

Ставропольский государственный
объединенный краеведческий



имени Г. Н. Прозрителева и Г. К. Праве

Серия «Музейные раритеты»
Книга вторая

*Памяти моего учителя
Сергея Константиновича Даля
посвящается*

А. К. Швырева

**ИСКОПАЕМЫЕ НОСОРОГИ
ЭЛАСМОТЕРИИ**

Ставрополь



1995

A45 Швырева А. К. Ископаемые носороги эласмотерии. — Ставрополь, Ставропольский государственный объединенный краеведческий музей имени Г. Н. Прозритеева и Г. К. Праве, 1995. — 104 стр. с илл.

В книге дано систематическое и морфологическое описание редчайших ископаемых носорогов эласмотериев с территории Ставропольского края и из других регионов России и сопредельных стран. Приводится очерк истории их изучения, обсуждаются проблемы происхождения, эволюции и причин вымирания, освещаются вопросы экологии и образа жизни, анализируется палеогеографическое и стратиграфическое распространение этих животных.

Книга рассчитана на палеонтологов, зоологов, геологов и краеведов.

- © Швырева А. К., 1995
- © Ставропольский государственный объединенный краеведческий музей имени Г. Н. Прозритеева и Г. К. Праве, 1995 / коллекции, иллюстрации студия «АРС—дизайн», 1995 / набор, макет, верстка

ВВЕДЕНИЕ

Эласмотерий — этот своеобразный носорог, характеризующийся спецификой строения черепа, зубов и костей конечностей, издавна привлекает внимание исследователей. Однако его ископаемые останки крайне редки. Поэтому со времени первоописания этого удивительного животного (Fischer, 1808) вышло не так много работ, посвященных ему. Значимость этих работ не равнозначна. До сих пор нет единства взглядов на видовой состав рода *Elasmotherium*. Имеющиеся сведения о морфологии, систематике, филогении эласмотериев отрывочны. По сей день нет полного описания скелета этого удивительного зверя, потому что долгое время это животное знали только по черепам, разрозненным зубам, отдельным костям конечностей.

Расширить наши знания об эласмотерии помогают 2 скелета, найденные на территории Ставропольского края.

Первая находка была сделана в августе 1964 года на северной окраине станицы Гаевской при восстановлении плотины пруда в балке Сладкой (рис. 1). Эта балка пологой лощиной врезается в плоскую водораздельную поверхность с абсолютными отметками высот 130-150 м. Скелет эласмотерия залегал в основании левого борта балки Сладкой на 9-12 м ниже уровня названной водораздельной поверхности. Место находки эласмотерия обследовали геолог Н. А. Лебедева и палеонтолог В. И. Жегалло. По их данным*, отложения, вмещающие скелет, представлены палевыми суглинками и серой песчани-



Рис. 1. Скелет эласмотерия в раскопе у ст. Гаевской

*[Дело № 1183 в фондах Ставропольского краеведческого музея им. Г. К. Праве, полевые заметки Н. А. Лебедевой]

стой глиной с пятнами ожелезнения, гнездами ожелезненного песка и кротовинами. Н. А. Лебедева (устное сообщение) склонна оценить возраст этих пород как верхнеплиоценовый (N^3) и поместить находку эласмотерия в самые верхи апшерона в подошву бакинских отложений. По ее представлениям, позднее эти отложения были частично вымыты и замещены балочными (четвертичный делювий).

Скелет из Гаевской принадлежит очень крупной особи эласмотерия. К сожалению, находка не была своевременно замечена рабочими. В результате некоторая часть костей погибла. Тем не менее раскопки дали сильно поврежденный череп с нижней челюстью и подъязычными костями (встречены впервые), грудную кость — тоже редкая находка, часть ребер. Наибольший интерес представляют кости передних и задних конечностей, элементы которых находились в анатомическом порядке, сохранились даже сезамовидные кости. Это свидетельствует о том, что труп эласмотерия после захоронения не переотлагался.

Второй скелет был найден в ноябре 1966 года в районе города Зеленокумска в карьере кирпичного завода, который расположен во второй надпойменной террасе р. Кумы (рис. 2). Геолог С. А. Мануков*, производивший оценку геологической ситуации, место находки описывает так: «Разрез стенки карьера показывает, что данные отложения представлены лессовидными средними суглинками палево-желтого цвета в верхней части слегка макропористыми. Ниже суглинки становятся плотными, отмечаются включения гипса. Толщина суглинков мощностью около 15 м разделяется тремя горизонтами ископаемой почвы темно-коричневого цвета с пятнами вмыва. Мощность каждого горизонта 0,5-0,8 м. Под третьим горизонтом ископаемой почвы в толще суглинков и был вскрыт скелет эласмотерия. Описанные породы, по-видимому, являются отложениями среднечетвертичного времени (Q_2)».

*Дело № 1183 в фондах Ставропольского краеведческого музея им. Г. Н. Прозрительева и Г. К. Праве, справка С. А. Манукова/



Рис. 2. Положение скелета эласмотерия в карьере г. Зеленокумска.

Зеленокумская находка наиболее полная из всех известных ранее. Здесь обнаружены череп с нижней челюстью, часть шейных и грудных позвонков, ребра, фрагменты лопаток и таза, кости передних и задних конечностей. Ценность зеленокумской находки состоит и в том, что она дополняется сопровождающей эласмотерия фауной. В отложениях, вмещающих скелет, собраны метаподии крупной лошади, зуб верблюда, фрагмент нижней челюсти антилопы. Два года спустя в 150-200 м от места находки скелета эласмотерия были обнаружены симфизные отделы нижних челюстей, зубы, обломки ребер и метакарпальные кости нескольких особей этого носорога. Подобное скопление костей эласмотерии в одном месте обнаружено впервые.

Необходимо отметить еще одну значительную находку эласмотерия из песчаных косослоистых дельтово-речных отложений в карьере станицы Расшеватской Новоалександровского района. Подошву разреза здесь составляют красные тяжелые глины. На них налагаются палеонтологически охарактеризованные слои песков мощностью более метра. Они перекрываются двухметровой толщиной горизонтально-слоистых песков. Кровля разреза представлена неслоистыми суглинками. Б. Ф. Каспинев (1941) считает эти отложения раннечетвертичными. Н. К. Верещагин (1959) сопоставляет их с псеокупскими. Присутствие в косослоистых песках южного слона *Archidiskodon m. meridionalis* позволяет, на наш взгляд, датировать отложения данной палеореки ранним ашероном. В 1951 году В. Г. Гниловской

и Я. А. Миронов обнаружили здесь четыре верхнекоренных зуба эласмотерия: P^4 и три M^2 разной степени стертости. Они были переданы в коллекцию Палеонтологического института РАН (колл. № 1305). Материалы раскопок из г. Зеленокумска и ст. Гаевской поступили в Ставропольский краеведческий музей. Гаевский костный материал оказался лучшей сохранности. Поэтому эта находка легла в основу первой в мире реставрации полного скелета эласмотерия, который экспо-

КАРТА НАХОДОК ЭЛАСМОТЕРИЯ НА СТАВРОПОЛЬЕ



Составила А. Швырева
Графика — Р. Назаров

нируется в отделе природы музея (см. 2-ю стр. обложки).

Находки скелетов на территории Ставропольского края побудили автора заняться изучением этих носорогов, так как явно назрела необходимость собрать воедино весь накопившийся материал по эласмотериям, осмыслить его и изложить в соответствии с новыми требованиями наук по естествознанию.

В ходе изучения данной группы животных автор применил методики Дюрста (1926), Цойнера (1934, 1936) и В. И. Громовой (1959), разработанные ею для гигантских носорогов.

В предлагаемой работе дается описание скелета, сделан систематический обзор рода *Elasmotherium* с использованием всех находок этих животных на Ставрополье, рассмотрены вопросы филогении и эволюции, приведены сведения об истории ареала, уточнены представления об экологии, проанализировано биостратиграфическое и палеогеографическое значение этих носорогов.

В процессе написания данной работы автор использовал не только находки эласмотериев с территории края (см. карту), но и ознакомился с коллекциями по эласмотериям Палеонтологического, Зоологического, Геологического институтов РАН, палеонтологических музеев Московского геологоразведочного и Всесоюзного геологического институтов, Одесского государственного университета им. И. И. Мечникова, Института зоологии Академии Наук Украины, Ростовского областного краеведческого музея. Автор признателен руководителям названных учреждений за предоставленную возможность научной обработки материалов по эласмотериям.

Особую благодарность автор выражает Л. И. Алексеевой, В. Е. Гарутту, Е. И. Беляевой за научное руководство и постоянную практическую помощь в работе, а К. К. Флерову, Н. К. Верещагину, В. Ю. Решетову за ценные советы и консультации.

Автор считает необходимым отметить высокий профессионализм и мастерство скульпторов Санкт-Петербургского отделения художественного фонда России И. Н. Хитрова и Б. В. Бунтова, прекрасно выполнивших реставрацию скелета эласмотерия в Ставропольском краеведческом музее, а также выразить благодарность фотографам И. П. Дворникову и П. И. Махонскому, подготовившим фотоиллюстрации к работе.

Принятые в работе сокращения:

- | | |
|---------|---|
| ПИН | — Палеонтологический институт РАН; |
| ЗИН | — Зоологический институт РАН; |
| ГИН | — Геологический институт РАН; |
| ЗИН АНУ | — Институт зоологии Академии Наук Украины; |
| ОГУ | — Палеонтологический музей Одесского гос-
университета; |
| РОКМ | — Ростовский областной краеведческий музей; |
| СКМ | — Ставропольский государственный объединенный крае-
ведческий музей им. Г. Прозритеева и Г. Праве. |

Глава I ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭЛАСМОТЕРИЕВ

В сказаниях народного эпоса и в средневековых легендах Западной Европы наряду с другими фантастическими животными встречается сказочный единорог, как будто бы обладающий сверхестественной силой, которая скрывается в огромном роге, украшающем лоб зверя. И возник этот образ, как полагает доктор Х. Д. Кальке (Kahlke, 1972) из Германии, в тиши монашеских келий и кабинетов средневековых алхимиков.

Следы сказочного единорога встречаются и в древнем изобразительном искусстве. Так в Вавилоне на воротах богини Иштар, которые сооружены в 580 году до н.э., можно видеть профильное изображение единорога в образе быка. Барельеф однорогого быка есть во дворце иранского шаха.

Наконец, как память о тех временах, когда весь мир верил в сверхъестественную силу единорога, можно считать изображение этого мифического существа на гербах в Англии. А двери достойных уважения древних аптек Греции и Рима до сих пор украшают рисунки и скульптуры этого фантастического зверя.

Интересно отметить, что на территории нашей родины в древних якутских сказаниях бытует легенда об убийстве копьем огромного черного быка, единственный рог которого был так велик, что на руках его было невозможно перенести — потребовались сани (Radloff, 1866; Brandt, 1878): А. Ф. Брандт (1878) предполагает: «А не об эласмотерии ли идет речь в этой якутской легенде?» Доктор Х. Д. Кальке (1972) согласен, что прообразом единорога несомненно служит какое-то реальное ископаемое или современное животное. Однако отнести все повествования об единороге или его изображении на счет эласмотерия он отказывается, т. к. рассматривает их как попытку увлекательно и остроумно поведать о вымышенном сказочном существе.

И все-таки реальный единорог жил на Земле. Им был эласмотерий. Долгое время существовало мнение, что самые древние сведения об эласмотерии оставили нам палеолитические мастера наскальной росписи. Так доктор В. Шаурте из Германии (Schaurte, 1964) отождествляет с эласмотерием наскальное контурное изображение носорога в пещере Руфиньяк (Rauffignae) во Франции (рис. 3). Ранее оно описывалось как портрет шерстистого носорога, но при этом не учитывалось, что это животное имело два рога, а на пещерном рисунке изображен только один. Наскальной росписи из Франции, по-видимому, синхронна по времени серия рисунков охрой, обнаруженная в Каповой пещере на Южном Урале. Они в реалистической манере изображают мамонтов, лошадей, носорогов такими, как видел их первобытный живописец. Все они легко узнаются по характерным особенностям строения их тела. В наскальной живописи выделяется один рисунок, который представляет животное с низко опущенной головой (рис. 4). Особенностями его фигуры

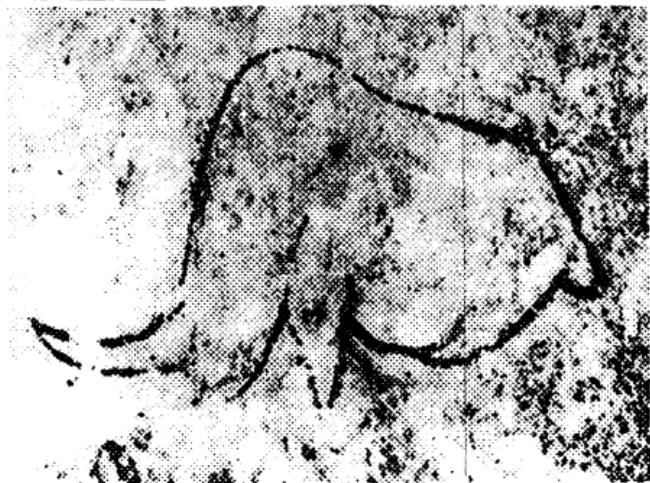


Рис. 3. Наскальный рисунок носорога в пещере Руфиньяк (Франция)

является крутая линия шеи, высокая холка, короткая спина и низкий круп. К сожалению, рисунок несколько смазан в передней части. Тем не менее здесь просматриваются контуры головы зверя с одним коротким коничес-



Рис.4. Изображение носорога на стенах пещеры Каповой (Урал)

ким рогом. Расположен он на лбу и имеет мягкие очертания. По мнению В. И. Громова, животное «по пропорциям скорее напоминает эласмотерия, нежели шерстистого носорога» (Бадер, 1965). Согласно данным, приведенным в работе Ф. Ф. Брандта (Brandt, 1878), первая находка эласмотерия, фактически подтвердившая реальное существования единорога, была сделана в конце XVIII века в делювии реки Рейн. Она была представлена затылочной частью черепа, которая попала в коллекцию замечательного краинолога доктора Галля. В связи с тем, что фрагмент не имел зубов, он оставался неисследованным до 1840 года. Тем временем профессор Г. И. Фишер фон Вальдгейм, описывая в 1806 году богатую коллекцию ископаемых животных, подаренную Московскому университету княгиней Е. Р. Дашковой, обнаружил левую половину нижней челюсти доселе неизвестного животного. Ученого поразило строение его зубов и он назвал новый вид *Elasmotherium sibiricum*, предполагая, что челюсть, как и другие описываемые им остатки ископаемых животных, доставлена из Сибири (Fischer, 1808, 1809). Демаре (Desmarest, 1820), считая, что видовое название «*sibiricum*» не совсем правильно с точки зрения территориальной принадлежности, предложил более нейтральное название *E. fischeri*, которое было принято многими палеонтологами и закрепилось в литературе как синоним *E. sibiricum* Fisch. Одновременно Демаре высказал мнение, что часть черепа, полученная Парижским музеем из коллекции доктора Галля, схожа с черепами носорогов и, возможно, принадлежит эласмотерию. На начальном этапе изучения, когда шло первичное накопление остатков эласмотерия, этот зверь неизменно вызывал удивление исследователей. И поскольку животное было еще мало известно, каждый натуралист, в руки которого попадала новая находка, давал зверю свое видовое и даже родовое название. Так по верхнему зубу, найденному в Киргизских степях западнее г. Сурикова, Г. И. Фишер по имени автора находки путешественника А. Кайзерлинга устанавливает новый вид *E. keiserlingii*. Позднее Ф. Ф. Брандт (1864) на основе имеющегося к тому времени материала доказывает необоснованность установления нового вида.

В 1853 году М. Дювернуа (Duvernoy, 1853) описывает затылочную часть черепа из коллекции доктора Галля, хранящуюся к тому времени в Париже. Несмотря на то, что профессор Д. Кауп (Kaup, 1840, 1841) уже указывал, что этот череп, вероятно, принадлежит эласмотерию, М. Дювернуа дает зверю новое название *Stereoceros galli* — твердорог Галля. Ф. Ф. Брандт в 60-х годах возвращается к гипотезе Д. Каупа и доказывает ее справедливость, основываясь на полном соответствии форм суставного бугра нижней челюсти, описанной Г. И. Фишером, и суставной впадины на обломке черепа твердорога. Спустя полтора десятилетия после первоописания этой формы, Х. Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868), производя исследования на распиле этого черепа, высказал сомнение относительно происхождения этой находки с берегов Рейна. Причиной тому послужила обнаруженная в трещине черепа раковина моллюска *Dreissenia fluviatilis*, который не встречается в водах Рейна, а явля-

ется характерным обитателем рек южной и восточной части европейской России. На основе этого Х. Мильн-Эдвардс заключает, что твердорог не был обитателем Рейнской долины, а происходит из России, возможно, с Волги, где молодые *Dreissenia* и попали в его череп.

Необходимо отметить, что для Западной Европы указывалось несколько находок эласмотерия. Так в работе Д. Каупа (1841), который ссылается на Бернарди, имеются сведения о зубах эласмотерия, обнаруженных в костеносной пещере на о. Сицилия близ Палермо. О находке этого животного на территории Венгрии около местечка Сцексцрод (Szekszrod) принято судить по неясной заметке Бу (Bu, 1831) о том, что там в мергелях, наряду с костями мастодонта и слона встречены зубы животного, которое занимает место между лошадью и носорогом. Несмотря на огромный интерес к эласмотерию, ни рисунков, ни описания, ни дальнейших подтверждений находок его в Западной Европе нет. Поэтому приходится сомневаться в достоверности этих находок.

В 1873 году коллекция находок эласмотерия получила значительное пополнение — на Волге близ деревни Хрящевка бывшей Саратовской губернии была найдена полная нижняя челюсть этого животного. Описание и изображение ее сделал в короткой заметке Х. Траутшольд (Trautschold, 1873), а на хранение она поступила в музей Петровско-Разумовской Академии в Москве. Эта находка впервые позволила судить об истинных размерах и форме нижней челюсти эласмотерия, а следовательно, более или менее верно представить и величину самого зверя.

В январе 1878 года в копилку знаний об эласмотерии поступил настоящий клад. Фабрикант Александр Кноблох передал безвозмездно в музей Академии Наук много костей ископаемых животных, выловленных рыбаками из Волги около деревни Лучка, что расположена близ Сарепты. Среди прочих остатков обращал на себя внимание громадный череп поразительно странной и совершенно невиданной прежде формы. Впрочем, как пишет А. Ф. Брандт (1878), одного взгляда на зубы этого черепа было достаточно, чтобы сказать, что он принадлежит эласмотерию.

После находки почти полного черепа (оказался обломанным только передний отдел лицевого черепа) интерес к эласмотерию вновь ожиился. Впервые высказываются мнения относительно его образа жизни. Его неизменно представляют как громадного, необыкновенной силы зверя, спокойно пасущегося вместе со слонами и другими толстокожими животными поблизости от воды (Брандт, 1878). В это же время появляется и первая реконструкция его внешнего вида (рис. 5). С гравюры Ращевского, выполненной по рисункам А. Ф. Брандта (1878), смотрит обросший шерстью зверь с двумя рогами: громадный — на лбу, а маленький, едва заметный — на носу. Эласмотерий в интерпретации А. Ф. Брандта очень напоминает быка. Видимо, здесь сказалось влияние легенд об единороге в образе однорогого быка.

В конце прошлого века назрела необходимость научной ревизии всего накопившегося по эласмотериям материала. Этот труд берет на себя академик Ф. Ф. Брандт (Brandt, 1878). Он делает обзор всех извест-

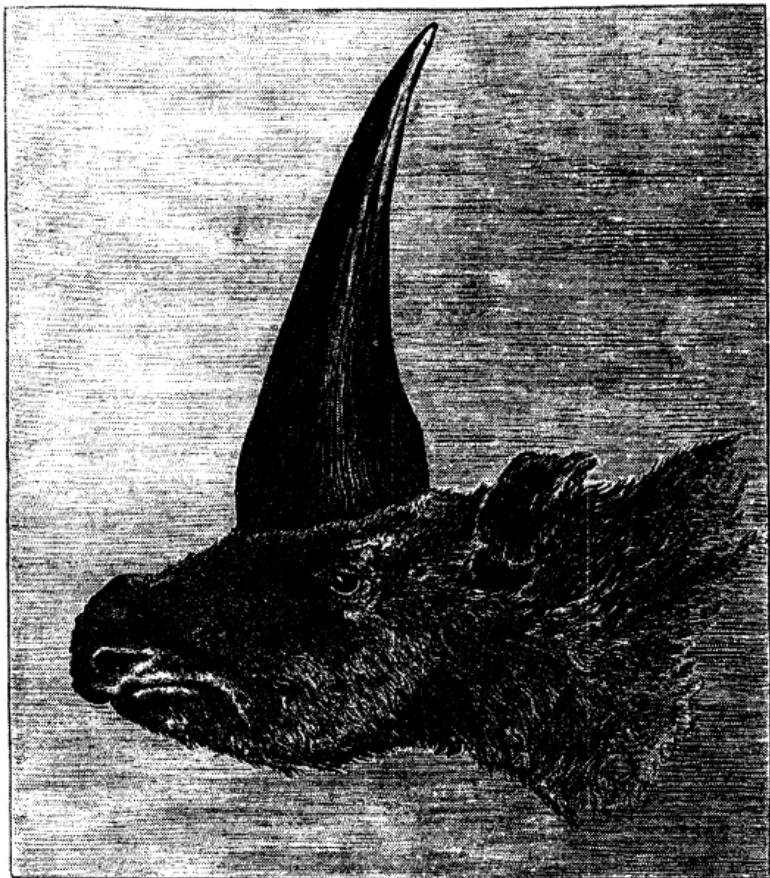


Рис. 5. Эласмотерий по представлениям А. Ф. Брандта.
Гравюра А. Рашевского (1878 г.)

ных к тому времени находок, составляет подробнейшую синонимику *Elasmotherium sibiricum* Fisch, делает детальное описание черепа, нижней челюсти, зубов. Ф. Ф. Брандт высказывает относительно географического и стратиграфического распространения эласмотерия. Наконец, исследователь уточняет систематическое положение этого животного. Как известно, взгляды ученых на этот счет расходились. Ф. Ф. Брандт окончательно и бесповоротно поместил эласмотерия в семейство носорогов. Труд академика Ф. Ф. Брандт является наиболее фундаментальной сводкой по эласмотерию, завершившей начальный, можно сказать, накопительный этап изучения этого своеобразного представителя носорогов.

Из последующих работ заслуживают внимания труды А. Годри и М. Буля (1887, 1888), где впервые приводятся описания отдельных костей посткраниального скелета и делается вывод о локомоторных способностях эласмотерия. Эти авторы считают его весьма массивным животным.

Но по сравнению с другими носорогами, он имеет относительно длинные, в основном за счет метаподиев, конечности, что должно было обеспечивать ему более легкий, чем у шерстистого носорога, аллюр.

На рубеже XIX и XX веков значительный интерес представляют работы Осборна (Osborn, 1899, 1900), поднимающие вопросы происхождения и филогении эласмотерия.

Вплоть до середины второго десятилетия текущего века казалось, что эласмотериевая тема исчерпала себя. В этот период появляются мелкие заметки об очередных находках остатков эласмотериев (Müller, 1880; Кротов, 1910; Соколов, 1910; Ласкарев, 1911), каталоги, где среди прочих окаменелостей упоминаются и эласмотерии (Штраух, 1889; Черский, 1891; Штуценберг, 1899; Кастанье, 1911). Сведения об этом удивительном носороге неизменно вводятся во все специальные учебные пособия. Скудность информации об эласмотерии в научной литературе, видимо, можно объяснить отсутствием в этот период сколько-нибудь значительных находок этого зверя.

В 1914 году на азовском побережье Таманского полуострова, к северу от станицы Ахтанизовской были обнаружены отложения, в изобилии вмещающие остатки слонов и эласмотериев (Губкин, 1914). Со времени первоописания и до открытия местонахождения на Таманском полуострове род *Elasmotherium* оставался монотипичным. В 1914 году А. А. Борисяк на основании солидного серийного материала из этого местонахождения устанавливает новый вид *E. caucasicum*, который является более древним и отличается, по мнению этого исследователя, от *E. sibiricum* Fisch более крупными размерами, меньшей изогнутостью зубов вдоль продольной оси, наличием задней долинки на верхнекоренных. С выделением нового вида не согласен В. А. Теряев (1929), рассматривающий наличие задней долинки как признак возрастной, свойственный молодым животным. Он считает, что род включает только один вид, который правильно было бы называть *E. fischeri*. Однако В. И. Громова (1932) высказала мнение, что вид *E. sibiricum* бесспорен, а *E. caucasicum* до полной ревизии всего накопленного материала предлагает считать более крупным подвидом сибирского эласмотерия. Однако большинство палеонтологов считает выделение кавказского эласмотерия в качестве самостоятельного вида вполне обоснованным (Ringström, 1924; Беляева, 1925, 1948, 1962; Слодкевич, 1930; Дампель, 1939; Гапонов, 1947, 1948, 1957; Громов, 1948; Бурчак-Абрамович, 1953; Верещагин, 1957, 1959; Дуброво, 1963; Байгушева, 1957; Алексеева, 1969, 1977 и др.).

Первенство открытия эласмотерия на территории Ставропольского края принадлежит Г. Н. Прозрителеву, обнаружившему 7 зубов этого животного в обрывистых берегах р. Калаус близ с. Сергиевского. Свою находку Г. Н. Прозрителев отдал для исследования М. В. Павловой.

И здесь в истории изучения эласмотериев не обошлось без курьеза. М. В. Павлова (1915) по одному зубу, найденному в окрестностях с. Северного Ставропольского края описала новый вид *Enigmatherium stavropolitanum* (*enigma* — загадка). Она отмечает, что зуб загадочного

зверя хотя и несет некоторые элементы, сближающие его с носорогом и эласмотерием, все же животному трудно указать какое-то определенное систематическое положение. А загадка заключалась в том, что при описании зуб был неверно ориентирован, и в результате положение основных конов и долинок было перепутано. Это недоразумение объяснил В. А. Теряев (1929), тем самым он отверг новый род и вид, доказав при этом принадлежность зуба из с. Северного *Elasmotherium sibirium* Fisch.

После работы А. А. Борисяка и М. В. Павловой опять наблюдается некоторый спад в исследовании эласмотериев. Но в конце 20-х годов, когда происходит оживление таких отраслей науки как стратиграфия, палеогеография, экология интерес к эласмотериям пробуждается вновь. Начинается научно обоснованное осмысливание его экологии на основе изучения особенностей его скелета (Теряев, 1929, 1930, 1948; Слодкевич, 1930; Громова, 1932, 1965; Мензбир, 1934; Флеров, 1953, 1970; Швырева, 1976, 1980). Одновременно высказываются мнения о происхождении и филогенетических связях эласмотериев (Osborn, 1900; Борисяк, 1914; Слодкевич, 1930; Matthew, 1931; Беляева, 1969; Швырева, 1984, 1988). В монографии, посвященной палеонтологическому и археологическому обоснованию стратиграфии континентальных отложений, В. И. Громов (1948) указывает на значение эласмотериев для обоснования фаунистических комплексов и биостратиграфических построений. Стратиграфическому распространению рода *Elasmotherium* посвящен ряд статей автора данной работы (Швырева, 1980, 1984). Постепенно расширяются представления о географическом распространении эласмотериев. Находки их остатков на территории Средней Азии отодвигают границу ареала этих животных далеко к югу (Щеглова, 1953; Beljaeva, 1958; Дуброво, 1963; Верещагин, Батыров, 1967).

Долгое время считалось, что эласмотерии обитали только на территории бывшего СССР. Его иногда даже называли «русский зверь». В конце 50-х годов появляется публикация Чжоу-Минь-шена (Chow Minchen, 1958) с описанием двух новых видов: *E. reii* и *E. inexpectatum*, происходящих из провинции Шанси Китая из раннеплейстоценовых отложений. По мнению автора видов, они имеют сходство с кавказским эласмотерием, но отличаются от него более мелкими размерами, положением металофа, формой жевательной поверхности. Е. И. Беляева (1962) считает эти виды малообоснованными, т. к. материалов по этим двум видам мало: *E. inexpectatum* установлен по единственному M^2 ; *E. reii* представлен рядом правых верхнекоренных зубов $P^3 - M^3$ и рядом левых верхнекоренных DP^2, P^3, P^4, M^2, M^3 , принадлежащих, очевидно, одной особи. Сопоставление и сравнение слепков с зубов эласмотерия из Китая с находками с территории Ставропольского края из станицы Расшеватской и Украины позволило прийти к выводу, что *E. reii* является вполне валидным (Швырева, 1988). Также было выявлено, что зуб, по которому был установлен вид *E. inexpectatum*, представляет собой более позднюю стадию стирания M^2 эласмотерия Пейя. Поэтому это название сведено в синонимы *E. reii* (Швырева, 1988).

Эласмотерий как одна из руководящих форм часто упоминается в работах фаунистического и палеонтологического характера (Алексеева, 1969, 1977; Байгушева, 1971; Беляева, 1933, 1934, 1935, 1937, 1939, 1954; Верещагин, 1957, 1959; Громов, Мирчинк, 1937; Громова, 1932, 1965; Кожамкулова, 1957, 1967, 1969; Пидопличко, 1938, 1956; Флеров, Трофимов, Яновская, 1955; Kozamkulova, 1981 и др.). Но в то же время выходит очень мало работ морфологического характера. Наиболее значительными из них являются работы В. А. Теряева (1929, 1930) о строении зубов этого зверя и его конечностей, исследования В. С. Солодкевича (1930) по остеологии кисти эласмотерия, заметка Е. И. Беляевой (1939) о находке неполного скелета сибирского эласмотерия в Заволжье. Эта находка, наконец, разрешила спор ученых относительно количества функционирующих пальцев в кисти эласмотерия, так как, наконец, был найден McV, представляющий собой маленькуюrudimentарную кость.

По-прежнему белым пятном в остеологии эласмотериев остается позвоночник. Этой части скелета посвящено всего несколько работ (Черский, 1891; Клер, 1956; Кожамкулова, 1964). Новые находки эласмотериев с территории Ставропольского края дали возможность частично восполнить этот пробел.

В настоящее время известно около 130 местонахождений останков эласмотериев, из которых большинство находится в пределах России.

Из сопредельных территорий очень интересным представляется описание черепа эласмотерия из г. Токмака Запорожской области Украины, встреченного в позднеплиоценовых отложениях вместе с элементами позднекапровской фауны (Топачевский, 1957; Пидопличко, 1956; Свистун, 1973). Этот зверь зафиксирован в различных фаунистических комплексах не только юга Украины, но и в Молдавии, Казахстане и Узбекистане.

Описанию представителей рода *Elasmotherium* посвящается следующая глава.

Глава II СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

На первых этапах изучения эласмотерия всех исследователей, в руки которых попадали зубы этого зверя, неизменно поражала их величина и необычность устройства. Поэтому долгое время ученые не могли определить место эласмотерия в системе животного мира. Так Г. И. Фишер считал его промежуточной формой между носорогами, слонами и неполнозубыми (Fischer, 1842). Обратив внимание на то, что зубы эласмотерия по величине и характеру расположения основных элементов жевательной поверхности напоминают зубы носорогов, а по степени проявления гипсодонтии не уступают лошадям, Бу (Bu, 1831), Ж. Кювье (Cuvier, 1834) и Р. Овен (Owen, 1845) помещают эласмотерия между лошадьми и носорогами.

В 1845 г. Ch. Вопорате, составляя систематический каталог млеко-

питающих Европы, впервые высказывает мнение о выделении среди носорогов особого подсемейства *Elasmotherina*.

К вопросу о систематическом положении эласмотериев неоднократно возвращался Ф. Ф. Брандт (1864, 1877, 1878). Вначале он выделяет их как род в семействе *Rhinocerotidae*, а затем предположительно повышает их статус до подсемейства. После исследования полного черепа эласмотерия и сравнения его как с носорогами, так и другими группами животных он напрочь отмечает родство эласмотериев с лошадьми, а тем более со слонами, неполнозубыми и другими группами животных. Со всей определенностью он называет эласмотериев независимо стоящей формой носорогов, происхождение и предшественники которой пока остаются неизвестными. Брандт еще раз обращает внимание на своеобразный характер строения эласмотериев, позволяющий выделить их в самостоятельное подсемейство *Elasmotherina seu Hippodontina*.

В 1885 году бельгийский палеонтолог Л. Долло, изучая современных и ископаемых носорогов, на основе имеющегося к тому времени остеологического материала и литературных данных об эласмотерии устанавливает новое подсемейство *Elasmotheriinae* и тем самым закрепляет ранее высказанную точку зрения Ч. Бонопарте и Ф. Ф. Брандта.

Такое таксономическое положение эласмотериев сохраняется М. Шлоссером (Schlosser, 1887) и Х. Осборном (Osborn, 1900), хотя классификации риноцеротид, предложенные ими, в целом очень разнятся. В дальнейшем большинство исследователей, работающих с этой группой животных, придерживаются осборновской классификации носорогов, считая ее наиболее рациональной и ясной.

Номенклатуру и таксономическое деление Х. Осборна принимает и Т. Рингстрём, но выступает с настоятельной рекомендацией выделить самостоятельное семейство *Elasmotheriidae* (Ringström, 1924). К его мнению присоединяется В. С. Слодкевич (1930), расценивающий эласмотериев как высокоспециализированную и достаточно обособленную от типичных носорогов ветвь.

Г. Симпсон (Simpson, 1945), не умаляя значения работы Т. Рингстрёма, подверг критике его стремление к выделению эласмотериев в самостоятельное семейство, считая необоснованно дробной тенденцию выделения более высоких таксономических рангов среди носорогообразных. В своих работах он придерживается классификации риноцеротид, предложенной Х. Осборном, хотя и вносит свои изменения и дополнения.

СЕМЕЙСТВО: RHINOCEROTIDAE OWEN, 1845.

Подсемейство: *Elasmotheriinae* Dollo, 1885.

Род: Elasmotherium Fischer, 1808.

Stereoceros: Duvernoy, 1855, т. VII, р. 125.

Non *Stereoceros*: J. F. Brandt, 1878, т. 26, № 6, стр. 28.

Enigmatherium М. Павлова, 1916, т. V, стр. 77, табл. III, фиг. 7.

Non *Enigmatherium*: Теряев, 1929, т. XXXVIII, № 3-4, стр. 491

Тип рода: Elasmotherium sibiricum Fischer, 1808. Сибирь (точное

местонахождение и возраст не известны).

Диагноз. Размеры крупные. Череп длинный и узкий (индекс ширины черепа к его длине менее 50). Лицевой отдел черепа длиннее мозгового и опущен ниже последнего. Особенно характерно для этого рода куполообразное вздутие лобного отдела черепа. Носовые кости длинные, узкие, передний край их несколько опущен вниз и несет небольшую руго-зистость. Костная носовая перегородка сплошная. Глазницы крупные, окаймлены сверху и спереди мощными костными выростами. Сзади не-замкнуты и переходят в височную впадину. Теменные гребни широко расставлены друг от друга, идут либо параллельно, либо слегка сближены в средней части. Затылочный отдел низкий, широкий, выпуклый. Затылочные гребни сильно развиты, отклонены назад и в средней части имеют хорошо выраженную выемку. Заслуховой и засуставной отростки раздельны. Нижняя челюсть относительно низкая, нижний край ее имеет вид пологой дуги. Восходящая ветвь отклонена назад. Венечный отросток выше суставного и отклонен внутрь. Угловой отдел назад не выступает. Симфиз спереди расширен и приподнят до уровня альвеолярного края. Резцы* и клыки отсутствуют. Коренные зубы очень высокие, призматические, эмаль очень складчатая, цемент развит сильно. Серия премоляров значительно короче серии моляров. По два или по три верхних и нижних моляризованных предкоренных. Паразтильная складка развита слабо, у поздних форм отсутствует. Криста и антикроше развиты сильно, иногда имеется кристелла. Кроше слабый или вовсе отсутствует. Протокон четко обособлен от протолофа. Гипокон от металофа отделен не всегда отчетливо. Передние конечности с тремя функционирующими пальцами. Пястная костьrudиментарна.

Видовой состав. I. *Elasmotherium* sp., ближе не определенный из-за недостаточности накопленного материала; верхний плиоцен Северного Кавказа, юга Молдавии.

2. *E. reii* Chow, 1958; в. плиоцен — ср. плейстоцен (= эоплейстоцену СССР); Китай, провинция Шанси, ущелье Санмень, в районе дер. Пингло..

3. *E. caucasicum* Borissiak, 1914; поздний эоплейстоцен; Таманский полуостров, овраг Богатырь в 2-3 км к северу от ст. Ахтанизовской.

4. *E. sibiricum* Fischer, 1808; точное местонахождение и возраст гомотипа неизвестен.

Сравнение. От всех носорогообразных род *Elasmotherium* отличается наличием обширного куполообразного вздутия лобного отдела черепа, наивысшим проявлением гипсодонтии зубов, имеющих чрезвычайно сильную складчатость эмали, достигающую наибольшего развития у поздних форм.

От *Sinotherium* отличается количеством премоляров — по два или по три верхних и нижних; отсутствием или слабым развитием кроше на верхних молярах; усложнением складчатости эмали, особенно на нижнекоренных зубах; меньшей длиной переднего полулуния нижних моляров;

* Резцы, если имеются, то рано выпадают.

более изящным строением всех элементов жевательной поверхности; более сильным развитием цемента на зубах.

От *Gobitherium*, который предположительно принадлежит подсемейству *Elasmotheriinae* (Беляева, 1962), отличается наличием крупного куполообразного вздутия на лобных костях.

Распространение. Поздний плиоцен — средний плейстоцен; юг Молдавии и Украины, Кавказ, Нижнее и Среднее Поволжье, Южный Урал, Казахстан, Средняя Азия, Восточная Сибирь и Китай; находки из Западной Европы — сомнительны.

ELASMOTHERIUM SP.

В составе фауны раннекапровского типа ряда местонахождений Северного Кавказа и Молдавии встречен эласмотерий, который обнаруживает отличия как от сибирского так и кавказского эласмотериев. (Громов, 1948; Байгушева, 1971; Алексеева, 1977).

Материал. Верхнекоренной зуб M^2 (№ Л-1439), обломок черепа (№ Л-257), фрагмент нижней челюсти с зубами M_2 и M_3 (№ Л-1585), крючковатая кость запястья (№ Л-1077) в коллекции Ростовского областного краеведческого музея из сборов В. С. Байгушевой в Ливенцовском карьере; четвертая метакарпальная кость (б/№) в коллекции Ставропольского краеведческого музея из сборов автора в карьере Зубов сад в районе с. Саблинского; астрагал (№ 670/2) в коллекции Геологического института РАН из сборов Л. И. Алексеевой в районе с. Новые Танатары (Молдавия).

Геологический возраст остатков — поздний акчагыл (Громов, 1948; Байгушева, 1971; Алексеева, 1977; Лебедева, 1978).

Описание и сравнение. Обломок черепа (№ Л-257) сильно разрушен. Верхнекоренной зуб M^2 (№ Л-1439) не затронут стиранием. Имеет незамкнутые корни. На распиле в средней части зуба видна замкнутая задняя долинка. Заметалофная часть эктолофа длинная. Криста и антикроше развиты сильно. Кроше слабый. Эмаль, окаймляющая долинки, сильно складчатая. По соотношению ширины и длины (индекс ширины 78,6) он уже зубов кавказского (индекс ширины 85,52) и сибирского (индекс ширины 89,27) эласмотериев и приближается к эласмотерию Пэя из Китая (индекс ширины 79,64).

Фрагмент левой ветви нижней челюсти (№ Л-1585) с двумя зубами M_2 и M_3 сильно разрушен, поэтому судить о деталях строения трудно. Зубы имеют тенденцию к замыканию корней. Размеры зубов (замер взят по альвеолам):

длина	M_2	67,0	M_3	82,0
ширина		40,6		42,0

По соотношению ширины и длины нижние зубы эласмотерия из Ливенцовки отличаются от зубов кавказского, сибирского эласмотерия и эласмотерия Пэя.

Индекс ширины:

Эласмотерий из Ливенцовки:	M_2	60,5	M_3	51,2
Эласмотерий Пэя:	M_2	66,0	M_3	46,8

Кавказский эласмотерий: M_2 54,55 M_3 48,1
Сибирский эласмотерий: M_2 49,76 M_3 48,87

Кости кисти эласмотерия из хапровской фауны массивнее, чем у кавказского и сибирского эласмотериев. (Индекс массивности Mc IV из карьера Зубов сад 62,3; у кавказского 53,6; у сибирского 54,2). Крючковатая кость запястья (*unciforme*, *s. hamatum*, *s. carpale* IV+V) из Ливенцовки имеет ширину, близкую с сибирским эласмотерием, но поперечник ее за счет сокращения длины заднего суставного бугра меньше. В результате соотношение ширины и длины (87,5) этой кости превосходит таковое у сибирского эласмотерия (76,7) и приближается к кавказскому (84,8).

Астрагал (№ 670/2) из с. Новые Танатары по ширине (индекс 112,96), сходен с сибирским эласмотерием (индекс 116,62), но шире астрагала кавказской формы (индекс 108,8) за счет большей сдвинутости наружу блока. Блок его значительно шире (индекс 102,5), чем у кавказского эласмотерия (индекс 97,87), и приближается по этому показателю к сибирскому (индекс 108,66). Дистальный отдел также сходен по ширине с сибирским эласмотерием (индекс 103,6), но массивнее, чем у кавказской формы (индекс 97,12). От сибирского эласмотерия отличается большей сдвинутостью наружу блока, в связи с чем нижний медиальный бугор выражен резче. Шейка тела кости обозначена лучше, поэтому ямка под блоком, отделяющая его от нижней суставной поверхности для костей запястья, выражена более четко. На ее дне имеются сосудистые отверстия. Нижняя суставная фасетка на задней поверхности для сочленения с пятончайкой костью вогнутая, в то время как у сибирского эласмотерия она плоская.

ELASMOTHERIUM PEII CHOW MINCHEN, 1958 — ЭЛАСМОТЕРИЙ ПЭЙЯ.

Табл. II, фиг. А-С; табл. III, фиг. А и А1; В и В1.

1948. *E. sibiricum* Fisch. Гапонов, стр. 39-41, рис. 1-3.

1958. *Elasmotherium inexpectatum* Chow. стр. 138-139, табл. I, фиг. В и В1.

1973. *E. caucasicum* Boriss. Свистун, стр. 53-60, рис. 2.

Голотип. Верхний ряд зубов P^3 - M^3 с правой стороны и с левой DP^4 , P^3 , M^2 , M^3 , принадлежащие одной особи из отложений раннего плейстоцена района ущелья Санмень на юге провинции Шанси в районе деревни Пингло, изображенные Чжоу Миньшеном (Chow Minchen, 1858, стр. 139-141; табл. II, фиг. А-С; табл. III, фиг. А, А1; В и В1), хранятся в Институте палеонтологии позвоночных Китая, № IV-V 962, слепки хранятся в ПИН РАН, колл. № 1784.

Диагноз.* Размеры крупные. Череп длинный. Лицевая часть его незначительно опущена по отношению к мозговой части. Верхние затылочные бугры развиты сильно, но не нависают над мозговым отверстием. Выемка в затылочном гребне неглубокая. Выйная впадина умеренная. Суставная поверхность для нижней челюсти выступает внутрь за уровень засуставного отростка. Небо узкое. Имеет три верхних предкоренных

*Составлен на основе описания Чжоу Миньшена и собственных наблюдений автора

зуба. Ряд премоляров вдвое короче ряда моляров. Верхнекоренные зубы имеют хорошо отличимую коронку и корень. Задняя долинка длительно существует открытой. Корни замыкаются рано. На задней стенке зубов на ранних стадиях стирания имеется эмалевый воротничок в виде тонкой полоски. Паракон выдвинут вперед. Гипокон выступает внутрь (лингвально) за уровень протокона. Зубы обладают четкостью строения элементов жевательной поверхности. Поперечные гребни узкие, сильно оттянуты назад. Металоф на ранних стадиях стирания не имеет синусов, отжимающих гипокон. Складчатость эмали сильная в области долинок.

Третий верхнекоренной зуб имеет длинную заметалофную часть эктолофа и слабо выработанный металоф. Нижние коренные зубы широкие (индекс ширины 66), имеют толстую слабоизвитую эмаль внутренних стенок полууний и совершенно простую наружных. Характеризуются моделировкой переднего и заднего корня. Цемент на всех зубах развит сильно.

Описание. Материал из станицы Расшеватской представлен двумя левыми зубами верхней челюсти P^4 и M^2 , двумя правыми зубами M^2 , из которых один едва затронут стиранием, и двумя нижнекоренными зубами M_2 и M_3 (рис. 6 и 7).

Постоянный предкоренной зуб P^4 № 1305-1 (рис. 6, фиг. 5) мало затронут стиранием, имеет незамкнутую заднюю долинку сложного очертания и замкнутые корни. Задняя стенка зуба несет эмалевый воротничок. Элементы жевательной поверхности находятся в стадии формирования. Протолоф не имеет антикроше и заднего синуса, отжимающего протокон. Металоф только начинает прорезаться и на данной стадии стирания зуба слит с кристой, впереди которой лежит двулопастная кристелла, позади — элемент металофа. В результате полной выработки металофа возможно образование дополнительной замкнутой «ложной задней долинки» (термин А. А. Борисяка, 1914). Эктолоф имеет длинную заметалофную часть.

Постоянный верхнекоренной зуб M^2 № 1305-4 едва затронут стиранием. На нем хорошо прослеживается порядок стирания конов, которые в процессе работы зуба сформируют его жевательную поверхность и ее основные элементы. Стирание зуба начинается с паракона. Затем в работу вступает протокон. Почти одновременно с ним начинает стирание метакон. Позже всех срабатывает гипокон. Корни этого зуба открыты. Они, по-видимому, замыкаются к моменту развития всех основных элементов жевательной поверхности, но до закрытия задней долинки. Это прослеживается на двух других малостертых зубах M^2 .

Зубы M^2 №№ 1305-3 и 1305-2 принадлежат молодому животному (рис. 6, фиг. 1). Они имеют длину больше ширины, открытую заднюю долинку и на задней стенке эмалевый воротничок. Корни их замкнутые. Эктолоф узкий. Внутренняя стенка его сильно складчатая. Заметалофная его часть длинная (около $1/2$ его длины). Паракон значительно выдвинут вперед. Протолоф узкий. Задняя стенка его сильно складчатая. Протокон отжат передним и задним синусами и покрыт вторичной складчатостью.

Длина его превышает ширину. Металоф начинается немного позади середины эктолофа. Основание его узкое, по бокам оформлено симметрично расположеными узкими и короткими петлями эмали. В средней части металоф расширяется, имеет тонкую складчатую эмаль. Гипокон синусов не имеет. Он выдвинут внутрь (лингвально) дальше протокона. Поперечные лофы оттянуты назад. В связи с этим передняя долинка имеет ромбоидальную форму. Продолговатой узкой кристой, которая начинается несколько впереди от середины эктолофа, передняя долинка поделена на две неравные лопасти, из которых передняя больше. Криста сложного строения, покрыта вторичной складчатостью. Перед кристой развита многолопастная кристелла. От протолофа в переднюю долинку выпячивается узкий антикрош, вершина которого не выступает за уровень заднего конца протокона. Устью передней долинки соответствует углубление на внутренней стенке зуба, которое распространяется на всю высоту зуба. На наружной стенке имеется усиливающаяся к пульповому концу вмятина. Эти два образования дают моделирование корней. Лингвальные ребра зуба, изгибаясь по высоте, сближаются, что по мере стирания зуба дает изменение пропорции длины и ширины в пользу ширины. Зубы M^2 обнаруживают некоторую дифференциацию коронки и корня.

Дальнейшее развитие зуба M^2 в онтогенезе прослеживается по двум горизонтальным распилам зуба № 1305-3. Распил первый (рис. 6, фиг. 1а) показывает, что пропорции длины и ширины изменились, они теперь почти равны. Имеется замкнутая задняя долинка, наполненная цементом. Эктолоф имеет крупноволнистую наружную стенку, заметалофная часть его стала короче (около $\frac{1}{3}$ его длины). Паракон уже не выступает вперед. Протолоф становится более широким. Передняя стенка его теряет вторичную складчатость эмали. Протокон делается трехлопастным. Средняя лопасть его больше остальных выдвинута внутрь. Передний и задний синусы, отжимающие протокон, стали крупнее. Металоф теперь менее оттянут назад, стенки его как передняя, так и задняя, имеют тонкую сильно складчатую эмаль. Гипокон обособлен через передний синус, отогнут вперед и выступает внутрь за уровень протокона.

Передняя долинка становится несколько короче. Криста делит ее почти на равные лопасти. Протяженность кристы теперь немного меньше за счет сокращения ее базальной части. Кристелла стала менее рассеченной. Антикрош расширился и удлинился так, что вершина его выступает назад за уровень задней части протокона.

Распил второй (рис. 6, фиг. 1б) представляет позднюю стадию стирания зуба M^2 . Ширина зуба превышает его длину. задняя долинка почти исчезла, сохранилось только ее донышко. Эмаль становится более простой. Лофы расширились. Длина передней долинки сократилась. Криста потеряла вторичную складчатость, стала узкой и устремлена к металофу. Антикрош когтевиден, удлинен и, выходя далеко назад за уровень протокона, приближается к металофу. Протокон стал округлым. Отжимающие его синусы укрупнены. Теперь по пропорциям длины и ширины, по

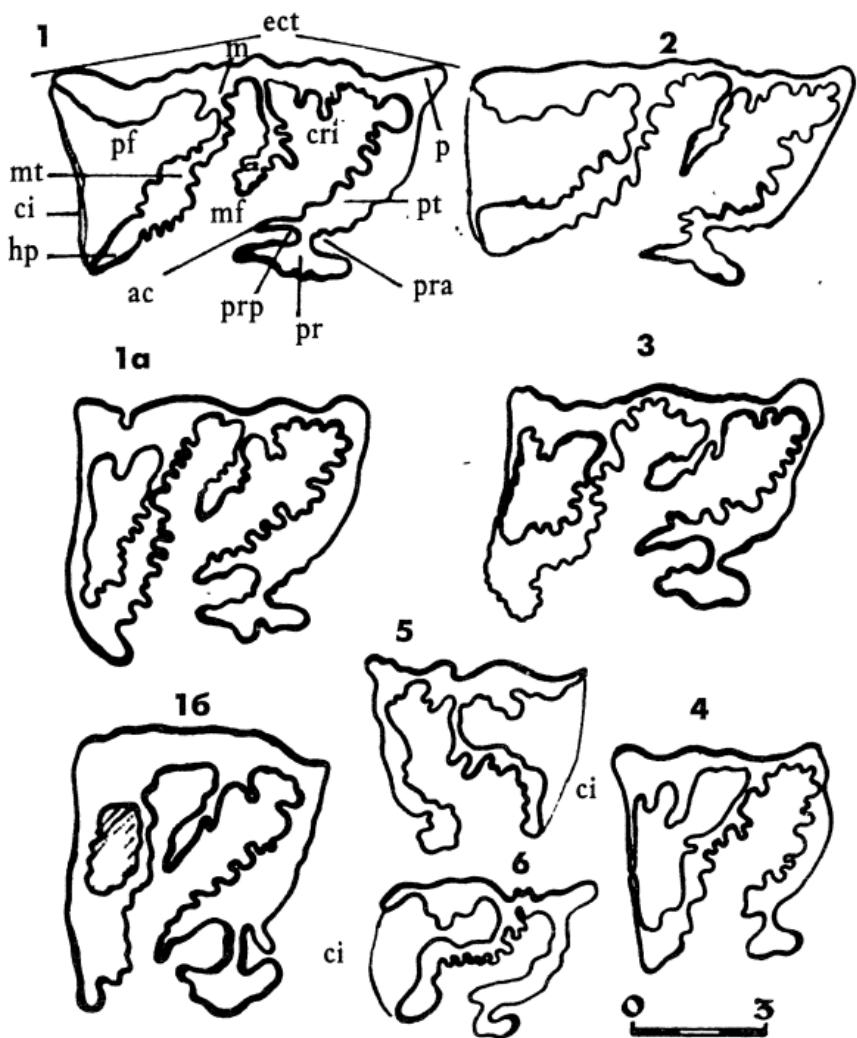


Рис. 6. Зубы *Elasmotherium peii* Chow: 1, 1a, 1б – M^2 и 5 – P^4 из ст. Расшеватской Ставропольского края;

2, 3 – M^2 и P^4 из провинции Шанси Китая;

6 – P^4 из района г. Одессы.

Номенклатура и условные обозначения элементов верхних зубов:

р – паракон; пр – протокон; т – метакон; гп – гипокон; прт – протолоф; ект – эктолоф; мет – металофт; ср – криста; срт – кристелла; ас – антикроше; пра – передний синус; прп – задний синус; метф – передняя долинка; пф – задняя долинка; си – воротничок.

рисунку эмали и расположению основных ее складок зуб напоминает M^1 .

Нижние коренные зубы *E. peii* из коллекции Ставропольского края-

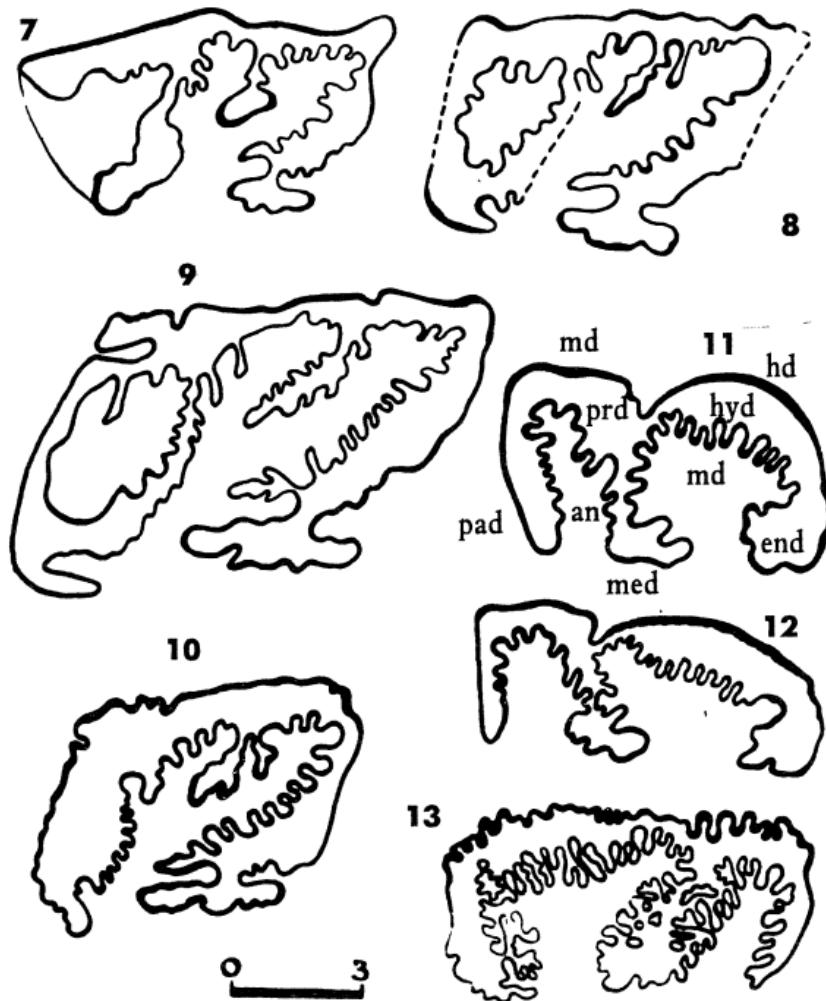


Рис. 7. Зубы эласмотериев
Elasmotherium peii Chow:

Elasmotherium caucasicum Boriss:
Elasmotherium sibiricum Fisch:

Условные обозначения элементов нижних зубов:

md — металоифид; hd — гиполоифид; pad — параконид или паастилид; med — метаконид; prd — протоконид; hyd — гипоконид; end — энтоконид; an — передняя внутренняя долинка; pn — задняя внутренняя долинка.

7 — M^2 из района г. Одессы;
 8 — M^2 из Токмака (Украина);
 11 — M^2 из Ставропольского края;
 9 — M^2 и 12 — M^2 из Тамани;
 10 — M^2 и 13 — M^2 из станицы
 Гаевской Ставропольского края;

еведческого музея имеют характерный для носорогов тип строения и состоят из двух полуулений: металофида и гиполофида (рис. 7, фиг. 11). Наружные стенки обоих полуулений выпуклые. Эмаль грубая. Складки развиты только на внутренних стенках, окаймляющих переднюю и заднюю долинки, из которых вторая больше первой. Внутренние концы металофида и гиполофида сформированы метаконидом и энтоконидом. Метаконид вытянут в продольном направлении и отклонен назад; энтоконид имеет более округлую форму и отклоняется вперед. Оба конуса имеют простую эмаль.

На наружной стенке зуба место соединения металофида с гиполофида отмечено глубокой бороздой, усиливающейся к пульповому концу. Еще более четко выраженное углубление имеется на лингвальной стенке зубов. Обе эти вмятины формируют разделение нижней части зуба на два корня: передний и задний. M_2 имеет закрытые корни, M_3 — открытые. M_3 длиннее и уже M_2 .

Сравнение. Зубы M^2 сходны с зубом *Elasmotherium* sp. из Ливенцовки по соотношению ширины и длины, но отличаются от него более изящным строением элементов жевательной поверхности, более узкими лофами и более коротким протоконом по отношению к длине зубов M^2 (у *E. reii* индекс 26,5; у эласмотерия из Ливенцовки — 28,4).

E. reii обнаруживает сходство с *E. caucasicum* в наличии трех премоляров, в развитии складчатости эмали верхнекоренных зубов, в оттянутости назад поперечных лофов, в развитии кристы P^4 и наличии «ложной задней долинки» на достаточно стертых P^4 . Отличаются наличием воротничка на задней стенке зуба; более изящным строением складок эмали; более длительным существованием незамкнутой задней долинки; более длинной заметалофной частью эктолофа на M^2 и M^3 . Верхние зубы *E. reii* мельче и более узки (индекс ширины 69,41), чем у *E. caucasicum* (индекс ширины 85,52) и у *E. sibiricum* (индекс ширины 89,27). Кроме того, от зубов *E. sibiricum* они отличаются ранним замыканием корней; дифференциацией коронки и корня; более носорогообразным строением жевательной поверхности; более простой или слегка волнистой эмалью на периферических стенках лофов; наличием открытой или закрытой задней долинки даже на поздних стадиях стирания зубов.

Нижнекоренные зубы *E. reii* более широкие (индекс 66), чем у *E. caucasicum* (индекс 54,55) и *E. sibiricum* (индекс 49,76). Имеют более грубую и простую эмаль на наружных стенках полуулений, на метакониде и энтокониде.

Замечания. Материал из станицы Расшеватской Ставропольского края имеет некоторые отличия от зубов, происходящих из Китая, в том, что зубы из Расшеватской имеют более выдвинутый и подчеркнутый паракон на ранних стадиях стирания зубов; более неравные лопасти передней долинки, более сложную кристу. В остальном зубы имеют полное сходство с *E. reii* из Китая. Поэтому названные отличия можно отнести на счет индивидуальной изменчивости.

Поскольку первый распил зуба M^2 из ст. Расшеватской обнаружил

рисунок эмали, идентичный с рисунком на зубе, описанном Чжоу Миньшеном (Chow Minchen, 1958) как зуб *E. inexpectatum*, мы рассматриваем зуб из Китая как более позднюю возрастную стадию *E. reii* и сочли возможным название *E. inexpectatum* отнести в синонимы *E. reii* (рис. 6, фиг. 1а и 3).

Из верхнего горизонта куяльника района г. Одессы известны остатки эласмотериев, описанные Е. А. Гапоновым (1957) как принадлежащие *E. sibiricum* Fisch (рис. 6, фиг. 6; рис. 7, фиг. 7). С таким определением трудно согласиться. Зубы *E. sibiricum* имеют форму слегка изогнутой призмы. Корни их остаются открытыми даже на поздних стадиях стирания, когда задняя долинка уже исчезла. Малостерты зубы из района г. Одессы при открытой задней долинке имеют моделировку корней или замкнутые корневые элементы. У них более или менее четко прослеживается дифференциация коронки и корня. Такие признаки характеры для *E. reii*. Кроме того, нижнекоренной зуб M_2 (№ 3682) из куяльника Одессы, характеризующийся толстой, слабоизвитой эмалью и замкнутыми корнями, существенно отличается от зубов *E. sibiricum*, имеющих тонкую и чрезвычайно развитую эмаль (рис. 7, фиг. 13), а также открытые корни даже на поздних стадиях стирания. Верхнекоренные зубы эласмотерия из Одессы отличаются от *E. caucasicum* размерами, более изящным строением складок эмали и более длительным существованием незамкнутой задней долинки. Материал из Одессы имеет ряд отличий от зубов *E. reii* из Китая. Они имеют более выдвинутый вперед паракон (как у зубов из ст. Расшеватской), менее волнистую эмаль на наружной стенке эктолофа, более мягких очертаний кристу. Вероятно, эти отличия объясняются индивидуальной изменчивостью, значительный размах которой для рода *Elasmotherium* отмечается рядом исследователей (Борисяк, 1914; Ringsjööm, 1924; Теряев, 1929). Таким образом, произведя сравнение и учитывая индивидуальную изменчивость зубов, мы находим возможным эласмотерии из куяльника района г. Одессы отнести к *E. reii*.

Необоснованным представляется отнесение к *E. caucasicum* черепа эласмотерия с территории Украины из окрестностей г. Токмака (Свистун, 1973). Череп, действительно, отличается от *E. sibiricum* меньшей опущенностью лицевой части относительно мозговой; меньшей удлиненностью заднего отдела черепа. Суставная поверхность для нижней челюсти выходит внутрь за уровень засуставного отростка. Орбита расположена несколько выше. Верхние затылочные бугры развиты сильно, но не нависают над затылочным мозговым отверстием. Выемка в затылочном гребне мельче, вийная ямка слабее. Затылочные мыщелки поставлены более косо относительно вертикальной оси затылочного отверстия и имеют более трапециoidalную форму. Сосцевидные части развиты также сильно, но больше развернуты вверх и вперед. Нёбо более узкое за счет более прямой внутренней линии зубного ряда. Имеет три премоляра. Длина премолярного ряда зубов больше (премолярно-молярный индекс у эласмотерия Пэя 50%, у сибирского — 36,6%).

Существенное отличие эласмотерия из Токмака от *E. caucasicum*

заключается в особенностях его зубов. Они более мелкие, обладают более изящным рисунком эмали и при малой стертости (длина M^2 превышает его ширину) имеют замкнутые корни. Кроме того соотношение длины ряда моляров M^1 - M^3 и длины полного зубного ряда (индекс 81,85) отличается от *E. caucasicum* (индекс 85,43) и совпадает с *E. reii* из Китая (индекс 81,92). На основании проведенного сравнения считаем, что череп из Токмака принадлежит *E. reii*. Отнесение этого эласмотерия к *E. reii* подкрепляется возрастом вмещающих пород и сопровождающей фауной (*Archidiskodon m. meridionalis*, *Equus stenonis*).

Геологическое и географическое распространение. Ранний апшерон в составе одесского (псекупского) фаунистического комплекса — Украина (Жевахова гора, Куяльницкий лиман, г. Токмак); Северный Кавказ (ст. Расшеватская); — ранний и средний плейстоцен Китая (провинция Шанси, деревня Пингло).

Материал. Череп из г. Токмака Запорожской обл. Украины (Институт зоологии АНУ); 4 верхнекоренных зуба из ст. Расшеватской Ставропольского края (Палеонтологический институт РАН, колл. № 1305); 2 нижнекоренных из коллекции Ставропольского краеведческого музея; 8 зубов с Жеваховой горы и Куяльницкого лимана (Палеонтологический музей Одесского государственного университета, инв. №№ 176, 3677а, 3678, 3679, 3680, 3681, 3682, 3683); 7 слепков зубов из Китая (Палеонтологический институт РАН, колл. № 1784).

ELASMOTHERIUM CAUCASICUM BORISSIAK, 1914. — КАВКАЗСКИЙ ЭЛАСМОТЕРИЙ

Табл. 1, фиг. 1

1911. *E. sibiricum*. Ласкарев, т. 38, с. 21

1929. *E. fischeri*. Теряев, с. 482-489.

Лектотип. Фрагменты верхних челюстей с правым и левым зубными рядами P^4 - M^3 . Таманский полуостров, район ст. Ахтанизовской, овраг Богатырь, из отложений среднего и позднего апшерона, описаны А. А. Борисяком (1914), с 563-564, таблица 1, фиг. 1, хранятся в ПИН РАН, № 1249/31.

Диагноз* Самый крупный представитель рода *Elasmotherium*. Имеет по три верхних и нижних предкоренных зуба. Верхнекоренные зубы призмовидные, коронка от корневой части почти не отличима, размеры крупные. Складчатость эмали развита только на внутренних стенках лопов, окаймляющих переднюю долинку. Замыкание задней долинки совпадает с началом моделирования корней. На сильно стертых зубах задняя долинка исчезает, развивается вялый кроше, возможно замыкание передней долинки в результате слияния протокона и кроше. Корни таких зубов замкнуты. Горизонтальная ветвь нижней челюсти низкая и длинная

*Поскольку *E. caucasicum* на территории Ставропольского края не был найден, описание исследованного материала в ПИН РАН, ЗИН АНУ опускается, но диагноз дается более расширенный на основе личных наблюдений автора.

(около 730 мм). Симфиз лопатообразный, короткий (39,53% длины зубного ряда) и широкий (индекс 116,61), уплощенный сверху, расположен почти горизонтально. Диастема короткая (31,41% длины зубного ряда). Нижние зубы крупные. Складчатость развита на внутренних стенках полуулений. Наружная стенка металофида уплощенная, у гиполофида — выпуклая. Эмаль здесь простая и толстая. На сильно стертых зубах прослеживается замыкание задней долинки за счет сближения и слияния метаконида и энтаконида. Внутренняя стенка зуба несет вмятину, усиливающуюся к пульповому концу и обеспечивающую в будущем раздвоение корня. Астрагал крупный и высокий, с узким блоком (индекс 97,87).

Сравнение. *E. caucasicum* крупнее всех других видов. Главное отличие от *E. sibiricum* — наличие трех премоляров на верхней и нижней челюстях. Его зубы, особенно нижние отличаются слабой складчатостью эмали, меньшим изгибом по высоте, более длительным существованием задней долинки, замыканием корней на поздних стадиях стирания, большей шириной (его индекс 54,55, а у сибирского эласмотерия — 49,76).

Нижняя челюсть *E. caucasicum* длиннее и ниже (35,84% длины зубного ряда $P_3 - M_3$), чем у *E. sibiricum* (50,77% длины зубного ряда $P_3 - M_3$). У кавказского эласмотерия горизонтальная ветвь менее быстро суживается к переднему концу, резкий подъем начинается на уровне P_4 , поэтому нижний край этой ветви расположен более горизонтально, образуя более пологую дугу. Сифизный отдел более широкий (индекс 116,61), уплощенный и короткий (43,14% длины $P_3 - M_3$) по сравнению с *E. sibiricum* (соответственно индексы 73,15 и 61,94). Поставлен он более горизонтально. Диастема короткая и составляет 34,27% длины $P_3 - M_3$ (у сибирского эласмотерия — 41,08%). Астрагал кавказского эласмотерия крупнее, но стройнее (индекс 108,0) сибирского эласмотерия (индекс 116,62), блок его узкий (у сибирского индекс 108,66).

Зубы *E. caucasicum* сходны с зубами *E. reii* развитием складчатости, оттянутостью вперед паракона, но отличаются от него более крупными размерами, отсутствием воротничка на задней поверхности верхнекоренных зубов, более поздним замыканием корней, беспорядочным нарастанием эмали. Его зубы, по сравнению с *E. reii* более призмовидны. Кроме того, нижнекоренные зубы его более узкие (у кавказского индекс ширины 54,55, у *E. reii* — 66,0).

Замечания. Изучение остатков кавказского эласмотерия позволяет высказать некоторые замечания об экологии этого зверя.

Известно, что у животных, питающихся мягкими кормами, нижняя челюсть испытывает меньшую нагрузку в вертикальном отношении и поэтому она низкая. Нижняя челюсть *E. caucasicum* ниже, чем у *E. sibiricum*. Это дает возможность высказать мнение, что пища кавказского эласмотерия была не такой жесткой, как у сибирского. В пользу этого говорит и более простое строение эмали его коренных зубов. Кроме того, анализ сопутствующей ему фауны из таманского фаунистического комплекса показывает широкое распространение лесных и лесостепных видов животных, что свидетельствует о хотя бы частичной залесенности терри-

тории Таманского полуострова в период обитания здесь *E. caucasicum*. А распространение лесов сопровождается увлажнением климата, что способствует развитию растительности гумидного типа, которая и могла составлять пищу кавказского эласмотерия.

Характер устройства жевательной поверхности зубов эласмотерия и высокая степень их гипсодонтии интерпретируется как ландшафтный показатель. Скорее это показатель приспособления к питанию жесткими кормами, в том числе и несущими минеральные частицы, служащие мощным абразивом.

Зубам кавказского эласмотерия присущи такие признаки архаичности как развитие кроша в зрелом и пожилом возрасте, замыкание передней долинки на верхних и задней долинки на нижних, чего никогда не встречается у сибирского эласмотерия.

Геологическое и географическое распространение: средний и поздний апшерон (поздний эоплейстоцен) в составе таманского фаунистического комплекса; Северный Кавказ, юг Украины.

Материал: в основном представлен коллекцией ПИН РАН, собранной на Таманском полуострове в овраге Богатырь и Синей Балке. Это большая серия верхних и нижних зубов из сборов И. М. Губкина и И. А. Дуброво (колл. №№ 1249, 1358), фрагмент верхней челюсти с правым и левым рядами P^4 - M^3 (№ 1249/31), фрагмент правой верхней челюсти с рядом P^4 - M^3 (№ 1240/33), нижняя челюсть (№ 1249/1), кости кисти, описанные В. С. Слодкевичем; четыре астрагала (№№ 1249/399, 407, 424; 1358/55 — из Синей балки); из коллекции ЗИН АНУ обработаны нижняя челюсть (№ 4617) и фрагмент лучевой кости (№ 4618) из г. Бердянска; шестой шейный позвонок (№ 4616) из г. Мариуполя.

ELASMOTHERIUM SIBIRICUM FISCHER, 1808.

— СИБИРСКИЙ ЭЛАСМОТЕРИЙ.

Табл. 1, фиг. 1-3; табл. II, фиг. 1-3.

1820. *E. fischeri*. Desmarest, v. I, p. 546.

1842. *E. keyserlingii*. Fischer, t. XV, № 1. p. 454.

1845. *Stereoceros galli*. Duvernoy, t VII, p. 25.

1916. *Enigmatherium stauropolitanum*. Павлова, т. V, стр. 68-80.

Голотип. Левая половина нижней челюсти с четырьмя коренными зубами и пустой альвеолой для P_3 . Поступила из частной коллекции княгини Е. Р. Дашковой, местонахождение — предположительно Сибирь. Описана проф. Г. Фишером фон Вальдгеймом (1808, 1809), с. 23-25, табл. 1, фиг. 1-3. Хранится в ПИН РАН, колл. № 170.

Диагноз. Животное довольно крупного размера. Череп длинный. Лицевой отдел его значительно опущен по отношению к мозговому. Верхнезатылочные бугры сильно развиты и нависают над мозговым отверстием. Выемка в затылочном гребне глубокая, выйная впадина сильная. Затылочные мышечки крупные, бобовидные, сильно выпуклые, расположены почти параллельно относительно вертикальной оси затылочного отверстия.

тия. Сосцевидные части не выступают за уровень скуловых дуг. Нёбо расширенное лировидное. Симфизный отдел нижней челюсти ложкообразно вогнут. По два верхних и нижних предкоренных зуба. Верхнекоренные зубы призмовидные, имеют большой изгиб вдоль вертикальной оси. Верхнекоренные и особенно нижнекоренные зубы имеют чрезвычайно складчатую эмаль, обладают постоянным ростом. Верхние рано теряют заднюю долинку. Астрагал крупный, низкий (индекс 85,68), с широким блоком (индекс 108,66).

Описание. Череп из ст. Гаевской (№ 19900/115) в процессе раскопок был сильно поврежден, сохранены носовые кости, верхнечелюстные с рядом зубов P^3-M^3 , нёбные, скуловые кости и частично носовая перегородка. Череп из г. Зеленокумска (№ 1990) слегка деформирован, но совершенно полный. Он имеет сильно удлиненный задний отдел: длина его от задней поверхности затылочных мышцелков до заднего края засуственного отростка составляет более $\frac{1}{3}$ расстояния от последней точки до начала зубного ряда (передний край альвеолы P^3 или P^4). Яремный отросток не выражен.

Лицевой отдел черепа низко опущен относительно мозгового. Касательная к альвеолярному краю, продленная назад, проходит значительно ниже затылочных мышцелков.

Верхняя линия профиля полого поднимается по носовым и лобным костям, в начале лобного отдела очень выпуклая, на куполе уплощенная, в задней части купола круто спускается к теменному отделу, здесь линия седловидно вогнутая, к затылочному гребню поднимается круто.

Лицевой отдел черепа укорочен и клинообразно заострен впереди. Спинку носа образуют длинные, узкие, выпуклые сверху носовые кости. В основании, на контакте с лобными костями, они слегка расширяются, впереди сужаются, конец их в первой четверти длины резко отгибается книзу и образует горбинку, нависая клювовидно над сплошной костной перегородкой, подпирающей носовые кости снизу. Передний конец носовой перегородки утолщен, выступает за уровень переднего конца носовых костей спереди и с боков, несет шероховатость, чем напоминает хоботную кость свиней, служащую основанием для пятака. По всей видимости, конец морды эласмотерия имел орогование, с помощью которого животное могло успешно взрывать землю, выкапывая подземные части растений. От самого кончика носовых костей конец носовой перегородки отделен вырезкой. Особенно хорошо эта кость прослеживается на черепе из г. Гурьева (коллекция МГРИ).

Верхнечелюстные кости укороченные, но сильно развитые в высоту. На наружной поверхности выпуклые. Предглазничное отверстие крупное, расположено на уровне M^2 , смещено к скуловой кости, лежит примерно напротив середины орбиты. Альвеолярный край верхнечелюстной кости расширяется сзади и сужается впереди, образуя острый беззубый край. В черепе из г. Зеленокумска зубной ряд представлен P^4-M^3 , из ст. Гаевской — P^3-M^3 . Однако P^3 rudиментарен, но его присутствие оказывает давление на переднюю стенку P^4 , отчего тот имеет форму четырех

-угольной призмы. Череп из г. Зеленокумска принадлежит более старому животному, у которого Р³ давно выпал. Поэтому Р⁴, не испытывая воздействия предыдущего зуба, приобрел треугольное сечение. Он сильно стерт и утратил металоф. Зубы М¹-М³ также сильно стерты, из-за чего М¹ имеет ширину, вдвое превышающую длину его, пропорции М² приближаются к квадрату. В обоих черепах зубной ряд располагается по выпуклой наружу плавной дуге. В челюсти зубы сидят веерообразно. Размеры зубов увеличиваются спереди назад. Самый крупный зуб М². Ширина всех зубов к пульповому концу растет. По строению элементов жевательной поверхности зубы менее носорожьего типа (хотя в исследованном материале коллекций других учреждений отмечены малостерты зубы, имеющие заметалофную часть эктолофа, хотя и очень короткую). Пастиль не выражен, последующий зуб не налегает на предыдущий. Сильная складчатость эмали характерна для всех элементов триктора. Корневая система отсутствует. Цемент развит сильно. По степени стертости зубов в полных рядах можно судить о том, что постоянные коренные зубы последовательно прорезаются спереди назад.

Нёбные отростки верхнечелюстных костей укороченные, наряду с нёбными костями принимают участие в построении твердого нёба. Оно лировидно расширено за счет изогнутой линии внутреннего края зубного ряда. В переднем отделе нёбо уплощено и имеет особое строение: здесь располагаются две пары продолговатых отверстий. В области передней пары нёбные отростки верхнечелюстной кости расширяются и несут по краю два бугровидных утолщения. Функциональное назначение их не совсем ясно. Возможно это было приспособление для срываания растительного корма. На уровне задней пары отверстий альвеолярный край сужается, он прямой и острый. Это сужение образует диастему, за которой лежит альвеола Р³. Оно соответствует сужению симфиза нижней челюсти. Задний отдел нёба корытообразно вогнут. Нёбная вырезка открывается на уровне протокона М³.

Мозговой отдел черепа удлинен. Лобные кости образуют огромное куполообразное вздутие. Поверхность купола черепа из г. Зеленокумска имеет шероховатость и отпечатки крупных кровеносных сосудов только в основании этого образования. Интенсивность их усиливается спереди назад. Лобные кости рано срастаются с носовыми, теменными, верхнечелюстными и между собой.

Череп имеет крупную орбиту, которая сильно подчеркнута спереди и снизу скуловой костью, сверху — надглазничными выростами слезной кости, сзади она не замкнута и переходит в височную впадину. Расположена орбита несколько ниже $\frac{1}{2}$ высоты черепа (с куполом). Передний край ее лежит на уровне М³.

Скуловая дуга длиннее, чем у эласмотерия Пэя и составляет более $\frac{1}{3}$ длины черепа (42,5%). Лежит значительно выше альвеолярного края.

Височная кость сильно вогнутая, шероховатая. Ставная поверхность для нижней челюсти узкая, выпуклая, часто S-образно изогнутая, за

уровень засуставного отростка не выходит. Засуставной отросток короткий, массивный, по толщине одинаков от основания до вершины. Спереди несет фасетку для бугра нижней челюсти. Сосцевидные части сильно развиты в стороны, но не выступают за уровень орбиты и скуловых дуг.

Теменные кости слегка выпуклые в боковом направлении, плавно поднимаются к затылочному гребню. Боковые гребни широко расставлены, в средней части слегка сближаются, а к затылочному гребню расходятся в стороны.

Затылочная кость низкая, широкая. Верхние затылочные бугры сильно развиты, затылок отклонен назад так, что затылочные бугры нависают над затылочным отверстием. Въемка в затылочном гребне глубокая. Выйная впадина сильная.

Мозговое отверстие почти четырехугольное. Боковые стенки его образованы внутренними краями затылочных мыщелков. Они очень крупные, расположены почти параллельно относительно вертикальной оси затылочного отверстия, нависают над основной затылочной костью.

Основная затылочная кость короткая и широкая, слегка вогнутая. В передней части несет крупные глоточные бугры. Базисфеноид короткий, имеет форму конуса.

Нижняя челюсть (№№ 19900, 19901). Горизонтальная ветвь нижней челюсти выше, короче, чем у кавказского эласмотерия (см. таблицу примеров 2). Верхний край ее горизонтален или слегка прогнут вниз, как у эласмотерия из ст. Гаевской, нижний край образует плавную дугу и равномерно поднимается к симфизу и назад к угловому отделу. Угловой отдел утолщен, имеет мощное развитие шероховатости, служащей местом крепления мощной жевательной мускулатуры. Угловой отдел назад не выступает. Подбородочное отверстие расположено ниже P_4 и сдвинуто в нижнюю треть высоты горизонтальной ветви.

Симфиз длинный, начинается напротив P_4 , ложкообразно вогнут. Диастема длинная у эласмотерия из ст. Гаевской и короткая — из г. Зеленокумска. По бокам срединного шва у переднего края симфиза имеется две неглубокие ямки, от которых параллельно срединному шву по лингвальной поверхности идут две бороздки, видимо, отпечатки кровеносных сосудов, питавших рано выпадающие резцы. Эти бороздки особенно хорошо выражены на нижней челюсти из коллекции Ростовского краеведческого музея (№ 629).

Зубной ряд образует почти прямую линию. P_2 отсутствует, P_3 —rudimentарен и рано утрачивается. В челюсти зубы расположены веерообразно. Зубы постепенно увеличиваются в обоих измерениях спереди назад до M_2 , третий моляр несколько уже, чем M_2 . Таким образом самым крупным в ряду является M_2 . Наружная стенка зубов почти прямая, в месте соединения полуулкий бороздки не несет. Характерна сильная беспорядочная складчатость эмали как на внутренних элементах, так и на наружной стенке зубов. Корневая система на всех возрастных стадиях отсутствует, пульпа открыта. Цемент развит сильно.

Смена молочных и порядок появления постоянных зубов, судя по

степени стертости в полных рядах, идет спереди назад.

Восходящая ветвь нижней челюсти очень широкая, сильно отклонена назад, имеет вогнутую наружную и внутреннюю поверхность. Венечный отросток треугольной формы, отклонен внутрь, он выше суставного отростка и отделен от него вырезкой. Суставной отросток массивный. Сзади имеет уплощенную суставную фасетку для сочленения с засуставным отростком. Она занимает около $\frac{1}{4}$ ширины суставного отростка. Суставной валик сильно выпуклый в передне-заднем направлении.

Во время препарирования нижней челюсти между ее восходящими ветвями сделана уникальная находка: обнаружены подъязычные кости (os hyoideum), которые, как известно, лежат в основе корня языка. Это плоская кость, от тела которой в сторону гортани идут большие рога, в сторону черепа — малые. Особенностью кости эласмотерия является то, что у нее не развиты языковые отростки.

ПОСТКРАНЦИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

Позвоночник — наименее изученная часть скелета эласмотерия. Из г. Зеленокумска поступили обломки атланта и эпистрофея, пятый и шестой шейные, третий и пятый грудные, первый и четвертый поясничные позвонки (таблица III).

В шейном отделе особо выделяется атлант, имеющий необыкновенно широкие крылья (около 700 мм), которые превышают ширину черепа (410-457 мм). Поверхность верхней дуги вздута и шероховата, вздутие разделено бороздой. Поверхность нижней дуги в первой половине слегка выпуклая, гладкая, в заднем отделе несет большой шероховатый бугор.

Суставные впадины для затылочных мышцелков очень глубоко вогнуты и полностью повторяют форму мышцелков, нижние края их сближены. Задняя суставная поверхность сложного строения: состоит из двух овальных, уплощенных фасеток для передних суставных фасеток эпистрофея, внизу эти фасетки переходят в сильно вогнутую суставную поверхность для зубовидного отростка эпистрофея. Она лежит ниже спинно-мозгового канала и выше заднего бугра нижней дуги.

Судя по обломкам из Зеленокумска, эпистрофей имеет очень длинное тело, сильно вогнутую, округлую заднюю суставную поверхность, нижний край которой сильно оттянут назад. Нижняя поверхность тела имеет хорошо выраженный киль, по бокам которого лежат глубокие впадины. В связи с этим тело позвонка в средней части имеет треугольное сечение.

Другие шейные позвонки устроены по одному и тому же принципу. Форма тела опистоцельная. Головка очень выпуклая, ямка на задней поверхности очень глубокая, овальной формы. Передняя и задняя суставные поверхности находятся на разновысоком уровне, т. к. нижний край тела сильно оттянут назад вниз. Вдоль нижней поверхности тела проходит четкий киль, по бокам от которого лежат впадины. Передние и задние отростки несут уплощенные суставные площадки, при сочленении они черепицеобразно налегают на суставные поверхности последующе-

го позвонка. В шейном отделе высота остистых отростков увеличивается спереди назад, и самый высокий имеет седьмой шейный позвонок. Среди шейных позвонков выделяется шестой позвонок наличием длинных, узких и уплощенных нижних боковых отростков, направленных вниз и в сторону. Другие позвонки таких отростков не имеют. Седьмой шейный позвонок выделяется очень длинным телом (второй по длине после эпистрофы).

Грудные позвонки также характеризуются сильным развитием головки и ямки, но по направлению к поясничному отделу они уплощаются. Тела их значительно крупнее шейных позвонков. Оттянутость нижнего заднего отдела тел позвонков также уменьшается по направлению к хвостовому отделу. От первого к пятому грудному позвонку растет высота остистых отростков (наибольшая на 3-5 позвонке и составляет 51-53 см). Далее высота плавно снижается, а отростки все более отклоняются назад. Суставные поверхности для ребер перемещаются все выше по телу позвонков.

В поясничном отделе тела позвонков более уплощенные, головки приобретают почти сердцевидную форму, ямки имеют форму овала с длинной осью, вытянутой в боковом направлении. Остистые отростки стоят почти вертикально, боковые хорошо развиты на четвертом позвонке.

В целом позвоночник имеет жесткую конструкцию.

Грудная клетка сибирского эласмотерия из ст. Гаевской широкая, бочкообразная, ребра широкие, уплощенные, первые пары их прикрепляются к необыкновенно большой грудной кости, полученной из раскопок в ст. Гаевской (таблица III, фиг. 2).

Лопатка (scapula) эласмотерия из Зеленокумска представлена небольшим фрагментом. Судя по нему, лопатка широкая и крупных размеров. Ость начинается высоко от суставной поверхности. Проходит почти по середине лопатки, слегка отклонена назад. Предостная и заостная ямки большие. Лопаточный бугор массивный, каракоидный и акромиальный отростки не развиты. Шейка кости широкая и короткая. Суставная впадина повреждена, но в общих чертах о ее строении можно сказать, что она неглубокая, овальной формы, ее передне-задний диаметр больше поперечного. Обращена она вперед и вниз.

Плечевая кость (humerus) из Зеленокумска очень хорошей сохранности (табл. VII, фиг. 1). Это мощная, прекрасно скульптированная кость с укороченным диафизом. Суставная головка крупная, слабовыпуклая, ширина ее меньше поперечника (92,8x142 мм), лежит она несколько ниже проксимальных мускульных бугров и обращена наружу и назад. Блок для двуглавого мускула неглубокий. Внутренний мускульный бугор хорошо развит и выступает вперед, нависая над телом кости. Гребень наружного мускульного бугра спускается примерно на $\frac{2}{3}$ длины кости. На его вершине развита обширная дельтовидная шероховатость для крепления дельтовидного мускула. От нее вниз, переходя на спинковую сторону, спускается гребень плечевой кости. На внутренней поверхности диафиза, при-

мерно посередине, имеется еще одна шероховатость, на которой крепится большой круглый мускул и широкий мускул спины.

Дистальный блок составляет наименьшую ширину дистального конца (133 мм). Поскольку наружный (разгибательный) надмыщелок не спускается в область блока и выступает над ним в сторону, то наибольшая ширина нижнего конца кости (220 мм) приходится значительно выше суставного блока. Внутренний (сгибательный) надмыщелок развит слабо. Локтевая ямка глубокая, короновидная — хорошо выражена. Плечевая кость блоком опирается на лучевую кость, а наружным надмыщелком на локтевую кость, фасетка для которой занимает около 1/2 поперечника наружного надмыщелка. (Размеры кости в мм: длина — 481; наибольшая ширина верхнего конца — 255,8; наибольшая ширина диафиза — 106; его поперечник там же — 107).

Кости предплечья эласмотерия из ст. Гаевской относительно длинные, дугообразно изогнутые вперед: локтевая сильно, лучевая слегка (табл. VII, фиг. 2; табл. VIII).

Лучевая кость (*radius*) толще локтевой, в сечении овальная, на передней стенке ниже суставной поверхности для блока плеча имеет хорошо выраженную шероховатость луча, где крепится двуглавый мускул плеча. Лучевая кость располагается перед локтевой наискось, дистальным концом внутрь, опирается на ладьевидную и полуулкную кости запястья.

Локтевая кость (*ulna*) сильно изогнута вперед, в сечении треугольная, локтевой отросток обломан. Поверхность полуулкной вырезки очень вогнута, крючковидный отросток развит хорошо, ширина полуулкной вырезки в нижней части больше, чем в верхней. Дистальным концом кость опирается на полуулкную, трехгранную и гороховидную кости.

Размеры в мм:

	Лучевая кость	Локтевая кость
Длина	531	ок. 700
Ширина верхнего конца	159	—
Ширина нижнего конца	164	—
Ширина в середине	98	59
Поперечник там же	65	67

Кисть трехпалая (таб. X, фиг. 1). Кости запястья имеют ассириальное расположение. Метакарпальные кости длинные, из них наиболее развит *Mc III* (длина 279 мм). Первая и вторая фаланги приподняты над субстратом, пальцы опираются на копыто. Фаланги третьего пальца широкие и короткие (*ph I* шир.: дл. = 65,3%). Копытная фаланга широкая, имеет сильно развитые боковые отростки.

Таз (*pelvis*) в материалах со Ставрополья представлен небольшими обломками, по которым трудно судить о строении этой кости. Обращает на себя внимание фрагмент с очень глубокой сферической суставной впадиной для бедренной кости. Диаметр впадины 130 мм.

Бедренная кость (*femur*) представлена крупными обломками из Зеленокумска. Учитывая их строение приходим к заключению, что бед-

ренная кость крупная, с удлиненным диафизом. Головка округлая (диаметр 116 мм), шейка выражена ясно, большой вертел сильный, верхний конец шире нижнего. Третий вертел развит хорошо, уплощен, слегка отогнут назад. Дистальный конец от надсуставных бугров к суставу сужается. Суставные мыщелки очень выпуклые, удлиненные, разделены глубокой бороздой, опираются на большеберцовую кость.

Большеберцевая кость (*tibio*) из ст. Гаевской длинная и массивная, слегка расширенная на концах (табл. IX). Шероховатое утолщение большое. От него начинается гребень большеберцовой кости, поверхность его сглажена. Нижняя суставная поверхность состоит из двух неравных впадин, разделенных округлым на вершине гребнем. Внутренняя лодыжка развита хорошо, опирается на медиальную часть блока астрагала. Все строение дистальной суставной поверхности соответствует строению астрагала. Кость опирается на астрагал и пятую кость.

Малая берцовая кость тонкая. Концы ее расширены, верхний имеет вид утолщенной головки, сочленяется с большеберцовой костью, за уровень ее верхней суставной поверхности не выступает. Нижний конец длиннее латерального края большеберцовой кости, плотно к нему прижат, может даже срастаться с ним, образуя латеральную лодыжку. Имеет суставную поверхность для латерального валика астрагала.

Стопа трехпалая, удлиненная (табл. XVIII). Кости заплюсны уплощены. Астрагал крупный, широкий, блок его шире дистальной части кости, направлен вперед вверх. Пяточная кость имеет массивный пятый бугор. Плюсневые кости длинные, особенно $Mt\ III$ (длина 246 мм). Пальцы опираются на копыто, копытная фаланга третьего пальца имеет сильно развитые боковые отростки.

Сравнение. *E.sibiricum* отличается от *E.caucasicum* сокращением ряда премоляров, он имеет по два на верхних и нижних челюстях. Зубы сибирского эласмотерия, особенно нижние, отличаются сильно извитой эмалью, нарастание ее порою беспорядочное, корни остаются открытыми даже на сильно стертых зубах, изгиб всех зубов по высоте больше, чем у кавказского эласмотерия. Верхнекоренные зубы отличаются ранним замыканием и исчезновением задней долинки, большей шириной (индекс $M^2\ E.\ sibiricum$ — 89,27; *E. caucasicum* — 85,52), в то время как нижнекоренные у него более узкие (индекс $M_2\ E.\ sibiricum$ 49,76; *E. caucasicum* 54,55).

Горизонтальная ветвь нижней челюсти сибирского эласмотерия короче и выше, чем у кавказского эласмотерия, соотношение высоты под M_3 и длины зубного ряда у первого составляет 50,77, у второго — 35,84. Нижний край нижней челюсти более равномерно и плавно поднимается к угловому отделу и симфизу. Лингвальная поверхность симфиза ложкообразно вогнута, в то время как у кавказского эласмотерия она плоская. Симфиз более узкий и длинный (индекс ширины у *E. sibiricum* 73,15; у *E. caucasicum* — 116,61; индекс длины соответственно 61,94 и 43,14). Диафиза длиннее (индекс у *E. sibiricum* 41,08; у *E. caucasicum* 34,27).

Астрагал *E. sibiricum* более низкий (индекс 85,68) и широкий (ин-

декс 116,62), по сравнению с *E. caucasicum* (соответствующие индексы 91,83 и 108,8).

По пропорциям астрагал приближается к *E. reii* (соответствующие индексы 84,49 и 118,38), но резко отличается от него постоянным ростом зубов, короткий заметалофной частью эктолофа на малостертых зубах, ранним замыканием и исчезновением задней долинки, чрезвычайно сильной складчатостью эмали. Череп сибирского эласмотерия также несет существенные отличия от эласмотерия Пэяя. Он выделяется большим наклоном лицевого отдела относительно мозгового, большей удлиненностью заднего отдела. Наружная поверхность купола несет отпечатки кровеносных сосудов. Скуловая дуга длиннее (индекс 125,14), чем у *E. reii* (индекс 117,76). Суставная поверхность для нижней челюсти не выступает внутрь за уровень засуставного отростка. Верхние затылочные бугры развиты так же сильно, но они нависают над затылочным мозговым отверстием. Выемка в затылочном гребне более глубокая, выйная ямка сильнее. Затылочная кость по отношению к линии основания черепа отклонена назад больше. Затылочные мыщелки другой формы — они бобовидные и поставлены более вертикально относительно продольной оси затылочного отверстия. Сосцевидные части не выступают за уровень скуловых дуг. Нёбо лировидное за счет изгиба наружу внутренней линии зубного ряда.

Геологическое и географическое распространение: ранний и средний плейстоцен в составе тираспольского и сингильского фаунистических комплексов; Северный Кавказ, Поволжье, Казахстан, Узбекистан, Южный Урал, юг Западной Сибири.

Материал: 1) коллекция СКМ: два неполных скелета из ст. Гаевской (№ 19900) и г. Зеленокумска (№ 19901);

2) коллекция ПИН РАН: 2 черепа (б/№№), один из которых, возможно, принадлежит самке; 2 шейных позвонка (5-й №131/33 из Хрящевки и 3-й б/№); 8-й грудной позвонок (б/№); астрагал (б/№); 2 McIII (№ 131/35 из Хрящевки; б/№ из Сибири); кости запястья с р. Б. Карман (№ 230) и кости запястья из Заволжья с р. Иргиз (№ 2348);

3) коллекция ЗИН РАН: череп из Сарепты (№ 233); 2 нижних челюсти (№№ 10793 из Лучки; 10796); 4 фрагмента черепов (№№ 186, 10974, 10975, 2621/4); McIII (б/№) из Новоузенского;

4) коллекция МГРИ: череп и нижняя челюсть из г. Гурьева (б/№), 2 атланта (№№ 203/1; 203/2); 4-й шейный позвонок (б/№); 4-й грудной позвонок (б/№);

5) коллекция ГИН РАН: 5 зубов нижней челюсти с Южного Урала (№ 81); зуб нижней челюсти (№ 673-72); из Райгорода McIII (№ 9893) и 6-й шейный позвонок (№ 980/43); астрагал (№ 637/125) из Капановки;

6) коллекция РОКМ: нижняя челюсть (№ 629 из р. Дон).

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЭЛАСМОТЕРИЕВ В СВЯЗИ С ИХ
ОБРАЗОМ ЖИЗНИ И УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ.

Необычность морфологии остатков эласмотерия вызывает неизменный интерес исследователей, пытающихся понять сущность странных, на первый взгляд совершенно непонятных приспособлений и воссоздать внешний облик этого зверя.

Первичное представление об эласмотерии было построено академиком А. Ф. Брандтом (1878) по единственной в то время находке черепа, нижней челюсти и одному зубу. Первое изображение знакомит нас с обросшим шерстью зверем, голова которого украшена двумя рогами, один из которых громадного размера (рис. 5). Шерстистость и огромный рог сохраняются в образах эласмотерия, воссозданных А. П. Быстровым (рис. 8) и В. Е. Гаруттом (рис. 9). В представлении палеонтолога В. А. Теряева (1930) эласмотерий выглядит по-другому. Это гладкокожее, бегемотообразное, коротконогое и безрогое существо, флегматично пасущееся среди зарослей тростников в заводи или старице реки. Известный художник-анималист В. А. Ватагин (1934), воспользовавшись консультациями этого палеонтолога, изобразил эласмотерия именно таким (рис. 10).

Находки скелетов эласмотериев на территории Ставропольского края, а также коллекции Палеонтологического, Зоологического, Геологического институтов Российской Академии Наук дают возможность составить более целостное и объективное представление о морфологии и анатомии эласмотерия, о его экологии и образе жизни. Даже беглый обзор скелета этого животного, который экспонируется в Ставропольском краеведческом музее, показывает, что эласмотерий обладает своеобразным строением черепа, зубов, переднего отдела позвоночника и конечностей. Это был довольно крупный зверь, высота которого доходила до 2,5 м, а длина — до 4 м. Наиболее мощной была передняя часть туловища с высокой холкой, образованной за счет длинных остистых отростков грудных позвонков, в то время как круп его достаточно низкий из-за сильного сгиба в суставах его задних конечностей. Вес такого животного, вероятно, был не менее 4-5 тонн.

Особый интерес представляет череп эласмотерия. Самая броская и запоминающаяся деталь черепа — высокое куполообразное полое внутри вздутие лобных костей. Именно это образование побудило В. А. Теряева предложить вместо замысловатого латинского названия этого носорога простое русское — горболов. Стенки купола сравнительно тонкие, но изнутри они укреплены многочисленными гребнями, пересекающимися в различных направлениях (рис. 12). Более крупные из них делят внутреннюю полость на несколько хорошо выраженных секций. Самая обширная — подкупольная. Она имеет очень тонкие стенки, и эта часть купола чаще всего бывает разрушенной. В боковых частях выделяется по три секции с обеих сторон, их объем уменьшается спереди назад, в то



Рис. 8. Эласмотерий. Реконструкция А. П. Быстова (1936).



Рис. 9. Скульптурная реконструкция эласмотерия, выполненная под руководством В. Е. Гаррута (1948).



Рис. 10. Эласмотерий по представлениям В. А. Теряева (1930) и В. А. Ватагина (1934).

время как толщина наружных стенок купола увеличивается. Растет и густота укрепляющих это образование гребней.

Относительно функционального назначения лобного вздутия существует несколько точек зрения. Большинство исследователей считают, что это было основание для рога. Дело в том, что наружная поверхность купола шероховатая. Почти все черепа несут следы крупных кровеносных сосудов, основная масса которых сосредоточена у основания купо-

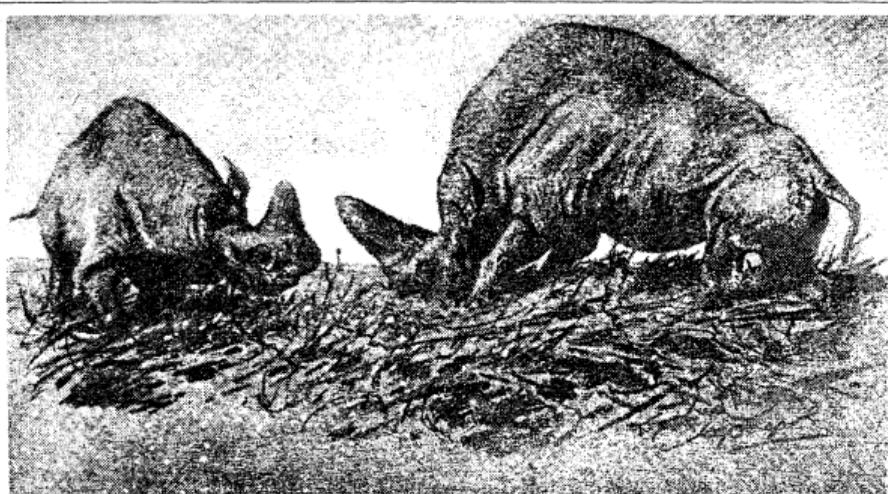


Рис. 11. Эласмотерий. Реконструкция проф. К. К. Флерова (1953).

ла. Однако у некоторых эта поверхность слабошероховатая. У зеленокумского эласмотерия и на черепе из г. Токмака с территории Украины отпечатки сосудов на вершине купола отсутствуют. Степень развития сети кровеносных сосудов, вероятно, можно связать с половым деморфизмом эласмотериев. Обильное же кровеснабжение и дополнительная укрепленность лобного вздутия внутри может служить косвенным доказательством существования рога, но не ясно функциональное назначение рога, расположенного не на носовых, а на наиболее тонких лобных костях. Нет единства мнения относительно развития и формы рога. На наш взгляд, наиболее удачной является реконструкция внешнего вида эласмотерия, выполненная профессором К. К. Флеровым и представляющая рог как невысокий колпачок, плотно охватывающий купол (рис. 11).

К. К. Флеров (1953) предполагает, что куполообразное возвышение и ограниченная им полость служили органом усиления обоняния, т. к., по его мнению, эласмотерий частично питался корневищами, клубнями и луковицами, которые он вырывал из-под земли. Развивая его мысль, обратим внимание на особенности строения черепа зверя. Узкая клинообразная форма лицевой части черепа, образованная прочными носовыми, верхнечелюстными и межчелюстными костями, сросшимися со сплошной костной носовой перегородкой, очень развитое костное небо с вырезкой, открывающейся на уровне третьего моляра, защищенность глазных орбит мощными выростами, чрезвычайно развитые затылочные гребни, служащие для прикрепления мощной мускулатуры, высокоспециализированные, обладающие постоянным ростом зубы дают основания допустить питание эласмотериев подземными частями растений. Такой способ питания несомненно требовал обостренного обоняния. И оно, по всей видимости, таковым и было, потому что обонятельные доли головного мозга, по данным Дешазо (Deshaseux, 1958), необыкновенно крупные и примыкают непосредственно к задней части подкупольной полости черепа. Надо полагать,

что обоняние в жизни эласмотерия играло ведущую роль по сравнению со слухом, а тем более зрением. Естественно, встает вопрос, зачем эласмотерию пришлось прибегнуть к столь специальному способу питания. Очевидно, это была необходимость, вызванная тем, что в жизни ландшафта, обитателем которого был этот носорог, наступали сезо-



Рис. 12. Продольный распил черепа эласмотерия

ны, когда надземные части растений исчезали. И тогда животное, чтобы выжить, превращалось в пахаря. Вспахивая землю клинообразным рылом с ороговевшим концом (кости несут следы существования такого ороговения) и используя экстраординарное обоняние, эласмотерий безошиб-

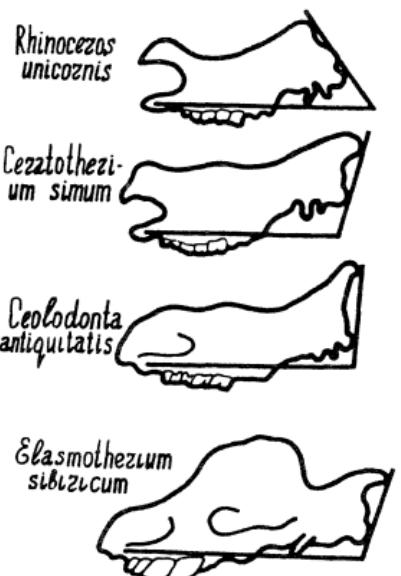


Рис. 13. Угол наклона плоскости затылочной части к линии основания черепа

бочно находил под землей сочные корневища, луковицы, клубни. Это была та самая «адская» механическая работа, которая могла быть одной из причин, вызывающих перегрев организма и его гибельные последствия. Купол, на наш взгляд, возможно, был и органом терморегуляции, поскольку носовая и подкупольные полости связаны, а наиболее крупные следы кровеносных сосудов отпечатаны на самых тонких стенках наружной части купола. Роль градирни играл здесь сам купол, внутрь которого поступал холодный воздух. Функцию охлаждающей жидкости выполняла кровь, соприкасаясь со стенками купола, охлаждалась, предотвращая общий перегрев организма.

Как установил Цойнер (Zeuner, 1934, 1936), плоскость затылка с линией основания черепа носорогов образует угол, величина которого неодинакова у различных форм (рис.

13). Размеры этого угла являются показателем положения головы по отношению к шее и туловищу, что находится в прямой зависимости от места обитания и характера пищи. Так, у ныне живущих в лесах и лесостепях индийского и черного носорогов, питающихся ветками, листьями деревьев и кустарников, этот угол менее прямого. У обитателей открытых ландшафтов белого носорога и плейстоценового шерстистого, основная пища которых — травянистая растительность, этот угол близок к прямому (у шерстистого носорога) или тупой (у белого носорога).

Плоскость затылочной кости эласмотерия образует с линией основания черепа тупой угол (около 106°), следовательно, голова животного была наклонена относительно туловища. Это указывает на то, что эласмотерий, подобно белому и шерстистому носорогам, был обитателем открытых ландшафтов и питался травянистой растительностью, а, возможно, и подземными частями растений. На питание «подножным кормом» указывают и крупные глоточные бугры в основании черепа. Их величина и шероховатость обусловлены сильным развитием длинных мускулов шеи в связи с постоянным наклоном головы во время пастьбы. Пере-

ход к питанию низко расположенным кормом определил, по-видимому, и чрезвычайно слабое развитие такого экологического признака как предглазничная ямка.

Приверженность к открытым сухим пространствам подтверждается строением конечностей эласмотерия.

Отсутствие в коллекциях пятой метакарпальной кости и значительные размеры фасеток для этой кости на крючковидной и четвертой метакарпальной костях послужили основанием для возникновения ошибочного представления о четырехпалости кисти эласмотерия, а также об его экологии как обитателя заболоченных, топких берегов древних водоемов (Теряев, 1930). Находки на реке Б. Караман (Беляева, 1939), а также наши материалы показывают, что кисть эласмотерия имела три функционирующих пальца. Четвертый палец представлен маленькойrudиментарной костью, не имеющей фасеток для фаланг. Ставропольские материалы дают новые сведения о головчатой, трапециальной, гороховидной, сезамовидных костях. Впервые предоставляется полный материал для изучения стопы эласмотерия.

Третий палец кисти и стопы эласмотерия наиболее развит, имеет длинные и мощные трети метакарпальные и метатарсальные кости, хорошо развитое копыто. Боковые пальцы развиты слабее и сдвинуты относительно среднего назад. Основная тяжесть в момент опоры ложится на центральный луч автоподия. Об этом можно судить по расширению фаланг среднего пальца и уплощению их суставных поверхностей, а также по прочности связей костей запястья и заплюсны в центральном отделе. Очевидно, конечности эласмотерия несут тенденцию к редукции боковых пальцев и выработке приспособления в направлении однопалости, что характерно для животных, передвигающихся по твердым субстратам (рис. 14 и 15).

На передвижение эласмотерия по сухим и твердым грунтам указывает положение и степень уплощения передних стенок и суставных поверхностей костей запястья и заплюсны. Кости названных отделов кисти и стопы имеют ассериальное расположение, что предотвращает боковое раздвижение костей в момент опоры. Этому препятствует и устройство дистальных суставных поверхностей костей предплечья и голени. Судя по расположению, форме и рельефу суставных фасеток, наибольшую амплитуду сгибательно-разгибательные движения имели место в момент переноса конечностей. В момент же опоры и максимального разгибания дистальные отделы образовывали тугой замок.

Для выяснения ландшафтной привязанности эласмотерия было произведено сравнение устройства дистальных отделов его конечностей с таковыми у ныне живущих носорогов черного и белого. Оно показало, что эласмотерий по взаиморасположению костей запястья и заплюсны ближе стоит к белому носорогу. Не противоречат этому и угловые показатели черепов. Это дает основание сделать вывод, что эласмотерий был обитателем ландшафта, близкого по характеристикам к саваннам, но еще более остеопенического.

Интересным представляется анализ соотношения длины сегментов конечностей эласмотерия и других носорогов (см. 3-ю стр. обложки). Оказалось, что этот зверь имел самые длинные и стройные конечности среди ископаемых и recentных носорогов. Это дает основание предположить, что он был хорошим бегуном, и бегал он быстрее и легче своих сородичей. А скоростное передвижение требует больших затрат кислорода, что влечет за собой увеличение носовой полости у животных. Судя по большой глубине носовой вырезки, задний край которой располагается на уровне заднего края альвеолы M^1 , у эласмотерия носовая полость была развита хорошо. Кроме того, глубина носовой вырезки интерпретируется как экологический показатель. Среди копытных животных обладатели глубокой вырезки, как правило, являются обитателями открытых ландшафтов, где можно беспрепятственно быстро передвигаться. Локомоторные способности животных определяются совокупностью признаков строения конечностей, позвоночника и отчасти черепа.

Для определения способа и формы бега эласмотерия применена методика, разработанная П. П. Гамбаряном (1972). Эласмотерию был присущ дилокомоторный дозростабильный способ бега, когда животное добивается ускорения тела толчком о землю и передних и задних ног, причем спина на всем протяжении цикла движения остается жесткой.

Сила толчка передних ног частично достигалась за счет работы кистей эласмотерия по принципу заведенной спирали: в статичном состоянии кисть слегка развернута наружу (супинация), при движении в фазе подготовки толчка происходит поворот ее вовнутрь (пронация), конечность как бы ввинчивается в субстрат и, испытывая его противодействие, согласно третьему закону динамики, обеспечивает мощь толчка.

Задние конечности, судя по величине углов, под которыми сочленяются их сегменты, действовали как сжатые пружины, обладающие запасом потенциальной энергии, которая в момент толчка преобразуется в кинетическую. В процессе бега более значительную роль в ускорении тела играют задние конечности.

Учитывая габариты и колоссальный вес эласмотерия, можно предположить, что ему несмотря на длинные конечности, свойственна была полуутяжелая форма бега.

Синхронно с выработкой специфического способа передвижения этот носорог приобрел черты строения позвоночника, постоянно обеспечивающие жесткость спины.

Прежде всего в скелете обращает на себя внимание высокая холка в области первых грудных позвонков. В. Я. Бровар (1935, 1940) рассматривает холку как особый орган жесткости позвоночника, работающий против его деформации посредством взаимодействия остистых отростков и связочного аппарата. При идеальной холке (термин В. Я. Бровара) остистые отростки, образующие ее, должны быть по возможности длиннее, чтобы обеспечить экономичность работы всего аппарата жесткости. При раскопках скелета эласмотерия в г. Зеленокумске произошел замер названных отростков, наибольшая длина их составила 51-53

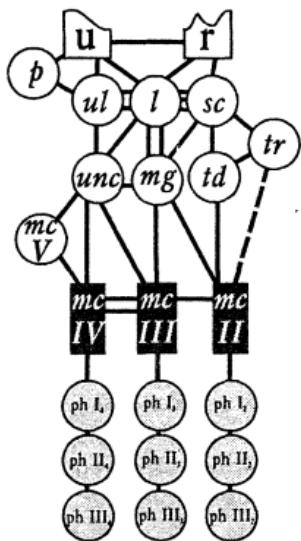


Рис. 14. Кисть эласмотерия и схема ее строения

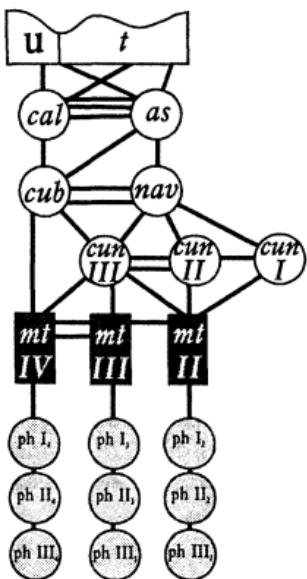


Рис. 15. Стопа эласмотерия и схема ее строения

см. Шероховатость и грибообразное расширение их верхушек спереди назад указывают на значительное развитие надостистой связки, а глубокая выйная впадина на затылочной кости черепа говорит о наличии сильной парной выйной связки, которая по существу является антагонистом надостистой связки.

Столь сильный аппарат жесткости грудного отдела позвоночного столба выработался у эласмотерия для противодействия сгибанию (флексии) позвоночника в результате воздействия на него реактивной силы передних конечностей в процессе движения. Развитию холки способствовало также наличие тяжелой головы и выполнение зверем трудоемкой работы по добыче корма из-под земли.

Совершенно фантастическое развитие крыльев атланта и его шероховатостей, могучие, отклоненные назад затылочные гребни черепа предполагают наличие мощной шейной мускулатуры, выполняющей изгибающее действие. Поэтому в шейном отделе позвоночника жесткость обеспечивается сильным развитием парных суставных и поперечных отростков с их связочным аппаратом. Экстензивным тормозом, помимо отростков позвонков, очевидно, выступают и затылочные гребни черепа.

Арочная конструкция грудного и поясничного отделов позвоночника обусловлена особым строением тел позвонков. Они отличаются сильно выпуклой головкой впереди и столь же глубокой ямкой сзади. Тело имеет скос спереди назад, в результате чего суставные поверхности оказываются на разновысоких уровнях и при сочленении тел позвонков обеспечивают форму широкой пологой арки. Вместе со связочным аппаратом она имеет жесткую конструкцию, противостоящую разгибающему (экстензии) действию позвоночника. Об объеме грудной и брюшной полостей мы можем судить по остаткам грудной клетки эласмотерия, полученным в результате раскопок в ст. Гаевской: по форме она была бочко-видной, а по размерам — внушительной, что характерно для крупных травоядных животных.

Наконец обратимся к тафономическим данным. Оба скелета, обнаруженные на Ставрополье, залегали *in situ* в палево-желтых суглинках. А как известно, палевый цвет пород является экологическим показателем формирования осадконакопления в условиях засушливых степей (Косминский, 1970; Минина, 1973; Несмиянов, 1965, 1973). Отложения, вмещающие скелет эласмотерия в ст. Гаевской, представлены не только палево-желтыми суглинками, но и серыми песчанистыми глинами с пятнами ожелезнения. Положение скелета в этих породах было необычным: животное как бы стояло на ногах, кости которых были в анатомическом порядке. При этом туловище находилось в наклонном состоянии, голова располагалась ниже таза. Задние конечности были согнуты, передние выдвинуты вперед, дистальные концы пальцев раздвинуты в стороны. Создается впечатление, что эласмотерий, упираясь, соскальзывал по склону. Вероятно, подобная ситуация могла возникнуть, когда животное оказалось у водоема и неосторожно ступило на подмытый водой берег, который не выдержал тяжести массивного тела зверя и неожиданно обрушился. Погре-

бение завершили песчано-глинистые отложения дна, из объятий которых эласмотерий уже не смог вырваться.

Особенности захоронения гаевского скелета наводят на размышления о том, что, по всей вероятности, эласмотерию, как и современным носорогам, в составе остеиненного ландшафта необходимы были водоемы, где он мог после утомительных скитаний в поисках пищи не только утолить жажду, но и принять водные и грязевые процедуры. Так тафономические данные дополняют рассуждения об условиях существования и образе жизни эласмотериев, построенные на функциональном и экологическом анализе особенностей их черепа, конечностей и позвоночника. Найдки остатков этого удивительного носорога в составе того или иного фаунистического комплекса могут служить своеобразным индикатором палеогеографической обстановки.

Глава IV. К ИСТОРИИ РОДА *ELASMOTHERIUM*

Изучение остеологического материала, накопленного в различных научных учреждениях России, Украины и Казахстана, а также анализ литературных данных позволяет автору изложить свою концепцию истории развития рода *Elasmotherium* и путях эволюции его представителей.

В раннем эоцене уже выделяются основные ветви непарнopalых, объединенных по типу строения зубов в две группы: *Hypertragpha* и *Ceratotragpha*. Во второй группе обособляется ветвь носорогообразных *Rhinocerotoidea*, образующая несколько разветвлений, из которых настоящие носороги *Rhinocerotidae* прошли самый сложный и длительный путь развития.

Среди многочисленных ископаемых форм риноцеротид особую ветвь представляют эласмотерины, характеризующиеся спецификой строения скелета и своеобразием адаптаций.

Согласно систематике, принятой в СССР, подсемейство *Elasmotheriinae* включает следующие роды: *Hispanotherium*, *Sinotherium*, *Elasmotherium* и предположительно *Gobitherium* (Беляева, 1962).

Происхождение и древнейшая история этой группы животных, очевидно, связаны с территорией Азии, поскольку наиболее древние представители подсемейства известны из раннего миоцена Китая. Однако вопрос о центре развития и путях расселения этой группы непарнopalых пока окончательно не решен, что находится в прямой зависимости от редкости находок эласмотериин.

Первая попытка установления филогенетических связей эласмотериин была предпринята Ф. Ф. Брандтом (Brandt, 1878), который соединил их с шерстистым носорогом. Свое заключение исследователь базирует на сходстве в редукции верхних и нижних резцов, одинаковой укороченности металофида нижних зубов и одинаковой форме нижней челюсти. Но на этом сходство и ограничивается. Дальнейшее изучение показало, что геологическая и географическая разобщенность этих двух форм

не позволяют проследить их родственные связи.

В. О. Ковалевский (1960) развитие новой формы носорогообразных относит к позднему миоцену и выводит ее от ацеротериев. Г. Ф. Осборн (Osborn, 1899), сравнив черепа и зубы ацеротерия и эласмотерия, также указывает на родство этих форм. А. А. Борисяк (1914), исследовав серийный материал по эласмотерию с Таманского полуострова и установив общность моделировки протокона у названных носорогов, поддерживает взгляд Осбрана. Изучив кисть эласмотерия и сравнив ее строение с ацеротерием, В. С. Слодкевич (1930) предполагает, что предок эласмотериин был более древним представителем ацеротериин, который должен иметь конечность, схожую с *Acerotherium tetradactylum*. Ветвь эласмотериин, по его мнению, отделилась от общего ствола не ранее нижнего миоцена.

Отрицая родство с ацеротериями, Т. Рингстрём (Ringström, 1924) намечает другой путь становления эласмотериин. Он считает, что развитие животных этого типа происходило от индифферентной формы носорога предположительно уже в период эоцена. Учитывая высокую степень специализации эласмотериин, с этой точкой зрения следует согласиться. На мой взгляд, принимая во внимание особенности строения черепа эласмотериин и ацеротериев, общность моделировки протокона, а также тенденцию формирования конечностей и географическое распространение, названные носороги, вероятно, имели один предковый корень, но унаследовав от него ряд родственных признаков, представляют собой независимые ветви эволюции риноцеротид. Однако недостаток палеонтологического материала не позволяет на данном этапе даже гипотетически назвать предковую форму эласмотериевой линии.

Что касается рода *Elasmotherium*, то его представители как вполне сложившаяся группа непарнopalых появляются в позднем плиоцене. Согласно существующим ныне взглядам, род ведет свое начало от синотериев позднего миоцена. Наиболее вероятным непосредственным предком эласмотериев, на мой взгляд, является *Parelasmoterium schansiense* Kilgus из раннего плиоцена Китая, которого Рингстрём (1924) и Симпсон (Simpson, 1945) включают в объем рода *Sinotherium*. С эласмотериями его сближает специализация, строение зубов и пропорции астрагала.

Считаю необходимым обратить внимание на конвергентное развитие признаков в разных подотрядах непарнopalых: у *Hippotomorpha* — эквиды, у *Ceratomorpha* — эласмотериины. Вероятно, поэтому исследователи прошлого века, пытаясь определить систематическое положение эласмотериев, ставили этих животных в непосредственном соседстве с лошадьми.

Как известно, эволюция лошадей шла в направлении приспособления к быстрому бегу в открытых пространствах и питанию жесткой растительной пищей. Тенденция к монодактилизации прослеживается уже в палеогене, а в позднем плиоцене конечности лошади делаются постоянно однопальмы. Зубы предков лошадей в среднем эоцене становятся лофодонтными: верхние имеют наружный гребень — эктолоф и два по-

перечных —proto- и металоф; нижние строятся из двух слобосоединенных простых полулуний. В последующее время идет дальнейшее усложнение строения зубов лошадей.

По-видимому, и предки эласмотериин уже в эоцене начинают развиваться в сторону выработки монодактилизации. Зубы их также приобретают лофодонтность и в дальнейшем совершенствуются по линии усиления гипсодонтии, что получает наибольшее выражение у представителей рода *Elasmotherium*. Эволюция эласмотериев, как и лошадей, шла по пути приспособления к питанию жесткими растительными кормами и усовершенствования локомоции применительно к твердым засушильным грунтам. Переход к питанию жесткой растительной пищей выразился в исчезновении резцов и клыков, редукции количества премоляров, увеличении гипсодонтности и приспособлении к постоянному росту зубов с одновременным усложнением складчатости эмали и изменением общей формы коренных зубов. Усовершенствование локомоции проявилось в удлинении средних метаподиев и общем удлинении конечностей в основном за счет автоподиев, в редукции боковых пальцев, в отрыве первой и второй фаланг от субстрата, образовании тугого замка в момент опоры в суставах кисти и стопы (Швырева, 1984).

Возникнув в позднем плиоцене на территории Восточной Азии, эласмотерии расселились затем вслед за распространением аридных пространств на запад, заняв территорию Средней Азии и юг Восточной Европы. Продвижение этих животных в Западную Европу было приостановлено, очевидно, влажностью климата и залесенностью тех мест.

При сопоставлении остеологических и стратиграфических данных в процессе эволюции эласмотериев отчетливо прослеживаются четыре рубежа их видаобразования. Первый из них относится к позднему акчагылу. Эласмотерии этого времени характеризуются относительной массивностью, имеют низкий астрагал с узким блоком и широким дистальным отделом, массивные метаподии и зубы с грубой эмалью. К сожалению, находки эласмотериев этого типа малочисленны, что не позволяет отнести их к какому-либо определенному виду. На Ставрополье *Elasmotherium* sp. встречен в песчаном карьере «Зубов сад» с. Саблинского и представлен метакарпальными костями.

Второй рубеж видаобразования приурочен к началу ашшерона. Характеризует его *Elasmotherium reii* Chow. Эласмотерий этого эволюционного уровня имеет зубы, обладающие ранним замыканием корней, длительным существованием незамкнутой задней долинки, наличием воротничка на задней стенке зуба, сильной оттянутостью назад попере-чных лофов, четкой дифференциацией коронки и корней.

Третий рубеж определяется среднеашшеронским временем, когда появляется *Elasmotherium caucasicum* Boris. Для зубной системы этого эласмотерия типично наличие трех верхних и нижних предкоренных зубов. По сравнению с более древними формами, зубы *E. caucasicum* теряют воротничок, имеют более выраженную призмовидную форму, позднее замыкание корней и задней долинки, беспорядочное нарастание

и большую извитость эмали. Судя по размерам зубов и астрагалов, от своих предков кавказский эласмотерий унаследовал крупные размеры.

Следующий рубеж видообразования прослеживается на границе апшерона и баку, когда получают распространение эласмотерии, сохраняющие, судя по находке скелета в ст. Гаевской Ставропольского края, крупные размеры, но по организации зубной системы перешагнувшие на следующий эволюционный уровень. Этот эласмотерий обнаруживает сокращение зубной формулы за счет уменьшения количества предкоренных зубов. Его заднекоренные зубы, несмотря на достаточную стертость, имеют открытые корни, утонченную эмаль с сильной складчатостью как на верхних, так и на нижних зубах. Характерно для данного вида раннее закрытие и исчезновение задней долинки. Все зубы имеют форму слегка изогнутой призмы. Носителем перечисленных признаков становится *E. sibiricum* Fisch. В бакинское время наблюдается некоторое затухание эласмотериевой ветви, что большинство исследователей связывает с изменением природных условий в сторону увлажнения климата.

В среднем плейстоцене, в период лихвинского межледникова сибирский эласмотерий вновь становится многочисленным, но он характеризуется теперь более мелкими размерами и еще большей глубиной и хаотичностью складок эмали зубов, особенно нижних. Об этом свидетельствуют находки *E. sibiricum* в районе г. Райгород в Поволжье, на Большом Карамане и в районе г. Зеленокумска Ставропольского края. Возможно, со временем более мелкие представители плейстоценовых эласмотериев будут выделены в самостоятельный подвид. Беспорядочное нарастание эмали на зубах этих носорогов, по мнению Рингстрёма (Ringström, 1924), свидетельствует о деградации вида. Поэтому в хазарское время развитие эласмотериевой ветви окончательно угасает. Достигнув значительной степени специализации, в период развития рисского оледенения эта группа животных, не оставив потомков, заканчивает свое существование.

В тесной связи с историей развития эласмотериев необходимо рассматривать динамику ареала этих животных.

Вопросами ареала эласмотериев занимались многие исследователи. Первую попытку очертить территорию, занятую ими, предпринял Ф. Ф. Брандт, (1878). Согласно его представлениям, этот носорог был распространен в Южной Сибири, в районе Среднего и Нижнего Поволжья, в Северном Прикаспии, в землях донского казачества, на Украине, в Венгрии, на Рейне и вплоть до острова Сицилия.

В связи с изучением так называемой волжской фауны неоднократно к вопросу распространения эласмотериев возвращалась В. И. Громова (1932). Широтные границы их ареала она определяет между 38° и 58° северной широты и предсказывает возможность находок этого животного и в Китае, что и было сделано в 1958 году (Chow Minchen, 1958).

В последующие годы карты ареала эласмотериев создают В. А. Теряев (1948), И. Г. Пидопличко (1951), коллектив авторов в составе К. К. Флерова, Б. А. Трофимова, Н. М. Яновской (1955), Л. И. Алексеева (1977),

доктор Кальке из ГДР (1979), Б. С. Кожамкулова (1981).

В настоящее время известно более 130 местонахождений эласмотериев, которые распространены в пространстве очень неравномерно (см. рис. 16). Анализ стратиграфического распределения основных местонахождений эласмотериев дает возможность судить о динамике их ареала во времени.

Возникнув на территории Восточной Азии, эласмотерии в начале своего существования быстро расселяются на запад и, принимая во внимание особенности строения скелета, становятся типичными обитателями засушливых ландшафтов. Влажность климата и леса, очевидно, стали преградой для продвижения эласмотериев в Западную Европу. И поскольку до сих пор нет подтверждения достоверности находок этих животных в Италии, в Венгрии и на Рейне, по всей видимости, ареал рода *Elasmotherium* следует ограничить с запада пределами Молдавии.

В черте ареала рода *Elasmotherium* в конце плиоцена выделяется территория, занятая *Elasmotherium* sp. Ареал этой древней формы эласмотериев охватывает юг Молдавии, Украины и Северного Кавказа.

В раннеапшеронское время широкое распространение от Китая до юга Украины получает *Elasmotherium reii*. Однако следует обратить внимание на разорванность ареала этого вида. Географическим центром его развития в западной части является Северное Причерноморье и Северный Кавказ. На территории Ставрополья эласмотерий Пея известен из станиц Расшеватской, Кармалиновской и г. Новоалександровска. Эти местонахождения хорошо охарактеризованы фаунистически. О сопутствующей фауне в восточном участке ареала на территории Китая ничего не известно.

В среднеапшеронское время идет смещение ареала рода *Elasmotherium* к востоку. Его представители исчезают с юга Молдавии и заднепровского юга Украины. На побережье Азовского моря, на юге предднепровской Украины и на Таманском полуострове появляется *Elasmotherium caucasicum*. Географическим центром его развития можно считать западную часть Северного Кавказа и частично Приазовье.

Общий облик сопутствующей кавказскому эласмотерию фауны (лошадь сходная с зюссенборнской, таманский зубр и зубр Шотензака, куяльникский паракамелюс) позволяют допустить господство на этой территории открытых ландшафтов. Однако необходимо отметить экологическую неоднородность таманской фауны. Так обилие оленей, присутствие кабанов, лосей, лесной антилопы рода *Tragoceros*, появление слепышей, угнетение полевок группы *Mymomys*, появление корнезубых полевок рода *Clethrionomys* свидетельствует о значительной залесенности Таманского полуострова. Усиление залесенности районов Северного Приазовья и Северного Кавказа, по мнению Л. И. Алексеевой (1977), можно связывать с общим понижением температур и повышением влажности климата этих мест.

Наступление лесов в раннем плейстоцене способствовало дальнейшему вытеснению эласмотериев на восток, где аридизация среды была

выражена больше, чем на западе. Для этого времени характерен уже *Elasmotherium sibiricum*. Географическим центром его распространения на данном этапе надо считать Южный Урал, Центральный Казахстан, где он становится типичнейшим представителем тираспольской фауны.

В начале среднего плейстоцена границы ареала сибирского эласмотерия смещаются несколько к западу, и ареал его достигает максимума: с востока на запад область распространения обозначается от Прииртышья до Северного Кавказа и с юга на север — от южных районов Средней Азии до верховьев р. Камы. Одновременно географический центр этого вида перемещается в Поволжье.

Во второй половине среднего плейстоцена начинается постепенное вымирание эласмотериев на всей территории ареала.

Почему же вымерли эласмотерии? Может быть они погибли под влиянием надвигавшегося рисского оледенения, или их вытеснили сильные хищники, а может быть в их исчезновении с лица земли повинен человек?

Большинство исследователей (Габуния, 1969; Алексеева, 1977 и др.) связывают вымирание эласмотериев с наступлением суровых условий ледникового периода. Не умаляя роли физико-географического фактора как фона, на котором идет развитие организмов и строятся взаимоотношения конкурирующих групп, необходимо учитывать, что абиотические изменения среды приводили к вымиранию тех или иных видов только на ограниченной территории их ареалов. Самое великое в истории Земли оледенение случилось не вдруг, а развивалось постепенно. Под влиянием этого фактора ареал эласмотериев мог сжаться, мог сдвинуться в более южные или восточные районы и тем самым обеспечить выживаемость этих носорогов. Однако этого не произошло. Тогда как же могло отразиться наступление ледников на эласмотериях? Как установил Ч. Дарвин, изменение среды в сторону ухудшения климата (похолодание, повышение влажности) может вызвать не только уменьшение плодовитости, но и бесплодие животных. Таким образом, наступление ледников могло быть вероятной предпосылкой нарушения воспроизводства эласмотериев в связи с ухудшением климатических условий. К тому же репродуктивность этих животных, как и современных носорогов и других крупных млекопитающих, очевидно, вообще была низкой. Этот тезис подкрепляется тем, что до сих пор детеныши эласмотериев в раскопках не встречены. Слабая плодовитость, помимо опасности редкости, несет еще и угрозу ограничения изменчивости в популяции, что также отрицательно сказывается на выживаемости вида.

Что же касается воздействия на эласмотериев со стороны хищников, то, по всей видимости, они, как и современные носороги, имея толстую кожу и внушительные размеры, были трудноуязвимы для хищников. Хотя, по мнению В. И. Громовой (1932) и Н. К. Верещагина (1971), вероятным врагом их была крупная ископаемая кошка, размером со льва, ареал которой совпадает с ареалом эласмотерия.

Некоторое время существовало предположение, что в экстермина-

ции эласмотериев известную роль сыграл раннепалеолитический человек. Догадка эта строилась на находках изображений носорогов в настенной росписи первобытных людей. Полагаю, что самым существенным доказательством, отвергающим роковую роль людей в судьбе эласмотериев, является отсутствие остатков этих животных в кухонных отбросах первобытного человека.

Очевидно, причины элиминации эласмотериев значительно сложнее, и искать их необходимо в противоречиях внутри биоса. В первую очередь надо рассмотреть место этих зверей в биоценозе и обратить внимание на их взаимоотношения с конкурентами в историческом развитии.

На первых этапах своей истории эласмотерии развиваются очень бурно и рано приобретают трехпалость, копытохождение, ассериальное строение мезоподиев, высокогипсодонтные зубы. В это время они обладают значительным превосходством над своими соперниками. Но чтобы выжить, эласмотериям недостаточно было только появиться. Эта группа должна была получить широкое географическое распространение и испытать некоторую адаптивную радиацию. Однако эласмотерии, заняв свою экологическую нишу, развиваются в направлении жесткой специализации для жизни в степных и полупустынных стациях. А степнобионтность, по К. К. Флерову (1970), вызывает сравнительную узость ареала. Область распространения эласмотериев, охватывающая южную часть Восточной Европы, Северный Кавказ, Поволжье, Казахстан, Среднюю Азию и частично Китай, действительно не отличалась широтой. Узость ареала чревата ограничением рамок изменчивости, следствием чего является замедление темпов эволюции и видеообразования, что в конечном счете обрекает группу на вымирание.

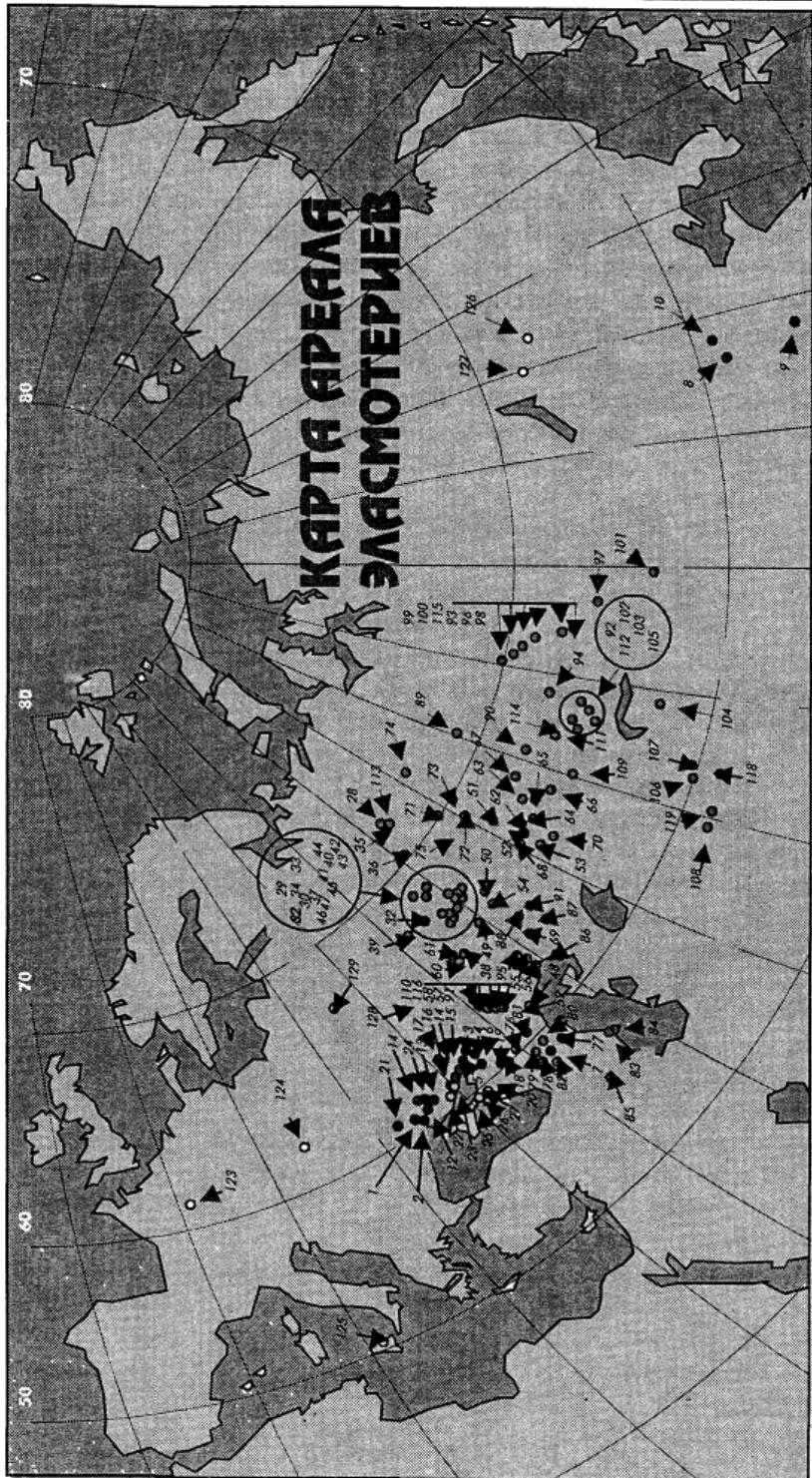
Будучи высокоспециализированными, эласмотерии вначале не испытывают какого-либо существенного давления. Но с распространением лошадей, антилоп и других парнопалых, достигших эврибионтности, совершенства морфологических структур конечностей и аппарата питания, биотическая обстановка все более обостряется. Чтобы выжить в условиях острой конкурентной борьбы и получить право на дальнейшее развитие в лице потомков, любой организм как единое целое должен гармонично развиваться. Прежде всего это касается медленного, равномерного и экономичного изменения мозга, конечностей и зубов применительно к изменяющимся условиям среды (Павлова, 1924). Эласмотерия к таким гармонически развивающимся животным отнести нельзя. Зубная система этих носорогов имеет самую совершенную в истории животного мира гипсодонтию. Конечности же проявляют, по терминологии В. О. Ковалевского, неадаптивную редукцию: уже в плиоцене они приобретают трехпалость, но сохраняют свойственное архаичным носорогообразным соотношение метаподиев с предплюсной и запястьем.

Задняя конечность удерживает трехрядное расположение костей предплюсны. При этом все три клиновидные кости остаются свободными. Кисть в проксимальном и дистальном рядах запястья имеет количество

<i>ELASMOTHERIUM SP.</i>		15 г Мариуполь [бывш г Жданов]	<i>ELASMOTHERIUM SIBRICUM</i>		47 р Сухой Иргиз [дер Ивонтеевка]
1	Фарланданы, Малдavia	16 г Геничевск	28 с Мысы на Каме	48 дельта р Волга	
2	Новые Танаторы, Молдavia	17 г Токмак	29 коса Тунгуз [Ульяновская обл.]	49 г Новоузенск	
3	Ливенцовка	18 г Навоалександровск,	30 а-в Харовеский [р-н г Хвалынска]	50 г Бузулук	
4	Хатры	Ставропольский край	31 с Никольское	51 р Наказ [дер Тляунбетово]	
5	Мокрый Чалтырь	19 ст Расшеватская, Ставропольский край	32 г Сердоба	52 г Оренбург	
6	Саморское	20 р Псекупс [два местонахождения]	33 с Хрящевка	53 южнее г Оренбурга 85 км	
7	Саблинское	21 с Далинское	34 с Алексашкино	54 г Урольск	
<i>ELASMOTHERIUM PEII</i>		<i>ELASMOTHERIUM CAUCASICUM</i>		55 г Гурьев	
8	Север провинции Шанси, Китай	22 г Приморск [бывш Ногайск]	35 с Мансурово на р. Каме	56 устье р Урал	
9	деревня Пингло, Китай	23 г Осиленка	36 г Чистополь	57 Черный Яр	
10	Никонаван, Китай	24 Крыжанавка	37 дер Граф и дер Караман	58 Каменный Яр	
11	Куяльник, г Одесса	25 Фонталовская	38 г Энгельс	59 Икряное, Моячное, Сергиевка на Волге	
12	Жевахова гора, г Одесса	26 Сенная [Цимбал]	39 г Пенза	60 г Саратов	
13	г Nikolaев, урачище Луговая балка	27 Ахтанизовская	40 Быков Дол [с Константиновка]	61 Балка Вильная [Саратовская обл.]	
14	г Бердянск		41 р Кармеллик [6 местонахождений]	62 с Александровка [Оренбургская обл.]	
			42 р Каролык [дер Морша]	63 р Сокмаро [ниже дер Причищенки]	
			43 р Сестра [4 местонахождения]	64 р Чебенеки [правый приток р Сакмры]	
			44 р Чагра [дер Хворастянка]	65 р Худолаз [2 местонахождения]	
			45 р Тростянка [дер Иванавка]		
			46 р Большой Иргиз [3 местонахождения]		
66	пос Буруктал	84 окрестности г Баку	102 р Каргала, западнее пос Октябрьский	117 полуостров Челекен	
67	пос Балканы	85 г Лениннакан	в 25 км к северу от Карсакля	118 г Худжанд [бывш Ленинабад]	
68	ст. Кардашловская	86 берег Каспийского моря, близ г Сурикова	104 г Новоилийск	119 терраса р Боз-Су в отрогах Гиссарского хребта	
69	Куяльник [бывш Карагандинской вол.]	87 ст Эмба	105 р Батпак, с Пианерское	120 г Никополь	
70	левый берег р Урал	88 г Актюбинск	106 окрестности г Ташкента	121 г Кокчетов	
71	к северу от устья рек Зенгейка и	89 с Нованикайское	на северо-восток от Ташкенто	122 Валовая балка	
	Кызыл-Чилик	90 Баканский совхоз [Кустанайская обл.]	108 Шахрисабз	123 р Рейн	
72	Чики-Аначево [Башкирия]	91 Сегизай [Актюбинская обл.]	109 160 км к северу от г Тургая	124 Венгрия	
73	ст. Дема [Башкирия]	92 г Целиноград	110 г Красноармейск [бывш с. Лучка близ Сарепты]	125 о Сицилия [близ Палермо]	
74	г Ирбит	93 г Павлодар	111 р Соликамск, к северо-востоку от с Привольного Арыкбальского р-на	126 г Чита	
75	р Ик, дер Мулино	94 Кенес [Целиноградская обл.]	Кокчетавской области	127 Шергольджин [Забайкалье]	
76	ст Гаевская	95 к севера-западу от оз Индер	112 Кургальджино [Целиноградская обл.]	128 Харьковская обл	
77	г Зеленокумск	96 с Лебяжье	113 музей Перми	129 Волынская обл	
78	с Северное	97 г Семипалатинск	114 Кашкарбай, в 30 км южнее г Кокчетава		
79	с Высацкое	98 с Подлуск	115 с Моисеевка Павлодарской обл		
80	с Рагули	99 с Красногвардия	116 Райгород на р Волга		
81	р Маныч, р-н с Дивное	100 с Черногирка			
82	аул Канглы	101 рудник Парыгина			

Рис. 18. Карта ареала эласмотериев

КАРТА АРЕАЛА ВЛАСМОТЕРИЕВ



костей, характерное предковой группе. При этом крючковидная кость отличается массивностью и несет огромную фасетку для пятой метакарпальной кости, которая представляет собой маленькуюrudиментарную кость без фасеток для фаланг. С внутренней стороны запястья имеется маленькая трапециальная кость, которая только в момент наибольшегоентрального сгибания в фазе переноса конечности приобретает временное сочленение со второй метакарпальной костью. В фазе опоры на крючковидную и трапециальную кости распределяется какая-то часть тяжести тела, которая не в полной мере передается на пальцы. В момент толчка реактивная сила удара передается преимущественно на центральное звено запястья. В результате неравномерного распределения давления как сверху, так и снизу создается некоторая механическая неустойчивость конечности. В результате движение животного замедляется. А это имеет огромное значение в конкурентной борьбе за новые места обитания, за новые пастбища, при избегании встреч с врагами, если таковые имелись.

Изучая мозг копытных, Дешазо (Dechaseaux, 1958) обратил внимание, что центральная нервная система эласмотериев, по сравнению с другими носорогами, оставалась на низком уровне развития: их головной мозг имеет объем, непропорционально малый для такого крупного животного (на это обстоятельство указывал в свое время еще А. Ф. Брандт), полушария переднего мозга небольшие, мозжечок развит слабо, но обонятельные доли очень крупные. Иными словами, эласмотерии демонстрируют пример нарушения корреляции организма: развитие нервной системы остается несовершенным, конечности частично приобретают прогрессивные черты строения, но имеют инадаптивную редукцию структур, зубная же система проявляет уже самую высокую в истории животного мира специализацию. Однако, как отмечает Л. К. Габуния (1969), высокогипсодонтные коренные зубы в условиях острой конкурентной борьбы за новые жизненные пространства и пастбища уже не могли спасти этих носорогов. Оставаясь в целом низкоорганизованными и тяжеловесными, плейстоценовые эласмотерии не в состоянии были выдержать прессинг своих более гармоничных и легких конкурентов. Они становятся все более редкими, а редкость, как указывал Ч. Дарвин (1939), есть предвестник вымирания.

Утратив жизнестойкость и пластичность, эласмотериевая ветвь не смогла ответить на начавшееся риское похолодание выработкой новых жизнеспособных форм и вымерла, не оставив потомков. Чтобы полнее познать причины элиминации плейстоценовых эласмотерииев, необходимо эту сложную проблему рассматривать не только с точки зрения истории этой группы, а изучив историю развития биоценоза в целом, познав все взаимосвязи в нем, обратив при этом особое внимание на появление новых конкурирующих групп, которые по адаптациям были близки эласмотериям.

Накопление и изучение остатков ископаемых животных антропогена позволило выделить в Восточной Европе и сопредельных территориях ряд фаунистических комплексов, последовательно сменяющих друг друга во времени. Наряду с другими животными для их палеонтологического обоснования большое значение имеют представители рода *Elasmotherium*. Впервые на это обстоятельство указал В. И. Громов (1948). Однако, ввиду малочисленных находок эласмотериев в течение длительного времени происходила недооценка их значения для биостратиграфических построений. Дальнейшее изучение этой группы животных показало, что эволюционные уровни видов эласмотериев, несущих четкие диагностические признаки, могут служить показателем возраста вмещающих их отложений.

Интервал существования рода *Elasmotherium* в Восточной Европе укладывается приблизительно в 2 миллиона лет. В этой части Европы эласмотерии появляются в позднем плиоцене и исчезают в период развития максимального оледенения.

Наиболее ранние представители рода *Elasmotherium* зафиксированы в составе хапровского фаунистического комплекса. Развитие его относится к позднему акчагылу и четко сопоставляется с фаунами среднего виллафранка Западной Европы (Вангенгейм, Зажигин, 1982). Типовыми местонахождениями хапровской фауны являются Хапры и Ливенцовка (Приазовье). В Хапрах наиболее многочисленную группу крупных животных представляют примитивные слоны *Archidiskodon gromovi*, крупные лошади *Equus livenzovensis* и мелкие *E. cf. stenonis*, олени и крупные формы верблюдов. Характерно для этого местонахождения присутствие мистодонта *Anancus aegrenensis*, *Hipparium*, *Homotherium*, а также полное отсутствие *Bovinae* (Громов, 1948). Списки хапровской фауны значительно пополнили исследования Ливенцовского местонахождения, где наряду с вышеперечисленными животными были собраны остатки грызунов, хищных и др. (Байгушева, 1971). На Ставрополье фауна хапровского типа обнаружена в селе Саблинском (Алексеева, 1977; Лебедева, 1978), а в Молдавии у села Новые Танатары (Алексеева, 1977). Все названные местонахождения хапровской фауны содержат остатки эласмотериев. Однако находки этого носорога очень малочисленны и представлены они небольшим количеством зубов и костей конечностей.

Следующий одесский (псекупский)* фаунистический комплекс представляют местонахождения Жеваховой горы, Куюльника, Токмака, Псекупса, Воскресенской, Расшеватской, многократно изучавшиеся и описанные многими исследователями (Sinzov, 1900; Павлова, 1910; Ласка-

*Название комплекса нельзя считать вполне удачным, т. к. часто одесской именуют более древнюю фауну одесских катакомб, что вносит путаницу в датировке. Вероятно, за фауной, занимающей промежуточное положение между хапровской и таманской фаунами, целесообразно закрепить наименование, данное ей по местонахождениям на р. Псекупс В. И. Громовым (1948).

рев, 1911; Хоменко, 1915; Каспиев, 1941; Гапонов, 1957; Пидопличко, 1956; Топачевский, 1957; Яцко, 1959; Шевченко, 1965; Константинова, 1967; Алексеева, 1967, 1977; Свистун, 1973; Швырева, 1976, 1988 и др.). В местонахождениях одесского (псекупского) фаунистического комплекса эласмотерии встречаются в комбинации с южным слоном *Archidiskodon meridionalis*, близким к типичной форме из Верхнего Вальдарно в Италии. По строению зубов — это *Elasmotherium reii*. Стабильность находок *E. reii* вместе с южным слоном типичной формы позволяет отнести этого эласмотерия к числу руководящих форм одесского (псекупского) фаунистического комплекса, интервал развития которого ограничивается ранним ашероном. По всей видимости, этот комплекс является аналогом западноевропейского позднего виллафранка (Вангенгейм, Зажигин, 1982).

Одесский (псекупский) фаунистический комплекс сменяется таманским. Типовыми местонахождениями этой фауны являются Синяя Балка и Цимбал на Таманском полуострове. Характерными формами этого комплекса являются прогрессивная форма южного слона *Archidiskodon meridionalis tamanensis*, *Equus süssenbornensis* и *Elasmotherium caucasicum*, который представляет следующую эволюционную ступень развития эласмотериев. Учитывая фаунистическую характеристику таманского комплекса, данную в литературе, а также протяженность существования *Archidiskodon t.* *tamanensis* и *Elasmotherium caucasicum*, стратиграфические рамки развития таманской фауны должны быть определены второй половиной ашерона. Вероятными аналогами таманского фаунистического комплекса являются фауны эпивиллафранка Западной Европы (Вангенгейм, Зажигин, 1982).

Бакинским слоям, по мнению большинства исследователей, соответствует тираспольский фаунистический комплекс, который охарактеризован присутствием и широким распространением по всей территории Восточной Европы быков *Bison schoetensacki*, слона Вюста *Archidiskodon trogontherii* (=*wüsti*) и лошадей, сходных с мосбахской и зюссенборнской (Павлова, 1925). Характерным членом этого фаунистического комплекса является и эласмотерий. Однако его находки отмечены не на всей территории распространения данной фауны. Они совершенно отсутствуют в местонахождениях юго-западной части ореала этого фаунистического комплекса, в то же время в восточных районах, где, видимо, степень аридизации среды была выше, чем на западе, эласмотерии встречены вместе со слоном Вюста на Южном Урале (Алексеева, 1977) и в Башкирии в районе деревни Мулино (Гарутт и др., 1977). Здесь в местонахождениях ископаемой фауны, одновозрастных типовому (Колкотова Балка), найдены остатки *Elasmotherium sibiricum*. Ко времени существования тираспольского фаунистического комплекса относится находка скелета *Elasmotherium sibiricum* из станицы Гаевской Ставропольского края. Эласмотерии этой фауны имеют крупные размеры.

В миндель-расскую межледниковую эпоху выделяется самостоятельный сингильский фаунистический комплекс, постоянными компонентами

СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ПРОТЯЖЕННОСТЬ РОДА *ELASMOOTHERIUM*

которого являются *Palaeoloxodon antiquus*, *Bison priscus*, *Camelus cf. спо-blochi*, *Cervus ex gr. elaphus*, лошади кабалоидного типа (Алексеева, 1977). В период распространения сингильской фауны *Elasmotherium sibiricum* становится вновь многочисленным, но эласмотерии этого времени отличаются более мелкими размерами и еще большим увеличением складчатости эмали зубов.

В хазарском фаунистическом комплексе эласмотерии уже отсутствуют.

Таким образом, из приведенного обзора стратиграфического распространения рода *Elasmotherium* видно, что эласмотерии стабильно встречаются в фаунистических комплексах плиоцен-плейстоцена, причем в одновозрастных фаунах присутствует всего один из видов эласмотериев. Благодаря этому находки этих носорогов могут оказаться полезными при установлении возраста вмещающих отложений. В связи с этим они играют важную роль при корреляциях в биостратиграфических построениях различных географически удаленных территорий. При этом, как правило, учитывается не только видовая принадлежность эласмотериев, но и вся совокупность групп животных, характеризующих местонахождения ископаемых фаун.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История рода *Elasmotherium* начинается в позднем плиоцене. Возникнув на территории Восточной Азии, эласмотерии вслед за распространением степей продвигались на запад, занимая свободные экологические ниши. Своеобразие строения этих животных свидетельствует, что эволюция этой группы протекала в условиях прогрессирующей аридизации среды, хотя в этом процессе были периоды гумидизации, и тогда эласмотерии вынуждены были отступать снова на восток, ареал их временно сжимался.

При изучении эласмотериев предпочтение отдавалось морфологическому и частично морфометрическому методам, поскольку находки этих носорогов крайне редки и сделать представительные палеонтологические выборки и провести их статистическую обработку не представляется возможным. Малые палеонтологические выборки выявили присущность эласмотериям широкого размаха индивидуальной изменчивости. Диагностика эласмотериев осложняется отсутствием не только представительных серий черепов, но и черепов всех известных на сегодня видов. При диагностике надежнее всего опираться на строение зубов, обращая внимание на комплекс: наличие или отсутствие задней долинки на верхнекоренных зубах, состояние пульпового конца, характер и степень развития складчатости эмали. Для нижних зубов существенна степень развития складчатости, ширина зуба, состояние пульпового конца.

Попредставлениям автора род *Elasmotherium* включает четыре вида: *Elasmotherium* sp., ближе не определенный из-за недостаточности материала, *E. peii* Chow, *E. caucasicum* Boriss., *E. sibiricum* Fisch.

Эволюционные уровни эласмотериев имеют стратиграфическое и палеогеографическое значение и могут быть полезны при удаленных корреляциях.

ЛИТЕРАТУРА:

Алексеева Л. И. О куяльницкой фауне млекопитающих. — В кн.: Стратиграфия неогена Молдавии и юга Украины. Кишинев, изд. «Штиинца», 1969.

Алексеева Л. И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977, с. 3-214.

Бадер О. Н. Каповая пещера. Палеолитическая живопись. М.: Наука, 1965, с. 5-32.

Байгушева В. С. Ископаемая териофауна ливенцовского карьера (Северо-Восточное Приазовье). — В кн.: Материалы по фаунам антропогена СССР. Л.: Наука, 1971, с. 5-29.

Беляева Е. И. Новая находка остатков эласмотерия. — Природа, 1939, № 10, с. 83.

Беляева Е. И. Надсемейство Rhinocerotoidae. Носорогообразные. — В кн.: Основы палеонтологии. Млекопитающие. М.: изд. литературы по геологии и охране недр, 1962, с. 332-334.

Борисяк А. А. О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* nov. sp. — Известия Императорской АН, 1914, VI сер. т. VIII, № 9, с. 555-586.

Брандт А. Эласмотерий (ископаемый носорог). — Нива, 1878, № 23, с. 411-415.

Бровар В. Я. Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных). — Труды Московского зоотехнического ин-та, 1935, вып. 2, с. 42-58.

Бровар В. Я. К анализу соотношений между весом головы и длиной остистых отростков позвонков. — Арх. анат., гистол., эмбриол., 1940, т. 24, вып. 1, с. 54-75.

Бурчак-Абрамович Н. И. Находки эласмотерия на Апшеронском полуострове и Южном Урале. — Изв. АН Азерб. ССР, 1953, 6, с. 75-90.

Вангенгейм Э. А., Зажигин В. С. Обзор фаунистических комплексов и фаун территории СССР. — В кн.: Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982, п/т I, с. 267-279.

Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. — Труды Зоолог. ин-та АН СССР, М.-Л., изд. АН СССР, 1957, т. XXII, с. 9-74.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.-Л., изд. АН СССР, 1959, 704 с.

Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: Мецниереба, 1969, 234 с.

Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Л.: Наука, 1972, 332 с.

Гапонов Е. А. Нова знахідка зубів еласмотерія в долине Куяльницького лиману поблизу м. Одеси. — Праці Одес. держ. ун-ту, 1957, т. 147,

Гаррут В. Е., Шокуров А. П., Яхимович В. П. Новые местонахождения тираспольской фауны на границе Башкирии и Татарии. — В кн.: Итоги биостратиграфических, литологических и физических исследований плиоцена и плейстоцена Волго-Уральской области. Уфа, 1977, с. 91-96.

Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. (Млекопитающие, палеолит). — Труды Ин-та геол. наук АН СССР, 1948, вып. 64, № 17, 521 с.

Громов В. И., Мирчинк Г. Ф. Четвертичный период и его фауна. — В кн.: Животный мир СССР. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1937, т. 1, с. 79-123.

Громова В. И. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих Восточной Европы и Северной Азии. — Труды комиссии по изучению четвертичного периода, 1932, вып. II.

Громова В. И. Гигантские носороги. — Труды Палеонтологического ин-та АН СССР, 1959, т. LXXI, 164 с.

Громова В. И. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М.: Наука, 1965, с. 57-59.

Губкин И. М. О возрасте слоев с *Elasmotherium*. — Изв. Императорской АН, 1914, VI сер., т. VIII, № 9, с. 587-590.

Дампель Н. Х. Новые находки эласмотерия. — Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода, 1939, № 5, с. 11-20.

Дуброво И. А. Новые данные о позднекайнозойских млекопитающих Таджикистана. — Палеонтологический журнал, 1963, № 2, с. 155.

Каспиев Б. Ф. Древние реки западного склона Ставропольской возвышенности. — Труды Ворошиловского гос. пед. ин-та, 1941, т. III, вып. 2, с. 95-110.

Клер О. М. Шейный позвонок эласмотерия из р. Тобол. — Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. общ., 1956, т. 15, с. 328-333.

Кожамкулова Б. С. Относительно особенностей седьмого шейного позвонка *Elasmotherium sibiricum* Fisch. — Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1964, т. III, с. 53-57.

Кожамкулова Б. С. Антропогеновая ископаемая териофауна Казахстана. Алма-Ата: изд. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 1969, 149 с.

Косминский В. Климаты Центрального Казахстана и Средней Азии в палеогене и неогене. — Автореферат канд. диссертации, 1970, с. 1-19.

Ласкарев В. Д. Заметка о новых местонахождениях ископаемых млекопитающих в третичных отложениях южной России. — Записки Новоросс. общ. естествоисп., 1911, т. 38, с. 21.

Лебедева Н. А. Корреляция антропогеновых толщ Понто-Каспия. М.: Наука, 1978, 136 с.

Минина Е. А. Кулябский комплекс Таджикской депрессии. — В кн.: Хронология плейстоцена и климатическая стратиграфия. Л.: Изд. Географич. общ., 1973, с. 229-232.

Несмиянов С. А. О методах стратиграфии континентальных моласс. — В кн.: Жизнь земли. М.: изд. МГУ, 1965, № 3, с. 157-166.

Павлова М. В. Найдены *Elasmotherium sibiricum* в ставропольской губернии и других местонахождениях. — Записки геол. отд. общ. любителей естествозн., атропол., этнографии, 1916, т. 5, с. 68-80.

Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.-П., Госиздат, 1924, с. 5-88.

Пидопличко И. Г. Материалы по изучению вымерших фаун УССР. Киев, изд. АН УССР, 1956, т. 2, с. 28-128.

Свистун В. И. Череп эласмотерия кавказского (*Elasmotherium caucasicum* Boriss.) из позднеплиоценовых отложений Запорожской области.

— Вестник зоологии, Киев, 1973, вып. 2, с. 53-60.

Слодкевич В. С. К остеологии передней конечности *Elasmotherium caucasicum* Borissiak. — Труды Геол. ин-та АН СССР, 1930, т. VI, с. 9-29.

Теряев В. А. О строении зубов и синонимика *Elasmotherium* Fisch и *Enigmatherium* M. Pavlov. — Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. геол., 1929, № 3-4, с. 465-496.

Теряев В. А. Был ли *Elasmotherium* трехпалым? — Ежегодн. Всеросс. палеонт. общ. (1928-1929 гг.), 1930, т. VIII, с. 77-82.

Теряев В. А. Геологическое положение горболового носорога (эласмотерия). — Сов. геология, 1948, № 34, с. 81-89.

Топачевский В. А. До вивчення фауни пізньопліоценових та ранньоантропогенових хребетних з давніх алювіальних і відкладів півдня УРСР.

— Труды Ин-ту зооллог. АН УРСР, 1957, т. 14.

Флеров К. К. Единорог — эласмотерий. — Природа, 1953, № 9, с. 110-112.

Флеров К. К. Образ жизни и морфологические адаптации в эволюции копытных. — В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. Л.: Наука, 1970, с. 63-72.

Флеров К. К., Трофимов Б. А., Яновская Н. М. История фауны млекопитающих в четвертичном периоде. М.: изд. МГУ, 1955.

Черский И. Д. Описание коллекции посетретичных млекопитающих животных, собранных Новосибирской экспедицией 1885-1886 г. СПБ.: изд. Импер. АН, 1891, VI, 706 с.

Швырева А. К. О находках эласмотерия на территории Ставропольского края. — Материалы по изуч. Ставроп. края, 1976, вып. 14, с. 20-28.

Швырева А. К. Эласмотерии Ставрополья. — Природа, 1976, № 3, с. 126-127.

Швырева А. К. Палеогеографическое и стратиграфическое значение находок эласмотерия. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 93, с. 21-25.

Швырева А. К. Почему вымерли эласмотерии. — В кн.: Фауна Ставрополья. Ставрополь, изд. СГПИ, 1984, вып. 3, с. 165-170.

Швырева А. К. Стратиграфическое распространение рода *Elasmotherium*. — Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. М.:

Наука, 1984, № 53, с. 118-122.

Швырева А. К. Распределение основных местонахождений эласмотериев в стратиграфической шкале плиоцен-плейстоцена Северного Причерноморья. — В кн.: Корреляция отложений, событий и процессов антропогена. Кишинев, изд. «Штиинца», 1986, с. 270-271.

Швырева А. К. К истории рода *Elasmotherium*. — В кн.: Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий., Ставрополь, изд. СГПИ, 1988, с. 140-146.

Швырева А. К. Об эласмотерии из эоплейстоценовых отложений Северного Кавказа. — Материалы по изучению Ставроп. края, 1988, вып. 15-16, с. 156-167.

Beljaeva E. I. About the hyoideum, sternum and metacarpale V bones of *Elasmotherium sibiricum* Fisher (Rhinocerotidae). — Journal of the Paleontological society of India, 1977, vol. 20, p. 10-15.

Bonoparte Ch. L. J. L. Catalogo metodico dei mammiferi europei. Milan, Giacomo Pirola, 1845, p. 4.

Brandt J. F. Observationes de *Elasmotherii* Reliquis scripsit. — Mémoires de L'Acad, imp. des Sciences, ser. 7, de St.-Petersbourg, 1864, t. 8, № 4.

Brandt J. F. Mittheilungen über die Gattung *Elasmotherium* besonders den Schädelbau derselben. — Mémoires de L'Acad, imp. des Sciences de St.-Petersbourg, ser. 7, 1878, t. 26, 6, 41 s.

Chow Minchen. New elasmotherine Rhinoceroses from Shansi. — Vertebrata palasiatica, 1958, vol. 2, № 2-3, p. 135-142.

Cuvier G. Recherches sur les ossements Fossiles, où l'on ratablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Paris, E. d. Ocagne, 1834, 4 e éd, m III, p. 187.

Deschaseaux C. Encephales de Perissodactyles fossiles. — In: J Piveteau, Traité de Paleontologie, 1958, t. VI (2), p. 491.

Desmarest. Mammologie ou description des Espèces de mammifères, 1820, v. 1, p. 546.

Dollo L. Rhinoceros vivants et fossiles. — Rev. Questions Sci., Brussels, 1885, vol. 17, p. 293-299.

Duerst J. U. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Urban Schwarzenberg, Berlin, Wien, 1926, Abt. 7, 2, c. 125-530.

Duvernoy M. Nouvelles études sur les Rhinoceros fossiles. — Extrait des Archives du Mus. d'hist. nat., Paris, 1855, t. 7, 104 p.

Fischer von Waldheim G. Notice d'un animal fossile de Sibérie. — Programme d'invitation à la séance publique de la Soc. Naturalistes Moscou, 1808, p. 1-28.

Fischer G. Sur l'*Elasmotherium*. — Mem. de la Soc. des Nat. de Moscou, 1809, t. 2, p. 250-260.

Gaudri A. Sur l'*Elasmotherium*. — Comp. Ren. des Séances de l'Ac. des sc. de Paris, 1887, t. VI, 2, p. 845-847.

Gaudri A. et Boule M. L'*Elasmotherium*. — Materiaux pour l'histoire

des temps quaternaires, Paris, 1888, Fasc. III, p. 83.

Guerin C. Les Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminal au Pleistocene superieur en Europe occidentale comparaison avec les especes actuelles. — Documents Lab. Jeol., Lyon, 1980, № 79, fasc. 2-3, p. 423-1185.

Kahlke H. D. Ausgrabungen in aller Welt. Urania-Verlag, Leipzig, Tena, Berlin, 1972, p. 28-34.

Kaup J. Über die Elasmotherium. — Neues Jahrbuch für Miner., Geolog. und Petrefiktenkunde, 1841, p. 117, 453.

Kozamkulova B. S. Elasmotherium sibiricum und sein Verbreitungsgebiet auf dem Territorium der UdSSR. — Quartärpalaontologie, Berlin, 1981, t. 4, p. 25-91.

Kowalewsky W. O. On Elasmotherium. — American Naturalist, 1883, t. XVII.

Matthew W. D. Critical observations on the Phylogeny of the Rhinoceroses. — Univ. Calif. Publ. Bull. of the Department of Geol. Sci., 1931, vol. 20, p. 1-9.

Milne-Edwards H. Observations sur Stereocere de Gall. — Extrait des Annales des sciences naturelles, Zoologie et Paleontologie, 5 serie, 1868, t. X, p. 203-221.

Möller T. Schädel v. Elasmotherium Fisher. — Neues lb., Min. Geol. Pal., Stuttgart, 1880, t. I, p. 273-274.

Osborn H. Frontal horn on Aceratherium incisivum, relation of the type to Elasmotherium. — Repr. from Sci., N. S., 1899, vol. 9, № 214, p. 161-162.

Osborn H. Phylogeny of the Rhinoceroses of Europa. — Bull. Amer. Mus. Nat. Historie, 1900, vol. XIII, p. 229-269.

Radloff W. Proben der Volksliteratur der südsibirischen Tataren. St. Petersburg, 1866, 8 Th., I, p. 73 und p. 267 v. 66.

Ringström T. Nashörnen der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. — Paleontologie Sinica ser. C, Peking, 1924, vol. 1, s. 123-156.

Schaute W. Darstellung eines Elasmotherium in der Felsmalerei von Rouffignac. — Natur und Museum, 1964, Bd. 94, Hf. 9, s. 354-356.

Schlosser M. Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. — Morphologisches Jahrbuch, Leipzig, 1887, Bd. XII, s. 1-136.

Simpson G. G. The principles of classification and a classification of Mammals. — Bull. of the American museum of Natural history, New York, 1945, vol. 85, p. 1-350.

Trautschold H. Notiz über Elasmotherium sibiricum Fisch. — Bull. de la Societe des Naturalistes de Moscou, 1873, t. 47, s. 457-460.

Zeuner F. E. Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern. — Ber. naturf. Ges. Freiburg i Br., 1934, s. 21-80.

Zeuner F. E. Palaeobiology and climate of the Past. London, 1936, p. 199-216.