рисунку), автор представлял себе в перевернутом виде»¹⁰.

Таковы все отличия Baluchitherium от Indricotherium. Остается один только третий трохантер. Но что такое третий трохантер и каково его таксономическое значение в классе позвоночных вообще, в подотряде Perissodactyla и в семействе Rhinocerotidae в частности?

На чем базируется таксономия последнего семейства при современном состоянии наших знаний его?

I. Таксономия носорогов

Ограничусь лишь теми данными, которые имеют непосредственное отношение к разбираемой в настоящей статье теме. Вопросы таксономии, весьма запутанные и неясные для многих групп ископаемых и живущих животных, для носорогов всегда были особенно трудными. И так как этим вопросам много внимания уделял крупнейший американский палеонтолог Генри Осборн, талантливые работы которого полностью освещают всю выполненную до него работу по изучению носорогов, я в своем изложении буду руководствоваться, главным образом, данными именно этого автора.

Уже в одной из первых своих более крупных работ по носорогам Осборн¹¹ пытается разобраться в запутанной в то время классификации этой группы копытных млекопитающих. Изучение тех признаков, которые принимались во внимание предшествовавшими ему авторами, опи-сывавшими различных вымерших и живущих носорогов, привели американского палеонтолога к заключению, что многие черты сходства между более поздними формами этой группы обязаны своим возникновением способности к одинаковой эволюции. Эти сходные признаки появлялись в различных линиях развития и приводили к одинаковым структурным типам. Главным средоточием быстрой эволюции носорогов были в черепе коренные зубы и носовые кости. Из других частей скелета имеют значение кости конечностей. Как правило, длинные стройные ноги ранних типов становятся короткими и массивными, но в некоторых случаях наблюдается сохранение стройных ног более древних форм (Rhinoceros etruscus Европы).

Для объяснения образа жизни вымерших видов, Осборн, пользуясь сведениями, заимствованными у Фляуера¹², останавливается на анатомии, способе питания и распространении живущих ныне носорогов.

Мы задержимся на этой части работы постольку, поскольку представляют интерес те признаки, на основании которых производится разделение ныне живущих носорогов на отдельные виды и роды. (Как увидим ниже, происхождение и генетические отношения современных носорогов гораздо сложнее).

Из пяти известных в настоящее время видов носорогов три принадлежат Азии, два обитают в Африке. По степени специализации они могут быть расставлены следующим образом:

A. Наиболее примитивный из живущих носорогов. С двумя рогами — большим носовым и меньшим лобным. Маленькие, отчасти функционирующие резцы $\begin{pmatrix} I^1 & 0 \\ 0 & C^1 \end{pmatrix}$. Processus postglenoidalis и Pr. posttypanicus отделены.

1. Rhinoceros sumatrensis. Небольшой величины. Обладает комбинацией примитивных и специализированных черт. Отличается низким узким затылком, наклоненным назад. Наружный слуховой проход, открыт внизу. Резцы имеются (боковые верхние и средние нижние исчезают). Коренные зубы короткими корон-

ками и в других отношениях подобны *R. sondaicus*, к которому он по анатомическому строению близко примыкает.

В. Два вида с одним носовым рогом, вполне функционирующими режущими зубами (клыки и резцы) — I_1^1, C_1^0 . Широкое соединение отростков *postglenoidalis* и *posttympanicus*.

2. *Rh. sondaicus (javanicus)*. Низкий наклоненный вперед затылок. Небольшой носовой рог, отсутствующий у самок. Сравнительно коротко-корончатые или брахиодонтные коренные зубы без цемента. Они имеют струйчатый эктолоф с сильной «подпоркой» — парастилем. Поперечные гребни *wearing into ridges*, большое *crochet*, но редко *crista*, фосетты не образуются.

3. *Rh. unicornis (indicus)*. Характеризуется высоким наклоненным вперед затылком и большим носовым рогом. Коренные зубы с высокой коронкой (субгипсодонтные), с цементным слоем. Плоский эктолоф с невыраженным парастилем, косые прото- и металофы, *wearing horizontally*. Большие *crochet* и *crista*, выраженная полужосетта.

Далее идут два африканских вида.

С. Резцы в виде следов, или отсутствуют (*Atelodus*). Два рога, один около другого близко. *Pr. postglenoidalis* и *pr. posttympanicus* отчасти раздельны.

4. *Rh. bicornis*. Имеет следы резцов лишь в юной стадии. Коренные зубы с короткой коронкой и тонким цементным слоем. Протолоф и металоф поперечны. Эктолоф с передней «подпоркой» — парастилем; с большим *crochet* и *crista*, редко соединенными. (Коренные зубы того же, в общем, типа, что *R. sondaicus* и *R. sumatrensis*.)

5. *Rh. simus*. Крупный вид. Широкий и низкий. Режущих зубов нет и в юной стадии. Коренные зубы (как у *R. indicus*) субгипсодонтные, с толстым цементным слоем, плоским эктолофом, без парастила; протолоф и металоф косые; *crochet* и *crista* обычно соединены. Этот тип отличается от всех живущих и ископаемых носорогов (за исключением *R. blanfordi* и *R. antiquitatis*) присутствием задней фосетты в верхних коренных.

Мы видим, что совокупность признаков, которыми руководствуется Фляуер для разделения носорогов на виды и ряды, не имеет ничего общего с теми, которыми оперирует Борисяк.

Далее в работе Осборна следует изложение истории носорогов С. Америки и Европы, рассмотрение эволюции зубов, различных их типов и описание морфологии черепа, опять-таки с точки тех изменений, которые в ней происходят в процессе развития.

В заключение Осборн дает предварительные основания классификации носорогов. Он еще раз отмечает существующую в этом вопросе путаницу. В то время как Фляуер (1891 г.) все семейство носорогов свел к одному роду, в котором он объединил 40 существовавших от эоцена до наших дней видов носорогов, Коп (Cope 1879 г.) принял для родового различия четыре группы признаков, именно: а) последовательная потеря верхних и нижних режущих зубов; б) развитие одного или двух сортов; в) развитие костной носовой перегородки; д) потеря четвертого пальца передней ноги.

На основании этих признаков Коп принял для носорогов 9 родов, к которым при дальнейших открытиях должно было прибавиться еще большее число новых.

Сам Осборн отказывается дать окончательную классификацию, считая, что она должна быть выражением филогении, которая еще настолько темна (для 1898 г.), что строить идеальную классификацию пока невозможно. Понутно он, Осборн, подвергает критике основы существовавших до него классификаций.

Делить носорогов, как это делают Коп и Лайдекер, на основании гомопластичности или параллельных прогрессивных изменений — нецелесообразно, их можно делить лишь на основании гетеропластичности или их расходящихся видоизменений. Тенденция терять верхние и нижние режущие зубы представляет признак, характерный для всего семейства носорогов, и поэтому она обнимает все его ветви. Эта потеря была достигнута в большей или меньшей степени всеми филумами. Признак этот, следовательно, не может отличать ветви друг от друга, а лишь последовательные видовые стадии внутри ветви. Ателодонтная группа

Лайдекера (1886 г. р. 92), заключающая длинноголового *Rh. antiquitatis* и короткоголового *Rh. pachygnathus*, не естественна. То же справедливо относительно всех параллельных прогрессивных признаков. Когда все семейство носорогов будет достаточно хорошо изучено, замечает Осборн, можно будет выявить истинные признаки расхождения и на основании их отделить роды друг от друга. В настоящее время кажется более правильным пренебречь числом резцов и базировать деление, прежде всего, на типах черепа — короткоголовом или длинноголовом, затем на рогах и, наконец, на типе коренных зубов. Присутствие или отсутствие рогов вообще представляет признак прогрессивного расхождения, наличие же одного или двух рогов менее существенно, ибо, как показал Фляуер, однорогий индийский *Rh. unicornis* и *Rh. sondaicus* по внешнему виду должны были бы быть отнесены к одному виду, но второй определенно отличается от первого многими внутренними анатомическими признаками.

Исключительное значение, какое некоторые палеонтологи придают отдельным органам животного, развитие которых считается достаточным основанием для генеалогии, а следовательно, и систематики группы животных, представляет большой риск и приводит к неправильным заключениям. Так, история развития семейств носорогов была построена Годри (*A. Gaudry*¹³) на основании постепенного развития носовых костей от эоценового *Palacotherium* до современных двурогих носорогов. Ряд этот построен следующим образом: *Palacotherium medium* — *P. crassum* — *Aceratherium incisivum* — *A. tetradactylum* — *Rhinoceros scheiermacheri* — *Rh. pachygnatus* — *Rh. etruscus* — *Rh. tichorhinus*.

Как увидим ниже, ряд этот объединяет формы, совершенно лишенные генетической связи (непосредственной), и включает несколько анахронизмов.

Такого же характера история развития этого семейства, предложенная М. Павловой¹⁴.

Сам Осборн возвращается к вопросам эволюции и систематики носорогов в работе, посвященной истории этой группы млекопитающих в Европе¹⁵.

В ней он приходит уже к определенным выводам после посещения им и изучения собраний Лондона, Парижа, Лиона и других городов Европы. Положения свои Осборн формулирует так: Настоящие третичные и более новые носороги принадлежат, по крайней мере, шести генетическим сериям, или филумам, отношения коих друг к другу пока неизвестны.

Исходные формы их должны быть отодвинуты далеко назад в более древний кайнозой.

Первые шаги в направлении к отчетливому разрешению таксономической проблемы заключаются, по Осборну, в том, чтобы: 1) принять раннюю адаптивную радиацию носорогов от неизвестного ствола; 2) допустить возможность независимого развития некоторых филумов в С. Америке, Европе, Азии, Африке и последующее смешение этих филумов путем миграций; 3) признать последовательность видов в отдельных филумах или линиях происхождения, обозначая их как подсемейство; ограничить каждое подсемейство, или серию видов, от его современников, коль скоро выясняются его древнейшие члены; 5) предусматривать в пределах каждого филума возможность развития коллатеральных, а также прямых линий видов на основании закона местной адаптивной радиации.

Среди главных признаков расхождения для разделения подсемейства — серии видов — Г. Осборн указывает следующие.

1. Пропорции:

a) длинноголовье и длинноножье; тип — *Atelodus simus*;

b) короткоголовье и коротконожье; тип — *Teleoceras fossiger*.

2. Редукция пальцев:
 - a) ранние трехпалые типы; *Coenopus tridactylus*,
 - b) сохранившие четвертый палец типы — *Aceratherium tetradactylum*.
3. Развитие рогов:
 - a) рядом посаженная пара на nasale — *Diceratherium pleuroceras*;
 - b) единственный рог на nasale: на кончиках — *Teleoceras* и в центре — *Rhinoceros*;
 - c) продольная пара рогов на nasale и frontale — *Ceratorhinus*;
 - d) единственный рог на frontale — *Aceratherium incisurum*, *Elasmotherium*.
4. Режущие зубы:
 - a) «мегалодиновый» тип, у которого эти зубы сохраняются — *Rhinoceros indicus*;
 - b) «ателодиновый» тип, у которого они дегенерируют — *Atelodus simus*.

Некоторые из этих признаков расхождения могут стать конвергентными или гомопластическими и применяются для различения родовых и видовых стадий многих действительных подсемейств или филумов. Так, многие мегалодиновые типы постепенно переходят в ателодиновые. В соотношениях с основными, выше перечисленными чертами расхождения находятся многочисленные менее характерные признаки, которые также оказывают значительную помощь; например длинноголовые и короткоголовые носороги обнаруживают часто также различные типы слухового прохода, затылка, предкоренных и коренных зубов, конечностей.

Ранее разделение наблюдается среди носорогов на массивные и легкие типы, в то время как брахидонтные и гипсодонтные виды могут происходить в одном и том же филуме, например *Aceratherium simus* и *Aceratherium bicornis*.

Исходя из развитых им общих положений, Осборн в 1900 г. считал возможным разбить семейство носорогов на шесть следующих филумов или подсемейств:

- I. *Diceratheriinae* — появляются в олигоцене, исчезают в миоцене.
- II. *Aceratheriinae* — появляются в олигоцене, вымирают в плиоцене.
- III. *Brachypodinae* — появляются в миоцене, исчезают в плиоцене.
- IV. *Ceratorhinae* — появляются в миоцене, доходят до наших дней.
- V. *Atelodinae* — появляются в плиоцене, доходят до наших дней.
- VI. *Rhinocerotinae* — появляются в плиоцене, доходят до наших дней.

Эта филогенетическая гипотеза не освещает вопроса происхождения — замечает по ее поводу Осборн, — но она сразу упрощает большую проблему последовательности форм, развития, миграции и таксономии этих, бывших до него ложными, групп.

Значительно позже только что рассмотренной работы Осборна, именно — в 1910 г., появился труд известного венского палеонтолога Абеля о палеогеновых носорогах Европы¹⁶.

Пересмотр известных до него носорогов из палеогеновых отложений Европы, описанных по зубам, реже по черепу, конечностям и другим частям скелета, приводит автора к установлению двенадцати типов, морфологическое и систематическое деление которых он строит на признаках верхних предкоренных и коренных зубов. Считая их достаточными для систематики, он подвергает анализу эти признаки с точки зрения филогенетического их значения и приходит к следующим, по его мнению, положительным результатам:

1. Увеличение высоты зубной коронки кардинальных зубов.
2. Степень наклона наружной стенки кардинальных зубов, — у более древних форм наклон более значительный.
3. Присутствие и степень развития *antecrochet*, *crochet* и *crista* — прогрессивные признаки.
4. Степень моляризации предкоренных зубов.
5. Направление протолофа и металофа у P^4 . — Первоначально сильно сходятся, у более новых форм становятся более параллельными.
6. Очертание коронки премоляров. — Первоначально треугольные,

они становятся затем трапецевидными, далее прямоугольными и, наконец, квадратными.

7. Форма последнего моляра. Первоначально приблизительно квадратная. Вследствие редукции эктолофа он приобретает треугольную форму, причем задняя стенка металофа становится наружной.

8. Степень редукции эктолофа.

9. *Cingulus* — постепенно становится слабее и, наконец, исчезает. Первоначально, особенно у премоляров, он сильно развит.

10. Скульптура эмали. У более древних носорогов эмаль покрыта тонким решетчатым рисунком, который отсутствует у более новых форм.

11. Абсолютная величина зубов. У генетически близко стоящих форм маленькие типы должны рассматриваться как более примитивные.

В 1923 г., в уже упоминавшейся выше статье ¹ Осборн вновь возвращается к установленным им линиям развития носорогов (подсемействам) и прибавляет к принятым ранее шести две новые, именно: *Elastothetiniinae* — группа, которую он в упоминавшейся ранее работе склонен был, видимо, присоединить к *Aceratheriinae* и *Valuchitheriinae*. В последнее подсемейство Осборн поместил единственный род *Valuchitherium*, найденные остатки которого, включая и череп, несут столь большое число своеобразных признаков, что включение этой формы в ранее установленные представляется совершенно невозможным. Интересны замечания Осборна о состоянии «носорожьего вопроса» в то время, когда он впервые вплотную подошел к изучению этой группы млекопитающих, именно в 1893 г.

«Сорок два родовых названия и свыше 170 видовых! Это свидетельствовало о невероятной путанице во мнениях авторов о генетических соотношениях этих интересных животных. Как найти ключ к этой запутанной массе названий?» И Осборн его нашел в вышеизложенном учении о раннем расхождении и параллельном развитии восьми линий подсемейств носорогов.

Не менее интересны и поучительны воспоминания маститого палеонтолога о путешествиях в 1898 и 1900 гг. в Европу для посещения музеев Лондона, Парижа, Лиона, Мюнхена, Дармштадта, Штутгарта, Аугсбурга, Вены, Петербурга и Москвы. В некоторых местах, — сообщает он, — интересовавшие его образцы были покрыты толстым слоем пыли. В древнем Дармштадтском музее классический тип *Aceratherium incisivum* Каупера лежал на полке под тяжестью пыли десятилетий. И только когда эта пыль была сметена с черепа, Осборн смог рассмотреть его и сделать замечательное открытие, что этот тип черепа имеет несомненные доказательства присутствия маленького рога посредине лба и что название *Aceratherium*, т. е. безрогий, ошибочно.

II. Таксономическое значение femur

Нет необходимости перечислять еще какие-либо работы по носорогам для доказательства положения, что ни описания humerus, ни описания femur никогда не фигурируют в них, коль скоро речь заходит о более мелких таксономических единицах внутри семейства *Rhinocerotidae*, и не только этого семейства, но даже всего подотряда (а по некоторым систематикам — отряда) *Perissodactyla*. И по вполне понятным причинам. Эти две кости, femur и humerus, являются наиболее консервативными, быть может, самыми устойчивыми по форме элементами скелета. Как таковые, они могут приниматься во внимание лишь при выделении более крупных таксономических групп. И если Купер, при своем описании, во второй статье ² считает возможным отрицать наличие третьего трохантера на femur *Valuchitherium*, то не нужно забывать, что по количеству и качеству материала, которым он располагал в то время, он лишен был возможности сколько-нибудь близко подойти к установлению

таксономического положения открытого им интересного животного. Он лишь предположительно относит его к *Perissodactyla* и замечает при этом, что отсутствие третьего трохантера не может служить препятствием, так как *Tithanotheriidae*, хотя и входят в подотряд *Perissodactyla*, этого трохантера не имеют. Но если бы даже, паче чаяния, Ф. Купер оказался прав, т. е. если бы его *Baluchitherium* не нес третьего трохантера, этот признак, как мы сейчас увидим, не мог бы служить основанием для таксономических соображений.

III. Таксономическое значение третьего трохантера и подпальных костей

В своем «Строении человека с сравнительно-анатомической точки зрения» Видерсгейм¹⁹ в описании бедренной кости человека (*femur*) особенно подробно останавливается на трохантерах, отростках, служащих для прикрепления вращающих мышц ноги.

«Особенного внимания заслуживает нередкое появление (у человека) третьего трохантера, развивающегося на *Tuberositas glutea*, которая приходится на наружном краю этой кости. Этот третий трохантер может сопровождаться более или менее развитым ребром (*crista*) или ямковидным углублением, и встречается у европейцев в 30%, у негров реже, у антропидных форм еще реже».

По свидетельству того же Видерсгейма Треве («*Journal Anat. and Physiol.*» vol. XXI, p. 325) сообщает об одном случае, когда третий трохантер легко можно прощупать на живом субъекте. «С другой стороны», продолжает Видерсгейм, «у полуобезьян третий трохантер почти всегда развит. Долго объясняет его постепенное исчезновение у человека известными изменениями, которые в течение времени претерпел *musculus gluteus maximus*. У полуобезьян эта мышца идет прямо к бедру и развитие третьего трохантера у них, без сомнения, вызывается этим; у человека же *musculus gluteus maximus* прикрепляется отчасти к *fascia lata*, одевающей поверхность части ноги, и это смещение ее места прикрепления может, вероятно, повести к соответствующему недоразвитию третьего трохантера».

Таким образом этот анатомический элемент, который, как правило, отсутствует у всех представителей подотряда *Anthropoidea*, в частности семейства *Hominidae*, довольно часто, но все же в виде исключения, наблюдается на костяке человека. И нужно думать, что у Трева и в мыслях не было намерения отнести субъекта с прощупанным третьим трохантером к подотряду полуобезьян (*Lemuroidea*), у представителей которого этот признак почти всегда имеется, свидетельствуя об его древности. Из отряда *Ungulata*, в который Циттель вводит пять подотрядов, некоторые совершенно не имеют третьего трохантера (*Artiodactyla*, *Litopterna*), другие имеют его как постоянный подотрядовый признак (*Codylarthra*, *Perissodactyla*), тогда как в подотряде *Amblypoda* он имеется у более древних семейств *Pantolambdidae*, *Coryphodontidae*, но его нет у *Dinoceratidae* и *Purotheria*. Следовательно, если бы *Baluchitherium*, как это склонен думать Борисяк⁹, представлял более позднюю стадию развития филума *Baluchitheriinae*, более специализированную в направлении, в частности, изменения бедра и утери третьего трохантера, то, как и в случае с человеком, этот признак мог бы у него появляться спорадически, как атавистический, и поэтому также не может иметь таксономического значения.

То, что было сказано о третьем трохантере как о таксономическом признаке, необходимо в значительной мере отнести к костям карпуса и тарсуса, описанию которых оба автора уделяют много внимания.

Эти кости, их форма и расположение, исчезновение одних и слияние других принимаются во внимание лишь при более крупных таксономических подразделениях. Мы уже выше видели те признаки, кото-

рые Фляуер и Лайдегер клали в основу своих подразделений носорогов и которые они считали видовыми. Осборн показал, что они имеют более широкое значение — родовое и даже подсемейственное. Только тогда, когда приходится сопоставлять группы животных, объединенных как подотряды, можно пользоваться такими признаками, как третий трохантер и кости запястья и предплюсны. Ниже приводимое сопоставление признаков *Perissodactyla* и *Artiodactyla* (по Паркеры) подтверждают сказанное.

Непарнопалые:

1. Третий палец больше других и симметричен; другие не развиваются.
2. Бедровая кость с третьим трохантером.
3. Сочленовная поверхность astragalus для берцовой кости блоковидная, дистальная плоская, более соприкасающаяся с naviculare, чем с suboideum.
4. Calcaneum не сочленяется с малой берцовой костью.
5. Передние и задние коренные зубы со сложными складками. Последние из передних коренных походят на задние по величине и строению жевательной поверхности.

Парнопалые:

1. Третий и четвертый пальцы образуют симметричную пару; другие зачаточны или их нет.
2. Бедровая кость без третьего трохантера.
3. Сочленовная поверхность astragalus для берцовой кости плоская дистальная, на большом протяжении сочленяется с suboideum.
4. Calcaneum несет плоскую сочленовную поверхность для малой берцовой кости.
5. Передние коренные меньше задних.

IV. Выводы

В палеонтологии достаточно прочное место занимает установленное на наблюдениях положение, что в процессе развития млекопитающих особенно большую пластичность обнаруживают зубы, кости черепа и кости конечностей — петанодии и пальцы. Особенно большое значение придавали палеонтологи всех времен именно зубам и черепу. А в этих отношениях череп найденной азиатской экспедицией формы, описанной Купером как *Baluchitherium*, вполне «впору» оказался костяку реставрированного в Палеонтологическом музее Академии наук СССР «индрикотериума». Исключительное сходство, почти полное тождество зубов, найденных в тургайских раскопках, с таковыми из Bugti-Hills Белуджистана не отрицают ни автор *Baluchitherium*, ни автор *Indricotherium*. * А так как первое название употреблено в 1913 г., а второе в 1915-м, то право приоритета принадлежит, конечно, Форстеру Куперу. Это признает повидимому и Осборн, который, зная об обеих находках, создает подсемейство *Baluchitheriinae*, а не *Indricotheriinae*.

V. „Иконография“ и метод в палеонтологии

Причина ошибки, которая произошла с родовыми названиями, имеет довольно глубокие корни в палеонтологии наших дней, именно в недооценке значения метода в многочисленных, появляющихся в настоящее время, палеонтологических работах. О значении метода в палеонтологии Осборн в своем отзыве о В. О. Коналевском пишет: «Его труды отметили всю сухую традиционную науку об ископаемых Европы».

* Рассматривать сходство зубов *Indricotherium* и *Baluchitherium* как явление конвергенции, часто наблюдающейся у различных групп ископаемых позвоночных (и беспозвоночных), не приходится, ибо как в Тургайской области, так и в Белуджистане и Монголии зубы встречаются вместе с прочими костями животного. Принадлежность же *Indricotherium* и *Baluchitherium* (если бы даже было установлено, что это разные роды) к одному подсемейству и одной серии видов — филуму, конечно, никто не станет оспаривать.

И если его главные обобщения (о строении зубного аппарата), его главные филогенетические построения были поколеблены после изучения колоссальных американских материалов, то его метод исследования стоит прочно. Между тем «для успеха науки самое важное — правильный метод», говорит Осборн. «Лучше получить ложные результаты правильным, чем неправильное заключение ложным методом». Другой великий палеонтолог Долло о том же В. О. Ковалевском пишет:

«Его труды представляют настоящий трактат о методе в палеонтологии и, каковы бы ни были успехи нашей науки в будущем, произведения этого неподражаемого исследователя навсегда останутся классическими в палеонтологии».

Литература

1. F. Cooper, *Paraceratherium bugtiense*, a new genus of Rhinocerotidae from the Bugti Hills of Baluchistan. Preliminary notice, „The Annals and Magazine of Natural History“, vol. VIII, Eighth series, No. 48. London 1911.
2. F. Cooper, *Thaumastotherium osborni*, a new genus of Perissodactyles from the upper Oligocene Deposits of the Bugti-Hills of Baluchistan. Preliminary notice. „The Annals and Magazine of Natural History“, vol. XII, Eighth series, No. 70, London 1913 and № 71, p. 504.
3. Борисяк А., Об индрикотерии, „Геологический вестник“, т. 1, № 3, Петроград 1915.
4. Борисяк А., О зубном аппарате индрикотерия, „Известия Академии наук“, Петроград 1916.
5. Борисяк А., Остеология индрикотерия, „Известия Академии наук“, Петроград 1917, стр. 296.
6. F. Cooper, *Baluchitherium osborni* (? Syn. *Indricotherium turgicum* Borissiak), „Philosophical Transactions of the Royal Society of London“, Series B, vol. 212, 1923.
7. Osborn H. F., The Extinct Giant Rhinoceros *Baluchitherium* of Western and Central Asia, „Natural History“, vol. XXIII, No. 3, New-York 1923.
8. F. Cooper, *Baluchitherium osborni* and its Relations, „Nature“, No. 2309, vol. 112, London 1923.
9. Борисяк А., О роде *Indricotherium* n. g. (сем. Rhinocerotidae), „Записки Российской Академии наук“, VIII-я серия, т. XXXV, № 6, Петроград 1923.
10. Борисяк А. А., Новые материалы по подсемейству *Indricotheriinae* Boriss. (*Baluchitheriinae* Osb.), „Известия Российской Академии наук“, Петроград 1924.
11. Osborn H. F., The Extinct Rhinoceroses, New-York 1898.
12. Flower W. H. and Lydekker R. An Introduction to the study of Mammals Living and Extinct, London 1891.
13. Gaudry A., Les Enchaînements du Monde Animal—Mammifères Tertiaires, Paris 1878.
14. Pavlow M., Etudes sur l'Histoire Palaeontologique des ongulés. VI Rhinocerotidae de la Russie et Developpement des Rhinocerotidae en général, Moscou 1899.
15. Osborn H. F., The Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe, Bull. Americ. Mus. of Natural History, vol. XIII. New-York 1900.
16. Abel O., Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. Abhandlungen der Kaiserl.-Königlichen Geologischen Reichsanstalt, Band XX, H. 3, Wien 1910.
17. Zittel K. A., Grundzüge der Palaeontologie, München und Berlin 1923.
18. Osborn H. F., Age of Mammals in Europe, Asia and North America, New-York 1910.
19. Видерсгейм, Строение человека с сравнительно-анатомической точки зрения. Пер. проф. М. А. Мензбира, Москва, изд. Сабашникова 1900.