

УДК 569.735.1:551.782

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ВЕРБЛЮДОВ РОДА PARACAMELUS

© 2005 г. В.В. Титов

Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону

Морфологические особенности скелета свидетельствуют об отличиях в образе жизни, способе питания и локомоции мио-плиоценовых верблюдов рода *Paracamelus* по сравнению с современными представителями *Camelus*. Эти животные, вероятно, были типичными обитателями степных и лесостепных ландшафтов Евразии и вымерли с усилением аридизации.

При палеогеографических реконструкциях наличие в списке ископаемой фауны представителей рода *Paracamelus* часто рассматривается как аргумент в пользу существования на данной территории пустынных или полупустынных ландшафтов, высоких температур и дефицита влаги. Целый ряд фактов позволяет опровергнуть это мнение.

Первые представители рода *Paracamelus* проникли на территорию Евразии из Северной Америки в конце миоцена. Верблюды широко расселились по территории Старого Света, занимая экологические ниши, которые были типичными для них в Северной Америке – открытые и полуоткрытые ландшафты. Позднемиоценовые и раннеплиоценовые верблюды были обычными представителями «гиппарионовых» фаун, которые в равной мере состояли из обитателей степей и лесостепей. На территории, простиравшейся от Центральной Азии до Африки, *Paracamelus* сосуществовали с мастодонтами, носорогами, гиппарионами, антилопами, жирафами и мелкими оленевыми (табл. 1). В позднем плиоцене и раннем плейстоцене по мере усиления аридизации открытых пространств изменился родовой состав фаун. На смену гиппарионовых ас-

социаций пришли слоны, однопалые лошади, крупные олени и Bovinae (табл. 1).

Мы предполагаем существование двух линий верблюдов рода *Paracamelus* в Евразии. Первая эволюционная последовательность включает *P. aguirrei* Morales – *P. chersonensis chersonensis* M. Pavlov – *P. chersonensis alexejevi* Haveson – *P. alutensis* Stefanescu. Эволюция этих верблюдов была связана, в первую очередь, с территорией Средиземноморья, включая Причерноморье. В этом регионе можно проследить постепенные эволюционные изменения верблюдов с позднего миоцена до конца позднего плиоцена. Остатки *Paracamelus* здесь обычны в целом ряде местонахождений. В плиоцене большинство представителей этой линии мозоленогих вымерло на территории Африки и большей части Азии из-за нарастания аридизации и остепнения. Более длительное время эта группа просуществовала на территории Причерноморья, где, возможно, дольше сохранялись отдельные станции и условия существования, характерные для предыдущих периодов (Titov, 2003).

История другой линии *Paracamelus* была тесно связана с Азией. Вместе с распространением степей эти верблюды, в

Таблица 1. Фаунистическое окружение представителей рода *Paracamelus* из некоторых мио-плиоценовых местонахождений Евразии (данные: 1 – Короткевич, 1976; Дуброво, Капелест, 1979; Габина, 1981; Логвиненко, 2000; Vajtsheva et al., 2001; Nesin, Nadachowski, 2001; 2 – Жералдо, 1978; Вангенгейм и др., 1993; Forsten, 1997; 3 – Дмитриева, 1977; Жералдо, 1978; Девяткин, 1981; Вислобокова, 1983; Forsten, 1997; Vajtsheva et al., 2001; 4 – Made et al., 2002; 5 – Rickford et al., 1995; Eisenmann, Mein 1996; Garcés et al., 1998; 6 – Вангенгейм и др., 1996, 1998; 7 – Kostopoulos, Sen, 1999; 8 – Vajtsheva et al., 2001)

		поздний миоцен			ранний плиоцен		поздний плиоцен	
Таврический комплекс	Павлодар, «Гусиный перелет»	Харгис-Нур 2	Кобанинаар	Вента-дель-Моро, Либрилла	Одесса	Сарикол-Тепе	Ливенцовка, Хары	
В. Европа ¹ MN 12	Казахстан ² MN 12-13	Монголия ³ MN 13	Турция ⁴ MN 13	Испания ⁵ MN 13	Причерноморье ⁶ MN 15	Турция ⁷ MN 17	Приазовье ⁸ MN 17	
Sakya Nyrolagus Prospalax Arodemus Miomomys Kowalskia Baranagviomys Machairodus Mammut Tetraolrhodon Deinotherium Hipparion Cervus (Rusa) Palaeomeryx Paleoryx «Сарга»	Struthio Aderocuta Nyaeicitherium Martes Plesigulo Machairodus Hipparion Chilotherium Sinootherium Palaeotragus Samotherium Procapreolus Gazella Tragocerus	Struthio Nyrolagus Dipoides Oecitanomys Lophocricetus Scirotidius Pseudomeryones Microtoscopes Ochotonoides Canidae Sivaonyx Hipparion Chalicotheriidae Metacervulus Cervavitus Presimomgaceros Procapreolus Gazella Olonbulukia Antilospira	Byzantina Parapodemus Oecitanomys Pseudomeryones Tamas Hystrix Propotamo- choerus	Paraethomys Alilepus Nyctereutes Vulpes Agriotherium Plesigulo Felis Dinofelis Hipparion Hexarotodon Pliocervus Croizetocerus Parabos Tragoceras	Struthio Pliomys Dolomys Canis Nyctereutes Vulpes Agriotherium Ursus Mustela Arctomeles Pliobyaena Chasmodorhethes Megantereon Homotherium Lynx Anancus Hipparion Caprinae	Borsodia Eucyon Pliocrocuta Homotherium Equus (Allohippus) Pliotragus Gazellospira Gazella Bovidae	Borsodia Miomomys Nyctereutes Canis Ursus Lutra Panponicis Pliocrocuta Homotherium Lynx Acinonyx Anancus Archidiskodon Equus (Allohippus) Stephanorhinus Elasmotherium Sus Cervus (Rusa) Eucladoceros Arvernoceos Libralces Palaeotragus Leptobos Gazellospira Gazella	



Рис. 1. Позвоночный столб *Paracamelus alutensis*, экз. Ростовского областного музея краеведения (РОМК), № Л-936; Приазовье, Ливенцовка; верхний плиоцен.

большей степени обладавшие адаптациями к существованию в открытых аридных ландшафтах, начали расселяться по Евразии во второй половине плиоцена. Местами эти верблюды сосуществовали с представителями первой, «лесостепной», волны *Paracamelus*. С наступлением плейстоценовых похолоданий представители *Paracamelus* полностью вымерли.

Аргументом некоторых исследователей в пользу существования древних верблюдов в аридных стациях является присутствие в ряде ориктоценозов остатков тушканчиков и страусов.

Действительно, в составе позднеплиоценовых фаунистических комплексов хапровского уровня, содержащих *Paracamelus alutensis*, присутствуют две формы тушканчиков – *Allactaga* sp. и *Plioscirotopoda* sp. Однако современные представители рода *Allactaga* имеют широкие экологические адаптации и обычно не являются типичными формами для пустынных сообществ. Ареалы некоторых из них, например, *Allactaga major*, заходят в лесостепную зону. Находки *Plioscirotopoda* известны только с территории Причерноморья, Приазовья, Северного Казахстана и Западной Сибири (Зажигин, Лопатин, 2001; Tesakov, 2001). Это указывает на приуроченность их ареала к умеренной зоне Палеарктики.

Крупный *Struthio* был типичным обитателем открытых ландшафтов на всей территории восточной части Палеарктики и Восточной Европы с позднего миоцена до раннего плейстоцена (Бурчак-

Абрамович, 1953; Михайлов, Курочкин, 1988). Остатки этих теплолюбивых птиц часто встречаются вместе с костями верблюдов, нередко находки фрагментов скорлупы в этих местонахождениях. Для территории Средиземноморья, Закавказья и Турции характерны находки скорлупы яиц страусов с выраженной «эпиорнитойдностью» (Михайлов, Курочкин, 1988). Данный тип скорлупы, имея высокую плотность поровых структур, обладает повышенной проводимостью респираторных газов и паров воды. Это указывает на существование птиц указанной территории вне аридных условий – в отличие от азиатских форм, обладавших «струтоидным» типом скорлупы.

Морфологический анализ остатков древних верблюдов показывает, что эти животные сочетали питание в нижнем и верхнем растительных ярусах. Они обладали стройными грацильными конечностями и шеей в совокупности с удлиненной лицевой частью черепа и относительно низкоронковыми зубами. Для метаподий *Paracamelus* характерны относительно меньшая ширина кости и более высокое расхождение в стороны суставных поверхностей дистального эпифиза по сравнению с таковыми у *Camelus*. Эти признаки могут свидетельствовать об ином способе локомоции данных животных по сравнению с современными верблюдами.

Нами проводилось сравнение имеющегося в распоряжении почти полного позвоночного столба *Paracamelus alutensis*

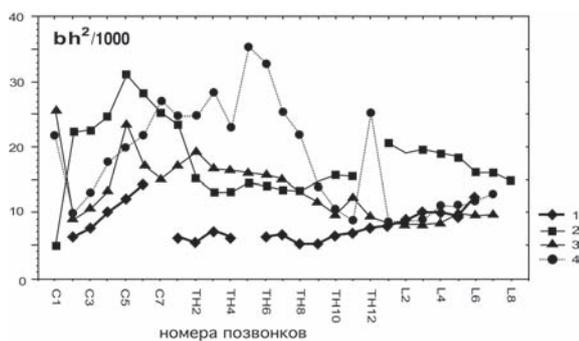


Рис. 2. Изменение момента сопротивления позвонков вертикальным силам (bh^2) вдоль позвоночного столба некоторых Camelidae (мм^3): 1 – *Paracamelus alutensis*, экз. РОМК, № Л-936; Приазовье, Ливенцовка, верхний плиоцен; 2 – *Lama glama*, экз. ЗИН, рецентный; 3 – *Camelus bactrianus*, экз. ЗИН, рецентный; 4 – *Camelus dromedarius*, экз. ЗИН, рецентный.

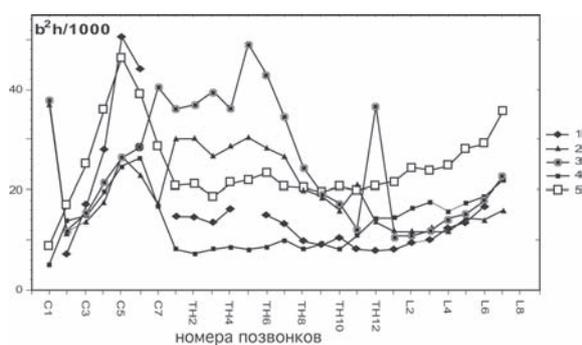


Рис. 3. Изменение момента сопротивления позвонков поперечным силам (b^2h) вдоль позвоночного столба некоторых Camelidae (мм^3): 1 – *Paracamelus alutensis*, экз. РОМК, № Л-936; Приазовье, Ливенцовка, верхний плиоцен; 2 – *Camelus dromedarius*, экз. ЗИН, рецентный; 3 – *Camelus bactrianus*, экз. ЗИН, рецентный; 4 – *Lama glama*, экз. Зоомузея МГУ, рецентный; 5 – *Lama guanicoe*, экз. Зоомузея МГУ, рецентный.

из местонахождения Ливенцовка (поздний плиоцен, Приазовье) (рис. 1) с таковыми *Camelus dromedarius*, *C. bactrianus*, *Lama glama* и *L. guanicoe* из коллекций Зоомузея МГУ и Зоологического института РАН (ЗИН). Отсутствие данных по позвоночным столбам ископаемых верблюдов не позволило провести сравнение с ними. С помощью формулы Слайпера (Slijper, 1946) нами вычислен момент сопротивления сил, действующих на сгибание позвоночника в вертикальной плоскости. Момент силы на отдельно взятый позвонок высчитывается по формуле $W=bh^2$, где b – ширина задней сочленовной поверхности тела позвонка, h – высота задней сочленовной поверхности тела позвонка (Slijper, 1946). Абсолютная величина момента сопротивления не имеет большого значения, определяясь, в основном, размерами животного. Но положение пиков на кривой указывает то место позвоночного столба, на которое действуют максимальные внешние силы. Соответственно, минимальные значения моментов сопротивления, отмечаемые на графике падением кривой, указывают на область позвоночного столба, нагрузка на который минимальна (Ламантин ..., 1986).

Рассчитанные моменты сопротивления позвоночных столбов для различных видов позволяют оценить различия в особенностях локомоции и образа жизни некоторых верблюдов. Как и у большинства современных мозолоногих, максимум момента сопротивления у *P. alutensis* достигается в конце шейного отдела. За этим довольно четко выраженным пиком у безгорбых форм и бактриана следует падение кривой. У большинства форм происходит снижение кривой момента сопротивления к концу грудного отдела. Кроме того, у горбатых верблюдов в начале грудного отдела происходит наращивание величины bh^2 . Некоторое нарастание величины bh^2 происходит в поясничном отделе у всех форм рассмотренных мозолоногих. Сглаженность пиков на кривой у *P. alutensis* из ханровских слоев по сравнению с *Camelus*, очевидно, можно объяснить уменьшением сопротивления к вентральному сгибанию в начале и в конце грудного отделов, в той же мере, как и у большинства современных мелких южноамериканских мозолоногих.

Момент сопротивления поперечным силам, действующим на позвоночник

(b²h), изменяется на протяжении позвоночника, в общем, в той же степени, как и момент сопротивления вертикальным силам. Исключение составляют первые грудные позвонки, где у всех форм наблюдается падение кривой моментов сопротивления поперечным силам. Это говорит о том, что усиление конструкции позвоночного столба идет синхронно в ширину и в высоту. Самые широкие позвонки лежат в конце шейного и поясничного отделов; наблюдается также некоторое расширение тел позвонков в середине грудного отдела позвоночника. Наиболее длинные позвонки у всех Camelidae находятся в шейном отделе. У бактриана и гуанако наблюдается резкий пик b²h на уровне эпистрофея, в то время как у остальных форм – на уровне третьего-четвертого шейных позвонков. Характер изменения моментов сопротивления по ходу позвоночного столба и, соответственно, упругость позвоночника у *P. alutensis* в общих чертах ближе к тому, что наблюдается у современных лам (рис. 2, 3). Наибольшие различия в характеристиках позвоночного столба у алютенского верблюда наблюдаются с таковыми у *Camelus dromedarius*.

Представители рода *Paracamelus*, вероятно, были типичными обитателями степных и лесостепных ландшафтов, широко представленных в Евразии начиная с конца миоцена. Косвенным подтвержде-

нием этому может быть тот факт, что типичными местообитаниями для многих представителей Camelinae Северной Америки (*Aeryscamelus*, *Hemiauchenia*, *Alforjas*, *Paleolama*, *Camelops*, *Procamelus*, *Megatylopus* и *Floridotragulines*) были открытые саванноподобные ландшафты (Honey et al., 1998).

Можно предположить, что появление рода *Camelus* связано с увеличением аридных пространств на территории Евразии. Верблюды, возможно, были вытеснены из ранее типичных для них местообитаний оказавшимися более конкурентоспособными обитателями лесостепей и степей – крупными оленями и крупными полорогими. Появление и массовое распространение этих животных происходило как раз в конце плиоцена и начале плейстоцена – время вымирания *Paracamelus* и появления крупных форм *Camelus*. Выработанные современными верблюдами приспособления к жизни в засушливых условиях (горбы, особенности пищеварения и обмена веществ, поглощение большого количества воды и в связи с этим потребность в кормах, содержащих много соли, иноходь и пр.), вероятно, появились в эволюции Camelidae относительно поздно и не были характерны для них изначально. Неприхотливость верблюдов явилась причиной распространения этих необычных животных в условиях, непригодных для других травоядных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурчак-Абрамович Н.И. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины // Тр. Естеств.-истор. музея им. Зардаби. 1953. Вып. 7. С. 1–204.
- Вангенгейм Э.А., Вислобокова И.А., Година А.Я. и др. О возрасте фауны млекопитающих из формации Карабулак реки Калмакпай (Зайсанская впадина, Западный Казахстан) // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 2. С. 38–45.
- Вангенгейм Э.А., Вислобокова И.А., Сотникова М.В. Крупные млекопитающие руссины на территории бывшего СССР // Стратигр. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 4. С. 52–66.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Палеогеографические обстановки Северо-западного Причерноморья в раннем плиоцене // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 2. С. 106–109.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Монголии. М.: Наука, 1983. 79 с.
- Девяткин Е.В. Кайнозой Внутренней Азии (стратиграфия, геохронология и корреляция). М.: Наука, 1981. 196 с.
- Дмитриева Е.Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 120 с.
- Дуброво И.А., Капелюст К.В. Каталог местонахождений третичных позвоночных СССР (Украина). М.: Наука, 1979. 160 с.

- Жегалло В.И. Гиппарионы Центральной Азии. М.: Наука, 1978. 156 с.
- Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 61–75.
- Короткевич Е.Л. Важнейшие местонахождения гиппарионовой фауны на территории УССР // Вестн. зоол. 1976. № 6. С. 65–72.
- Ламантин. Морфологические адаптации. М.: Наука, 1986. 406 с.
- Логвиненко В.Н. Верблюды (Camelidae, Tylopoda) плиоцену та еоплейстоцену України // Вестн. зоол. 2000. S. 14. С. 120–127.
- Михайлов К.Е., Курочкин Е.Н. Скорлупа яиц ископаемых Struthioniformes из Палеарктики и ее место в системе представлений об эволюции Ratitae // Тр. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1988. Вып. 34. С. 43–65.
- Bajgusheva V.S., Titov V.V., Tesakov A.S. The sequence of Plio-Pleistocene mammal faunas from the south Russian Plain (the Azov Region) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. № 2. P. 133–138.
- Eisenmann V., Mein P. Revision of the faunal list and study of hipparion (Equidae, Mammalia) of the Pliocene locality of La Gloria 4 (Spain) // Acta Zool. Cracov. 1996. V. 39. № 1. P. 121–130.
- Forsten A. A review of Central Asiatic hipparions (Perissodactyla, Equidae) // Acta Zool. Fennica. 1997. V. 205. P. 1–26.
- Gabunia L. Traits essentiels de l'évolution des faunes de mammifères néogènes de la région mer Noire-Caspéenne // Bull. Museum Nation. Histoire Natur. Paris. Ser. 4C. 1981. V. 3. № 2. P. 195–204.
- Garcés M., Krijgsman W., Agustí J. Chronology of the late Turolian deposits of the Fortuna basin (SE Spain): implications for the Messinian evolution of the eastern Betics // Earth and Planet. 1998. V. 163. P. 69–81.
- Honey J.G., Harrison J.A., Prothero D.R. et al. Camelidae // Evolution of Tertiary mammals of North America. V. 1. Cambridge Univ. Press, 1998. P. 439–462.
- Kostopoulos D.S., Sen S. Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey // Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläontol. Histor. Geol. 1999. № 39. S. 165–202.
- Made van der J., Morales J., Sen S., Aslan F. The first camel from the Upper Miocene of Turkey and the dispersal of the camels into the Old World // C.R. Paleovol. 2002. V. 1. P. 117–122.
- Nesin V.A., Nadachowski A. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // Acta Zool. Cracov. 2001. V. 44. № 2. P. 107–135.
- Pickford M., Morales J., Soria D. Fossil camels from the Upper Miocene of Europe: implications for biogeography and faunal change // Geobios. 1995. V. 28. № 5. P. 641–650.
- Slijper E.J. Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals // Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk. R. II. 1946. Bd 42. № 5. S. 1–128.
- Tesakov A.S. New data on Plio-Pleistocene jerboas of the genus Plioscirotopoda from Eastern Europe (Mammalia, Dipodidae) // Zoosyst. Ross. 2001. № 9. P. 237–244.
- Titov V.V. Paracamelus from the Late Pliocene of the Black Sea region // Advanc. Vertebr. Paleontol. «Hen to Panta». Bucharest, 2003. P. 17–24.
- Vislobokova I.A., Sotnikova M.V., Dodonov A.E. Late Miocene – Pliocene mammalian faunas of Russia and neighboring countries // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. № 2. P. 307–313.

Peculiarities of the morphology and ecology of camels of the genus *Paracamelus*

V.V. Titov

Morphological features and accompanied fauna of extinct camels suggest the different mode of life, diet and locomotion way of Mio-Pliocene *Paracamelus* in comparison with recent *Camelus*. These animals were typical inhabitants of steppe and forest-steppe landscapes, which were widespread in Eurasia. With the intensification of aridisation process representatives of the genus *Paracamelus* become extinct.