

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КОНЕЧНОСТЕЙ ТРАГОЦЕРИН ИЗ ГИППАРИОНОВОЙ ФАУНЫ ПАВЛОДАРСКОГО ПРИИРТЫШЬЯ**

**\*А.К. Шарипова, А.К. Аманова, А.Т. Толеужанова**  
НАО «Торайгыров университет», г. Павлодар, Казахстан  
\*scharipova\_5@mail.ru

**Аннотация**

В статье проводится морфофункциональный анализ конечностей трагоцерин из метонахождения «Гусиный перелет». Материал представлен фрагментами большеберцовой кости, таранной и пяточными костями, а также фалангами пальцев различной сохранности. Анализ морфологических особенностей строения костей проведен в сравнении с ранее изученными видами трагоцерин из Севастополя, Тараклии и Новоукраинки.

Изучение морфофункциональных особенностей скелета позволяет раскрыть основные направления эволюционных изменений вымерших животных и на основании адаптивных признаков восстановить их происхождение, развитие и среду обитания. Наиболее диагностичными в изучении древней палеосреды являются зубы, так как они указывают на пищевые особенности животного. Однако немаловажное значение при этом имеют и конечности. В статье мы останавливаемся на отдельных, доступных для изучения морфологических признаках конечностей трагоцерин, отражающих те или иные адаптации, раскрывающие направления эволюционного развития, экологические особенности животных и особенности, указывающие на их систематическое положение.

В результате нами установлено, что кости изучаемых трагоцерин более массивны, это дает нам право предположить о влажном климате в период их существования. Так как в гиппарионовой фауне Прииртышья обитали несколько видов трагоцерин, нами также были найдены доказательства их присутствия по разнородности костей конечности и различий в их строении. В строении метаподий как самых диагностичных костях конечностей были обнаруже-

ны различия. Так, невогнутая форма тела и почти округлая форма диафиза говорит о прыжково-скоростном типе движения, т.е. об обитании на открытых пространствах. А вогнутая по всей длине задняя поверхность диафиза и овальная форма поперечного среза – о способности к одиночным прыжковым элементам в ходьбе, а значит об обитании в залесенных участках ландшафта. Первых мы относим к трагоцерусам, вторых – к миотрагоцерусам.

**Ключевые слова:** древние копытные, трагоцерини, кости конечностей, морфофункциональный анализ, экологические особенности.

**Введение.** Изучение скелета конечностей древних копытных наряду с изучением черепа и зубов имеет важное значение для восстановления хода их эволюции и ландшафтов прошлого. Значение это особенно велико, поскольку изменение двигательного аппарата играет большую роль в прогрессивной эволюции животных, что вслед за нервной системой система органов движения изменяется в эволюции наиболее быстро [1].

Древние копытные, особенно высокоорганизованные группы отряда парнопалых, представляют собой один из наиболее показательных объектов исследования. Основное место среди них принадлежит жвачным. К.К. Флеров [2] отмечает, что жвачные гораздо лучше отражают в строении своих приспособлений самые мелкие изменения ландшафта, чем, например, хищные. Последнее в полной мере касается и фоновых групп позднеэоценовых жвачных – лагомериков, оленей, жирафов-палеотрагин, газелейобразных антилоп и трагоцерин. Короткевич Е.Л. указывает, что при решении перечисленных вопросов следу-

ет учитывать неравноценность морфологических признаков. При наличии в захоронении остатков двух близких родов трагоцерин разделение костей их посткраниального скелета очень сложно и в определенной степени условно [3].

Относительно быстрые изменения конечностей в эволюции копытных по сравнению с другими наземными млекопитающими связаны с их приспособлением к жизни в основном в степных и лесостепных ландшафтах. Как известно, конечности копытных – последний этап эволюции исходной стопоходящей конечности млекопитающих, которая, пройдя стадию пальцеходности, перешла к опоре только на копытные фаланги. Этот путь эволюционного преобразования конечностей проходил по принципу «фиксации фаз» [4].

**Материалы и методы.** Материал представлен 5 фрагментами большеберцовой кости

$\frac{479 - A}{61 - II}$ , №  $\frac{54 - 1198}{76 - II}$ ,  
 $\frac{123 - A}{61 - II}$ , №  $\frac{0892 - A}{60 - II}$ ,

5 пяточными костями

$\frac{60 - 1202}{76 - II}$ , №  $\frac{61 - 1203}{76 - II}$ , №  $\frac{62 - 1203}{76 - II}$ ,  
 $\frac{58 - 1203}{76 - II}$ , №  $\frac{59 - 1201}{76 - II}$ ,

14 таранных костей, 1 метатарс

$\frac{764 - A}{63 - II}$ , №  $\frac{0431 - A}{54 - II}$ ,  
 2 метакарпа №

$\frac{1963}{76 - II}$ , I, II, III фаланги.

Использовалась общепринятая мето-

дика, обоснованная работами известных авторов [5-7] и зарубежных исследователей [8, 9].

**Результаты и обсуждение.** Как известно, характер движения животного, даже при незначительном отличии от движения близких форм, кладет отпечаток на все кости конечностей; кроме того, их строение отражает путь, пройденный предками в филогенетическом развитии. Изучение конечностей копытных имеет свои трудности в связи с недостаточностью и фрагментарностью материала. Что касается трагоцерин, то в коллекциях кости конечностей данных животных крайне редки в связи с их легкой разрушаемостью.

Имеются 5 фрагментов большеберцовой кости (Рисунок 1), в основном с дистальным отделом. Различия в строении большеберцовой кости и костей современных парнопалых проявляются в массивности нижней суставной поверхности (место прикрепления таранной кости). По фрагментарным данным видно, что кость средней длины, стройная. Сечение посередине диафиза не округлое, а несколько овальное. Медиальная стенка кости почти прямоугольная, а латеральная слабо закругленная. Фасетка для сочленения с таранной костью видна довольно ярко. В дистальной части имеется два больших бугорка для лучшего соединения с астрагалом. Промеры и индексы приведены в Таблице 1.

У каждого рода млекопитающих все кости конечностей, а особенно кисти и стопы, отличаются от костей любого другого рода. Очень показательным в диагностическом плане строение астрагала и

Найденные астрагалы имеют много общего с астрагалами современных пар-



Рисунок 1 – Большеберцовые кости *Tragocerus gen*

Таблица 1 - Промеры большеберцовых костей трагоцерин из Гусиного перелета (кол. ИЗ МОН РК).

№ п/п	Промер и индекс	№ $\frac{479 - A}{61 - II}$	№ $\frac{55 - 1199}{76 - II}$	№ $\frac{54 - 1198}{76 - II}$	№ $\frac{123 - A}{61 - II}$	№ $\frac{0892 - A}{60 - II}$
1	Наибольшая длина	+ 89,50	+ 178,85	201,80	+ 142,75	+ 67,70
2	Ширина верхнего эпифиза	-	-	-	-	-
3	Поперечник верхнего эпифиза	-	-	-	-	-
4	Ширина посредине диафиза	-	24,95	26,60	-	-
5	Поперечник посредине диафиза	-	22,75	23,15	-	-
6	Ширина нижнего эпифиза	37,95	40,20	42,35	44,80	42,45
7	Поперечник нижнего эпифиза	27,35	29,30	22,60	31,15	29,35
Индексы 4:1		-	-	13,18	-	-
5:4		-	91,18	87,03	-	-
6:1		-	-	20,98	-	-
5:1		-	-	11,47	-	-
7:1		-	-	11,19	-	-
7:6		72,06	72,88	53,36	69,53	69,14

нопалых. У древних жвачных именно астрагал давал животным преимущество в смысле экономии затраты энергии при увеличении скорости бега. Он делает возможным движение сустава только в одном направлении сгибания или разгибания. Также он берет на себя главную роль в первые фазы разгибания голеностопного сустава как целого при продвижении тела вперед: благодаря наклонному положению астрагала в этой фазе движения плечо силы мышц – разгибателей рычага этого сустава больше, а плечо сопротивления – меньше, чем для верхнего блоковидного сустава – между астрагалом и голенью.

Таранная кость несет на дорсальной стороне большую суставную поверхность в виде двух мощных пологих гребней с глубоким желобом между ними. С плантарной стороны эта почти кубическая кость имеет суставную поверхность для соединения со второй костью прокси-

мального ряда заплюсны – пяточной костью. Дистальная поверхность таранной кости обширная, обеспечивает соединение с центральной костью [1]. Промеры астрагалов приведены в таблице 2.

В основу диаграммы (Рисунок 2) положены данные целых неразрушенных костей (Таблица 2). Согласно диаграммы (Рисунок 2) можно отметить три области изменчивости формы астрагала, возможно, соответствующих видовым различиям. Первый предел лежит на границе 42,75x27,40; вторая граница – 44,95x23,25 и 44,15x25,65. Остальные астрагалы более крупные, мы предполагаем, что они принадлежат *Tr. frolovi*. Действительно, среди таранных костей присутствуют крупные и меньшие по размеру, возможно, это свидетельство разновозрастности захороненных остатков.

Пяточная кость высокая, узкая, с длинным отростком. На дорсальном крае имеется специальная суставная поверхность для соединения с лодыжковой костью. На передней поверхности имеет три соответствующие астрагалу суставные фасетки. Внизу суставной поверхности имеется место для сочленения с кубовидной костью, оно не очень большое, имеет почти треугольную форму. Нижняя фасетка для кубовидной кости – широкая, вогнутая. Кость характерна тем, что латеропрокси-

мально на ней выступает большой пяточный бугор – *tuber calcanei*, на котором закрепляется мощное пяточное сухожилие, образованное мышцами, действующими на большеберцово-заплюсневый и путовый суставы. Все имеющиеся кости массивны. Степень сохранности у исследуемых пяточных костей разная. Полностью сохранившаяся без дефектов кость с суставной фасеткой одна, остальные имеют различные дефекты (Рисунок 2).

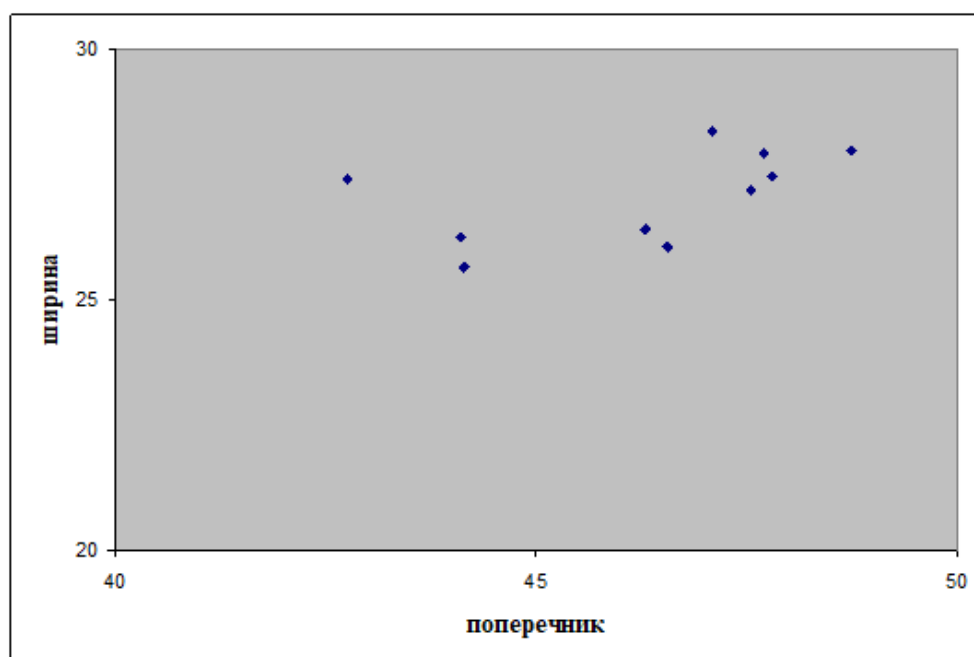


Рисунок 2 – Зависимость переднезаднего поперечника астрагала от его ширины (индекс формы астрагала)

Таблица 2 – Промеры таранных костей трагоцерин из Гусиного перелета (кол. ИЗ МОН РК).

№ п/п	Промеры	№	№	№	№	№	№	№
		$\frac{0408}{54 - П}$	$\frac{1068 - А}{63 - П}$	$\frac{805 - А}{63 - П}$	$\frac{1989}{76 - П}$	$\frac{805 - А}{63 - П}$	$\frac{2059 - А}{76 - П}$	$\frac{0422 - А}{54 - П}$
1	Передне -задний поперечник (наибольший)	47,55	46,30	44,10	48,75	44,95	48,90	46,55
2	Ширина	27,15	26,40	26,25	27,95	23,25	25,40+	26,05
3	Расстояние между верхними рогами	23,65	26,95	26,15	26,25	25,40+	26,35	23,70
4	Расстояние между нижними рогами	28,80	26,35	26,95	30,30	25,40	25,65	27,65
5	Индекс 2:1	59,09	57,02	59,52	57,33	51,72 +	51,94+	55,96

№ п/п	Промеры	№	№	№	Б/Н 1	№	№	№
		$\frac{805 - A}{63 - П}$	$\frac{1060 - A}{63 - П}$	$\frac{805 - A}{63 - П}$		$\frac{0406 - A}{54 - П}$	$\frac{8011 - A}{63 - П}$	$\frac{0433 - A}{54 - П}$
1	Переднезадний поперечник (наибольший)	49,60	47,70	40,35+	47,10	44,15	47,80	42,75
2	Ширина	27,85+	27,90	25,05+	28,35	25,65	27,45	27,40
3	Расстояние между верхними рогами		24,40		26,25	26,75	25,20	-
4	Расстояние между нижними рогами	29,60	26,85	27,15	29,60	27,40	26,70	-
5	Индекс 2:1	56,15 +	58,49	62,09+	60,19	58,09	57,42	64,09

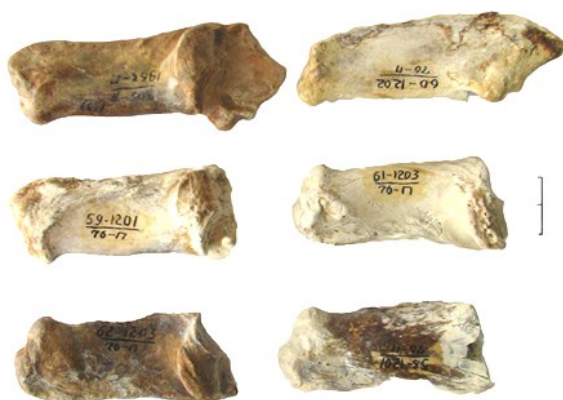


Рисунок 2 – Пяточная кость *Tragocerus* gen. и ее фрагменты

Сравнивая останки с пяточными костями современными жвачных можно сказать, что в общем типе такое строение двух костей первого ряда заплюсны (астрагала и пяточной) характерно и для древних млекопитающих. При специализированных движениях того или иного рода форма обеих костей значительно изменяется. Это также указывает на то, что различные адаптационные изменения отражаются на строении этих костей. Наиболее характерно видоизменение нижней суставной поверхности, во второй – нижний блок сильно выпуклый спереди назад, а в боковом направлении плоский в кубовидном отделе и слегка вогнутый – в ладьевидном. Оба блока кубовидных сустава имеют оси вращения, перпендикулярные к оси вращения кости и конечности. На задней поверхности

астрагала только одна очень большая, суставная фасетка для пяточной кости, вытянутая вдоль оси кости; две другие сдвинуты на её наружную сторону. Большая фасетка для астрагала направлена не прямо вперед, а несколько вниз.

По мнению А.Ш. Ромера [10] характерный для древних парнокопытных тип астрагала особенно выгоден для прыгающего и полупрыгающего животного, которое нуждается в гибкости соответствующих сочленений.

При визуальном изучении пяточной и таранной костей видно, что величина астрагала должна соответствовать пяточной кости, т.е. фасетке. Из представленного материала имеются астрагалы больших и средних размеров. По пробном сочленении выявились экземпляры, которые не имеют по своему размерному классу соответствующих астрагалов, из этого можно сделать вывод о том, что в захоронении присутствовали животные разных возрастных групп либо разных видов.

Метаподии являются одними из диагностических костей конечностей не только для трагоцерин, но в целом для копытных. Представленный материал имеет разную степень сохранности и окатанности. На некоторых метаподиях стерлись мелкие детали: желобки, бороздки.

Метаподии (Mtt 3+4) с четкой и глубокой срединной бороздкой (имеющей вид желобка), делящий переднюю поверхность диафиза на почти симметричные половины и доходящей до почти

нижнего отдела диафиза – щели, разделяющей нижние суставные валики; а также с вогнутой по всей длине задней поверхностью диафиза – отнесены к миотрагоцерусам. Предположительно, эти мелкие антилопы, жившие в залесенных участках ландшафта, были способны к одиночно-прыжковому типу движения.

Другой тип метаподия – с несимметричным разделением диафиза срединной бороздкой – отнесен к трагоцерусам. Эти животные были крупнее предыдущих и, возможно, тяготели к более открытым пространствам и были способны к скоростному бегу.



Рисунок 3 – Кости метаподина трагоцерина

В коллекции имеются 1 метатарс и 2 метакарпа (Рисунок 3).

Мтс №  $\frac{1963}{76 - II}$  – экспонат выставочного зала музея Природы АН РК, средней окатанности, что свидетельствует о некотором перемещении до окончательного захоронения. Кость с нечеткой срединной бороздкой, которая делит  $\frac{2}{3}$  длины диафиза на симметричные половины, а в верхней трети смещена наружу. Однако следует заметить, что она доходит от верхнего эпифиза до нижнего края диафиза – щели, разделяющие нижние су-

ставные валики. На проксимальной суставной поверхности внутренняя фасетка для сочленения с берцовой костью (os carpalе 2+3) относительно широкая, а наружная – более узкая. С внутренней стороны эти фасетки разделены широкой, но неглубокой бороздкой.

На плантарной поверхности также имеется слабо выраженный желоб, который в нижней части расширяется, а в верхней части углубляется [11].

Фрагмент дистального отдела метаподия передней конечности

№  $\frac{0431 - A}{54 - II}$

половины длины. Тело кости с передней и с боковых сторон ровное, стройное, имеет срединную бороздку, не достигающую до суставных блоков на расстоянии 105 мм. С внутренней стороны поверхность кости плоская, с внутренней стороны округлая, с наружной – ребристая.

Фрагмент дистального отдела метаподия задней конечности

№  $\frac{764 - A}{63 - II}$

чуть меньше половины длины. Особенность данного экземпляра заключается в том, что срединная бороздка широкая, глубокая, доходит до щели разделяющей суставные валики. Форма диафиза симметричная, лишь незначительно желобок в верхней трети смещён наружу. Кость не сжата с боков. Этот фрагмент был диагностирован как метаподий миотрагоцеруса.

В виду слабоизученности конечностей трагоцерин мы воспользовались для сравнения с промерами *M. borissiakii* из Севастополя, описанного Е. Л. Короткевич. При сравнении выяснилось, что у Севастопольского миотрагоцеруса более мощный проксимальный эпифиз и индекс массивности диафиза. У нашего экземпляра отношения ширины к поперечнику у верхних и нижних эпифизов и диафизов почти одинаковые. Из этого следует, что кость не испытывала резких значительных нагрузок, тело кости ровное, не изогнутое [12].

При сравнении метаподий из Гусино-го перелета с таковыми у представителей трагоцерин из других местонахождений (Таблица 3) установлено, что в отличие от *Protragocerus leskewitschi* и *Mi-otragocerus borissiakii*, исследуемый нами метатарс более массивный. Вследствие фрагментарности плюсневой кости возможно вычислить лишь индекс формы диафиза, который говорит о почти округлой форме последнего, а это может быть лишь следствием равномерного распреде-

ления тяжести тела на конечность. Вогнутая задняя поверхность метатарса может служить признаком, говорящим о наличии прыжковых элементов при движении животного. Все перечисленное подтверждает предположение, ранее высказанное в литературе, об обитании этих мелких трагоцерин в залесенных участках ландшафта, где им легче было скрыться между кустами и деревьями, нежели убежать по открытому пространству.

Таблица 3 – Промеры и индексы метаподий трагоцерин.

№	Промер, индекс	<i>Tragocerus gen.</i>	<i>Pr. leskewitschi</i>		<i>M. borissiaki</i>
		ИЗ МОН РК	Севастополь, кол. ВСЕГЕИ		
		$\frac{764 - A}{63 - B}$ №	№3	№1	№1/227
1	Наибольшая длина	+ 97,05	210,0	206,6	205,3
2	Ширина эпифиза	-	28,5	28,3	27,5
3	Поперечник эпифиза	-	29,0	29,6	30,7
4	Ширина посредине диафиза	20,01	18,0	17,5	18,8
5	Поперечник посредине диафиза	21,74	20,5	21,6	22,0
6	Ширина основания в буграх	36,10	31,8	30,5	30,2
7	Ширина основания в суставах	38,03	-	31,6	30,5
8	Поперечник основания	23,91	23,0	23,0	22,0
9	3:2	-	101,7	104,8	111,6
10	2:1	-	13,5	13,7	13,3
11	5:4	108,6	113,4	123,4	117,0
12	4:1		8,5	8,4	9,1
13	8:7	62,8	-	72,7	72,1
14	7:1		-	14,8	14,8

В. Громова [13] сообщает, что укорочение или удлинение метаподий отражает укорочение и удлинение конечностей в целом, которое на метаподиях сказывается сильнее всего. Отсюда ясно и значение признака: укороченные метаподии свидетельствуют о большей медлительности животного и об облесенности ландшафта, удлиненные – о быстром беге и степной обстановке. Однако длина метаподий, как и тесно связанная с ней массивность – особенность пластичная, меняющаяся в эволюции отдельных ветвей в разных направлениях. Поэтому по массивности и длине метаподий нельзя судить о степени примитивности или прогрессивности вида и что-либо точно диагностировать.

При изучении трагоцерин Северного Причерноморья было выдвинуто мнение, что при прыжково-скоростном способе движения внутренняя сторона плюсневой кости заметно выгибается, обеспечивая упругость.

Также к признакам прыжково-скоростного бега относятся:

- 1) укороченные передние конечности, по сравнению с задними;
- 2) асимметричная форма диафиза;
- 3) сжатость диафиза с боков;
- 4) наличие на задней стороне глубокой канавки [5].

Ввиду плохой сохранности материала, вследствие которой задняя поверхность метаподий подверглась изменениям, а также отсутствия некоторых костей верхних отделов конечностей, затруднительно делать выводы относительно вышеизложенных положений. Так как по изучению зубной системы трагоцерин из Гусиного перелета установлено присутствие 4 видов, приспособленных к различным условиям обитания: от залесенных до открытых пространств, поедающих кустарниково-древесную или травянистую растительность, нам хотелось отыскать среди малочисленной коллекции костей конечностей признаки, подтверждающие обитание этих животных именно к этим стадиям. Известно, что зубная система быстро реагирует на изменение растительного покрова, так как от этого зависит выживаемость и распространение видов. По другому обстоит дело с конечностями – их адаптации к каче-

ству грунта могут изменяться в сочетании с решением проблем преодоления расстояний, препятствий или других причин.

Сравнивая длину и другие характерные особенности строения метаподия с *Pr. leskewitschi* и *M. Borissiakii*, установлено, что они почти одинаковые. По мнению Е. Л. Короткевич [5], в конце сармата на территории Северного Причерноморья обитают представители рода *Tragoacerus*, представляющих одну линию развития с протрагоцерусами. Кости посткраниального скелета, особенно метаподии, имеют признаки, указывающие на прыжково-скоростную форму бега у этих трагоцерусов, как и у протрагоцеруса. Также Е.Л. Короткевич говорит о том, что отнесенные к *Pr. leskewitschi* метаподии по типу строения близки к таковым ископаемых газелей и современных косуль. Следовательно, учитывая то, что исследуемые нами метаподии имеют те же характеристики, что и *Pr. leskewitschi*, если эти метаподии принадлежали протрагоцерусу, то он был хорошим прыгуном, обладал прыжково-скоростной формой бега.

В залесенных и кустарниковых биотопах для животного важный момент имеют рога. По мнению П.П. Гамбаряна [11], у жителей вышеуказанного обитания рога отсутствуют или они присутствуют, но недостаточно развитые, так как сильно развитые рога будут мешать при беге по лесу и в кустарниках. К примеру, у северного оленя, живущего на открытом пространстве, развились большие рога. Отсутствие рогов у протрагоцеруса и миотрагоцеруса может быть косвенным доказательством обитания их в залесенных биотопах. И у наших исследуемых трагоцерин рога были небольшими.

Таким образом, сравнивая найденные фрагменты метаподий трагоцерин из Гусинки и Севастополя, можно сделать предположение о том, что они принадлежали животным, ведущих одиночно-прыжковый и прыжково-скоростной типы движений.

По фалангам ископаемого животного можно точно диагностировать о почвенном составе среды в которой оно обитало. К примеру, если животное обитало



в среде с сухим климатом, фаланги будут более длинные, стройные; если в среде с влажным климатом, фаланги будут более массивные, короткие. Следовательно, восстановление древней палеосреды по останкам животного более точно показывают фаланги.

Скелет акроподия трагоцерин состоит из трёх фаланг: I, II, III. Но процесс эволюции затрагивает их в разной степе-

ни. Многими авторами было отмечено, что изменения, в отношении какой-либо специализации, проявляются снизу-вверх.

Фаланги относятся к тем костям, которые наиболее часто сохраняются на протяжении длительного времени. Так, в захоронениях обычно обнаруживают зубы, череп с рогами и разрозненные фаланги.

Таблица 4 – Промеры и индексы первых фаланг трагоцерин.

№	Признак	<i>Tragocerinae gen.</i>			<i>Tr.frolovi</i>	
		Гусиный перелет, Павлодар, Казахстан, кол. МОН РК	Тараклия, кол. ОГУ	Новоукраинка, кол. ИЗАН		
		n	Lim	M	№2013-900	№ 38-1394
1	Наибольшая длина	12	43,95-59,45	53,11	51,1	53,8
2	Ширина эпифиза	8	16,40-18,35	17,21	16,5	16,8
3	Поперечник эпифиза	12	13,80-26,65	21,47	22,5	21,9
4	Ширина посередине диафиза	16	12,85-19,90	14,43	14,2	13,4
5	Поперечник посередине диафиза	16	13,50-19,05	16,18	16,0	16,7
6	Ширина основания	18	14,25-18,25	15,71	15,3	16,7
7	Поперечник основания	17	13,05-15,95	14,55	14,3	14,8
	Индексы 2:1	6	31-29	29	32,2	31,2
	2:3	8	65-87	78	73,4	76,3
	4:5	16	80-109	88	88,8	83,9
	4:1	10	23-34	29	27,6	24,9
	7:6	17	84-100	91	93,5	92,6
	6:1	12	43-24	29	29,9	31,0

Первая фаланга – самая длинная (Таблица 4). Кость стройная, средней степени тонкости; проксимальная суставная поверхность вогнутая, довольно узкая, наружная часть больше и выше внутренней; задний край выше переднего и заднего краев внутренней суставной поверхности. Тупой наружный край бугорка как бы переходит во внутренний острый бугорок, расположенный на задней стороне тела фаланги. Выемки для гребней метаподия достаточно глубокие. Между ними по всей длине имеется глубокий желобок, делящий всю суставную поверхность на две равные части. На дистальном конце задненаружная часть суставной поверх-

ности значительно длиннее и шире внутренней, она заходит на заднюю часть фаланги. В дистальной части суставные бугорки по высоте неодинаковы, один бугорок короче другого, выше и больше простирается на планарную сторону [14].

Строение и числовые параметры или промеры первых фаланг из Гусиного перелета имеет незначительные отклонения в сравнении с материалом из Тараклии, кол. ОГУ и Новоукраинки, кол. ИЗАН. Наши средние значения индекса формы диафиза и массивности нижнего эпифиза полностью совпадают с таковыми из приведенных местонахождений [7].

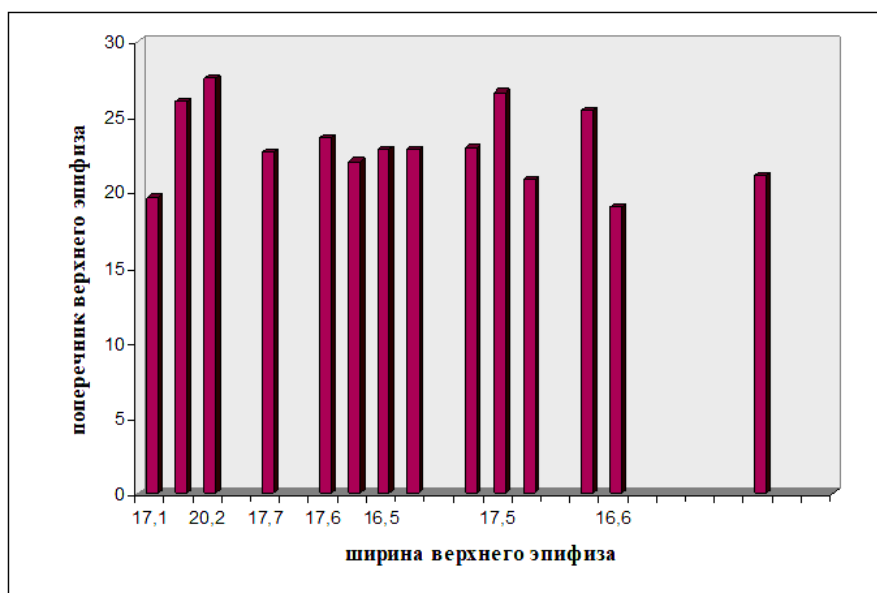


Рисунок 3 – Индекс формы верхнего эпифиза первых фаланг трагоцерин

Отличия установлены в меньшей массивности верхнего эпифиза. Однако его индекс формы и массивность диафиза более выражены на наших экземплярах. Следует отметить индекс формы диафиза, равный 91%, это свидетельствует о почти круглой форме среднего отдела данных фаланг на диаграмме (Рисунок 3).

Таким образом, наши первые фаланги не уступая, в среднем, по длине, имеют более овальную форму верхнего эпифиза и более мощный диафиз по сравнению с новоукраинскими и тараклийскими трагоцерусами. Нижний отдел не несет существенных отличий. Возможно, данные признаки говорят о более влажном климате в период их обитания.

Вторая фаланга короче первой. На наружной стороне, непосредственно под верхней суставной поверхностью, расположен сильно выраженный наружный бугорок. Внутренняя часть суставной поверхности неодинакова: одна из частей широкая и относительно длинная, она как бы заходит на этот бугорок. Другая часть суставной поверхности значительно короче и не заходит на внутренний бугорок, расположенный на задней стороне фаланги. В отличие от первой фаланги проксимальная часть суставной поверхности не имеет глубокого желобка посередине, имеется лишь небольшой выступ по всей длине. Внутренний бугорок значительно меньше наружного бугорка (Рисунок 4).



Рисунок 4 – Вторые фаланги трагоцерин из Гусино перелета

В отличие от первых фаланг вторые фаланги имеют различия и в массивности верхнего эпифизов, и в размерах диафиза (Таблица 5).

Изучено 22 вторых фаланг различной степени сохранности. Строение суставной поверхности и наличие бугорков

сходны с одноименными копытными из других местонахождений. С другой стороны, мы установили, что исследованные фаланги более массивны по сравнению с материалом из Тараклии, кол. ОГУ и Куяльника, кол. ОГУ.

Таблица 5 – Промеры и индексы вторых фаланг трагоцерин.

№	Признак	<i>Tragocerinae gen.</i>						
		Гусиный перелет, Павлодар, Казахстан, кол. МОН РК			Тараклия, кол. ОГУ		Куяльник, кол. ОГУ	
		n	Lim	M	правая	левая	правая	левая
					№ 2013-900		№2053	
1	Наибольшая длина	19	27,05-34,80	30,81	32,9	32,0	34,7	37,0
2	Ширина эпифиза	16	14,60-18,95	16,7	15,2	15,1	18,7	-
3	Поперечник эпифиза	17	17,30-22,75	20,3	21,5	21,8	25,3	27,0
4	Ширина посередине диафиза	21	11,10-14,10	11,9	11,5	11,0	12,3	-
5	Поперечник посередине диафиза	21	12,95-15,70	14,4	15,0	15,1	17,2	19,0
6	Ширина основания	22	12,70-16,15	14,3	12,7	12,6	13,8	-
7	Поперечник основания	21	16,40-20,90	18,5	18,5	17,5	19,4	21,0
	Индексы: 2:1	16	53,9-54,3	54,1	46,2	47,2	53,9	-
	2:3	16	84,4-83,3	83,9	70,7	70,7	74,0	-
	4:5	21	85,7-89,8	87,8	76,7	72,8	71,5	-
	4:1	19	41-40,5	40,8	33,4	34,3	35,4	-
	7:6	21	129,1-129,4	129,3	145,6	138,9	141,3	-
	6:1	19	50-46,4	48,2	38,6	39,4	30,1	-

Наиболее диагностическим из изученных фаланг является третья, копытная фаланга. Она имеет боковую (стенную), подошвенную и суставную поверхности, на которых очень много больших и малых питательных отверстий. Между стенной и подошвенной поверхностями имеется острый подошвенный край. III фаланга имеет еще и межпальцевую поверхность. По переднему краю суставной поверхности, около межпальцевой щели, виден разгибательный отросток. На пальмарной и плантарной сторонах имеются фасетки для сочленения с сесамовидной (челночной) костью [9].

Массивность копытных фаланг у представленного материала варьирует в

достаточно больших пределах (Таблица 6).

В. Громова [13] считает, что ширина копыт преимущественно зависит от факторов, имеющих однозначное направление в эволюции. Можно, как правило, считать узкие копыта признаком более примитивным, широкие – более прогрессивными. Однако животные, обитающие в более сухом климате, имеют конечности, в частности фаланги, более длинные и узкие. Массивность костей конечностей зависит от общей конституции животного и параллельна изменению массивности всего тела. Этот фактор довольно ясно связан с условиями обитания и с пищей животного.

Таблица 6 – Промеры и индексы третьих задних фаланг трагоцерин.

№	Признак	n	Lim	M
1	Длина по подошвенной пластинке	11	26,20-32,15	28,94
2	Наибольшая высота	15	22,70-27,95	25,14
3	Ширина	14	11,45-14,30	12,95
4	Длина верхнего края	13	19,70-40,15	34,64
5	Длина суставной проксимальной поверхности	15	12,95-20,15	17,58
6	Индексы: 2:1	11	86,64-86,93	86,86
7	3:1	11	43,70-44,47	44,74

Касьяненко В.Г. [14] сообщает, что чистокровная арабская лошадь при разведении во влажном климате и при сочной пище через три-четыре поколения делается более крупной и теряет свойственную ей сухость форм. И по исследованиям Дюрста [15], влажный климат умеренных широт с его сочной, водянистой растительностью создает у животного тяжелые, массивные формы тела с широкими, но менее крепкими костями конечностей и с медлительным спокойным темпераментом и способствует увеличению размеров животного. Напротив, повышение температуры, уменьшение количества осадков и ксерофитная растительность вызывают развитие животных более мелких, стройных, с тонкими и крепкими костями ног, более быстрых, возбудимых.

Таким образом, широкие, массивные кости конечностей являются отчасти приспособлением, отчасти прямым результатом воздействия влажного климата и мягкого грунта; более сухая обстановка сказывается у животных бегательного типа утончением конечностей.

**Заключение.** Итак, согласно Громовой, массивность конечностей является одним из главных критериев оценки животного. Массивность костей конечностей зависит от общей конституции животного и параллельна массивности его тела. Изученные нами останки подтверждают мнение ученых, изучавших трагоцерин из Павлодарского Прииртышья, о том, что климат в период расцвета гиппарионовой фауны, был влажный с преоб-

ладанием лесов и кустарниковой растительности. На это указывает и тот факт, что кости из местонахождения Гусиный перелет принадлежали более массивным животным, чем севастопольские, куяльницкие, новоукраинские и тараклийские.

Строение астрагала трагоцерин имеет характерные для древних парноногих признаки, обеспечивающий им гибкое сочленение с большеберцовой костью и костями предплюсны. Более массивные кости конечностей трагоцерин Павлодарского Прииртышья говорит об их массивном теле. Такое гибкое сочленение астрагала обеспечивает смягчение нагрузки от большой массы тела на конечности. Такие животные могли быть способны к скоростному бегу и должны были обитать на открытых пространствах.

С другой стороны, строение метаподий подтверждает присутствие в гиппарионовой фауне других антилоп, способных к одиночно-прыжковому типу движения. Вогнутая задняя поверхность метатарса может служить признаком, говорящим о наличии прыжковых элементов при движении животного. Все перечисленное подтверждает предположение, ранее высказанное в литературе, что мелкие трагоцерини могли обитать в зеленых участках ландшафта, где они легко могли лавировать между кустами и деревьями. Мы присоединяемся к мнению Е.Л. Короткевич, которая считает трагоцерусов лесными антилопами. Эти антилопы обитали в местах, заросших кустарниками и высокой травянистой растительностью, с древесными и откры-

тыми участками. Трагоцерусы дожили до начала мэотиса – расцвета гиппарионо-вой фауны, затем количество их уменьшается, они исчезают.

Таким образом, подтверждается присутствие в гиппарионовой фауне Прииртышья присутствие двух видов древних копытных: крупных трагоцерусов и более мелких миотрагоцерусов.

Установление особенностей экологии этих трагоцерин на основе анализа морфологических признаков отдельных элементов конечности, изучение морфофункциональных особенностей скелета позволяет наметить основные направления эволюционных изменений вымерших животных и на основании адаптивных признаков восстановить их происхождение, развитие и среду обитания. Для решения этих вопросов копытные, особенно высокоорганизованные группы отряда парнопалых, представляют собой один из наиболее показательных объектов исследования. Основное место среди них принадлежит жвачным.

Таким образом, мы уверены, что изучение трагоцерин имеет важное значение для оценки этапных особенностей ландшафтно-климатической обстановки изучаемого региона. Ведь трагоцерин являются индикаторами определённых биотопических условий, показателями характеристик среды, в которой они обитали.

#### Список использованных источников

1. Шарипова А.К., Тлеубердина П.А. Новые виды трагоцерин из местонахождения Гусиный перелет из Павлодарского Прииртышья // *Вестник КазНУ, серия биологическая*. – 2010. – № 4. – С. 84–91.
2. Флеров К.К. Кабарги и олени. – Л.: Изд-во АН СССР, (Фауна СССР. – Т.1. – Вып. 2). 1962. – 225 с.
3. Короткевич Е.Л. История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы. – Киев : Наук. думка, 1988. – 160 с.
4. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1939. – 610 с.
5. Короткевич Е.Л. Позднеогеновые трагоцеринны Северного Причерноморья. – Киев : Наук. думка, 1981. – 155 с.
6. Соколов И.И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // *Тр.*

*Зоол.ин-та АН СССР*. – 1953 – Т. 14. – 297 с.:илл.

7. Борисьяк А. А. Севастопольская фауна млекопитающих. – Вып.1. – СПб.: Изд-во Геол. ком., 1914 – 104 с.(Труды Геол. ком. Новая серия; вып.87).

8. Kretzoi M. *Neue Antilopen – From aus dem Soproner Sarmat*. – *Fold. Kxzl.*, 1941, LXXI.

9. Thenius E. *Uber die Entwicklund des Horn Zapfens Miotragocerus*. – *S. Ber. Osterreich. Akad. Wiss. math. – Natur. Wiss.*, 1948a. Kl. 157.

10. Romer A.S. *Vertebrate paleontology*. – *University of Chicago Press*, 1945. – 687 p.

11. Гамбарян П.П. *Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения*. – Л. : Наука, 1972. – 334 с.

12. Громова В.И. *Основы палеонтологии. Млекопитающие*. – М.: Наука, 1962. – С. 223–228.

13. Крахмальная Т.В. *Гиппарионовая фауна древнего мэотиса Северного Причерноморья*. – Киев : Наук.думка, 1996. – 227 с.

14. Касьяненко В.Г. *Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ)*. – Киев: Издательство АН УССР, 1947. – 92 с. Касьяненко В.Г. *Аппарат движения и опоры лошади*. – Киев: Издательство АН УССР, 1947. – 92 с.

15. Дюрст Д.И. *Экстерьер лошади*. М.-Л. : Сельхозгиз. Ленингр. отд-ние, 1936. – 344 с.

#### References

1. Sharipova A.K, Tleuberdina P.A. *Novye vidy tragocerin iz mestonahozhdeniya Gusinyj perelet iz Pavlodarskogo Priirtysh'ya // Vestnik KazNU, seriya biologicheskaya*. – 2010. – № 4. – S. 84–91.
2. Flerov K.K. *Kabargi i oleni*. – L. : *Izd-vo AN SSSR*, 1962. – 225 s. (*Fauna SSSR*. – T.1. – Vyp. 2).
3. Korotkevich E.L. *Istoriya formirovaniya gipparionovoj fauny Vostochnoj Evropy*. – Kiev : *Nauk. dumka*, 1988. – 160 s.
4. Severcov A.N. *Morfologicheskie zakonoternosti evolyucii*. – М.-L.: *Izd-vo Akad. nauk SSSR*, 1939. – 610 s.

5. Korotkevich E.L. *Pozdneneogenovye tragoceriny Severnogo Prichernomor'ya*. – Kiev : Nauk. dumka, 1981. – 155 s.

6. Sokolov I.I. *Opyt estestvennoj klassifikacii polorogih (Bovidae) // Tr. Zool.in-ta AN SSSR*. – 1953 – T. 14. – 297 s.:ill.

7. Borisyak A. A. *Sevastopol'skaya fauna mlekopitayushchih*. – Vyp.1. – SPb.: Izdvo Geol. kom., 1914 – 104 s.(Trudy Geol. kom. Novaya seriya; vyp.87).

8. Kretzoi M. *Neue Antilopen – From aus dem Soproner Sarmat*. – Fold. Khzl., 1941, LXXI.

9. Thenius E. *Über die Entwicklung des Horn Zapfens Miotragocerus*. – S. Ber. Osterreich. Akad. Wiss. math. – Natur. Wiss., 1948a. Kl. 157.

10. Romer A.S. *Vertebrate paleontology*. – University of Chicago Press, 1945. – 687 p.

11. Gambaryan P.P. *Beg mlekopitayushchih. Prispособitel'nye osobennosti organov dvizheniya*. – L. : Nauka, 1972. – 334 s.

12. Gromova V.I. *Osnovy paleologii. Mlekopitayushchie*. – M.: Nauka, 1962. – S. 223–228.

13. Krahnal'naya T.V. *Gipparionovaya fauna drevnego meotisa Severnogo Prichernomor'ya*. – Kiev : Nauk.dumka, 1996. – 227 s.

14. Kas'yanenko V.G. *Apparat dvizheniya i opory loshadi (funkcional'nyj analiz)*. – Kiev: Izdatel'stvo AN USSR, 1947. – 92 s.  
Kas'yanenko V.G. *Apparat dvizheniya i opory loshadi*. – Kiev: Izdatel'stvo AN USSR, 1947. – 92 s.

15. Dyurst D.I. *Ekster'er loshadi. M-L. : Sel'hozgiz. Leningr. otd-nie, 1936. – 344 s. mezhd.nauch.-prakt.konf. – Pavlodar, 2008. – S. 125–130.*

**Материал поступил в редакцию  
26.08.2024**

**Павлодар Ертіс өңірінің гиппарион фаунасындағы трагоцериндердің қол-аяқтарына морфофункционалдық талдау**

**Андатпа**

Мақалада «Қаздар қонысы» қазба қалдықтар орнынан табылған трагоцериндердің қол-аяқтарына морфофункци-

оналды талдау берілген. Материал асық жiлік, асық және өкше сүйектерінің фрагменттерімен, сондай-ақ әртүрлі сақталған күйіндегі саусақтардың фалангаларымен ұсынылған. Сүйек құрылымының морфологиялық ерекшеліктеріне бұрын зерттелген Севастополь, Тараклия және Новоукраинкадағы трагоцерин түрлерімен салыстыру барысында талдау жүргізілді.

Қаңқаның морфофункционалдық ерекшеліктерін зерттеу жойылып кеткен жануарлардың эволюциялық өзгерістерінің негізгі бағыттарын ашуға және бейімделу белгілеріне сүйене отырып, олардың шығу тегін, дамуы мен мекендеу ортасын қалпына келтіруге мүмкіндік береді. Ежелгі палеортаны зерттеуде ең диагностикалық болып тістер табылады, өйткені олар жануардың қоректену ерекшеліктерін көрсетеді. Сонымен қатар қол-аяқтары да, дегенмен, маңызды. Мақалада эволюциялық даму бағыттарын ашатын белгілі бір бейімделулерді көрсететін трагоцериндер мүшелерінің жеке морфологиялық сипаттамаларына, жануарлардың экологиялық ерекшеліктеріне және олардың систематикалық орнын көрсететін белгілерге тоқталамыз.

Нәтижесінде зерттеген трагоцериндердің сүйектері массивті екенін анықтадық, бұл олардың тіршілік ету кезеңінде климаттың ылғалдылығы туралы болжау жасауға мүмкіндік береді. Ертіс өңірінің гиппарион фаунасында трагоцериндердің бірнеше түрі тіршілік еткендіктен, аяқ-қол сүйектерінің әртүрлілігіне және құрылысындағы айырмашылықтарға негізделген олардың бар болуының дәлелдері де табылды. Ең диагностикалық аяқ сүйектері ретінде метаподия құрылымында айырмашылықтар табылды. Осылайша дененің түзу пішіні және диафиздің дерлік дөңгелек пішіні жылдамдықпен секіріп жүгіру түрін, яғни ашық кеңістікте тіршілік еткенін көрсетеді. Ал диафиздің артқы беті бүкіл ұзындығы бойынша ойыс және көлденең кесіндісінің сопақша пішіні – жүрісінде жалғыз секіру элементтерінің жасау қабілеттілігін, демек, ландшафттың орманды аймақтарында мекендейтінін көрсетеді.

Біріншілерін біз трагоцерутерге, екіншілерін миотрагоцерустерге жатқызамыз.

**Түйінді сөздер:** ежелгі тұяқтылар, трагоцериндер, аяқ-қол сүйектері, морфофункционалды талдау, экологиялық ерекшеліктер.

**Материал баспаға 26.08.24 түсті**

**Morphofunctional examination of the limbs of Tragocerine from the Hipparion fauna of the Pavlodar Irtysh region**

**Summary**

A morphofunctional examination of *Tragosiren's* limbs from the type location «Goose Flight» is carried out in this paper. The sample includes finger phalanges in varying degrees of preservation together with parts of the talus, calcaneus, and tibia. The morphological characteristics of the bone structure were analyzed and compared with *Tragocerus* species from *Taraclia*, *Novoukrainka*, and *Sevastopol* that have been previously examined.

By examining the morphofunctional characteristics of the skeleton, we may reconstruct the origin, development, and habitat of ancient animals as well as identify the major evolutionary paths of these changes based on attributes that are adaptable. Teeth are the most diagnostic in the study of ancient paleoenvironments because they reveal the animal's food preferences. But the limbs are also quite important.

The article focuses on certain, easily studied morphological properties of *tragocerins'* limbs, representing a variety of

*adaptations that show the creatures' ecological features, evolutionary growth directions, and systematic location.*

*We now know that the bones of the tragocerins under study are more large, which leads us to hypothesize that they lived in a humid environment. We also discovered evidence of the existence of multiple tragocerine species in the Hipparion fauna of the Priirtysh region, as evidenced by the variation and diversity of limb bones. Disparities were discovered in the morphology of the metapodials, the limbs' most characteristic bones. Therefore, the non-concave body form and the nearly spherical diaphysis shape suggest solo jumping elements during walking, or living in open areas. Additionally, the diaphysis's concave posterior surface along its length and the transverse section's oval form suggest that it can travel at a jumping pace, indicating that it lives in forested regions of the environment. The first group is categorized as *Tragocerus*, whereas the second group is called *Miotragocerus*.*

**Keywords:** ancient ungulates, tragocerines, limb bones, morphofunctional analysis, ecological features.

**Material received on 26.08.24**

**Вклад авторов.** Наибольший вклад распределен следующим образом:

**Шарипова Айнагуль Каировна** – идея работы, общее руководство выполнением работы, детальное описание особенностей строения костей конечностей, их сравнительный морфофункциональный анализ, написание заключения.

**Аманова Гүльмайра Кенесхановна** – написание введения, анализ литературных источников, участие в интерпретации результатов исследования.

**Толеужанова Алия Толеужановна** – написание аннотации, обработка результатов исследования, редактирование

окончательного варианта рукописи.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность заведующей лабораторией палеозоологии Глеубердиной Пирузе Аблаевне за предоставление материалов из фонда «Института зоологии» КН МНВО РК.