Р. КЭРРОЛЛ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Vertebrate Paleontology and Evolution

Robert L. Carroll
Redpath Museum
McGill University

W. H. Freeman and Company New York

Р. КЭРРОЛЛ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

В трех томах

2

Перевод с английского

Е. В. Володиной, А. А. Карху,
О. А. Лебедева, А. Н. Макарова

под редакцией
акад. Л. П. Татаринова

Москва «Мир» 1993

ББК 28.1
К98
УДК 56 + 596

Федеральная целевая программа книгоиздания России

Кэрролл Р.
К98 Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3-х т. Т. 2: Пер. с англ.— М.: Мир, 1993.— 283 с., ил.
ISBN 5-03-001819-0

Книга известного канадского ученого — наиболее полное и современное руководство по палеонтологии в мировой литературе. В т. 2 рассматриваются палеонтология и эволюция рептилий (продолжение), птиц и примитивных млекопитающих.

Для специалистов и студентов — палеонтологов, зоологов и геологов.

К $\frac{19004000000-048}{041(01)-93}$ подписное изд. **ББК 28.1**

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-001821-2 (русск.)
ISBN 5-03-001819-0
ISBN 0-716-71822-7 (англ.)

© 1988 by W. H. Freeman and Company
© перевод на русский язык, коллектив переводчиков, 1993

Глава 11

Примитивные диапсиды и лепидозавры

Все современные пресмыкающиеся, за исключением черепах, относятся к группировке диапсид. Предки крокодилов, ящериц, змей и гаттерии известны уже с раннего мезозоя. К вымершим диапсидам относятся динозавры, птерозавры и целый ряд менее известных форм, появляющихся в позднем карбоне (рис. 11-1).

Ранние диапсиды

Древнейший известный диапсид — *Petrolacosaurus* из верхнего пенсильвания Канзаса (Reisz, 1981) (рис. 11-2). Большинством признаков скелета она напоминает протеротирид *Hylonomus* и *Paleothyris*. Тело несколько крупнее, длина взрослого животного, не считая очень длинного хвоста, составляет примерно 20 см. Конечности пропорционально длиннее, поэтому внешне эта рептилия выглядит более изящно. По пропорциям и мелкому относительно длины тела размеру черепа *Petrolacosaurus* напоминает ранних протеротирид. Все еще сохраняются как пинеальное отверстие, так и надвисочная, заднетеменная и таблитчатая кости. Зубная система, как и у *Hylonomus*, состоит из многочисленных мелких краевых зубов, среди которых выделяются два клыка. Зубы располагаются в неглубокой борозде по краю челюсти. Вероятно, как и самые примитивные амниоты, ранние диапсиды были в основном насекомоядными, но способными охотиться на более крупную, чем протеротириды, добычу.

Как и в случае других примитивных амниот, данных о присутствии в среднем ухе системы выравнивания импедансов нет. Специальные структуры, служащие для прикрепления барабанной перепонки, отсутствуют, и парокципитальные отростки прирастают к щеке не плотно.

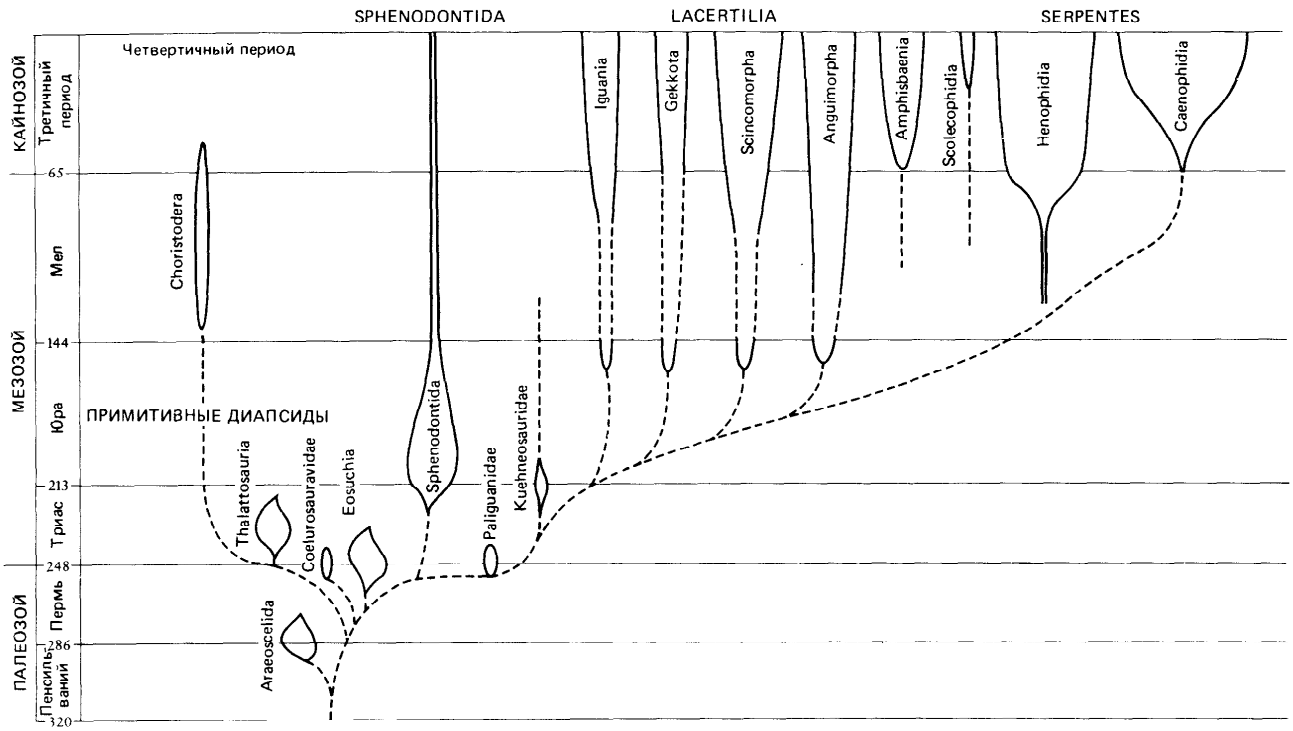


Рис. 11-1. Филогения примитивных диапсид и лепидозавров. Данные по ящерицам в основном из Estes, 1983, по змеям — из Rage, 1984

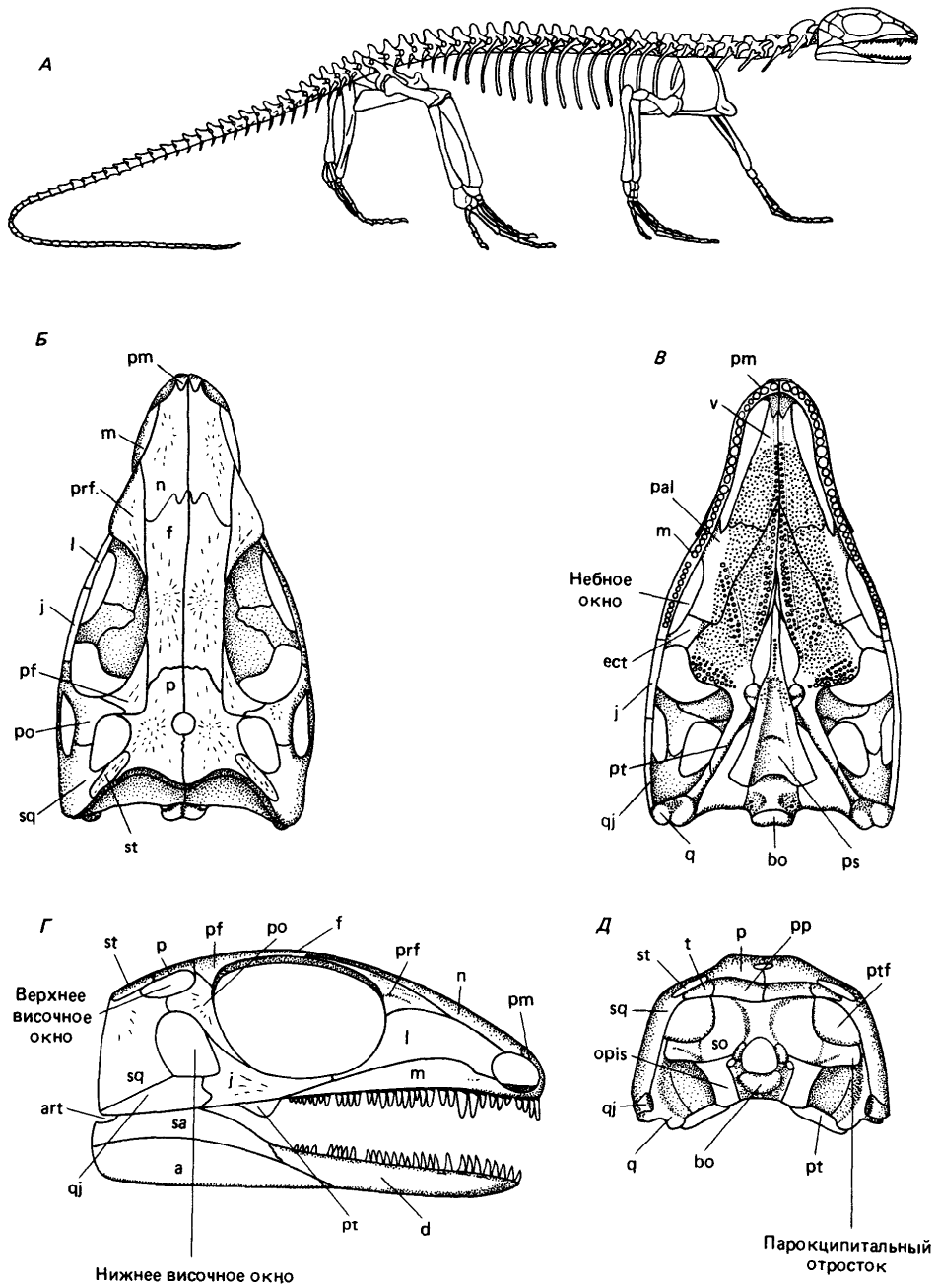


Рис. 11-2. Древнейший и самый примитивный из известных диапсид — *Petrolacosaurus* из верхнего карбона Канзаса. *А*. Скелет, длина без хвоста около 20 см. Череп, вид: *Б* — сверху; *В* — с неба; *Г* — сбоку; *Д* — сзади. Примерно × 2/3. Сокращения см. рис. 8-3 (Reisz, 1981)

Для *Petrolacosaurus* характерно наличие верхнего и нижнего височных окон, окруженных дермальными костями, прикрывающими челюстные мышцы. Заглазничная и чешуйчатая кости образуют между этими отверстиями узкую дугу, а нижняя дуга сформирована скуловой и квадратноскуловой костями. От своих анапсидных предков этот род отличается также относительно крупными отверстиями в небе, называемыми подглазничными, или небными, окнами; они располагаются, как и у большинства более поздних диапсид, между эктоптеригоидом, небной и верхнечелюстной костями. Исходя из формы адукторной камеры и сравнения с современными диапсидами тип строения челюстной мускулатуры

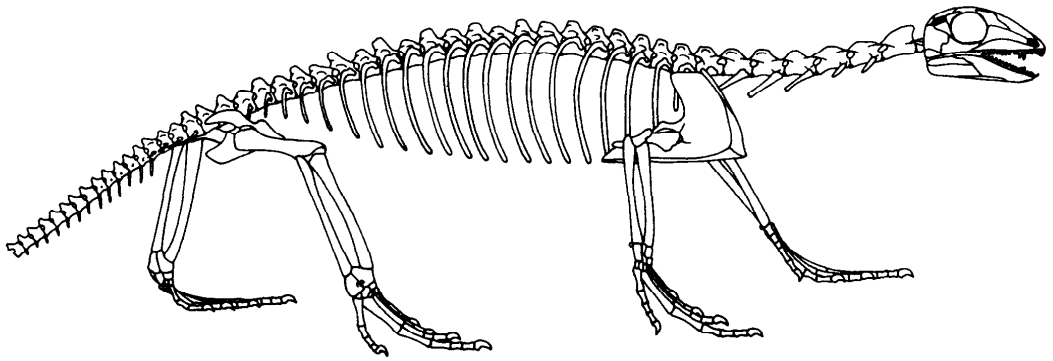


Рис. 11-3. Скелет Araeoscelis из нижней перми. Долгое время полагали, что эта форма лишь отдаленно родственна диапсидам в связи с отсутствием нижнего височного отверстия. Большое сходство в строении посткраниального скелета с *Petrolacosaurus* (см. рис. 11-2) предполагает, что у этих двух родов были близкие предки. Нижнее височное отверстие могло закрыться вторично для укрепления черепа в связи с появлением более мощной зубной системы (Reisz, Berman, Scott, 1984)

в связи с развитием височных отверстий, по-видимому, не претерпел существенных изменений. Возможно, они сформировались для более эффективного распределения нагрузок, создаваемых челюстями, при уменьшении веса черепа.

У *Petrolacosaurus* всего 25 предкрестцовых позвонков, но плечевой пояс сдвинут назад таким образом, что шесть из них можно считать шейными. Каждый из них удлинен, поэтому шея по сравнению с другими примитивными рептилиями очень длинная. Строение конечностей и их поясов в основном такое же, как и у проторотирид, причем кости запястья и предплюсны расположены по той же схеме, но обладают иными пропорциями. Длина шага, по-видимому, увеличилась за счет удлинения дистальных элементов конечности, но механика ее движения, похоже, не отличалась от типичной для проторотирид.

Самый близкий из известных сородичей *Petrolacosaurus* — нижнепермский *Araeoscelis* (рис. 11-3). Пропорциями тела и посткраниальным скелетом он напоминает этот верхнепенсильванский род, но череп отличается отсутствием нижнего височного окна, а также меньшим количеством несколько вздутых щечных зубов. Возможно, наличие только верхнего височного окна — примитивный признак, указывающий на то, что в этой группе оно развилось первым, хотя более вероятна вторичная утрата нижнего окна у *Araeoscelis* для укрепления черепа, необходимого при более мощном укусе, обусловленном вздутыми зубами. Задний край скуловой кости раздвоен, как и у *Petrolacosaurus*, у которого она образует переднюю и нижнюю границы нижнего височного отверстия.

Хотя большинство признаков скелета *Petrolacosaurus* и *Araeoscelis* примитивны по сравнению с более поздними диапсидами, сильное удлинение шеи и дистальных элементов конечностей, а также детали строения их позвоночника являются специализациями, позволяющими рассматривать эти роды как монофилетический отряд Araeoscelida, который можно считать сестринской группой всех более поздних диапсид.

Ископаемых данных, позволяющих реконструировать эволюцию диапсид в середине перми, нет. К верхней перми и нижнему триасу эта группа радиировала на ряд самостоятельных линий, между которыми трудно установить родственные связи.

Начиная с перми большинство диапсид можно отнести к двум крупным инфраклассам — Archosauromorpha и Lepidosauromorpha. Архозавроморфы объединяют современных крокодилов, ископаемых динозавров и птерозавров, а также ряд позднепермских и триасовых семейств. К лепидозавроморфам относятся гаттерия (*Sphenodon*), ящерицы, змеи и их вымершие предки, а также две основные группы водных рептилий. Инфраклассы определяются по наборам общих для их представителей производных признаков.

Две высокоспециализированные группы из верхней перми и триаса не входят в состав ни одного из них, а явно соответствуют предшествовавшей радиации более примитивных диапсид. Установить их точное систематическое положение пока невозможно.

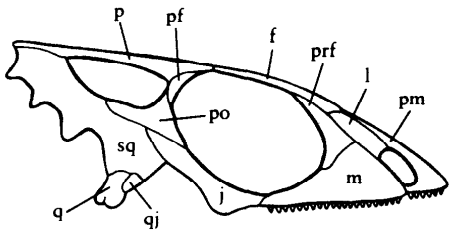


Рис. 11-4. Череп специализированного диапсида *Coelurosauravus* из верхней перми Мадагаскара, × 2. Нижняя височная дуга утрачена, задний край чешуйчатой кости с широкими «фестонами». Обозначения см. рис. 8-3 (Evans, 1982. С разрешения "The Zoological Journal of The Linnean Society". Copyright 1982 by The Linnean Society of London)

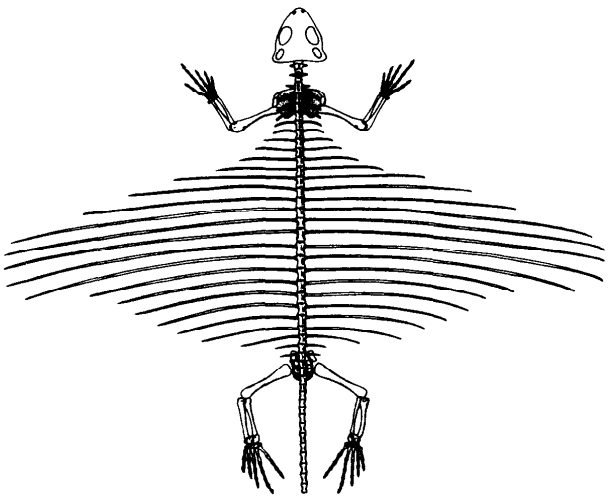


Рис. 11-5. Скелет *Coelurosauravus* из верхней перми Мадагаскара. Возможно, на сильно удлиненные ребра была натянута перепонка для планирования, как у современной ящерицы *Draco*. Размах «крыльев» приблизительно 30 см (Carroll, 1978)

Coelurosauravidae — самые специализированные среди примитивных диапсид (рис. 11-4 и 11-5). К этому семейству относятся два или три верхнепермских рода, сильно удлиненные ребра которых предположительно соединялись кожей с образованием позволяющей планировать плоскости, очень близкой к таковой у современной ящерицы летучий дракон (*Draco*) (Carroll, 1978; Evans, 1982). Сильно преобразован и череп; край чешуйчатой кости выемчатый, нижней височной дуги нет. Целурозавравиды известны с Мадагаскара, из Германии и Великобритании.

элемент локомоции — боковые волнообразные изгибания позвоночного столба, наиболее выраженные у змей. У архозавроморф эти изгибания слабые и у некоторых форм исчезли вовсе, а конечности больше смещены непосредственно под туловище. Такое их положение максимально выражено у динозавров и птерозавров, у которых задние конечности движутся в парасагиттальной плоскости. Начальные стадии этих тенденций заметны уже у позднепермских форм, демонстрирующих различные направления специализации скелета конечностей и их поясов.

Ранние лепидозавроморфы четче всего отличаются от примитивных диапсид и архозавроморф развитием крупной грудины (sternum). Кость с таким названием есть у некоторых архозавров, птиц и млекопитающих, но это, безусловно, не гомологичная структура, поскольку у общего предка данных групп ее не было [1], а внутри каждой из них ее строение и функция совершенно не такие, как у других. Форма грудины у верхнепермских лепидозавроморф очень похожа на таковую у примитивных современных ящериц и гаттерии (рис. 11-7). Недавно (Jenkins, Goslow, 1983) ее функция у ящериц была описана на основе рентгеновских киносъемок и электромиографии (рис. 11-8). При сильном отведении передней конечности назад грудина не дает смещаться в том же направлении скапулокоракоиду. Более того, коракоиды могут вращаться в горизонтальной плоскости вдоль переднего края грудины, что увеличивает дугу движения передней конечности примерно на 35°. Это очень важно для увеличения длины шага. Движение плечевого пояса и передней конечности у ранних лепидозавров связано с боковыми изгибаниями туловища, составляющими важный элемент локомоции

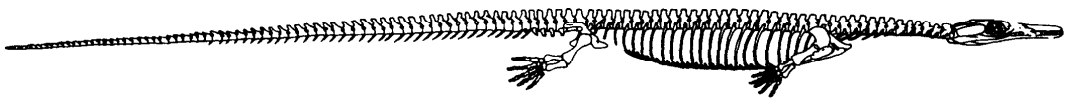


Рис. 11-6. Примитивный водный диапсид *Askeptosaurus* из среднего триаса Швейцарии. Длина приблизительно 2 м (Kuhn-Schnyder, 1974)

Лучше всего известный представитель морского отряда Thalattosauria из триаса Швейцарии и запада Северной Америки — *Askeptosaurus* (рис. 11-6). Его шея и туловище, как и во многих других водных группах, сильно удлинены, а ноздри на длинном рыле смещены далеко назад. Конечности короткие, но не преобразованные в плавники.

Признаки продвинутых диапсид

Архозавроморф можно отличить от лепидозавроморф по постановке конечностей и типу локомоции. У последних конечности широко расставлены в стороны и раздвигаются медиолатерально, что характерно для примитивных четвероногих. Важный

примитивных четвероногих. В кисти и запястье лепидозавроморф сохраняются основные признаки более древних диапсид. Предплюсна первоначально также

[1] Эти утверждения слишком категоричны. Грудина могла присутствовать в хрящевом состоянии и у тех ископаемых рептилий, а возможно, и амфибий, у которых она не известна. Среди соврменных тетрапод грудина отсутствует преимущественно лишь у безногих форм (червяги, змеи и некоторые змеевидные ящерицы), у единичных бесхвостых амфибий и у черепах. Она развивается на вентральной поверхности тела из парной хрящевой закладки, прилегающей к заднему краю плечевого пояса. Ее связь с ребрами, характерная для амниот, устанавливается вторично.— *Прим. ред.*

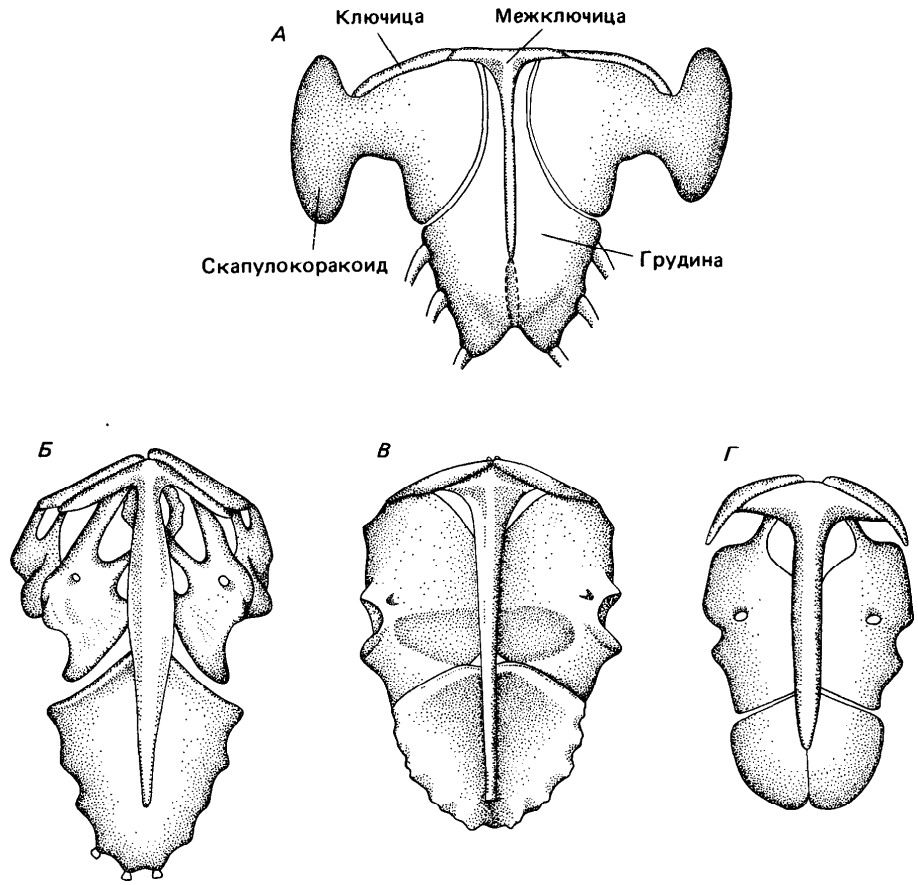


Рис. 11-7. Грудины лепидозавров: *А* — *Sphenodon*; *Б* — современная игуана; *В* — верхнепермская эозухия; *Г* — верхнепермская ящерица *Saurosternon*

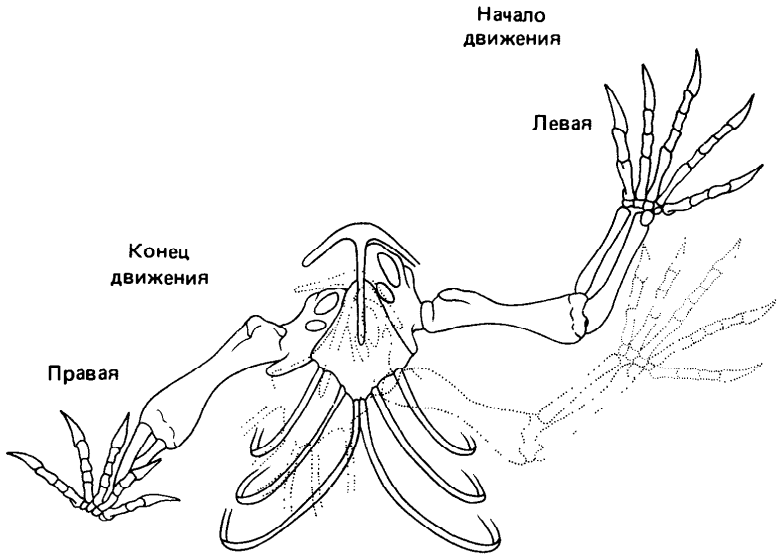


Рис. 11-8. Результат подвижного сочленения между коракоидами и грудиной у варана, выявленный с помощью киносъемки в рентгеновских лучах. Коракогрудинный сустав и конечности изображены снизу; правая передняя конечность находится в положении, типичном для конца отталкивания, а левая — для его начала. Смещение в коракогрудинном суставе выдвигает туловище вперед по отношению к гленоидной впадине, одновременно располагая противоположное плечо перед плечом конечности, совершающей отталкивание от земли (сплошные линии). Если коракогрудинный сустав фиксирован (пунктир), при той же самой амплитуде движения конечностей шаг короче (Jenkins, Goslow, 1983)

устроена, как у примитивных диапсид, в отличие от ее ранних изменений у архозавров, связанных с более вертикальной постановкой конечностей (см. гл. 13).

Eosuchia

Филогенетическое положение эозухий является решающим для понимания эволюции диапсид. Ромер (Romer, 1966) относит их к лепидозаврам, но включает в их состав ряд групп, которые теперь считаются родственными архозаврам. Другие авторы расширяли рамки отряда Eosuchia, причисляя к нему наиболее примитивных диапсид. Как и в случае лептолепид среди ранних костистых рыб, многие роды, некогда относимые к эозухиям, сейчас можно считать примитивными представителями нескольких более продвинутых групп.

Название «эозухии» было впервые использовано Брумом (Broom, 1914) применительно к роду *Youngina* из верхней перми Южной Африки. Хотя предплюсна и стопа этого животного примитивны, у него есть грудина и короткие поперечные отростки позвонков, говорящие о родстве с лепидозавроморфами. *Youngina* и близкородственные ей роды (Younginoidea) по большинству признаков скелета соответствуют почти идеальным предкам более специализированных групп лепидозавров, в том числе современных чешуйчатых (ящериц и змей) и гаттерии.

Череп *Youngina* (рис. 11-9) относится к тому же исходному типу, что и у *Petrolacosaurus*, но края височных отверстий толще, а латеральный край теменной кости разрастается вентрально медиальнее аддукторной камеры; возможно, к нему крепились какие-то челюстные мышцы. Как у *Petrolacosaurus* и других карбоновых амниот, вырезки на заднем крае квадратной кости нет, а стремя все еще массивное. Между парокципитальным отростком и щекой остается зазор.

Детали посткраниального скелета *Youngina* известны плохо, однако он полностью описан у родственного рода *Thadeosaurus* (рис. 11-10). У этого рода и всех остальных ранних лепидозавроморф шея

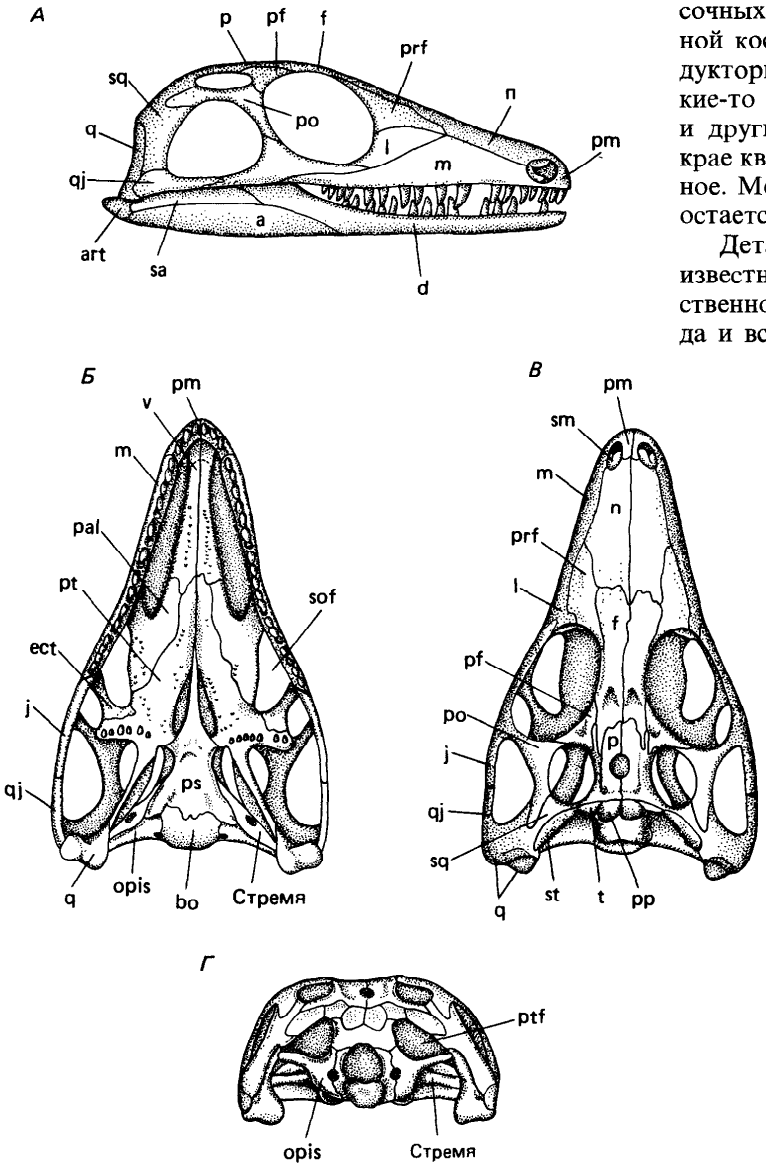


Рис. 11-9. Череп характерной эозухии *Youngina* из верхней перми Южной Африки: *А* — сбоку; *Б* — с неба; *В* — сверху; *Г* — сзади. Квадратная кость видна сбоку, но выемки для крепления барабанной перепонки на ней нет. Стремя массивное и ориентировано косо к поверхности черепа. Данных о том, что оно было частью механизма выравнивания импедансов, на этой стадии эволюции диапсид нет. Приблизительно в натуральную величину. Сокращения см. рис. 8-3, а также: sof — подглазничное окно (fenestra suborbitalis) (Carroll, 1981)

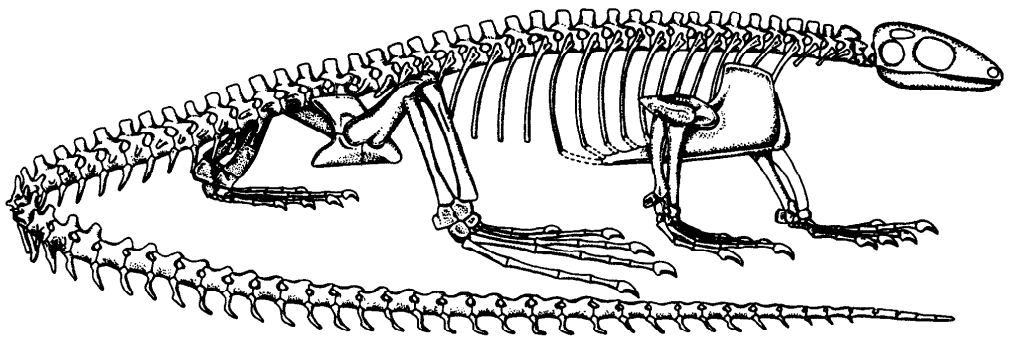


Рис. 11-10. *Thadeosaurus* — эозухия из верхней перми Мадагаскара, по строению скелета почти идеально подходящая на роль предка современных лепидозавров. Длина скелета без хвоста примерно 20 см (Currie, Carroll, 1984)

и дистальные элементы конечностей гораздо короче, чем у *Petrolacosaurus*. Тем не менее, за исключением этих особенностей, большинство признаков их скелета можно вывести непосредственно из строения *Petrolacosaurus*. У *Thadeosaurus* пять шейных позвонков; их тела вогнуты с обеих сторон (такое состояние называется **амфицельным**); гипоцентры присутствуют вдоль всего туловища и в двух или трех закрестцовых сегментах. Поперечные отростки, к которым крепятся ребра в туловищном отделе, очень короткие (резкое отличие от многих ранних архозавроморф). В противоположность примитивным диапсидам хвостовые ребра прирастают к телам позвонков и направлены прямо вбок. Во многих группах позднепермских амниот этот признак развился независимо.

Скапулокоракоид у взрослых форм выглядит единой структурой без следов швов. Однако у более молодых особей видно, что он образуется из двух центров окостенения, причем коракоидный элемент всего один. По-видимому, он занимает то же положение, что и оба коракоида у примитивных амниот. Передний край скапулокоракоида тонкий, но образует непрерывную дугу. Клейтрум, утраченный продвинутыми лепидозаврами, у юнгиноидов сохраняется. Супинаторный отросток плечевой кости удлинился дистально, заключив радиальный нерв и кровеносные сосуды в эктэпикондилярное отверстие.

Единственным признаком скелета, по-видимому исключающим юнгиноидов из числа предков позднейших лепидозавроморф, является строение запястья. Как у примитивных диапсид, так и у продвину-

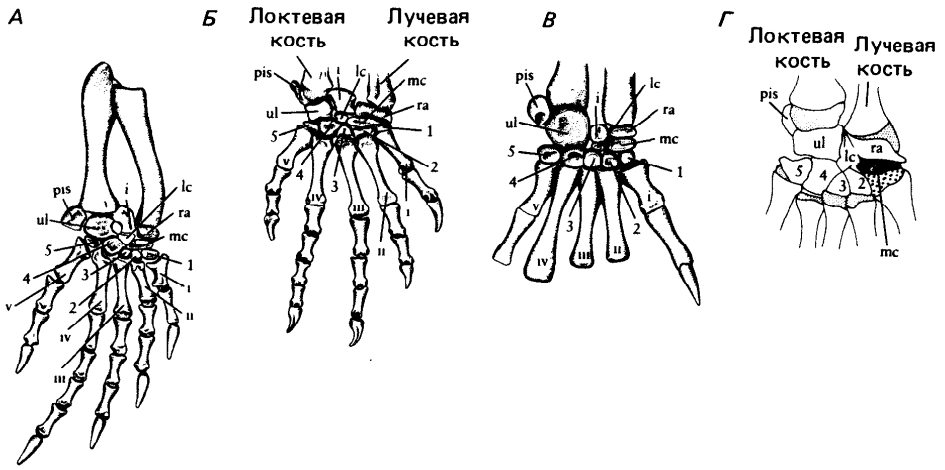


Рис. 11-11. Типы запястья у лепидозавров. *А*. Эозухия *Thadeosaurus* (Carroll, 1981). *Б*. *Sphenodon*. *В*. Пермотриасовая ящерица *Saurosternon* (Carroll, 1977). Современная игуана (Carroll, 1977). В отличие от архозавроморф у лепидозавроморф сохраняется большинство элементов примитивного запястья диапсид, включая и гороховидную кость. Специализация эозухий заключается в контакте медиальной централии и четвертой дистальной карпалии, который может отделять латеральную централию от третьей дистальной карпалии. У клинозубых и ящериц сохраняется более примитивный тип строения. Ящерицы продвинутее клинозубых в том, что крупный у эозухий интермедиум у них редуцируется или исчезает. У современных ящериц важную роль в образовании запястья играют эпифизы (обозначены точками). Кость, которую ранее считали первой дистальной карпалией (обозначена кружками), на самом деле может быть крупным эпифизным элементом. Сокращения: i — интермедиум, lc — латеральная централия (centrale laterale), mc — медиальная централия (centrale mediale), pis — гороховидная косточка, ul — ulnare, ra — radiale, 1—5 — дистальные карпалии, I—V — метакарпалии

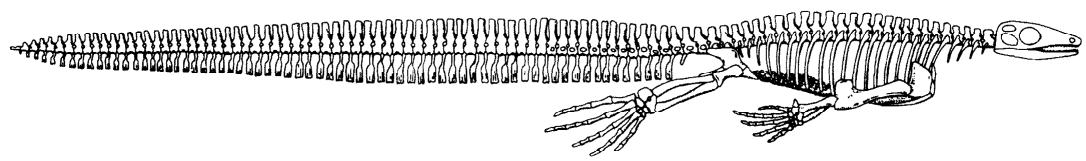


Рис. 11-12. *Hovasaurus* — водная эозухия из верхней перми Мадагаскара. Длина примерно 50 см. У большинства экземпляров этого рода в брюшной полости обнаружены мелкие камешки, возможно служившие балластом (Currie, 1981)

тых лепидозавров латеральная централия контактирует с четвертой дистальной карпалией. У юнгиноидов до этой карпалии доходит медиальная централия, отделяющая ее от латеральной централии (рис. 11-11). Такая специализация позволяет считать юнгиноидов монофилетической группой, которой и можно ограничить рамки Eosuchia.

Сюда относятся не только наземные роды *Youngina* и *Thadeosaurus*, но и водные формы. *Tangasaurus* и *Hovasaurus* из поздней перми Мадагаскара и Восточной Африки большинством признаков скелета напоминают других эозухий, однако их хвост очень длинный и веслоподобный (рис. 11-12). Показано (Currie, 1981), что у большинства экземпляров *Hovasaurus* в районе брюшной полости находилось множество мелких камешков, которые, как предполагается, служили балластом, облегчающим ныряние или питание под водой.

Gephyrosaurus и Champsosauridae

Кроме эозухий от основания ствола лепидозавроморф дивергировало несколько других групп. Среди них, безусловно, ящерицы и клинозубые с хорошо развитой грудиной, а также группа высокоспециализированных мезозойских водных рептилий, о которых будет рассказано в следующей главе. По-видимому, нижнеюрский род *Gephyrosaurus* — довольно консервативное производное этого же ствола. Он сохраняет план строения тела юнгиноидов, но некоторыми признаками черепа напоминает ящериц и клинозубых (Evans, 1981).

Champsosaurus и *Simoedosaurus* из мела и палеогена многими примитивными признаками напоминают эозухий, но специализированы в направлении «крокодилоподобного» водного образа жизни (рис. 11-13 и 11-14). Их височные дуги сильно раздвинуты латерально, чтобы обеспечить пространство для массивной челюстной мускулатуры. Рыло удлинено, конечности плохо окостеневшие, а ребра, как и у мезозавров, пахиостозные. Грудины у этих животных нет; функциональное значение этой структуры, по-видимому, утрачивалось, если они плавали наподобие современных крокодилов и морских игуанид с помощью боковых волнообразных изгибов туловища и хвоста, прижав передние конечности к бокам тела. Представители этой группы недавно переописаны (Erickson, 1972; Sigogneau-Russell, 1979). Ископаемых форм, связывающих продвинутых хампсозавров с пермскими диапсидами, неизвестно, поэтому их систематическое положение остается неясным [1].

Lepidosauria

Ящерицы, змеи и гаттерия образуют в составе лепидозавроморф надотряд Lepidosauria. Лепидозавры — самая разнообразная группа современных пресмыкающихся, к которой относится почти 6000 видов ящериц и змей [2]. Последние появляются толь-

[1] За последние 20 лет важные находки примитивных хампсозавров сделаны в нижнем мелу Центральной Азии, из которых замечательна великолепной сохранностью черепа монгольская *Tchoiria*, отличающаяся от верхнемеловых хампсозавров особенно наличием шагрени из множества мелких зубчиков, развитых на костях неба (Ефимов, 1979). К хампсозаврам принадлежит также *Cteniogenys*, известный по фрагментарным остаткам из средней и верхней юры Западной Европы и Северной Америки (Evans, 1989). Необходимо отметить, что многие авторы относят хампсозавров не к лепидозавроморфам, как это делает Кэрролл, а к архозавроморфам (Currie, 1981; Gauthier, Kluge, Rowe, 1988; Evans, 1988). — *Прим. ред.*

[2] Известно до 7000 видов современных ящериц и змей. — *Прим. ред.*

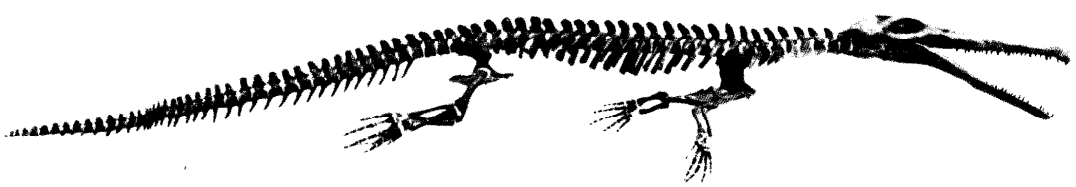


Рис. 11-13. Скелет *Champsosaurus* из верхнего мела западной части Северной Америки. Это водное животное, похожее на современного крокодила пропорциями и размерами тела, возможно, произошло от древних лепидозавроморф. Фотографию любезно предоставил Bruce Erickson

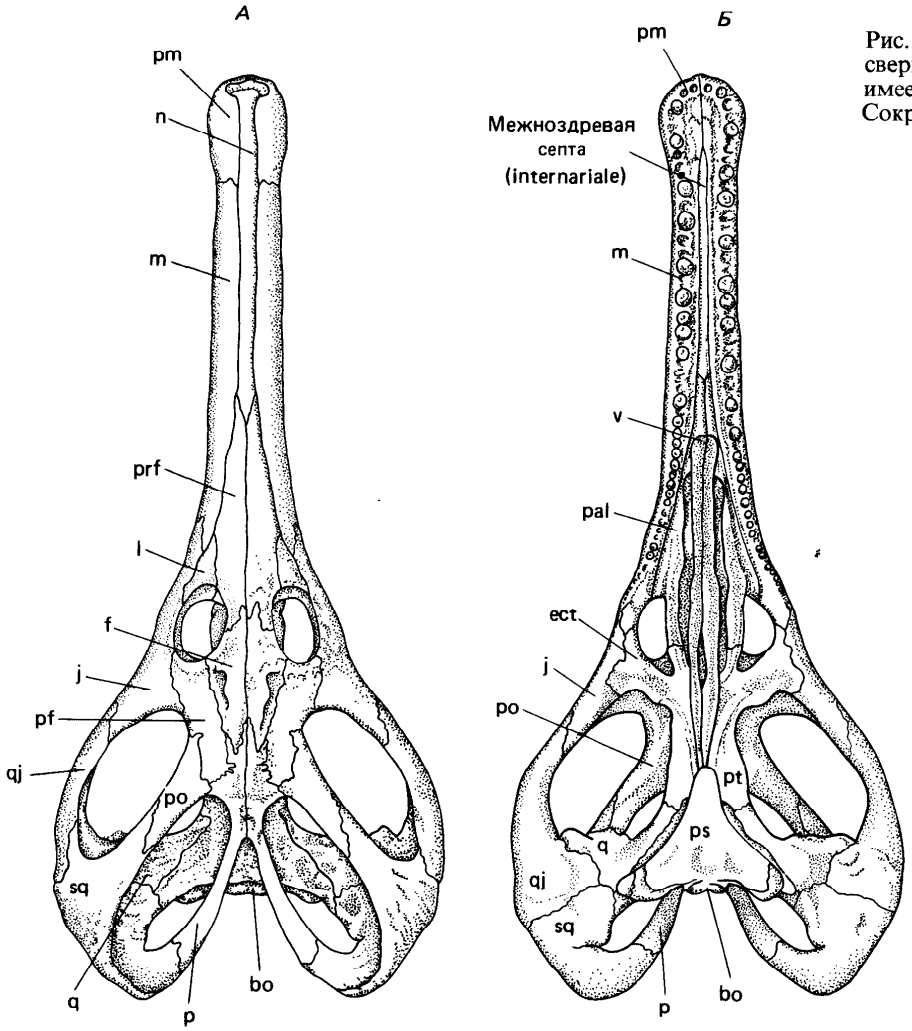


Рис. 11-14. Череп *Champsosaurus*. Вид: *А* — сверху, *Б* — с неба. Ноздри терминальные, имеется обширное вторичное небо. Сокращения см. рис. 8-3 (Erickson, 1972)

ко в мелу, но ящерицы — одни из древнейших продвинутых рептилий, зафиксированных в палеонтологической летописи; их остатки известны уже из верхней перми. К клинозубым (Sphenodontidae) относится всего один вид, но их история начинается в триасе, а радиация этих животных датируется серединой мезозоя.

Возможно, предки ящериц и клинозубых были очень близки. На протяжении всей истории их существования в состав этих групп входили главным образом мелкие сухопутные животные со сходным в основных чертах строением скелета. Один из наиболее важных общих признаков, отличающих их от эозухий и всех остальных рептилий,— наличие эпифизов — отдельных центров окостенения, образующих суставные поверхности костей конечностей. Как и у млекопитающих, рост заканчивается, когда хрящевая пластинка, отделяющая концы длинных костей от эпифизов, полностью окостеневает. Эпифизы ящериц и клинозубых облегчают развитие в конечностях более эффективных сочленений.

По сравнению с юнгиноидами ящерицы и клинозубые более продвинуты и в том, что парокципитальный отросток у них прочно срастается с квадратной костью, а стремя тонкое, палочковидное. У большинства ящериц оно используется в системе выравнивания импедансов, позволяющей воспринимать высокочастотные звуковые колебания воздушной среды (Wever, 1978). У современной гаттерии (*Sphenodon*) стремя примерно такое же, как у ящериц, но барабанная перепонка и полость среднего уха отсутствуют [1]. Если это не рудимент существовавшей когда-то системы выравнивания импедансов, объяс-

[1] Стремя у гаттерии сохраняет некоторые эмбриональные особенности; в частности, остается хрящевым и непосредственно слитым с рожками гиоида. Барабанная перепонка частично замещена фиброзной тканью. Возможно, все это указывает на вторичную редукцию среднего уха.— *Прим. ред.*

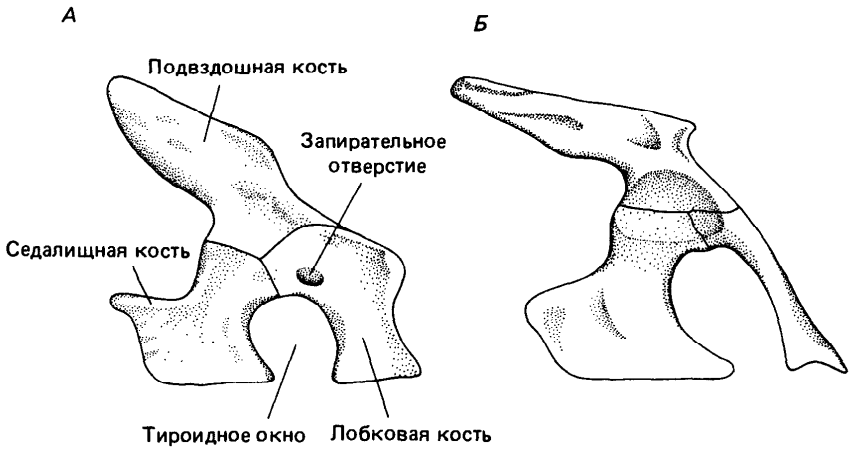


Рис. 11-15. Таз лепидозавров. *А*. Верхнетриасовое клинозубое *Planocephalosaurus* (Fraser, Walkder, 1984). *Б. Iguana*. И у клинозубых, и у современных ящериц вентрально между лобковой и седалищной костями находится крупное тироидное окно. Оно было у общего предка двух этих групп или возникло независимо уже после их разделения. Тироидное окно возникает и в некоторых других группах диапсид

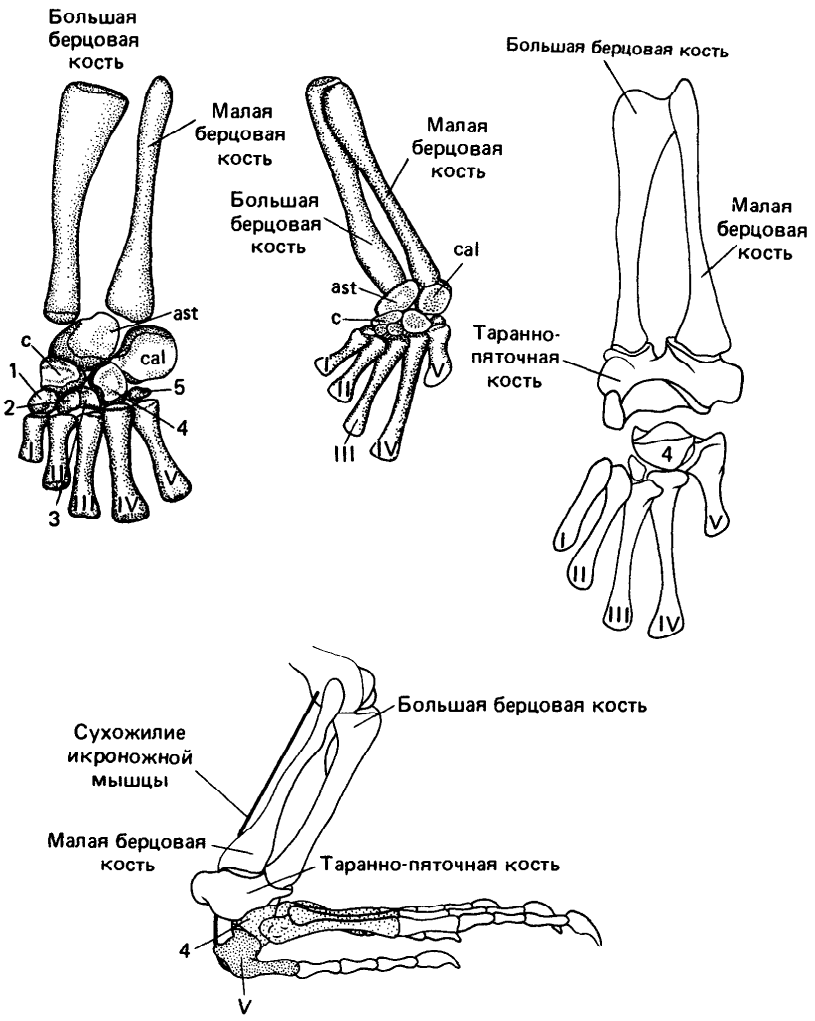


Рис. 11-16. Предплюсна лепидозавров. *А*. Дистальная часть задней конечности примитивного диапсида *Galesphyrus* (Carroll, 1977). *Б*. Пермотриасовая ящерица *Saurosternon* (Carroll, 1977). *В*. Современная ящерица *Varanus*; проксимальные и дистальные тарсалии раздвинуты, чтобы были видны их сочленовные поверхности (Robinson, 1975). *Г*. Дистальная часть конечности *Varanus* (латеральный вид); показано положение икроножной мышцы (Robinson, 1975). У *Saurosternon* централия плотно примыкает к таранной кости, а линия сгибания стопы проходит между медиальными и дистальными тарсалиями. Пятая метатарсалия гораздо короче, чем у примитивных диапсид и, возможно, служила рычагом для вентрального сгибания стопы. У *Varanus* пяточная, таранная и центральная кости срослись в единый элемент. Сгибание стопы ограничивается сложной суставной поверхностью между четвертой дистальной тарсалией и таранно-пяточной костью. Икроножная мышца прикрепляется к бугоркам на вентральной поверхности пятой метатарсалии (густая точка), которая проксимально согнута под острым углом, т. е. «крючковидная». Другие элементы плюсны (редкая точка) движутся как единая структура. Сокращения: ast — таранная кость (astragalus), c — центральная кость (centrale), cal — пяточная кость (calcaneum), 1—5 — дистальные элементы предплюсны (tarsalia distalia), I—V — элементы плюсны (metatarsalia)

нить происхождение такого элемента затруднительно. Утрата гаттерией барабанной перепонки и полости среднего уха может быть, как и у многих роющих ящериц, специализацией. У вымерших клинозубых стремя сходное, а к квадратной кости, возможно, прикреплялась барабанная перепонка, но сама по себе форма этой кости не позволяет уверенно судить о ее присутствии или отсутствии. Исходя из строения стремени, можно предполагать, что в отличие от примитивных лепидозавроморф у общего предка ящериц и клинозубых было среднее ухо с системой выравнивания импедансов.

Другие прогрессивные признаки для большинства ящериц и клинозубых являются общими, но у древних ящериц развиты не полностью. Возможно, они сформировались в двух этих группах параллельно.

У продвинутых ящериц и клинозубых между лобковой и седалищной костями развито крупное отверстие — тироидное окно (рис. 11-15). У архозавров и черепах происходило независимое образование в тазе сходных отверстий. У большинства ящериц и гаттерии передние хвостовые позвонки специализированы для облегчения автотомии хвоста.

У продвинутых ящериц и клинозубых сходно также строение предплюсны и стопы. Проксимальные тарсалии, включая пяточную, таранную и центральную кости, срастаются в единый блок — таранно-пяточную кость (astragalocalcaneum), прочно соединенную с большой и малой берцовыми костями (рис. 11-16). Между этим проксимальным элементом и более дистальными тесно связанными друг с другом костями стопы находится простой шарнирный сустав. В результате сокращения икроножной мышцы (m. gastrocnemius), прикрепленной сухожилием к бугоркам на вентральной поверхности пятой метатарсалии, может происходить сильное вентральное сгибание стопы. Пятая метатарсалия (изогнутой или крючковидной формы для сочленения с четвертой дистальной тарсалией) служит рычагом, увеличивающим эффективность действия этого мускула. Шарнирный сустав между проксимальными и дистальными тарсалиями развит уже у ранних ящериц, но проксимальные элементы у них друг с другом не срастаются, пятая метатарсалия короткая, отходит в сторону от остальных, но не крючковидная.

Согласно Робинсон (Robinson, 1973), начало дивергенции между предками ящериц и клинозубых могло быть связано с различными способами питания. У последних (рис. 11-17) аддукторная камера относительно крупнее, чем у примитивных эозухий, что указывает на пропорционально бо́льшую массу приводящей челюстной мускулатуры и более сильный, хотя и менее быстрый, укус. Зубная система специализированная, с относительно немногими зубами, приросшими к краю челюсти (**акродонтное** строение). Они не замещаются, а добавляются в задней части последней по мере ее роста. У ранних ящериц аддукторная полость, напротив, относительно короче, чем у эозухий, что предполагает менее сильный, но более быстрый укус (см. рис. 11-22). Хотя у некоторых прогрессивных ящериц и развилась акродонтная зубная система, у большинства зубы прикреплены к челюстям рыхло, что облегчает их быстрое замещение. Возможно, различия в движении челюстей связаны с разницей в пищевом рационе. У современного клинозубого — гаттерии — он очень разнообразен, эта рептилия может даже откусывать головы птенцов. Большинство ящериц в основном насекомоядные.

Квадратная кость у клинозубых неподвижная, как и у юнгиноидовых эозухий, что связано с выработкой сильного укуса. Важнейший признак ящериц, заметный уже у их древнейших форм,— развитие подвижной квадратной кости.

Sphenodontidae

Челюсти, похожие наличием акродонтных зубов на челюсти современных клинозубых, известны из нижнего триаса (Malan, 1963). К сожалению, характерных черт, позволяющих уверенно приписывать их этой группе, недостаточно. Полные скелеты животных, безусловно родственных современной гаттерии (*Sphenodon*), датируются верхним триасом Европы (рис. 11-18). Строение их зубной системы, очертания крыши черепа и пропорции конечностей весьма разнообразны. У *Glevosaurus* верхние и нижние зубы треугольные и входят друг между другом, когда челюсти смыкаются. Для этого требуется точный прикус, что возможно только при жестком креплении квадратной кости (Robinson, 1973). У большинства ранних сфенодонтид наблюдаются приспособления для латерального распространения аддукторной челюстной мускулатуры, чтобы ее поверхностная часть могла прикрепляться к наружной стороне нижней челюсти. У *Glevosaurus* и *Planocephalosaurus* (Fraser, 1982) это обеспечивается размыканием нижней височной дуги, а у *Brachyrhinodon* и *Polysphenodon* (Carroll, 1985) — ее выгибанием вбок, что характерно и для гаттерии. У верхнеюрского рода *Sapheosaurus*, относимого некоторыми авторами к самостоятельному семейству, зубы полностью утрачены.

Клинозубые сохраняют разнообразие в течение всего раннего мезозоя, и их остатки обычны для верхней юры Европы (Farbre, 1981). Некоторые формы известны из мела, но в кайнозое ископаемых остатков группы не обнаружено. Это может отражать общий ее упадок, в то время как ящерицы начи-

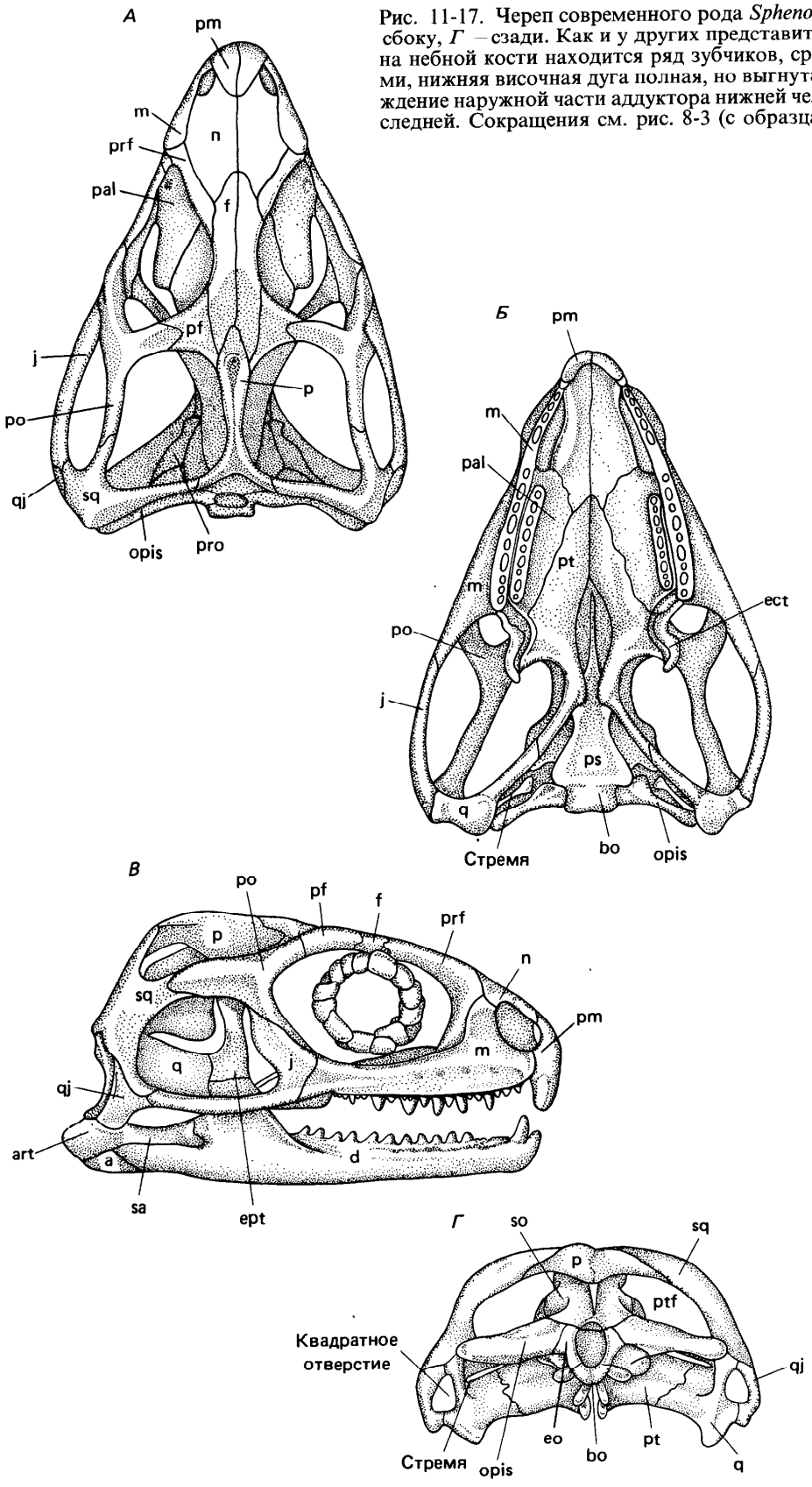


Рис. 11-17. Череп современного рода *Sphenodon*. Вид: *А* — сверху, *Б* — с неба, *В* — сбоку, *Г* — сзади. Как и у других представителей клинозубых, зубы акродонтные, на небной кости находится ряд зубчиков, сравнимых по размеру с максиллярными, нижняя височная дуга полная, но выгнута вбок, что делает возможным прохождение наружной части аддуктора нижней челюсти к латеральной поверхности последней. Сокращения см. рис. 8-3 (с образца в коллекции Музея Редпат)

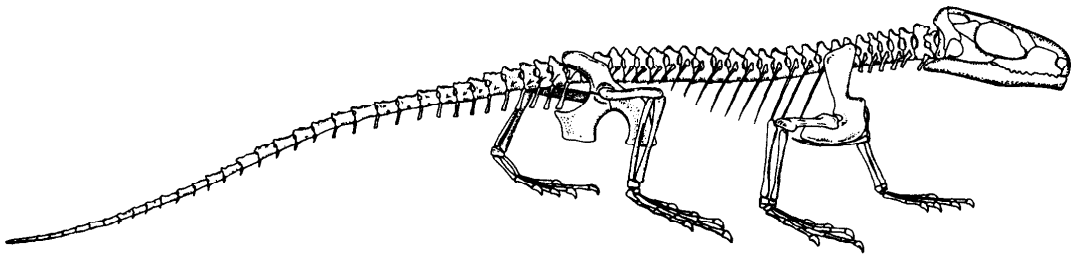


Рис. 11-18. Клинозубое *Planocephalosaurus* из верхнего триаса Европы. Нижняя височная дуга неполная, небный зубной ряд проходит под углом к максиллярному. Остальными особенностями скелета этот род похож на гаттерию (Fraser, Walkden, 1984)

ная с поздней юры становятся все более обычными и разнообразными.

Ныне клинозубые представлены всего лишь одним видом гаттерии (*Sphenodon*), обитающим на мелких островах у побережья Новой Зеландии. Своим посткраниальным скелетом он слабо отличается от хорошо известных верхнеюрских родов, но особенность его черепа — в наличии ряда крупных зубов на небной кости, параллельного верхнечелюстному, в то время как у триасовых и юрских родов его ориентация более примитивная, косая. В отличие от чередующегося ножницевидного смыкания зубов, как у *Glevosaurus*, нижняя челюсть гаттерии после закрывания рта движется в передне-заднем направлении (**пропалинальное движение**), так что пища как бы распиливается зубами (Gorniak, Rosenberg, Gans, 1982).

На протяжении всей известной до триаса истории своего существования сухопутные сфенодонтиды большинством признаков скелета и мелким размером тела напоминали примитивных ящериц. Их основные пищевые адаптации остались относительно неизменными, тогда как у ящериц они существенно разнообразились. По-видимому, консервативное строение черепа и возможные отличия физиологии и поведения объясняют сохранение среди клинозубых единственного, ограниченного географически вида при расселении примерно 3000 видов [1] современных ящериц по всему миру.

Pleurosauridae

Хотя клинозубые и остались на протяжении 200 млн. лет крайне консервативными формами, в начале своей истории они все же отделили своеобразную группу плеврозавров, водных диапсид, известных с ранней юры до раннего мела (рис. 11-19). Тело поздних представителей этого семейства сильно удлинено, в туловищном отделе до 57 позвонков, хвост очень длинный. Конечности сильно уменьшены, хотя план строения их такой же, что и у сухопутных диапсид. Череп удлиненный, ноздри сдвинуты назад. Многие авторы относили их к сфенодонтидам, исходя из присутствия акродонтных зубов, но нижняя височная дуга плеврозавров неполная. Недавно обнаруженный экземпляр из нижней юры (Carroll, 1985) соответствует промежуточному состоянию между продвинутыми и ранними клинозубыми: туло-

[1] Современных ящериц более 3500 видов.— *Прим. ред.*

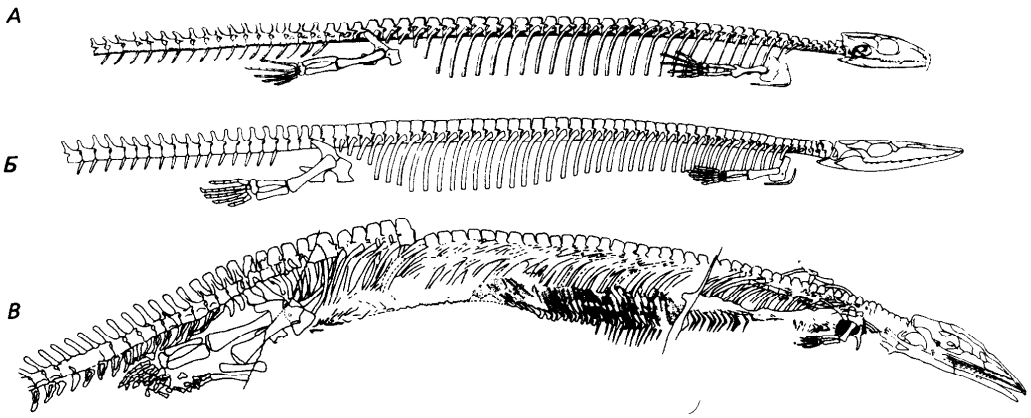


Рис. 11-19. Постепенные изменения пропорций тела в семействе Pleurosauridae: *А* — нижнеюрский *Paleopleurosaurus*; *Б* — верхнеюрский *Pleurosaurus goldfussi*; *В* — нижнемеловой *Pleurosaurus ginsburgi* (Carroll, 1985)

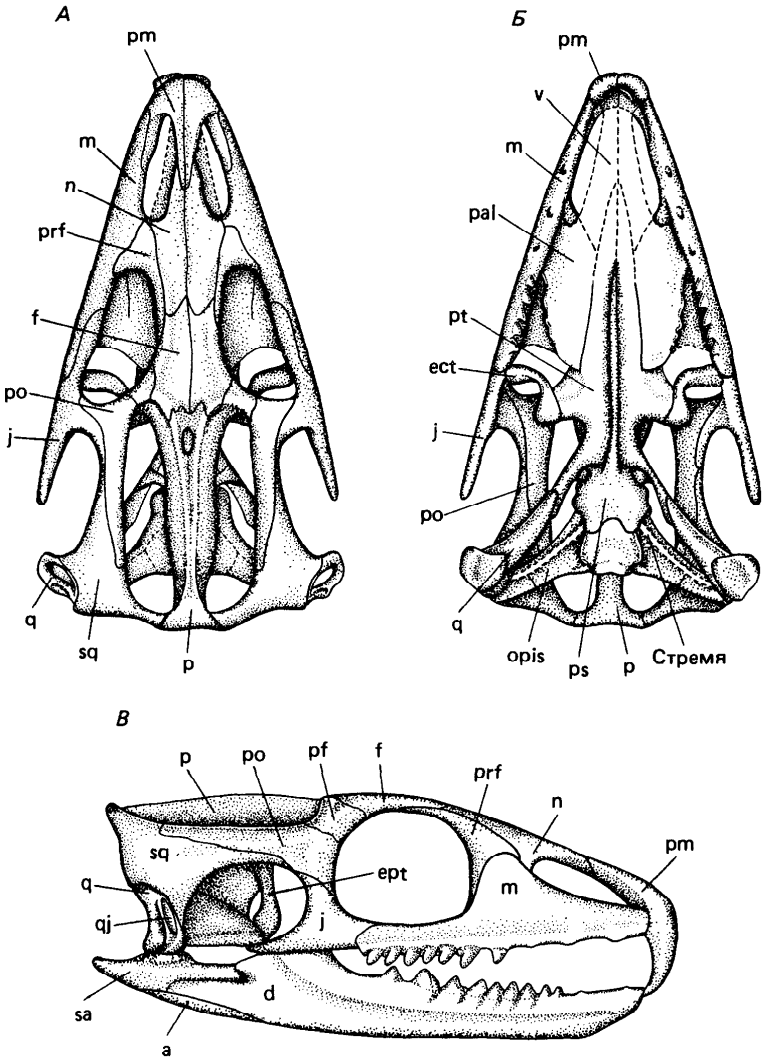


Рис. 11-20. Череп примитивного плеврозавра *Paleopleurosaurus*. Вид: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — сбоку. Обратите внимание на сходство с гаттерией (см. рис. 11-17). Сокращения см. рис. 8-3 (Carroll, 1985)

вище несколько удлинено, но в нем всего 37 позвонков; череп также слегка удлинен, но по многим признакам напоминает сфенодонтидный, хотя редукция нижней височной дуги уже началась (рис. 11-20). В течение юры и начала мела туловище плеврозавров постепенно удлиняется, а конечности, особенно передние, уменьшаются.

Клинозубых и плеврозавров можно объединить в составе отряда Sphenodontida. Это название предпочтительнее обычно используемого термина Rhynchocephalia (клиноголовые, или хоботноголовые) из-за возможности путаницы с ринхозаврами (см. гл. 13), которых долгое время относили к лепидозаврам, хотя более правильно сближать их с архозаврами.

Lacertilia

По количеству видов и географическому распространению чешуйчатые (Squamata), т. е. ящерицы (Lacertilia) и змеи (Serpentes), достигли по сравнению со всеми другими современными пресмыкающимися наибольшего успеха. Их ископаемые предки известны из верхней перми и нижнего триаса. Эти ранние роды четко отличаются от сфенодонтид и эозухий утратой нижней височной дуги и появлением сустава между чешуйчатой костью и дорсальным концом квадратной. Подвижность последней в этом суставе называется **стрептостилией**; по-видимому, это стало главной причиной успеха ящериц.

Изучение челюстной мускулатуры их современных видов показало (Smith, 1980), что основной функцией стрептостилии является увеличение силы крыловидной мышцы (m. pterygoideus) (обычно самой крупной среди челюстных аддукторов в этой группе) при почти сомкнутых челюстях (рис. 11-21). В целом эффективное усилие мускула пропорционально синусу угла между ним и элементом, к которому он прикрепляется. Оно максимально, когда

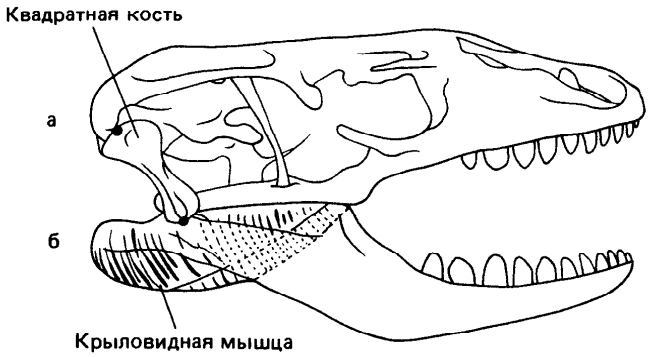


Рис. 11-21. Череп современной ящерицы, демонстрирующий преимущества стрептостилии. Крыловидная мышца проходит почти параллельно длинной оси черепа. У большинства пресмыкающихся она развивает максимальное усилие, когда рот широко раскрыт и сила приложена почти под прямым углом к оси нижней челюсти; когда рот почти закрыт, усилие крыловидной мышцы действует почти параллельно этой оси и слабо влияет на движение в квадратно-нижнечелюстном суставе (точка б). Если крыловидная мышца действует почти под прямым углом к квадратной кости, сустав между этой костью и черепом (точка а) позволяет данному мускулу развивать гораздо бо́льшую эффективную силу, когда челюсть почти закрыта (Smith, 1980. С разрешения журнала "Nature". Copyright 1980, Macmillan Journal, Ltd.)

этот угол составляет 90°, и минимально, когда он близок нулю. При обычном челюстном суставе между квадратной костью и нижней челюстью эффективный угол, составляемый с последней крыловидной мышцей, когда челюсти почти сомкнуты, очень мал, поэтому результирующее усилие слабое. Если же квадратно-нижнечелюстное сочленение неподвижно, а в роли действующего челюстного сустава выступает контакт между квадратной и чешуйчатой костями, угол наклона крыловидной мышцы приближается к 90°, что обеспечивает гораздо более эффективное усилие. Даже у древнейшей ящерицы *Paliguana* (рис. 11-22) квадратная кость доходит до крыши черепа, образуя сустав с чешуйчатой костью, и вогнута сзади для прикрепления крупной барабанной перепонки, как у современных видов.

Сочетание более эффективных слуховой системы, челюстной механики и локомоции, облегчающейся за счет развития эпифизных суставных структур, вероятно, позволило ящерицам захватить экологические ниши, принадлежавшие прежде таким ящероподобным четвероногим, как миллерозавры, ранние проколофоноиды и мелкие эозухии.

Малый размер тела, по-видимому,— важная черта этой группы в целом, характерная уже для древнейших ее представителей длиной около 10 см от кончика морды до основания хвоста. Ограничение размера можно связать с развитием эпифизов, а у современных форм — с их рационом, состоящим почти исключительно из насекомых (Pough, 1973).

Несколько родов ящериц описано из верхней перми и нижнего триаса Южной Африки (Carroll, 1977) (рис. 11-23), другие известны из верхнего триаса Великобритании и Северной Америки (Colbert, 1970; Robinson, 1962). Они выделены в отдельную группу Eolacertilia, поскольку по многим признакам скелета более примитивны, чем современные группы, появляющиеся в поздней юре. Их проксимальные тарсалии еще не срослись друг с другом, слабо развита обычная для прогрессивных ящериц фенестрация скапулокоракоида, не выражено и тироидное окно таза. Тела позвонков все еще амфицельные. Как и у самых примитивных четвероногих, зубы сидят в неглубокой бороздке по краю челюсти.

Хотя по этим признакам эолацертилии и примитивны, они прошли этап значительной адаптивной радиации, параллельной наблюдаемой у нескольких

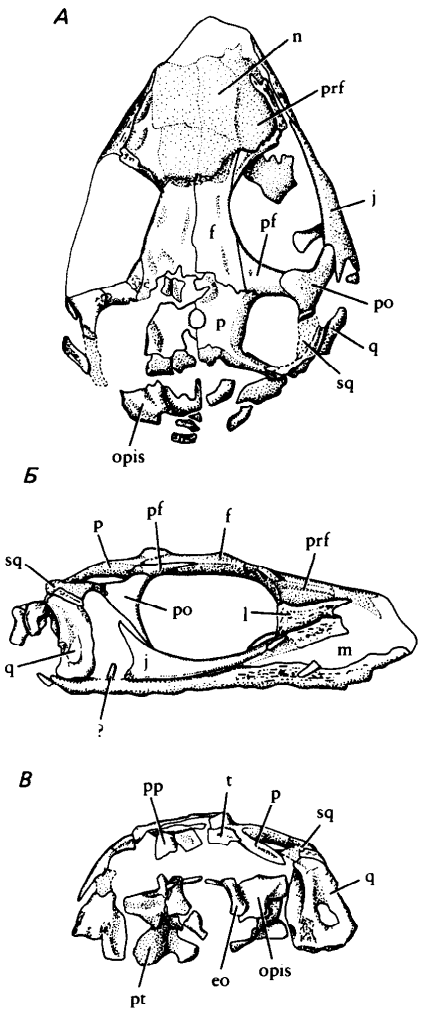


Рис. 11-22. Череп древнейшей известной ящерицы *Paliguana* из верхней перми Южной Африки. Вид: *А* — сверху; *Б* — сбоку; *В* — сзади, × 2. Сокращения см. рис. 8-3 (Carroll, 1977)

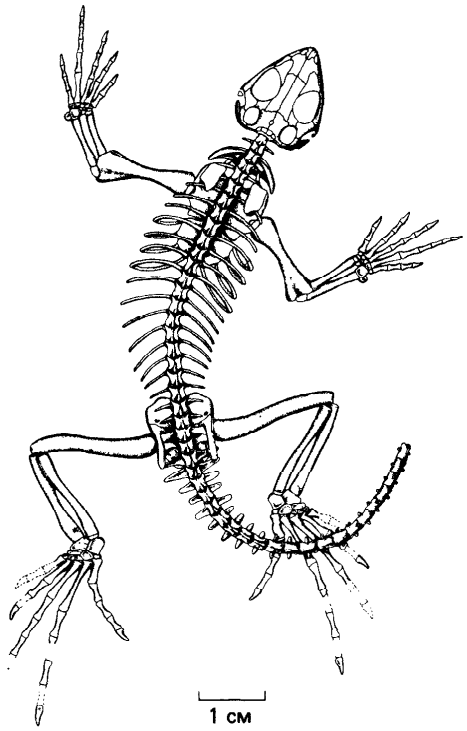


Рис. 11-23. Реконструкция скелета примитивной ящерицы на основе скелетов *Saurosternon* и *Palaeagama* и черепа *Paliguana* из верхней перми и нижнего триаса Южной Африки (Carroll, 1977)

групп современных ящериц. Пропорциями тела большинство их родов напоминали примитивных эозухий, но у одного рода конечности были относительно короткими, как у многих современных сцинков. У другого передние конечности были короткими, а задние — длинными, что позволяет предполагать способность к временному передвижению на двух ногах (факультативную бипедальность), как у современных родов *Crotaphytus* и *Basiliscus* (Carroll, Thompson, 1982). Наибольшая степень специализации отмечена в семействе Kuehneosauridae (рис. 11-24), у представителей которого ребра были сильно удлинены, как у целурозавравид и современной агамы лстучий дракон (*Draco*). У этого рода к ребрам прикрепляется широкая перепонка, позволяющая планировать с дерева на дерево на расстояние до 30 м.

На протяжении большей части юры палеонтологическая летопись ящериц весьма неполна. В отложениях конца этого периода в Китае и нескольких районах Европы встречаются примитивные представители большинства основных современных групп. Поскольку всем им присущи многие общие признаки, продвинутые по сравнению с уровнем эолацертилий, признается их происхождение от одного общего предка, однако конкретные родственные связи не установлены.

Почти у всех современных ящериц между лобными и теменными костями находится поперечный сустав, позволяющий слегка опускать и поднимать переднюю часть черепа. Возможно, он служит при нападении, особенно у крупных хищных ящериц, для более точного «нацеливания» на добычу длинных изогнутых зубов. У самых продвинутых форм в связи с этой подвижностью лобные и/или теменные кости срастаются по средней линии. Парокципитальный отросток и надвисочная кость участвуют в креплении квадратной кости, что ведет к дальнейшему совершенствованию стрептостилического сустава.

У продвинутых ящериц происходит также специализация прикрепления зубов. У большинства групп край челюсти разросся и стал закрывать снаружи значительную часть их оснований. Зубы крепятся в основном своими латеральными поверхностями по так называемому **плевродонтному** типу. В двух семействах, Agamidae и Chamaeleontidae, они прирастают к краю челюсти, как у сфенодонтид, а у одной группы крупных вымерших ящериц, мозазавров, помещались в глубоких лунках.

Важная черта большинства продвинутых групп ящериц — наличие между телами позвонков специализированных суставов. На передней их поверхности развивается выемка, в которую входит мыщелок задней поверхности предыдущего позвонка. Такое строение называется **процельным**; оно присуще всем группам современных ящериц, за исключением многих родов инфраотряда Gekkota (рис. 11-25).

В позднем мезозое и кайнозое выделяются четыре основные линии ящериц: игуанообразные (Iguania), гекконообразные (Gekkota), группировка, включающая сцинкообразных (Scincomorpha) и веретеницеобразных (Anguimorpha), и двуходки (Amphisbaenia). По-видимому, все они обособились к концу юры, хотя игуанообразные достоверно известны только с конца мела, а двуходки — с палеоцена. Из нижнего мела не описано никаких ископаемых ящериц, что сильно затрудняет установление родственных связей между современными семействами. Подробный обзор палеонтологической летописи всех этих групп чешуйчатых опубликован Эстесом (Estes, 1983a, b).

Несмотря на позднее появление игуанообразных среди ископаемых остатков, у них сохраняются многие примитивные признаки скелета. Древнейшие роды по строению черепа лишь незначительно отличаются от эолацертилий. Выделяются три современных семейства. Игуаны (Iguanidae) ограничены в основном Северной и Центральной Америкой, хотя их роды обитают также на Мадагаскаре и Фиджи. Древнейшие ископаемые формы описаны из верхне-

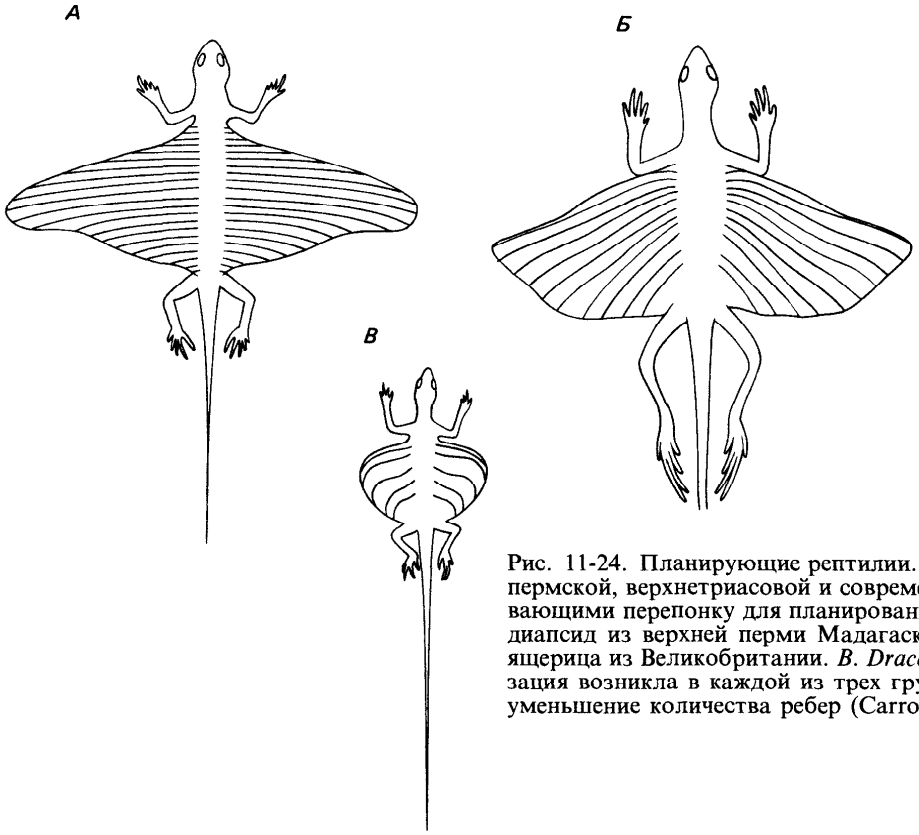


Рис. 11-24. Планирующие рептилии. Реконструкция мягких тканей верхнепермской, верхнетриасовой и современной рептилий с ребрами, поддерживающими перепонку для планирования. *А. Coelurosauravus* — примитивный диапсид из верхней перми Мадагаскара. *Б. Kuehneosaurus* — примитивная ящерица из Великобритании. *В. Draco* — современная агама. Эта специализация возникла в каждой из трех групп независимо. Заметно постепенное уменьшение количества ребер (Carroll, 1978)

го мела Южной Америки[1]. Агамы (Agamidae), также известные с верхнего мела, широко распространены в Старом Свете. Для них характерен акродонтный тип краевых зубов. У рода *Arretosaurus* из верхнего эоцена Центральной Азии череп внешне напоминает агамовый, но зубная система плевродонтная или субплевродонтная, как у игуан. Род *Euposaurus* из верхней юры Франции условно отнесен к Iguania по форме верхнего височного отверстия и акродонтной зубной системе. Хотя эти признаки и указывают на родство с агамами, ископаемых материалов, достаточных для подтверждения такого его систематического положения, недостаточно.

Хамелеоны (Chamaeleontidae) относятся к наиболее специализированным современным ящерицам. Их язык может далеко выдвигаться изо рта, хвост цепкий, а пальцы передних и задних конечностей сильно преобразованы для обхватывания ветвей. Эта группа в основном ведет древесный образ жизни. Современных родов всего шесть, но к ним относятся 109 видов. Как и у агам, зубы прирастают к челюстям. Ископаемые остатки известны с палеоцена Восточной Азии. Хотя промежуточные формы не обнаружены, в пользу близкого родства между хамелеонами и агамами говорит акродонтный тип зубной системы. Современный род *Chamaeleo* известен с миоцена Европы и Африки.

Гекконообразные относятся к древнейшим среди известных и к наиболее своеобразным среди современных ящериц (рис. 11-26). В отличие от всех ос-

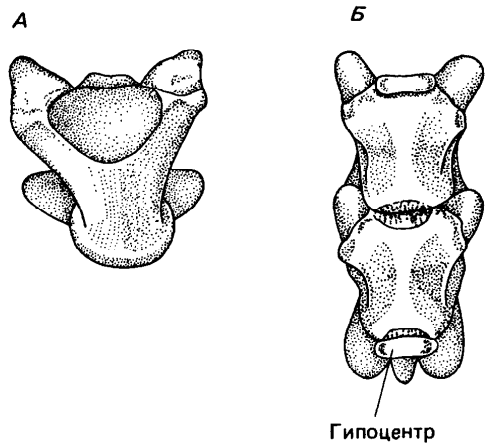


Рис. 11-25. Позвонки ящериц. *А.* Процельный тип, характерный для большинства продвинутых групп. *Б.* Туловищные позвонки геккона. Как и у эозухий, они амфицельные, но это состояние, вероятно, развилось у гекконов вторично, а не унаследовано от более примитивных предков (с образцов в Музее Редпат)

[1] И Монголии (Алифанов, 1991).— *Прим. ред.*



Рис. 11-26. Скелет *Ardeosaurus*, геккона из верхней юры юга Германии, примерно 1/2 натуральной величины (Mateer, 1982)

тальных продвинутых групп у большинства этих рептилий позвонки амфицельные. Такое их строение известно еще с верхней юры, однако может быть и реверсией к примитивному состоянию вследствие утраты структур, поздно развивающихся в эмбриогенезе других групп ящериц (Kluge, 1967). Процельные позвонки известны у позднеюрских гекконов и некоторых современных родов, относительно примитивных по своей анатомии.

Специализация гекконообразных выражается в утрате дорсального отростка чешуйчатой кости, вентральном разрастании краев лобных костей, опускающихся ниже уровня мозга, и в прохождении лицевой артерии впереди стремени. По кариотипу они сильно отличаются от других ящериц. Глаза современных видов приспособлены к поиску добычи при слабом освещении. С верхнего эоцена известно разнообразное семейство гекконов (Gekkonidae). Чешуеноги (Pygopodidae) — редкие роющие формы, по-видимому им родственные; в ископаемом состоянии они неизвестны.

Большинство остальных ящериц, похоже, произошли от иных, чем у игуанообразных и гекконообразных, предков. Представители инфраотрядов сцинкообразных и веретеницеобразных известны с верхней юры. У большинства их родов, как и у гекконообразных, дорсальный отросток чешуйчатой кости утрачен, а оставшаяся часть кости имеет вид длинного, изогнутого стержня. Однако у Teiidae этот отросток сохранился, что позволяет предположить его независимое исчезновение у сцинкообразных. У многих представителей двух этих инфраотрядов наблюдается тенденция к удлинению тела, редукции конечностей и появлению костных щитков (остеодерм), покрывающих голову и туловище.

К сцинкообразным относятся современные семейства настоящих ящериц (Lacertidae), ночных ящериц (Xantusiidae), сцинков (Scincidae), поясохвостов (Cordylidae), американских варанов (Teiidae) и Gymnophthalmidae. Paramacellodidae известны только из верхней юры.

Американские вараны — самые примитивные среди сцинкообразных: черепом они напоминают игуан (рис. 11-27). Это семейство в настоящее время распространено в Южной и Центральной Америке, а в верхнем мелу было весьма разнообразно также в Северной Америке и Центральной Азии. Гимнофтальмиды — близкая к ним группа, неизвестная в ископаемом состоянии [1].

У более продвинутых сцинкообразных наблюдается тенденция к закрытию верхнего височного окна разрастаниями одной или нескольких окружающих его костей и к развитию костных щитков. Настоящие ящерицы, широко распространенные в Старом Свете, известны с верхнего палеоцена. Поясохвосты, известные с верхнего эоцена, возможно, происходят от позднеюрских Paramacellodidae, у которых имеются сходные щитки. Древнейшие ископаемые остатки ночных ящериц описаны из палеоцена. Некоторые авторы предполагают, что это семейство родственно гекконообразным, но гораздо чаще его сближают со сцинками. Сцинки, одна из самых разнообразных групп современных ящериц, появились в позднем мелу, а их возможные предки — в верхней юре. У многих их родов ярко выражена редукция конечностей.

Большинство остальных ящериц можно объединить в группу веретеницеобразных, в которой наблюдается большое разнообразие форм тела. В верхней юре она представлена фрагментарными остатками, относимыми к семейству Dorsetisauridae. Некоторые его признаки прослеживаются у современных ксенозавров (Xenosauridae) и веретеницевых (Anguidae). К последнему семейству, известному с позднего мела, относятся несколько родов с нормально развитыми конечностями, у других его представителей, включая желтопузика (*Ophisaurus*) и веретеницу (*Anguis*), форма тела змееподобная. У веретеницевых сильно развиты костные щитки, особенно у ряда раннетретичных родов; например, у *Glyptosaurus* они образуют сплошной панцирь (рис. 11-28). К родственному семейству ядозубов (Helodermatidae) относятся единственная ядовитая ящерица — ядозуб (*Heloderma*) и ее предки, известные с верхнего мела; эта группа связана с более прогрессивными веретеницеобразными.

Наиболее продвинутые из всех ящериц — достигающие крупного размера и ведущие активный хищный образ жизни Varanoidea (Platynota). Современный комодский варан из Индонезии длиной до 3 м питается оленями и свиньями. *Megalania* из плейстоцена Австралии была, возможно, вдвое крупнее. Комодский варан — один из 24 современных видов

[1] Ископаемый ее представитель недавно обнаружен в верхнем мелу Монголии (Алифанов, в печати).— *Прим. ред.*

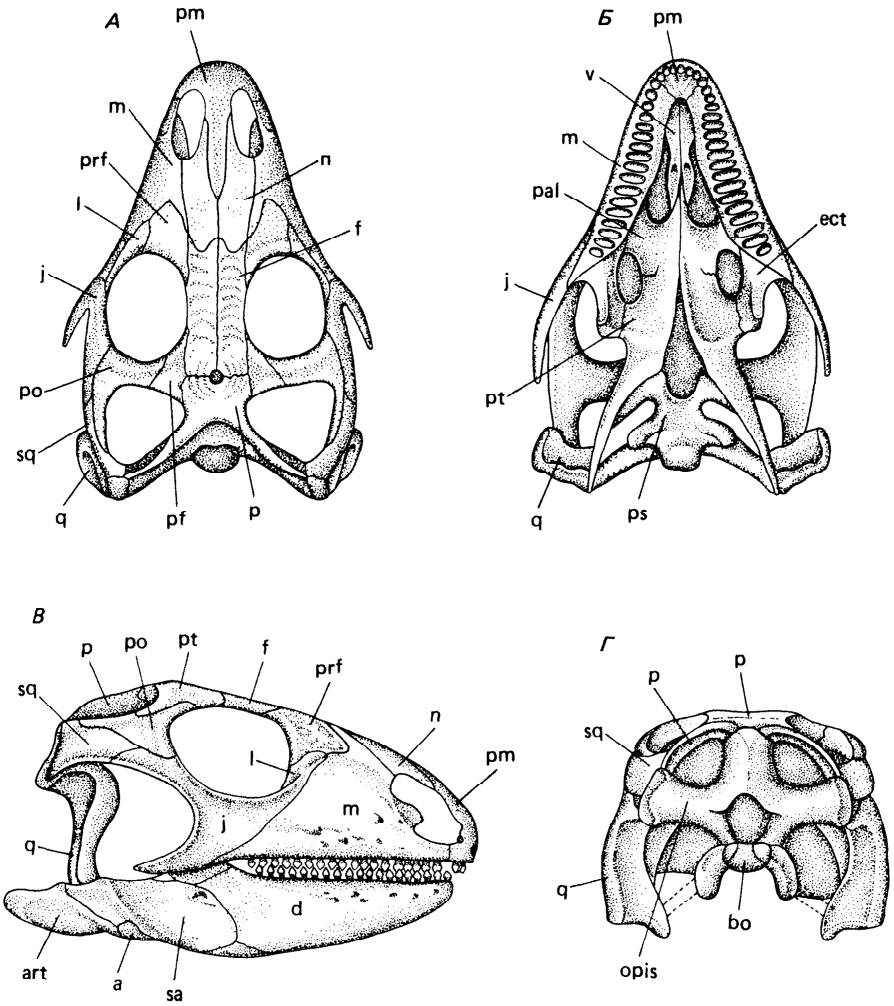


Рис. 11-27. Череп верхнемеловой ящерицы из семейства американских варанов *Polyglyphanodon*. Вид: *А* — сверху, *Б* — с неба, *В* — сбоку, *Г* — сзади, × 1/2. Строение крыши типично для современных ящериц. Лобные и теменные кости разделены поперечным швом, что у некоторых родов позволяет поднимать переднюю часть черепа. Пинеальное отверстие находится на этом шве, а не позади него, как у более примитивных лепидозавров. Предчелюстные и теменные кости срастаются по средней линии. Сокращения см. рис. 8-3 (Gilmore, 1942. С разрешения Smithsonian Institution Press)

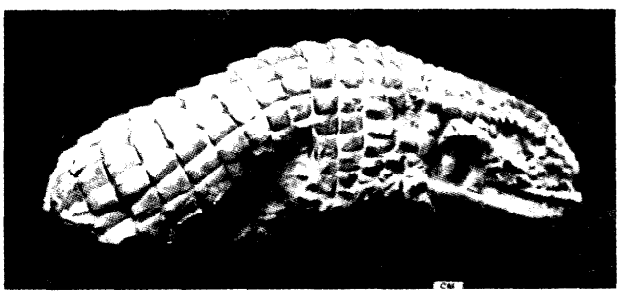


Рис. 11-28. Панцирная веретеницевая ящерица *Helodermoides* из олигоцена. Фотографию любезно предоставил Robert Sullivan

рода *Varanus*, широко распространенных в тропиках Старого Света. У этого рода признаки, лишь частично развитые у других веретеницеобразных, достигают своего полного выражения. Его язык — высокоспециализированная структура с раздвоенным сенсорным кончиком, который может втягиваться внутрь ее эластичной задней части. Замещающие зубы располагаются между функционирующими, а не медиальнее их. Передняя и задняя половины нижней челюсти подвижны относительно друг друга. Предкрестцовых позвонков по крайней мере 29, из них девять образуют длинную шею. Вараны (Varanidae) известны только с позднего мела, но, возможно, очень сходные с ними формы существовали уже

в поздней юре, дав в раннем мелу начало нескольким производным группам.

Семейство Necrosauridae, известное из верхнего мела — олигоцена, занимает по строению промежуточное положение между примитивными Anguioidea и Varanoidea. У некрозавров сохраняются костные щитки, а подвижное сочленение половин нижней челюсти развито не полностью.

Водные вараноидовые ящерицы

Из поздней юры и мела известны еще три семейства вараноидов, последняя ревизия которых проведена Расселом (Russell, 1967). Dolichosauridae из среднего мела Европы были длиннотелыми ящерицами с короткими конечностями. От других семейств они четко отличаются длинной шеей с 11 позвонками и коротким черепом. Предполагают (Haas, 1980), что долихозавры родственны предкам змей. К сожалению, для детального сравнения строение их черепа известно недостаточно.

Aigialosauridae известны по одному неполному черепу из верхней юры юга Германии и нескольким среднемеловым (сеноман — турон) скелетам из Югославии. Шеей с восемью позвонками они напоминают сухопутных варанов; конечности уменьшены, хотя структурно и не изменены. У *Opetiosaurus* (рис. 11-29) хвост сжат с боков, а его конец загнут вниз, как у морских крокодилов и продвинутых ихтиозавров. Длина тела с хвостом едва превышает 1 м. Сами айгиалозавры радиировали незначительно и относительно слабо приспособились к водному образу жизни. Важность этой группы заключается в ее близком родстве с высокоспециализированными морскими ящерицами — мозазаврами, о котором позволяет судить почти одинаковое строение черепа представителей двух этих групп (рис. 11-30).

Mosasauridae — самые причудливые из всех ящериц. Эти крупные, хищные, рыбоподобные формы известны только из верхнего мела. Выделяет около 20 родов, включая *Clidastes*, *Tylosaurus* и *Plotosaurus*, некоторые экземпляры которых превышают в длину 10 м (рис. 11-31).

Туловище и хвост длинные и тонкие, что позволяет предполагать «угревидный» способ плавания, а не более специализированную «тунцевидную» локомоцию при помощи боковых ударов хвоста, характерную для продвинутых ихтиозавров (см. гл. 12)

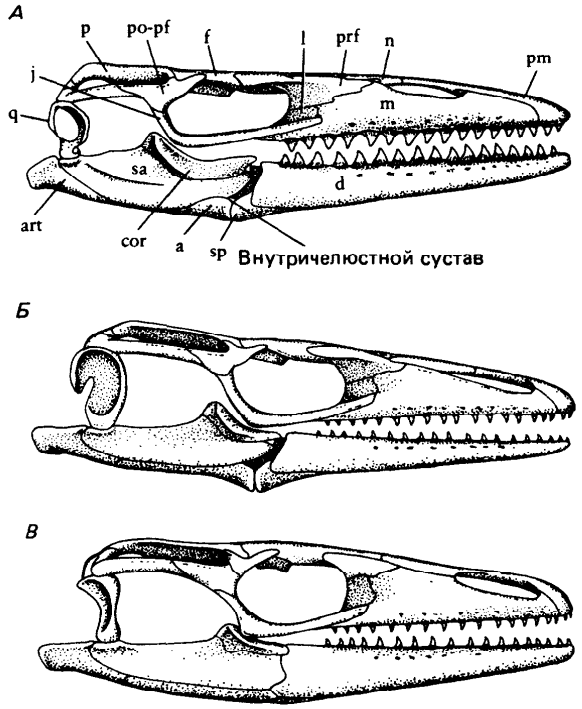


Рис. 11-30. Черепа вараноидовых ящериц: *А* — мозазавр *Clidastes*; *Б* — айгиалозавр *Opetiosaurus*; *В* — гипотетический примитивный вараноид (Russell, 1967). Сокращения см. рис. 8-3

и дельфинов. Конечности видоизменены в плавники, используемые в качестве рулей, а не гребных плоскостей. Ни в ухе, ни в мозговой коробке не заметно специализаций, сравнимых с имеющимися у современных морских млекопитающих в связи с их способностью глубоко нырять [1]. У некоторых видов кость в ребрах губчатая, что, возможно, способствовало плавучести.

Отложения, в которых найдено большинство мозазавров, говорят об их жизни в мелких, прибрежноморских водах. Известны сотни исключительно хорошо сохранившихся образцов, но ни разу не отмечено следов зародышей внутри брюшной полости.

[1] Обызвествление барабанной перепонки, характерное для некоторых мозазавров (*Tylosaurus, Plioplatecarpus* и др.), обычно связывают с приспособлением к глубокому нырянию.— *Прим. ред.*

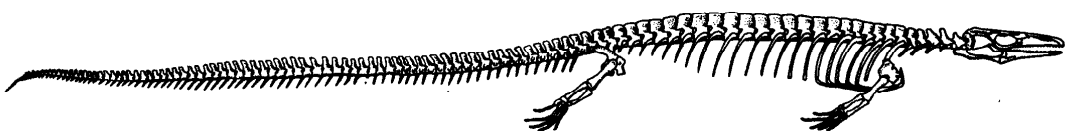


Рис. 11-29. Скелет айгиалозаврида *Opetiosaurus* из среднего мела Югославии. Длина приблизительно 1 м. Реконструкция на основе образца, описанного Kornhuber (1901)

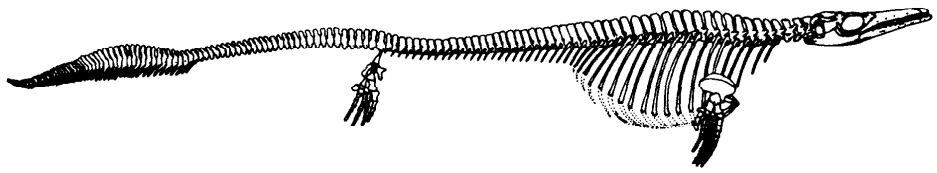


Рис. 11-31. Скелет мозазавра *Plotosaurus*. К этому роду относятся гигантские верхнемеловые ящерицы длиной примерно 10 м (Russell, 1967)

Мелкие, молодые экземпляры редко встречаются вместе с взрослыми. Таким образом, можно предположить, что мозазавры, как и другие вараноидовые ящерицы, откладывали яйца на суше, хотя их самкам было, вероятно, исключительно трудно передвигаться вне воды.

Строением черепа мозазавры напоминают современных варанов, но ближе всего к айгиалозаврам. Две эти ископаемые группы отличаются от варанов срастанием лобных костей, распространением предчелюстных костей до лобных и редукцией носовых. Между угловой и пластинчатой костями посередине длины нижней челюсти хорошо развит поперечный сустав. У варанов между этими костями наблюдается только некоторая подвижность. Квадратная кость мозазавров, как и у айгиалозавров, при взгляде снаружи овальная, очень массивная. У некоторых родов барабанная перепонка обызвествляется.

Зубы большинства родов — крупные, острые конусы, сидящие в лунках, а не прирастающие к краю челюсти. Их коронки у рода *Globidens* полусферические, что можно ожидать у форм, питающихся моллюсками и другими животными с твердыми раковинами. Описано несколько аммонитов со следами укусов на раковине, которые мог оставить краевой зубной ряд *Prognathodon overtoni* (Kauffman, Kesling, 1960).

Шея мозазавров относительно короткая, всего с семью позвонками; несмотря на это, были возможны значительные повороты головы. Особенности пропорций тела разных видов позволяют предполагать их неодинаковую маневренность и максимальную скорость, что, возможно, связано со специализацией к различным типам добычи.

Туловище длинное, предкрестцовых позвонков от 29 до 51. Хвост приблизительно такой же длины, что и предкрестцовый отдел; у некоторых родов он дистально расширяется, у других равномерно сходит на нет, никогда не достигая такой высоты, как у ихтиозавров и быстроплавающих рыб. Связь между позвоночным столбом и подвздошной костью отсутствует. Грудная клетка спереди расширена, причем пять первых грудных ребер прикреплены к грудине, как у примитивных сухопутных ящериц. Задние туловищные ребра сильно редуцированы. Кисть и стопа удлинены за счет **гиперфалангии** (увеличение числа элементов каждого пальца), однако **гипердактилии** (увеличения числа пальцев) не наблюдается. Фаланговая формула кисти колеблется от примерно 4:5:5:3 до 10:10:10:7:2.

Несмотря на сходство черепов, посткраниальным скелетом мозазавры сильно отличаются от айгиалозавров, что говорит о значительных преобразованиях на ранней стадии эволюции этой группы, связанной с приспособлением к морскому образу жизни. Сильно увеличился размер тела, конечности и хвост модифицировались для передвижения и маневрирования в виде. К сожалению, установить продолжительность периода, за который произошли эти изменения, невозможно. Никаких промежуточных форм между первыми известными айгиалозаврами (поздняя юра) и появившимися в позднем мелу (примерно 60 млн. лет спустя) высокоспециализированными мозазаврами не обнаружено.

После того как типичный план строения мозазавров установился, их форма тела оставалась относительно неизменной вплоть до вымирания группы в конце мезозоя, хотя по числу позвонков, очертаниям плавников и морфологии черепа выделяют примерно 40 видов, распространенных по всему миру.

Amphisbaenia (Annulata)

Хотя конкретные родственные связи между современными инфраотрядами ящериц и не установлены, палеонтологическая летопись их мезозойских форм обычно позволяет проследить постепенное расхождение признаков и предположить наличие общего предка выше уровня эолацертилий. Однако строение еще одной группы чешуйчатых — амфисбен, или двуходок (Amphisbaenia), на протяжении всей ее геологической истории было совершенно своеобразно и существенных общих признаков с каким-либо из рассмотренных инфраотрядов ящериц у нее не обнаруживается. Анатомия и систематика этой группы детально изучены Гансом (Gans, 1978), считающим, что ей должен соответствовать такой же таксономический ранг, что и ящерицам и змеям.

За исключением рода двуног (*Bipes*), у которого сохраняются хорошо развитые передние конечности, у всех амфисбен конечности и их пояса отсутствуют,

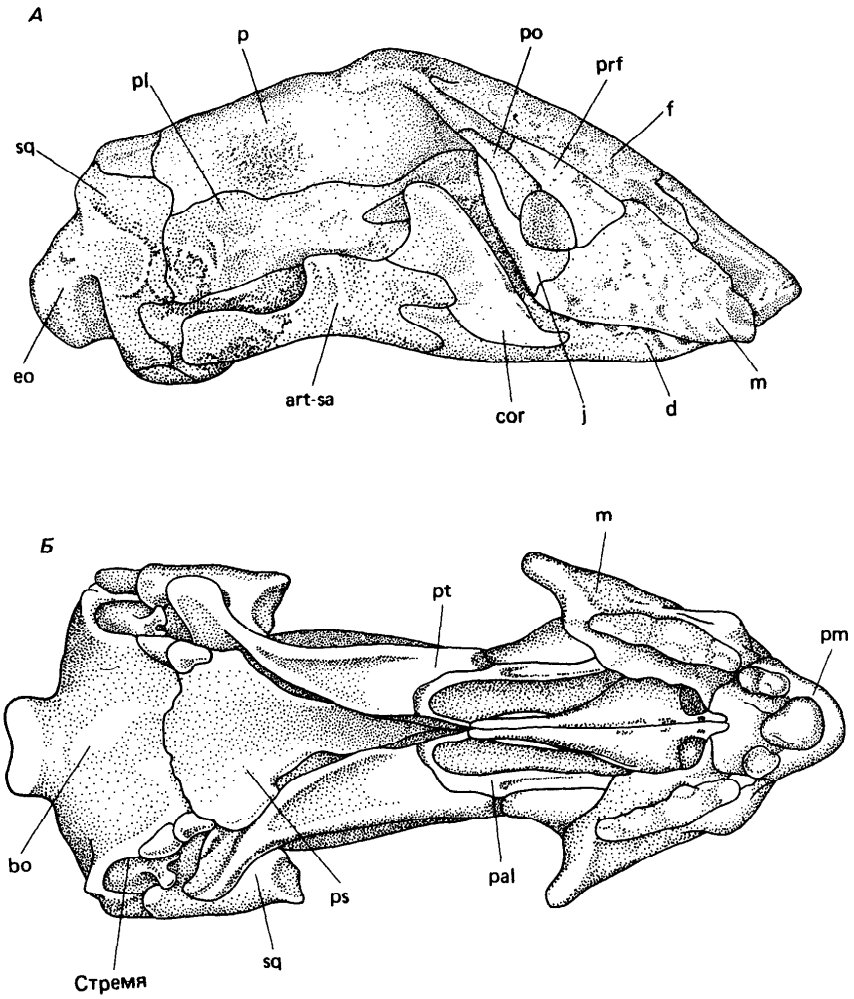


Рис. 11-32. Черепа амфисбеновых ящериц. *А*. Раннеолигоценовый род *Spathorhynchus*, вид сбоку, × 3. Присущие другим ящерицам височные дуги утрачены. Кости рыла и мозговой коробки очень плотно срастаются, латеральная стенка последней образована крупным плевросфеноидом (pl). Пунктирная линия показывает положение овального окна (Berman, 1977). *Б*. Небо современного рода *Trogonophis*, × 6 (Gans, 1960). Наличие срединного предчелюстного зуба характерно только для этой группы. Сокращения см. рис. 8-3

а туловище удлиненное, змееподобное. От большинства змей и ящериц их резко отличает монолитность черепа с прочно смыкающимися и окружающими мозговую коробку костями (рис. 11-32). Все амфисбены используют его для рытья и ведут исключительно подземный образ жизни. Заглазничная часть черепа удлинена; сюда крепится массивная височная мускулатура. Височные дуги у большинства родов утрачены.

Челюстной сустав сильно смещен вперед, имеется крупная экстраколумелла, но ни барабанной перепонки, ни круглого окна нет. Только у амфисбен на сросшихся предчелюстных костях есть срединный зуб. Количество позвонков колеблется от 80 до 175; хвост очень короткий, не способный к регенерации. Современные виды широко распространены в Африке, Западной Азии, Южной и Центральной Америке.

Выделяют четыре современных семейства: у Trogonophidae и двуногов (Bipedidae) ископаемые предки неизвестны, у флоридских двуходок (Rhineuridae) современный род всего один, зато много вымерших форм, обитавших в начале и середине третичного периода в Северной Америке; наиболее обычны ссйчас настоящие амфисбены (Amphisbaenidae), хотя в ископаемом состоянии это семейство представлено слабо. Описаны (Estes, 1983a) еще две группы — Oligodontosauridae (в основном изолиро-

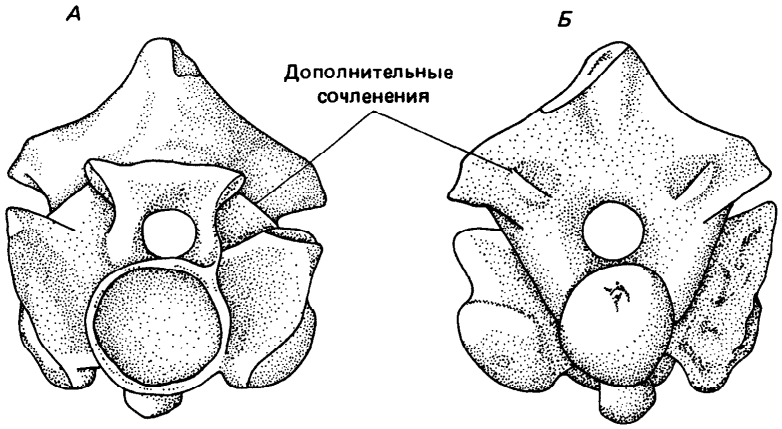


Рис. 11-33. Позвонок примитивной высшей змеи *Nigerophis* из палеоцена Нигера. Вид: *А* — спереди; *Б* — сзади (видны диагностичные для змей дополнительные поверхности сочленения); × 6 (Rage, 1975). С разрешения "Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris", Ser. D, 281

ванные челюсти из палеоцена) и Hyporhinidae (олигоцен) [1].

По мнению Ганса, большинством своих признаков амфисбены ближе к ящерицам, чем к змеям. Хорошо развитая процельность позвонков объединяет их с продвинутыми ящерицами выше уровня эолацертилий. Пока не удастся показать, что амфисбены возникли раньше, чем какая-либо из групп, относимая ныне к ящерицам, выделение их в особый подотряд филогенетически не обосновано. У известных представителей этой группы очень своеобразное строение скелета, но то же можно сказать и о мозазаврах, которых, однако, считают не более чем семейством в составе надсемейства Varanoidea.

Serpentes

Строение и происхождение

Змеи — подотряд, эволюционировавший быстрее всех прочих групп пресмыкающихся. Большинство современных родов относится к семействам, основная радиация которых происходила с начала миоцена. Строение черепа и способ питания многих змей, по-видимому, специально приспособлены к ловле теплокровной добычи, поэтому можно предположить, что их эволюция была тесно связана с увеличением разнообразия млекопитающих.

Тенденция к удлинению туловища и редукции конечностей, наблюдаемая во многих группах ящериц, достигла у змей своего крайнего выражения. Ни у одной из них нет и следа плечевого пояса или передних конечностей, хотя у многих примитивных родов рудименты тазового пояса и задних конечностей сохраняются. Количество предхвостовых позвонков (часто это единственные известные остатки многих ископаемых змей) варьирует от 120 до 454. Для них характерно присутствие дополнительных сочленовных фасеток над спинномозговым каналом: зигосфена спереди и зигантра сзади (рис. 11-33). Сходные структуры есть и у некоторых ящериц, но их особая форма позволяет различать позвонки этих двух групп.

В связи с питанием крупной, заглатываемой целиком, добычей элементы верхней и нижней челюстей и неба у большинства змей весьма подвижны (рис. 11-34), верхняя височная дуга утрачена, квадратная кость более мобильна, чем у ящериц. По аналогии с гиомандибулой прогрессивных акул (см. рис. 5-14) она способствует высокоразвитому кинетизму челюстей, непрочно соединяющихся в симфизе. Зубы длинные, сжатые латерально и искривленные. Они могут утрачиваться на предчелюстной кости, но снова появились на крыловидной и небной. Височный отдел удлинен, что сильно увеличивает поверхность прикрепления челюстных мышц. Глаза выдвинуты далеко вперед. Механизм питания змей был недавно описан Поу (Pough, 1983).

Для защиты мозговой коробки от сопротивляющейся добычи лобные и теменные кости разрослись вентрально таким образом, что полностью окружили передний мозг. В отличие от ящериц и других пресмыкающихся мозговая коробка низкая и плоская. В эмбриогенезе трабекулы межглазничной области остаются парными, тогда как у всех остальных амниот они срастаются медиально.

[1] Т. Марыаньска обнаружила в верхнем мелу Монголии остатки небольших, сходных с амфисбенами животных, которых, возможно, следует выделять в особую группу Paraamphisbaenia. Череп треугольный, с укороченной нижней челюстью, так что рот смещен вниз и назад от конца морды, как у акул и амфисбен сем. Phineuridae. В отличие от амфисбен имеется верхняя височная дуга необычного типа. Мозговая коробка хорошо окостеневает. Зубы сохраняются только в передней части челюстей. — *Прим. ред.*

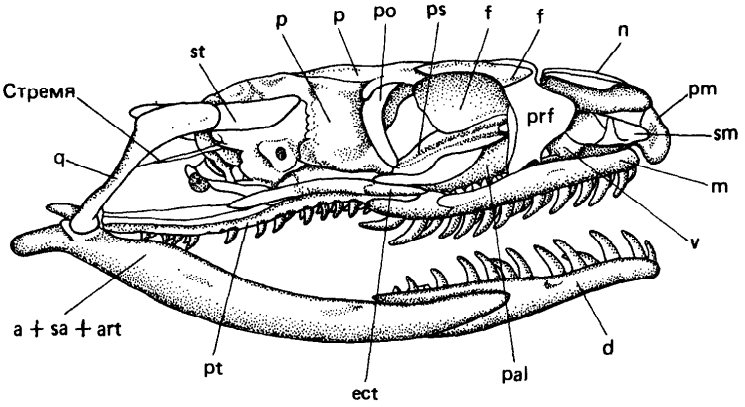


Рис. 11-34. Череп современной ужеобразной змеи *Ptyas*. Хорошо видно подвижное соединение верхней и нижней челюстей. Сокращения см. рис. 8-3 (Parker, Grandison, 1977. Copyright Trustees of The British Museum (Natural History) 1977. Используется с разрешения издателя, Cornell University Press)

У древнейшей змеи с хорошо известным черепом — *Dinilysia* из верхнего мела Южной Америки — степень развития этих признаков уже довольно высока (рис. 11-35).

По менее специализированным чертам строения змеи сильно напоминают ящериц, и долгое время считалось, что они произошли от этой группы. Самый важный производный признак, общий для всех змей и ящериц,— наличие гемипенисов (парных, выворачивающихся копулятивных органов). Тем не менее споры о близости какого-либо из современных семейств ящериц к змеям продолжаются. Относительно условий среды, в которых возникли змеи, мнения также расходятся.

Некоторые признаки, включая наиболее характерные для змей — удлинение туловища и редукцию конечностей,— общие у них с роющими ящерицами. У змей, как и в этих группах, исчезла барабанная перепонка и полость среднего уха. Еще более поразительное сходство обнаруживается в строении глаза. Некоторые авторы считают это доказательством присутствия в эволюции змей роющей стадии, на которой глаз подвергся сильной дегенерации с последующим восстановлением его структуры в ходе нового приспособления современных змей к жизни на поверхности земли.

У змей, как и у некоторых роющих ящериц, подвижные веки преобразованы в неподвижную прозрачную перепонку. Клетки сетчатки, по-видимому, упрощены, а наружные и внутренние глазничные мышцы редуцированы. Ни у одной змеи нет маслянистых включений в светочувствительных элементах сетчатки, а у большинства — центральной ямки желтого пятна, которая есть у продвинутых ящериц.

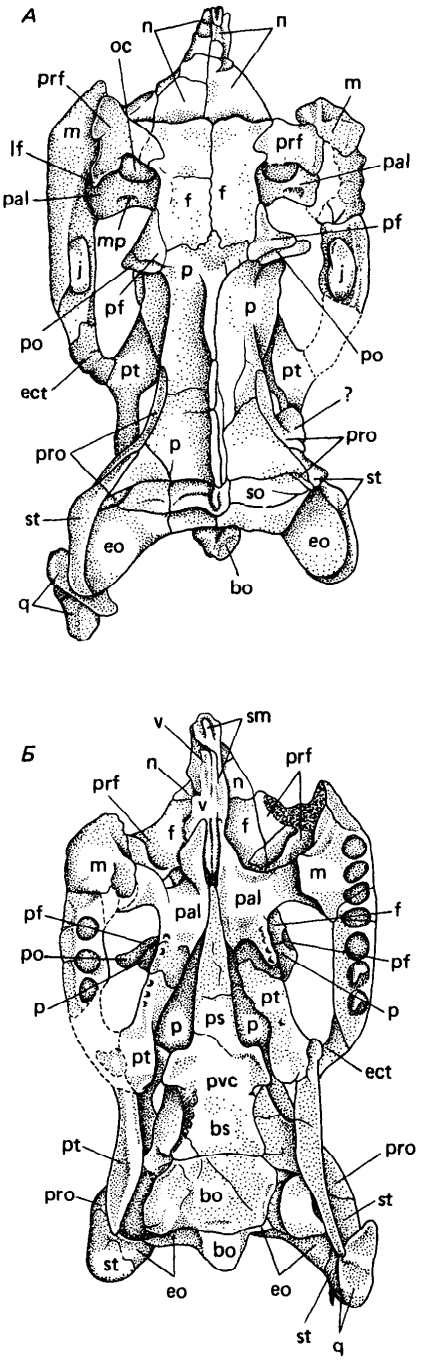


Рис. 11-35. Череп древнейшей из достаточно хорошо известных змей *Dinilysia* из верхнего мела Южной Америки, вид сверху (*А*) и с неба (*Б*), × 1. Сокращения см. рис. 8-3, а также: lf — слезное отверстие (foramen lacrimalis), mp — небно-верхнечелюстное отверстие (foramen maxillopalatinus), oc — глазнично-носовой канал (canalis orbitonasalis), pvc — заднее отверстие видиева канала (foramen posterior canali Vidii), s — стремя (stapes) (Estes, Frazetta, Williams, 1970)

Еще одно свидетельство дегенерации глаза — отсутствие хрящевых и окостеневших поддерживающих структур склеры, сохраняющихся даже у роющих ящериц (Walls, 1942).

Несмотря на эти аргументы, признание роющей стадии в эволюции змей сталкивается с несколькими проблемами. Специализация черепов роющих ящериц и амфисбен (см. рис. 11-32) сильно отличается от характерной для таких древних змей, как *Dinilysia*. Кости их черепа срослись в сплошную структуру в отличие от их крайней подвижности у большинства змей. В то же время верхние челюсти современных роющих змей, как и у роющих ящериц, прочно прикреплены к черепу, а нижние обычно укорочены. Такое строение челюстей, по-видимому,— специализация по сравнению с более подвижным предковым состоянием, причем в других отношениях черепа этих змей четко отличаются от черепов роющих ящериц. Древнейшие роды, отнесенные к змеям или к формам, промежуточным между ними и ящерицами, не роющие, а водные; кинетизм их черепов высоко развит.

Возможно, некоторые признаки змей, связываемые с роющим образом жизни, имеют иное происхождение. Утрата барабанной перепонки и полости среднего уха произошла и в нескольких группах неройющих ящериц, а у змей может объясняться чрезвычайной подвижностью квадратной кости, которая крайне затруднила бы прикрепление к ней барабанной перепонки (Berman, Regal, 1967). В ходе эволюции млекопитающих (правда, в связи с ночным зрением, а не с подземным образом жизни) также происходили некоторые изменения глаза, описанные выше как аргументы в пользу роющей стадии филогенеза змей. Другие его изменения вполне можно объяснить ползанием по поверхности земли среди густой растительности или в рыхлом грунте, т. е. они необязательно связаны со строго подземным или роющим образом жизни.

Из современных ящериц ближе всего к змеям вараноиды. Об этом говорят строение языка, способ смены зубов и наличие сустава внутри нижней челюсти. Якобсонов орган является важной сенсорной структурой в обеих группах. Ни один из этих признаков не присущ только вараноидам, но ни у одной другой группы ящериц нет всех их вместе. Родство змей с вараноидами поставлено под сомнение Риппелем (Rieppel, 1980, 1983), который полагает, что тип кинетизма их крыши черепа и нижней челюсти отличается от наблюдаемого у всех современных групп ящериц и мог развиваться независимо от уровня эолацертилий.

В отличие от нескольких других групп ящериц у современных вараноидов тенденция к редукции конечностей или удлинению туловища выражена слабо. Тем не менее известно несколько раннемеловых форм, сочетающих особенности черепа вараноидов (включая огромную подвижность челюстных и квадратной костей) с удлиненным телом и редуцированными конечностями. К ним относятся уже упоминавшиеся долихозавры, а также два недавно описанных (Haas, 1979, 1980) рода из низов верхнего мела Израиля (рис. 11-36). Последние по общей форме тела и полному отсутствию передних конечностей и их поясов явно змееподобны. У *Ophiomorphus* хорошо заметны рудименты задних конечностей и тазового пояса, но у *Pachyrhachis* они сильно редуцированы. Длина обоих родов больше метра, предхвостовых позвонков у них больше сотни. У *Pachyrhachis* ребра пахиостозные, что позволяет предполагать водный образ жизни. В строении позвонков у обеих форм есть черты сходства с упомянутыми выше представителями семейства Simoliophidae, относимого то к змеям, то к вараноидам. По-видимому, эти роды являются почти идеальными промежуточными формами между данными группами.

Предки змей, вероятно, дивергировали от ящериц до конца юры. Хотя этот вопрос точно не решен, они могут быть близки к основанию линии вараноидов. Дальнейшая их специализация была направлена в первую очередь на удлинение тела и редукцию конечностей. Древнейшие змеи, возможно, были сравнительно крупными сухопутными хищниками, специализировавшимися на увеличение подвижности челюстей, что позволяло заглатывать добычу целиком. Сильное удлинение тела при относительном уменьшении его диаметра, по-видимому, преадаптировало змей как к водной локомоции, так и к роющему образу жизни, к которым неоднократно приспосабливались на протяжении эволюционной истории отдельные их линии (Gans, 1975).

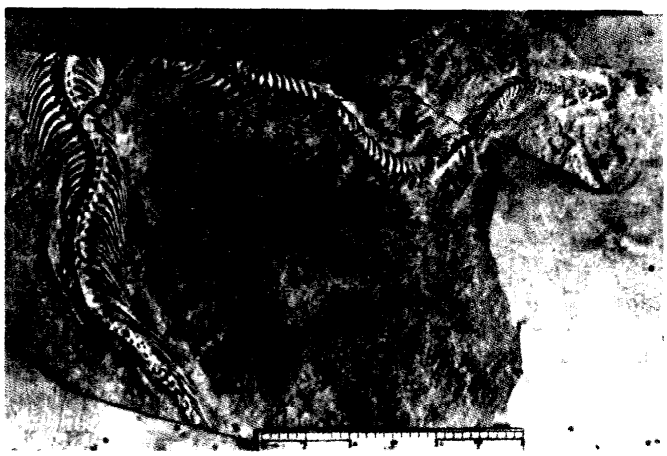


Рис. 11-36. *Pachyrhachis*. Возможно, этот нижнемеловой род из Израиля — промежуточное звено между вараноидовыми ящерицами и змеями. Длина приблизительно 1 м. Фотографию любезно предоставил д-р Tchernov

Многообразие змей

Палеонтологическая летопись сухопутных змей в мелу и палеогене остается очень неполной, поэтому предположения о родственных связях современных семейств почти целиком основаны на строении современных видов.

Ныне живущих змей можно разделить на три инфраотряда: червеобразных (Scolecophidia), низших (Henophidia) и высших (Caenophidia) (Parker, Grandison, 1977). К первым относятся два роющих семейства: слепозмейки (Typhlopidae) и узкоротые змеи (Leptotyphlopidae), широко распространенные сейчас в Европе, Юго-Восточной Азии, Африке, Южной Америке и Австралии. Их примитивность заключается в сохранении рудиментов тазового пояса и наличии только одного отверстия для тройничного нерва. Тем не менее они высокоспециализированы по строению черепа, отличающему их от других, как современных, так и ископаемых змей. Его особенности, вероятно, связаны с роющим образом жизни и питанием мелкими беспозвоночными. Большинство костей черепа прочно соединено между собой, челюсти укорочены, а на зубной и крыловидной костях могут отсутствовать зубы. Позвонки, приписываемые этой группе, известны с эоцена.

К низшим змеям относится множество относительно примитивных родов, у которых отсутствуют специализированные черты слепозмеек. К примитивным признакам, сохраняющимся у многих представителей этого инфраотряда, относятся рудименты тазового пояса и задних конечностей, венечные кости в составе нижней челюсти и зубы на предчелюстной кости. В отличие от более продвинутых змей присутствуют как левая, так и правая общая сонные артерии. К этой группе относятся три современных семейства роющих змей и ложноногие, или удавообразные (Boidae)[1]. Вальковатые (Aniliidae), щитохвостые (Uropeltidae) и лучистые (Xenopeltidae) змеи, иногда включаемые в одно семейство,— рептилии среднего размера, питающиеся мелкими позвоночными и беспозвоночными. Их специализация заключается в прочном прирастании верхней челюсти к черепу. Для щитохвостых и лучистых змей, обитающих только в Индии, на Цейлоне и в Юго-Восточной Азии, ископаемых остатков неизвестно. Вальковатые змеи встречались в Северной Америке с верхнего мела по середину третичного периода, а сейчас представлены в Южной Америке и Юго-Восточной Азии.

Хотя к ложноногим и относятся некоторые роющие роды, подвижность челюстей у них гораздо больше, причем чешуйчатая[1] и квадратная кости удлинены. В это семейство входят хорошо известные удавы и питоны, достигающие в длину 10 м, а также многие более мелкие формы. Некоторые ложноногие — роющие, другие обитают на поверхности земли, на деревьях или ведут полуводный образ жизни. Это семейство известно уже с верхнего мела. Одна из немногих ископаемых змей с почти полностью сохранившимся скелетом — *Dinilysia* (см. рис. 11-35),— по-видимому, близка к основанию ствола, от которого произошли все позднейшие низшие змеи.

К высшим змеям относятся все более продвинутые представители подотряда *Serpentes*: гадюки, кобры и другие ядовитые формы, а также крайне разнообразная группировка ужеобразных. От более примитивных змей они отличаются дальнейшим увеличением кинетизма челюстей. Базиптеригоидные отростки у них исчезают, поэтому крыловидная кость более подвижно связана с основанием мозговой коробки. Зубы на предчелюстной кости и венечные кости нижней челюсти утрачены. Рудименты тазового пояса отсутствуют, что позволяет вмещать в брюшную полость более крупную добычу. К другим отличиям от низших змей относятся утрата правой общей сонной артерии и увеличение промежутков между межреберными артериями.

Самое разнообразное семейство змей — ужеобразные (Colubridae); оно охватывает более 300 родов и 1400 видов, распространенных по всему миру. Большинство их сухопутные, некоторые приспособились к пресноводной, другие — к морской среде. Некоторые ядовиты, с неподвижными ядовитыми клыками в задней части рта[1]. В палеонтологической летописи высших змей они появляются первыми; их отдельные позвонки найдены в позднеэоценовых слоях Европы.

С нижнего миоцена Европы известны оба основных семейства ядовитых змей: гадюки (Viperidae) и аспиды (Elapidae), к концу этого отдела они появляются в Северной Америке, а сейчас распространены почти по всему миру. Для аспидов, к которым относятся кобры, коралловые змеи, мамбы и крайты, характерны неподвижные клыки. Морские змеи (Hydrophidae), неизвестные в ископаемом состоянии, по-видимому, близкородственны аспидам (иногда их объединяют в одно семейство); они широко распространены в теплых океанах.

[1] А также палеогеновые морские змеи Palaeophidae (см. ниже).— *Прим. ред.*

[1] Эту кость, выступающую у низших змей назад за уровень затылка, обычно гомологизируют с надвисочной. Чешуйчатая кость змей, по-видимому, утрачена, а квадратная причленяется к надвисочной.— *Прим. ред.*

[2] На задней части верхнечелюстной кости.— *Прим. ред.*

У гадюк верхнечелюстные кости могут поворачиваться таким образом, что во время заглатывания добычи клыки направляются назад и укладываются внутри ротовой полости [1]. К подсемейству Viperinae относятся гадюки Старого Света. Для ямкоголовых (гремучих) змей (Crotalinae) характерно терморецепторное углубление между глазом и ноздрей. Это приспособление, вероятно, особенно полезно для охоты на теплокровных животных ночью, а также в темных ходах и расселинах. В это подсемейство входят гремучники, водяные и медноголовые щитомордники, бушмейстеры, куфии.

Современные высшие змеи четко отличаются от большинства низших, но некоторые семейства, по-видимому, занимают промежуточное положение. Так, у современных бородавчатых змей (Acrochordidae), обычно включаемых в состав ложноногих, много признаков высших змей, особенно в кинетизме челюстей, однако не исключено, что они сформировались параллельно. Верхнемеловые и нижнекайнозойские семейства Archaeophidae, Anomalophidae и Palaeophidae [2], возможно, близкородственны предкам высших змей, но плохо известны; подобно бородавчатым змеям, это в первую очередь водные формы.

Заключение

К лепидозаврам относятся современные ящерицы, змеи, гаттерия и их предки, известные с позднего палеозоя. Как и архозавры (включая динозавров и современных крокодилов), они принадлежат к крупной группировке диапсид, которая отличается от других групп пресмыкающихся наличием двух пар височных и подглазничного окон. Древнейший род с этими признаками — *Petrolacosaurus* из верхнего карбона. Другими, более примитивными признаками скелета он сильно напоминает проторотирид.

Удлиненная шея и дистальные элементы конечностей выделяют его с *Araeoscelis* в самостоятельную группу ранних диапсид — Araeoscelida. К другим примитивным диапсидам относятся целурозавравиды, у которых удлиненные ребра широко расставлены в стороны и поддерживают перепонку для планирования, а также вторичноводные талаттозавры.

Более продвинутых диапсид можно объединить в две крупные группировки — лепидозавроморф и архозавроморф, — различающиеся способом локомоции. У лепидозавроморф сохраняется обычный для ранних четвероногих примитивный тип передвижения с волнообразным изгибанием туловища, но развитие у них массивной грудины, образующей основание для вращения коракоидов, увеличивает силу передних конечностей и длину шага.

Самые примитивные лепидозавроморфы — верхнепермские и нижнетриасовые эозухии. *Youngina* и *Thadeosaurus*, если не считать специализации запястья, — почти идеальные предки более поздних лепидозавров. Позднемеловые и раннетретичные крокодилоподобные хампсозавры, возможно, произошли от примитивных эозухий, но вопрос этот до конца не решен.

У ящериц и клинозубых, возможно, был общий предок с эозухиями. Современные группы лепидозавров отличаются от всех остальных рептилий особыми эпифизными окостенениями, позволяющими образовывать специализированные суставные поверхности и контролировать завершение роста. Стремя у ранних чешуйчатых и клинозубых легкое, удлиненное; возможно, их среднее ухо работало по принципу выравнивания импедансов воздуха и перилимфы.

Клинозубые известны с верхнего триаса. Большинством признаков скелета они уже напоминают современный вид этого отряда. Для него характерны краевые зубы акродонтного типа. На небной кости располагается ряд крупных зубчиков, который у гаттерии параллелен зубному ряду на верхнечелюстной кости. У большинства родов нижняя височная дуга полная, но выгнута наружу, что позволяет наружному аддуктору проходить к латеральной поверхности нижней челюсти. У некоторых родов эта дуга неполная. Плеврозавры рано дивергировали от прочих клинозубых, приспособившись к водному образу жизни. Их туловищный отдел сильно удлинен, а конечности заметно уменьшены.

Ящерицы, появляющиеся в палеонтологической летописи в конце перми, отличаются от клинозубых подвижностью квадратной кости (стрептостилией), позволяющей крыловидной мускулатуре развивать гораздо большее усилие, когда челюсти почти сомкнуты. Даже у древнейшего их рода *Paliguana* задний край квадратной кости, как и у современных ящериц, несет глубокую вырезку для крепления барабанной перепонки.

---

[1] У гадюк ядовитые клыки расположены на заднем конце укороченной и подвижной верхнечелюстной кости, а у аспидов — на переднем. — *Прим. ред.*

[2] Находка в нижнем эоцене Туркмении палеофида («*Archaeophis*» *turcmenicus*) с хорошо сохранившимся черепом доказывает принадлежность этого семейства к низшим змеям. По форме тела, крайне удлиненного и значительно более высокого, чем маленькая голова, «*Archaeophis*» *turcmenicus* сходен с современными морскими змеями (Hydrophidae), родственными аспидам. В отличие от современных морских змей палеофиды не ядовиты, ядовитых клыков у них нет, сохраняются зубы на предчелюстной кости (Татаринов, 1988). Палеофиды известны с эоцена Западной Европы, Северной и Южной Америки, Африки и Туркмении. — *Прим. ред.*

К концу юры появились все инфраотряды современных ящериц. Ископаемые остатки большинства ныне живущих семейств известны с позднего мела или палеогена; в начале третичного периода уже оформились многие современные роды.

Наиболее своеобразные ископаемые ящерицы — мозазавры — крупные морские хищники позднего мела, происшедшие от тех же предков, что и современные вараноиды.

Удлиненные, змееподобные формы из нижнемеловых отложений говорят в пользу родства этой группы с вараноидовыми ящерицами. Эволюция продвинутых семейств змей связана с развитием третичных млекопитающих, служивших им добычей.

Литература

Berman D. S. (1977). *Spathorhynchus natronicus*, a new species of rhineurid amphisbaenian (Reptilia) from the early Oligocene of Wyoming. J. Paleont., **51**, 986-991.

Berman D. S., Regal P. J. (1967). The loss of the ophidian middle ear. Evolution, **21**(3), 641-643.

Broom R. (1914). A new thecodont reptile. Proc. Zool. Soc. Lond., 1072-1077.

Carroll R. L. (1977). The origin of lizards. In: S. M. Andrews, R. S. Miles, and A. D. Walker (eds.), Problems in Vertebrate Evolution, Linn. Soc. Symp. Ser., **4**, 359-396, Academic Press, London and New York.

Carroll R. L. (1978). Permo-Triassic «Lizards» from the Karoo System. Part II. A gliding reptile from the Upper Permian of Madagascar. Paleont. afr., **21**, 143-159.

Carroll R. L. (1981). Plesiosaur ancestors from the Upper Permian of Madagascar. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **293**, 315-383.

Carroll R. L. (1985). A pleurosaur from the Lower Jurassic and the taxonomic position of the Sphenodontida. Paleontographica, A, **189**, 1-28.

Carroll R. L., Thompson P. (1982). A bipedal lizardlike reptile from the Karoo. J. Paleont., **56**, 1-10.

Colbert E. H. (1970). The Triassic gliding reptile *Icarosaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **143**, 85-142.

Currie P. J. (1981). *Hovasaurus boulei*, an aquatic cosuchian from the Upper Permian of Madagascar. Paleont. afr., **24**, 99-168.

Currie P. J., Carroll R. L. (1984). Ontogenetic changes in the eosuchian reptile *Thadeosaurus*. J. Vert. Paleont., **4**(1), 68-84.

Erickson B. R. (1972). The lepidosaurian reptile *Champsosaurus* in North America. Monograph Sci. Mus. Minn., **1**, 1-91.

Estes R. (1983a). *Sauria terrestria*, Amphisbaenia. In: P. Wellnhofer (ed.), Handbuch der Palaeoherpetologie. Part 10A. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Estes R. (1983b). The fossil record and early distribution of lizards. In: A. G. J. Rhodin and K. Miyata (eds.), Advances in Herpetology and Evolutionaty Biology: Essays in Honor of Ernest E. Williams. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.

Estes R., Frazzetta T. H., Williams E. E. (1970). Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward: Part 1. Cranial morphology. Bull. Mus. Comp. Zool., **140**(2), 25-73.

Evans S. E. (1981). The postcranial skeleton of the Lower Jurassic eosuchian *Gephyrosaurus bridensis*. Zool. J. Linn. Soc., **73**, 81-116.

Evans S. E. (1982). The gliding reptiles of the Upper Permian. Zool. J. Linn. Soc., **76**, 97-123.

Farbre J. (1981). Les rhynchocèphales et les ptèrosaurien á crête pariètale du Kimèridgien supèrieur — Berriasien d'Europe occidentale. Les gisement de Canjuers (Var—France) et ses abords. Editions de la Fondation Singer-Polignac, Paris.

Fraser N. C. (1982). A new rhynchocephalian from the British Upper Trias. Paleontology, **25**(4), 709-725.

Fraser N. C., Walkden G. M. (1984). The postcranial skeleton of the Upper Triassic sphenodontid *Planocephalosaurus robinsonae*. Paleontology, **27**(3), 575-595.

Gans C. (1960). Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 1. A taxonomic revision of the Trogophinae, and a functional interpretation of the amphisbaenid adaptive pattern. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **119**, 129-204.

Gans C. (1975). Tetrapod limblessness: Evolution and functional corollaries. Amer. Zool., **15**, 455-467.

Gans C. (1978). The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. Trans. Zool. Soc. Lond., **34**, 347-416.

Gilmore C. W. (1942). Osteology of *Polyglyphanodon*, an Upper Creataceous lizard from Utah. Proc. U. S. Nat. Mus., **92**, 229-265.

Gorniak G. C., Rosenberg H. I., Gans C. (1982). Mastication in the Tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): Structure and activity of the motor system. J. Morph., **171**, 321-353.

Haas G. (1979). On a new snakelike reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, near Jerusalem. Bull. Mus. Natn. His. Nat., Paris 4e sèr., **1**, 51-64.

Haas G. (1980). Remarks on a new ophiomorph reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, Israel. In: L. Jacobs (ed.), Aspects of Vetrebrate History, pp. 177-192. Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff, Arizona.

Jenkins F. A., Jr., Goslow G. E., Jr. (1983). The functional anatomy of the shoulder of the Savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). J. Morph., **175**, 195-216.

Kauffman E. G., Kesling R. V. (1960). An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. Contr. Mus. Paleont., Univ. Michgan, **15**(9), 193-248.

Kluge A. (1967). Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **135**, 1-59.

Kornhuber A. G. (1901). *Opetiosaurus bucchichi*. Eine neue fossile Eidechse aus der unteren Kreide von Lesina in Dalmatien. Abb. geol. Reichsanst. Vienna, **17**, 1-24.

Kuhn-Schnyder E. (1974). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. Neujahrsblatt, Naturf. Ges. Zuerich, **176**, 1-119.

Malan M. E. (1963). The dentition of the South African Rhynchocephalia and their bearing on the origin of the rhynchosaurus. S. Afr. J. Sci., **59**, 214-219.

Mateer N. J. (1982). Osteology of the Jurassic lizard *Ardeosaurus brevipes* (Meyer), Paleontology, **25**(3), 461-469.

Parker H. W., Grandison A. G. C. (1977). Snakes — A Natural History (2d ed.). British Museum and Cornell University Press, London and Ithaca, New York.

Pough H. F. (1973). Lizard energetics and diet. Ecology, **54**, 837-844.

Pough H. F. (ed.) (1983). Adaptive radiation within a highly

specialized system: The diversity of feeding mechanisms of snakes. Amer. Zool., **23**, 338-460.

Rieppel O. (1983). A comparison of the skull of *Lanthanotus borneensis* (Reptilia: Varanoidea) with the skull of primitive snakes. Z. Zool. Systematik und Evolutionforschung, **21**(2), 142-153.

Robinson P. L. (1962). Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain. Proc. Geol. Soc. Lond., **1601**, 137-146.

Robinson P. L. (1973). A problematic reptile from the British Upper Trias. J. Geol. Soc., **129**, 457-479.

Robinson P. L. (1975). The functions of the hooked fifth metatarsal in lepidosaurian reptiles. In: Problems actuels de paléontologie; evolution des vertebres. Colloq. Int. C. N. R. S., **218**, 461-483.

Romer A. S. (1966). Vertebrate Paleontology. University of Chicago Press, Chicago.

Russell D. A. (1967). Systematics and morphology of American mosasaurs (Reptilia, Sauria). Peabody Mus. Nat. Hist. Bull., 23, 1-237.

Rage J.-C. (1975). Un serpent du Palèocene du Niger. Etude prèliminaire sur l'origine des Caenophidiens (Reptilia, Serpentes). C. R., Acad. Sci (Paris), Ser. D, **281**, 515-518.

Rage J.-C. (1984). Serpentes. In: P. Wellnhofer (ed.), Handbuch der Palaeoherpetologie, **11**, 1-80. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Reisz R. (1981). A diapsid reptile from the Pennsylvanian of Kansas. Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., Spec. Publ., **7**, 1-74.

Reisz R., Berman D. S., Scott D. (1984). The anatomy and relationships of the Lower Permian reptile Araeoscelis. J. Vert. Paleont., **4**, 57-67.

Rieppel O. (1980). The phylogeny of anguinomorph lizards. Denkschriften Schweiz, Naturf. Ges., **94**, 1-86.

Sigogneau-Russell D. (1979). Les champsosaures Europèens: Misc au point sur le Champsosaure d'Erquelinnes (Landènien Inferieur, Belgique). Ann. Pal. Vert., **65**, 93-154.

Smith K. K. (1980). Mechanical significance of streptostyly in lizards. Nature, **283**, 778-779.

Walls G. L. (1942). The vertebrate eye and its adaptive radiation. Bull. Cranbrook Instit. Sci., **19**, 1-785.

Wever E. G. (1978). The Reptilie Ear. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Глава 12

Мезозойские морские пресмыкающиеся

Пресмыкающиеся — в основном сухопутные животные, но в мезозое несколько их групп доминировали и в морях. Наиболее обычны среди них ихтиозавры, размерами и формой тела напоминающие крупных акул и дельфинов, а также плезиозавры, для которых характерны длинная шея, короткое туловище и большие веслоподобные конечности. Ихтиозавры появились в раннем триасе, были наиболее многочисленны в ранней юре, но вымерли задолго до конца мела. Разнообразные плезиозавры существовали в юре и мелу. Триасовые нотозавры и плакодонты известны хуже; они менее адаптированы к водной среде, однако уже явно отличаются от всех более древних наземных рептилий. На рис. 12-1 показана схема радиации этих групп.

Их конкретные предки и родственные связи долгое время вызывали споры. Для выяснения происхождения ихтиозавров данных все еще мало; эти жи-

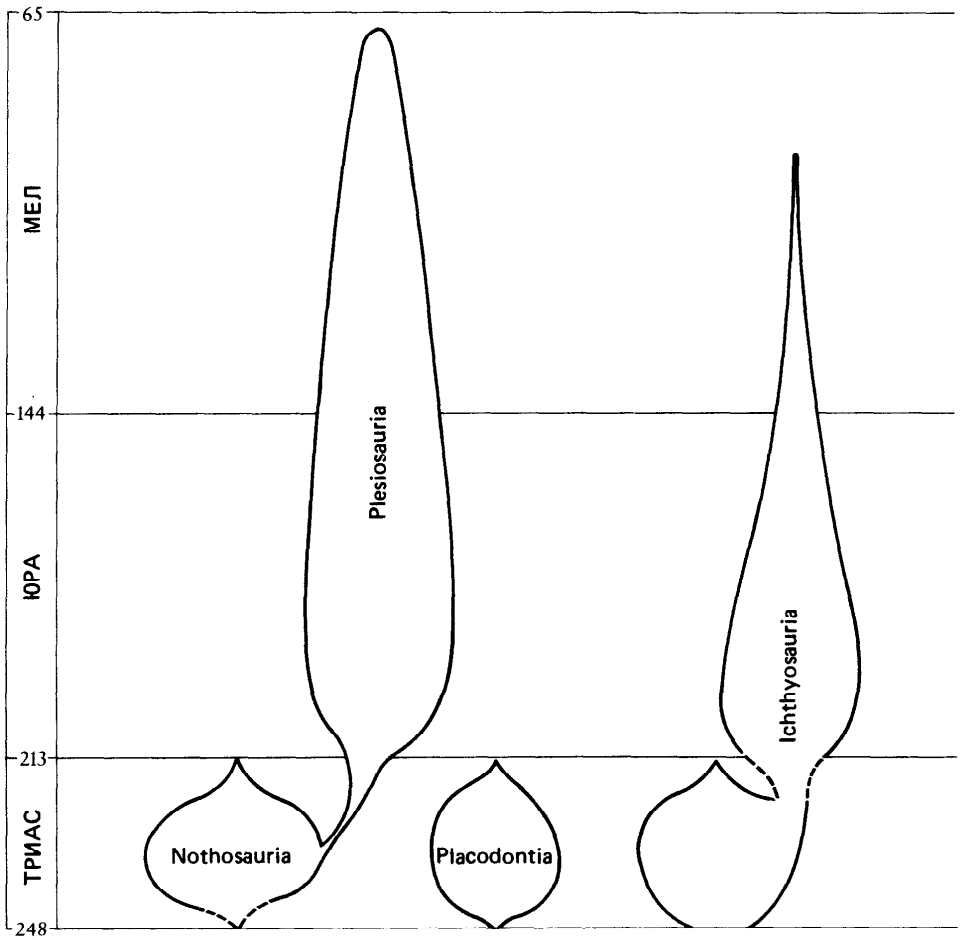


Рис. 12-1. Стратиграфическое распределение мезозойских водных рептилий

вотные выделяются в отдельный подкласс Ichthyopterygia. Плакодонты, по-видимому, произошли от каких-то ранних диапсид, но более точно установить их предков пока невозможно. Нотозавры и плезиозавры объединяются на основе присущих только им производных признаков черепа и плечевого пояса в отдельный надотряд Sauropterygia, который может быть сестринской группой лепидозавров.

Приспособление к водному образу жизни — распространенное среди пресмыкающихся явление, что доказывают примеры мезозавров из отряда Captorhinida, черепах из семейств Plesiochelyidae, Cheloniidae и Dermochelyidae, плеврозавров и нескольких семейств чешуйчатых. Сеймор (Seymour, 1982) указывал, что такая адаптация особенно легко происходит у примитивных амниот в связи с низкой интенсивностью их метаболизма, способностью выдерживать недостаток кислорода, низкой температурой тела, а также широкими возможностями использования анаэробных процессов для работы мышц. Судя по современным морским игуанам, приспособление к передвижению и питанию в воде не требует структурной или физиологической специализации (Dawson, Bartholomew, Bennett, 1977). Водная локомоция требует у них только четверти метаболических затрат, связанных с перемещением по суше. Пресмыкающиеся становились вторичноводными всякий раз, когда жизнь в воде оказывалась выгоднее с точки зрения наличия источников пищи и хищников.

Sauropterygia

Среди завроптеригий наиболее полно прослеживается последовательность стадий специализации к водному образу жизни. Радиация примитивных диапсид привела к появлению ряда водных линий. Семейства Younginidae и Tangasauridae из отряда эозухий сходны по большинству признаков скелета, но хвост у тангазаврид сжат с боков, длинные невральные и гемальные остистые отростки образуют эффективную гребную поверхность (см. рис. 11-12), а брюшная полость заполнена мелкими камешками, которые, должно быть, служили балластом. Этих рептилий исключает из числа предков более поздних водных диапсид специализация запястья с латеральной централией, отделенной от четвертой дистальной карпалии крупной медиальной централией. Тем не менее всеми остальными признаками строения они близки к примитивным завроптеригиям. Их передние и задние конечности не уменьшены и не специализированы для передвижения в воде, причем передние, как у современных водных ящериц и крокодилов, для снижения сопротивления во время плавания, возможно, прижимались к бокам тела.

Claudiosaurus

В отложениях верхней перми Мадагаскара, в которых обнаружены эти эозухии, присутствуют одновозрастные им остатки еще одного водного рода — *Claudiosaurus*; вероятно, он ближе к предкам более поздних завроптеригий (рис. 12-2 и 12-3). Большинством признаков скелета *Claudiosaurus* напоминает ранних сухопутных эозухий, хотя его запястье сохраняет примитивное для диапсид строение с латеральной централией, достигающей четвертой дистальной карпалии. Наиболее заметное отличие от них — удлинение шеи в результате смещения назад плечевого пояса. Предкрестцовых позвонков остается 25. Самый длинный палец кисти — третий, а не четвертый, что придает ей более весловидную форму.

Утрата нижней височной дуги — самый важный производный признак, общий у *Claudiosaurus* с нотозаврами и плезиозаврами. Прочими чертами черепа он близок к ранней эозухии *Youngina* (см. рис. 11-9). Общее сходство краниальной анатомии эозухий, *Claudiosaurus* и нотозавров (см. рис. 12-15) показывает, что типичное для завроптеригий строение щеки произошло от примитивного диапсидного путем утраты нижней височной дуги, а не от состояния с исходно отсутствовавшим нижним височным отверстием (Carroll, 1981). В отличие от чешуйчатых, у которых нижняя височная дуга также исчезла, у *Claudiosaurus* и более поздних завроптеригий квадратная кость прочно соединена с крыловидной.

Строением неба этот род также напоминает нотозавров и плезиозавров: поперечный выступ крыловидной кости утрачен, а подглазничные окна и межкрыловидные ямы уменьшены.

Еще одно отличие от сухопутных лепидозавров заключается в том, что грудина у этого рода не окостеневает и не обызвествляется, хотя на большинстве образцов между гастралиями и задним краем коракоидов есть отпечаток, по-видимому, хрящевой

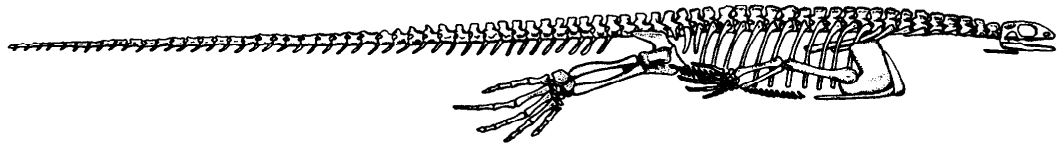


Рис. 12-2. Скелет *Claudiosaurus*. Этот диапсид из верхней перми Мадагаскара — пример ранней стадии приспособления к водному образу жизни. Суставные поверхности конечностей и их поясов окостеневали медленно, а мелкая голова и длинная шея, по-видимому, облегчали питание в воде. Длина приблизительно 60 см (Carroll, 1981)

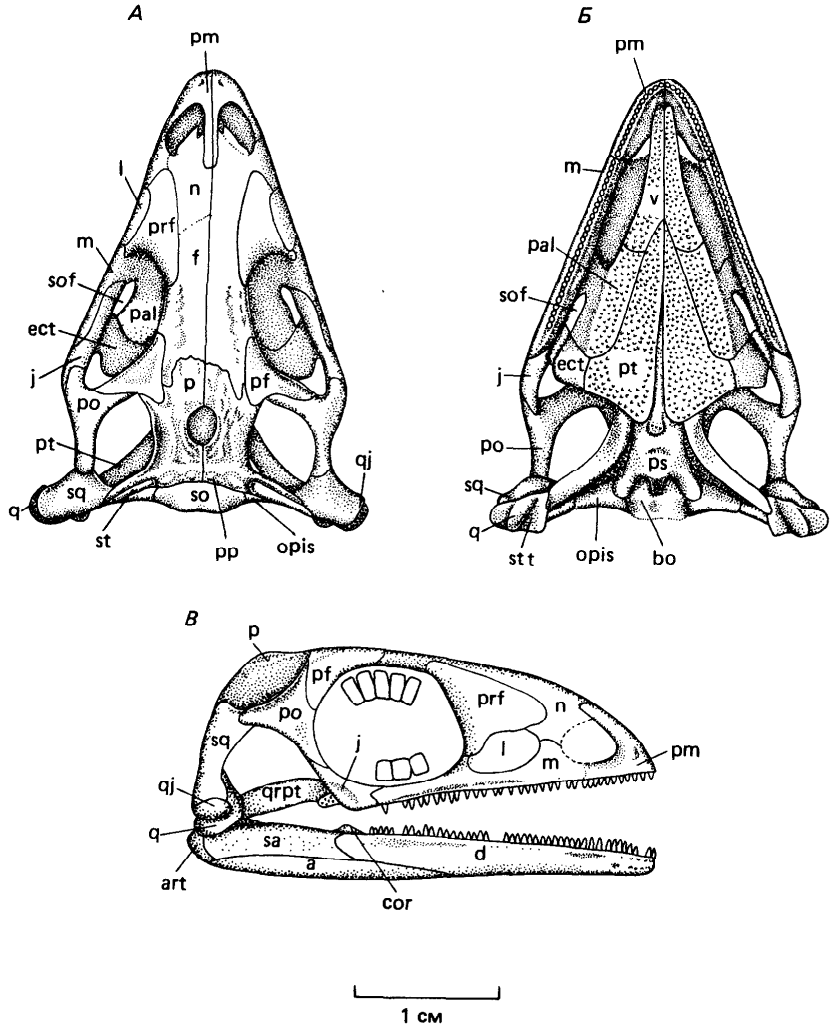


Рис. 12-3. Череп *Claudiosaurus*. Вид: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — сбоку. Строение промежуточное между типами, характерными для эозухий (ср. рис. 11-9) и нотозавров (см. рис. 12-5). Нижняя височная дуга утрачена, но квадратная кость прочно поддерживается чешуйчатой и крыловидной. Поперечного выступа крыловидной кости нет, подглазничные и межкрыловидные ямы сильно уменьшены, как и следовало бы ожидать у предка завроптеригий, хотя крыша черепа все еще примитивная. Сокращения см. рис. 8-3, а также: stt — стапедиальный бугор (tuberculum stapedialis), qrpt — квадратная ветвь крыловидной кости (ramus quadratum pterygoidei), sof — подглазничное окно (fenestra suborbitalis) (Carroll, 1981)

структуры. Утрата окостеневшей грудины, возможно, связана с изменением функции передних конечностей. У ящериц она образует поверхность для вращения коракоида, что увеличивает длину шага. Однако чередующиеся движения этих конечностей, столь важные при сухопутной локомоции, в воде создавали бы неудобства, поскольку приводили бы к «рысканью» головы и туловища. По-видимому, в связи с этим у водных рептилий отбор быстро привел к редукции грудины.

В отличие от тангазаврид хвост *Claudiosaurus* тонкий и не специализирован для водной локомоции.

Судя по пропорциям туловища, хвоста и конечностей, животные этого рода, вероятно, плавали как современные водные ящерицы и крокодилы, прижав к туловищу передние конечности, причем движущая сила создавалась волнообразными боковыми изгибами задней части туловища и хвоста. Форма суставов поясов и их конечностей указывает на способность *Claudiosaurus* передвигаться по суше, но большое количество хряща заставляет предполагать, что основную часть времени опору его тела обеспечивала вода.

Nothosauria

Нотозавры, известные в основном из среднего триаса Европы и Китая, представляют более продвинутую стадию приспособления к водному образу жизни. По сравнению с примитивными сухопутными пресмыкающимися их конечности уменьшены, но еще не сильно специализированы для передвижения в воде. Заметно снижена степень окостенения поясов конечностей, карпалий и тарсалий, а в строении суставов отсутствуют признаки, способствующие опоре и передвижению на суше.

Длина нотозавров колеблется от менее 20 см до более 4 м, а пропорции их головы и шеи весьма разнообразны, однако строение и пропорции остальной части тела относительно однородны, что указывает на сходство типов водной локомоции внутри этой группы.

Хорошо известный род *Pachypleurosaurus* из среднего триаса Альп (рис. 12-4 и 12-5) относится к семейству Pachypleurosauridae (Carroll, Gaskill, 1985). В длину он достигал чуть более одного метра, включая умеренно длинную шею и длинный хвост. Череп очень мелкий, причем его относительный размер существенно уменьшается по мере роста. Если не считать малого размера, его строение типично для примитивных нотозавров. Как и у эозухий и *Claudiosaurus*, верхнее височное отверстие меньше глазницы. Верхняя височная дуга мощная, что важно для укрепления щеки в отсутствие нижней височной дуги. Квадратная кость пахиплеврозаврид сзади несет вырезку, как у ящериц; возможно, к ней крепилась барабанная перепонка. Наличие слуховой системы выравнивания импедансов подтверждается строением слуховой косточки (стремени) в форме тонкого стержня, направленного точно вбок, к краю квадратной кости. Удивительно, что у этой водной группы произошла специализация среднего уха для восприятия колебаний воздуха, особенно если учесть отсутствие данных о существовании системы выравнивания импедансов у примитивных эозухий и *Claudiosaurus*. Впрочем, у большинства ведущих в основном водный образ жизни современных лягушек среднее ухо хорошо развито.

Небо *Pachypleurosaurus* типично для нотозавров: крыловидные кости сильно расширены позади и медиально, так что межкрыловидные ямы полностью замкнуты и основание мозговой коробки вентрально закрыто. Это можно рассматривать как продолжение изменений, наблюдающихся уже у *Claudiosaurus*.

У всех нотозавров длинная шея; у *Pachypleurosaurus* примерно 18 шейных позвонков, а туловищных 20—21. Гипоцентры исчезли, за исключением расположенных впереди атланта и эпистрофея, а также в основании хвоста. Крестцовых позвонков три, т. е. на один больше, чем у эозухий. У других нотозавров их может быть до шести. Поверхности прикрепления к подвздошной кости на крестцовых ребрах очень маленькие, сама эта кость сильно уменьшена. Крестцовое сочленение выглядит очень слабым у всех нотозавров, и объяснить увеличение числа крестцовых ребер трудно.

Невральные и гемальные отростки у основания хвоста *Pachypleurosaurus* удлинены дорсально и вентрально, образуя эффективную гребную поверхность.

Ребра и позвонки у многих нотозавров сильно утолщенные, пахиостозные, как и у мезозавров. Это утолщение должно было увеличивать плотность животных, что позволяло им оставаться в погруженном состоянии, прикладывая к этому минимум усилий. Такая черта особенно выражена у мелких родов, например *Neusticosaurus*.

Форма плечевого пояса нотозавров уникальна среди пресмыкающихся (рис. 12-6). Окостеневает он относительно слабо, гленоидная впадина малозаметна. Основание лопаток, пластины ключиц и межключица образуют мощную передневентральную перемычку. Позади нее находится очень крупное срединное отверстие, ограниченное сзади сильно удлиненными коракоидами. По сравнению с наземными рептилиями лопаточная пластина очень мала и расположена спереди от гленоидной впадины. Если бы речь шла о сухопутных пресмыкающихся, для прикрепления поддерживающих тело туловищных мышц на ней осталось бы слишком мало места. Ствол ключицы прирастает к лопатке, которая прикрывает ее и с вентральной стороны, хотя у большинства рептилий ключичная пластина, напротив, расположена снаружи от лопатки.

Дистальные элементы конечностей всех нотозавров уменьшены по отношению к плечевой кости,

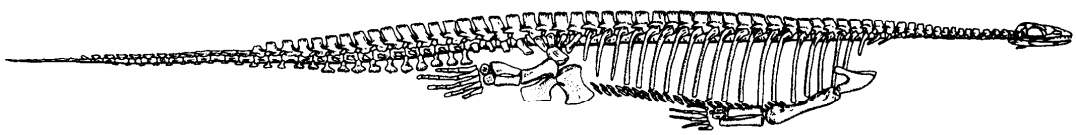


Рис. 12-4. Скелет нотозавра *Pachypleurosaurus* из среднего триаса Швейцарии. Суставные поверхности конечностей и их поясов окостеневали плохо и, вероятно, не могли длительное время служить опорой телу при передвижении по суше. Однако конечности слабо специализированы для водной локомоции, которая, вероятно, обеспечивалась движением хвоста с передними невральными остистыми отростками и гемальными дугами, разросшимися соответственно дорсально и вентрально. Длина взрослого экземпляра приблизительно 120 см (Carroll, Gaskill, 1985)

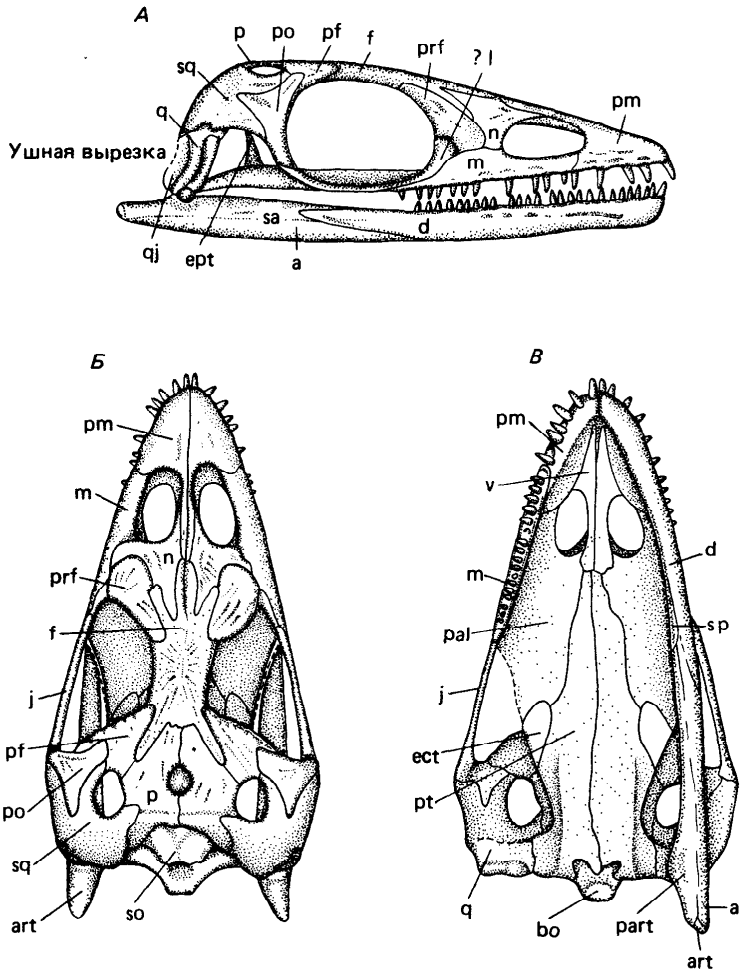


Рис. 12-5. Череп примитивного нотозавра *Pachypleurosaurus*. Вид: *А* — сбоку; *Б* — сверху; *В* — снизу. В строении крыши сохраняются признаки эозухий, за исключением смещения назад наружной ноздри, но небо сильно видоизменено и подглазничные ямы полностью закрыты. Крыловидные кости контактируют между собой по средней линии ниже мозговой коробки. Квадратная кость с вырезкой позади, как у ящериц; возможно, к ней прикреплялась барабанная перепонка. Сокращения см. рис. 8-3 (Carroll, Gaskill, 1985)

которая у крупных видов особенно массивна. Локтевой сустав выражен очень слабо. Олекранон локтевой кости не окостеневает и сочленовные поверхности для локтевой и лучевой костей на вентральной поверхности плечевой отсутствуют. Нижняя часть конечности, возможно, могла отставляться точно в сторону, что отличается от ее типично подогнутого положения у квадрупедальных пресмыкающихся. У всех нотозавров сохраняется пять отдельных пальцев и у большинства родов — примитивная фаланговая формула 2:3:4:5:3, хотя у *Pachypleurosaurus* число фаланг уменьшено, а у *Ceresiosaurus* наблюдается гиперфалангия (рис. 12-7).

За исключением развития тироидного отверстия, лобковая и седалищная кости в общем такие же, как у примитивных пресмыкающихся. Пластина подвздошной кости очень узкая и места для прикрепления крестцовых ребер на ней мало. Задняя конечность *Pachypleurosaurus* существенно короче передней, но стопа широкая и, возможно, играла важную роль при рулении.

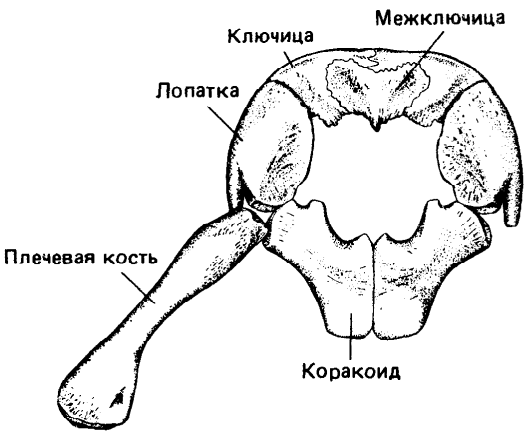


Рис. 12-6. Плечевой пояс нотозавра *Pachypleurosaurus*. Ключицы и межключицы спереди образуют прочную поперечную перегородку, что характерно для всей этой группы. Центральная часть пояса открыта, а коракоиды вытянуты назад и на большом протяжении контактируют по средней линии. Передний край лопатки, как у плезиозавров (но в отличие от других амниот), находится под ключицами, подстилаемыми также (как обычно) межключицей (Carroll, Gaskill, 1985)

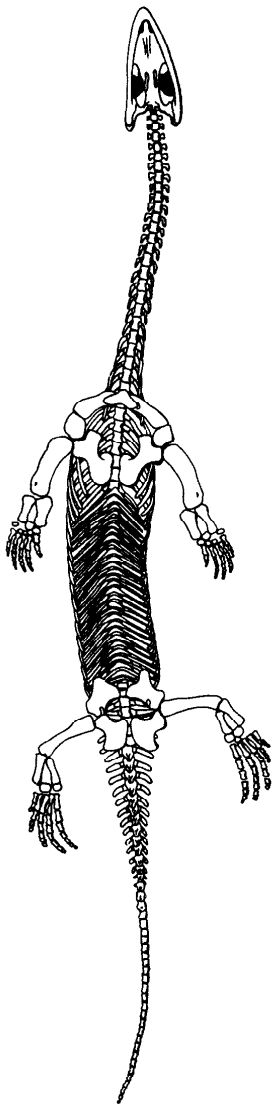


Рис. 12-7. Скелет нотозавра *Ceresiosaurus*, вид снизу. Длина особей этого рода достигала 4 м (Kuhn-Schnyder, 1963. С разрешения Исторического архива Тессина)

Водная локомоция у нотозавров

Длительное время полагали, что по типу водной локомоции нотозавры занимают промежуточное положение между примитивными сухопутными рептилиями и плезиозаврами. По-видимому, их конечности пригодны для гребли, но не для более специфических движений в воде.

Реконструкция *Pachypleurosaurus* показывает, что вертикальное разрастание костей в основании хвоста могло обеспечить самую широкую гребную поверхность тела (см. рис. 12-4). Вероятно, примитивный тип локомоции нотозавров продолжал тенденцию, наметившуюся у водных ящериц и крокодилов, когда главную движущую силу создавали боковые волнообразные изгибы туловища и хвоста. По отношению к длине туловища конечности всех нотозавров мелкие: возможно, первоначально при плавании они прижимались к его бокам для снижения сопротивления в воде. Уменьшение размеров и степени окостенения конечностей нотозавров, по-видимому, началось в самом начале их водной адаптации. У некоторых форм вентральная часть плечевого пояса очень сильно редуцирована, причем ни ключицы, ни лопатки вентрально не разрастаются. Возможно, такая редукция отражает наиболее примитивное строение группы.

Конфигурация этих элементов у других родов, когда вентральная часть лопатки и ключичной пластины расширены, но по сравнению с большинством других рептилий перекрывают друг друга в обратном порядке, безусловно, является специализацией нотозавров. Возможно, она связана с отбором, направленным на более активное использование передних конечностей при водной локомоции. Для всех нотозавров характерны сильно расширенные сзади коракоиды. Это можно связать с усилением мышц-ретракторов, тянущих переднюю конечность назад. Вторичное разрастание передней части вентральной поверхности плечевого пояса, видимо, соответствует более поздней стадии, на которой сформировались более мощные протракторы плечевой кости. Совершенствование локомоторных возможностей передних конечностей подразумевает изменение поведения и, возможно, контроля со стороны центральной нервной системы, способствующего одновременным, а не поочередным движениям.

Тазовый пояс и задние конечности нотозавров уменьшены, и их специализации, указывающей на активную локомоторную роль, не заметно.

Примитивность пахиплеврозаврид заключается в строении крыши черепа с мелкими, как и у ранних эозухий, верхними височными окнами. Большинство представителей семейства не достигают в длину и одного метра, а низкие невральные остистые отростки при широких и плоских дугах указывают на то, что боковые изгибы туловищного отдела, возможно, оставались основным механизмом водной локомоции.

Другие нотозавры, в том числе и род *Nothosaurus*, гораздо крупнее (до 4 м в длину); их череп сзади гораздо шире, а верхние височные окна больше глазниц (рис. 12-8). У *Nothosaurus* невральные остистые отростки гораздо выше, а дуги у́же, что позволяет предполагать менее гибкое туловище. Передние конечности гораздо мощнее задних и сильнее отличаются от них, чем у более мелких пахиплеврозаврид; видимо, они играли более важную роль при плавании.

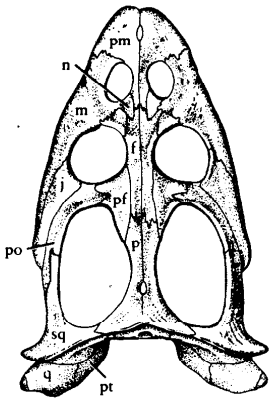


Рис. 12-8. Череп крупного нотозавра *Simosaurus*. В отличие от *Pachypleurosaurus* верхние височные отверстия очень крупные. Длина приблизительно 10 см. Сокращения см. рис. 8-3 (von Meyer, 1847—1855)

Предки плезиозавров

По большинству признаков скелета нотозавры кажутся предками плезиозавров. Однако такому родству, по-видимому, противоречит строение неба и плечевого пояса. Небо плезиозавров менее специализировано, чем у нотозавров, поскольку сохраняются межкрыловидные ямы и основание мозговой коробки не закрывается крыловидными костями. Такое строение позволяет предполагать происхождение плезиозавров от более примитивных диапсид, а не от каких-либо хорошо известных нотозавров.

У среднетриасового рода *Pistosaurus*, первоначально отнесенного к нотозаврам, сохраняется более примитивный тип строения неба (рис. 12-9) (Sues, 1987). Присутствием носовых костей, утраченных типичными плезиозаврами, его череп сходен с черепом нотозавров; эта рептилия напоминает их и приписываемыми ей остатками посткраниального скелета (рис. 12-10). К сожалению, трудно оценить филогенетическое значение этого материала, поскольку уверенности в принадлежности черепа и посткраниальных элементов одному виду нет. Однако не исключено, что *Pistosaurus* — важное звено, связывающее нотозавров и плезиозавров. Строение его неба, возможно, соответствует примитивному состоянию и указывает на ответвление ведущей к плезиозаврам линии раньше появления древнейших известных нотозавров. В противном случае оно отражает более позднюю реверсию к этому состоянию. Она могла произойти в результате онтогенетических изменений с сохранением ранней стадии развития, когда крыловидные кости еще не сходились по средней линии, закрывая снизу мозговую коробку.

Если признавать происхождение плезиозавров от нотозавров, возникает другая проблема — их огромная разница в строении плечевого пояса. У типичных плезиозавров его тип, по-видимому, более примитивный, поскольку и лопатка, и коракоид сильно расширены вентрально, что несколько напоминает анатомию примитивных эозухий[1]. У продвинутых

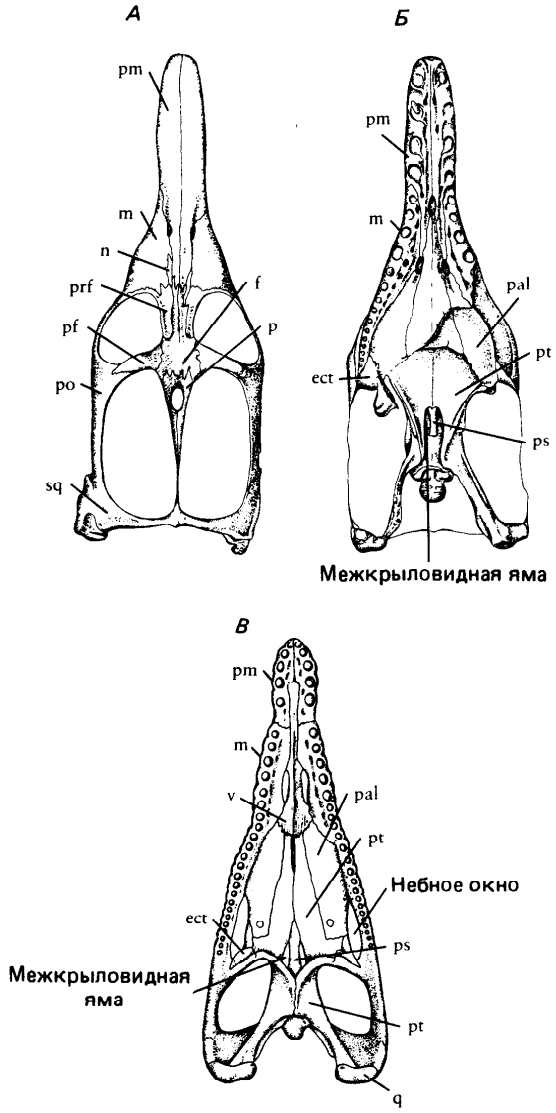


Рис. 12-9. Череп *Pistosaurus* из среднего триаса. Вид: *А* — сверху; *Б* — с неба. Сохранением на небе межкрыловидных ям, позволяющих видеть снизу мозговую коробку, его строение похоже на свойственное плезиозаврам. В крыше сохраняются мелкие носовые кости, утраченные юрскими плезиозаврами. Длина около 20 см (von Meyer, 1847—1855). *В*. Небо плезиозавра *Pliosaurus*. Длина приблизительно 1 м (Saint-Seine, 1955, с изменениями). Сокращения см. рис. 8-3

[1] Сходство с плечевым поясом эозухий и других примитивных рептилий проявляется также в том, что вентральная часть лопатки у всех этих форм разрастается внутрь от ключицы, а не кнаружи от нее, как у нотозавров.— *Прим. ред.*

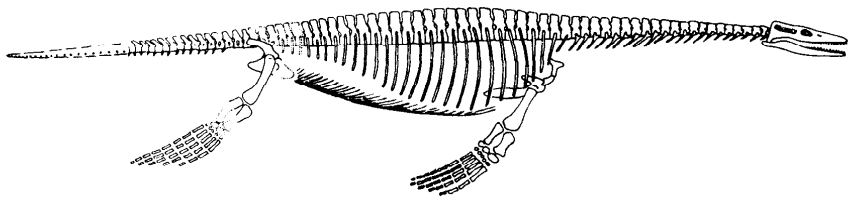


Рис. 12-10. Скелет *Pistosaurus*. Его посткраниальная часть была найдена там же, где и череп, но отдельно от него. Если реконструкция верна, то у этого рода сочетается посткраниальный скелет типичных нотозавров с черепом, похожим на свойственный плезиозаврам. Длина приблизительно 3 м (von Huene, 1948)

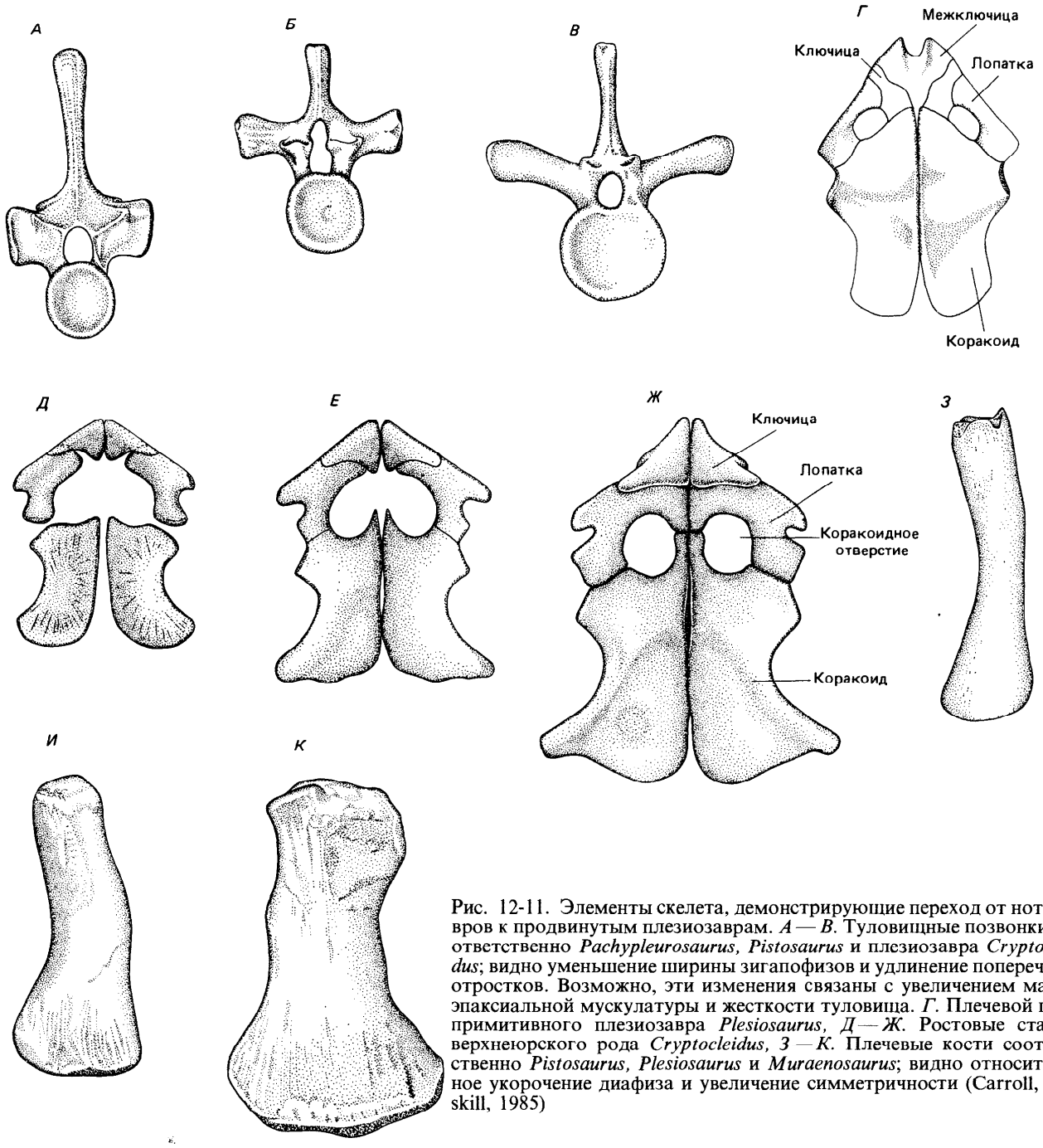


Рис. 12-11. Элементы скелета, демонстрирующие переход от нотозавров к продвинутым плезиозаврам. *А* — *В*. Туловищные позвонки соответственно *Pachypleurosaurus, Pistosaurus* и плезиозавра *Cryptocleidus*; видно уменьшение ширины зигапофизов и удлинение поперечных отростков. Возможно, эти изменения связаны с увеличением массы эпаксиальной мускулатуры и жесткости туловища. *Г*. Плечевой пояс примитивного плезиозавра *Plesiosaurus*, *Д* — *Ж*. Ростовые стадии верхнеюрского рода *Cryptocleidus*, *З* — *К*. Плечевые кости соответственно *Pistosaurus, Plesiosaurus* и *Muraenosaurus*; видно относительное укорочение диафиза и увеличение симметричности (Carroll, Gaskill, 1985)

плезиозавров описаны (Andrews, 1910) онтогенетические стадии, показывающие первоначальную незамкнутость вентральной части плечевого пояса, примерно как у нотозавров, и более позднее распространение лопаток до средней линии. В некоторой степени сходную филогенетическую последовательность можно было бы наблюдать при переходе от нотозавров через наиболее примитивных нижнеюрских плезиозавров к их более продвинутым формам (рис. 12-11). К сожалению, строение древнейших плезиозавров плохо известно.

Более подробно судить о переходе от нотозавров к плезиозаврам невозможно из-за отсутствия достаточно полных остатков обеих групп в позднем триасе. Разрозненные позвонки, кости конечностей и элементы их поясов составляют косвенные свидетельства в пользу такого перехода, но промежуточных звеньев между их четко различными по пропорциям конечностями и типами тазовых поясов пока не обнаружено.

Plesiosauria

Плезиозавры отличаются от нотозавров значительно бóльшими размерами и возросшим сходством между передней и задней конечностями. Как плечевой, так и тазовый пояса сильно разрослись вентрально и отстоят друг от друга незначительно. Протяженность гастралий ограничена (не более девяти рядов), но они очень массивные (рис. 12-12).

Тип локомоции плезиозавров долгое время вызывал споры. Ранее предполагали (Watson, 1924), что эти животные гребли в толще воды, но позднее (Tarlo, 1958; Robinson, 1975) была предложена модель их «подводного полета» по типу морских черепах и пингвинов.

Годфри (Godfrey, 1984), оспаривая эту точку зрения, считает, что строение поясов плезиозавров отличается от типичного для морских черепах и пингвинов отсутствием специализированных приспособлений для дорсовентрального движения конечностей. Значительная переднезадняя протяженность их плечевого и тазового поясов могла бы способствовать мощным гребкам вперед и назад по типу водной локомоции морского льва. Последний передвигается в основном за счет горизонтального отведения назад передних конечностей, хотя было показано (English, 1976), что возвратный гребок обеспечивает также некоторую направленную вперед подъемную силу. Хотя он и не дает такого же сильного толчка, как дорсовентральные движения «плавников» пингвинов и морских черепах, сильная инерция могла бы позволять крупным плезиозаврам продолжать движение вперед и во время возвратного гребка. Это наблюдается, например, у больших пингвинов между взмахами крыльев (Clark, Bemis, 1979).

Удлинение обоих поясов конечностей и уплощение лобковоседалищной пластины в горизонтальной плоскости вместе с увеличением количества гастралий, вероятно, значительно повышали жесткость туловищного отдела плезиозавров. Возможно, это было необходимо для эффективного использования передних и задних конечностей в качестве гребных плоскостей. Хвост был коротким и служил скорее рулем, чем органом, обеспечивающим поступательное движение. Уменьшение гибкости туловища и использование задних конечностей для гребли стали, вероятно, наиболее важными изменениями при переходе от нотозавров к плезиозаврам.

Пропорции туловища и конечностей плезиозавров остаются относительно постоянными с ранней юры до конца мела, а у головы и шеи они, напротив, сильно варьируют. В деталях строения позвонков, конечностей и их поясов происходят очевидные постепенные изменения. Браун (Brown, 1981) выделил примерно 40 родов плезиозавров и разделил их на

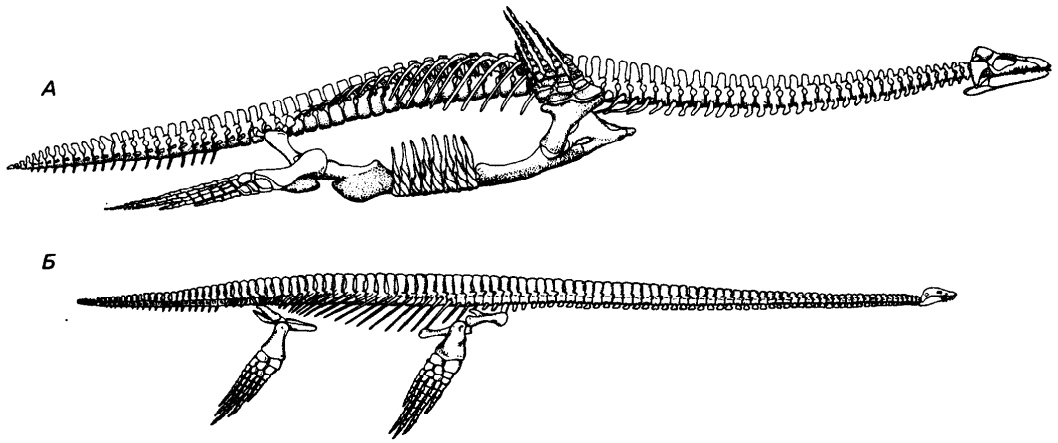


Рис. 12-12. *А*. Скелет плезиозавроида *Cryptocleidus*; длина около 3 м (Brown, 1981). *Б*. Эласмозаврид *Hydrothecrosaurus* длиной более 12 м (Saint-Seine, 1955)

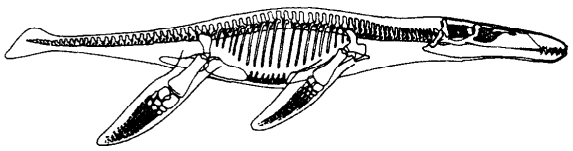


Рис. 12-13. Плиозавр *Liopleurodon* (Newman, Tarlo, 1967)

четыре семейства. Как и большинство других авторов (Welles, 1962; Persson, 1963), он различает две основные группы — Plesiosauroidea и Pliosauroidea (рис. 12-13).

У плезиозавроидов голова относительно мелкая, как и у нотозавров, а шея длинная (до 76 позвонков). Черепа плиозавров гораздо крупнее (у некоторых родов более 3 м в длину); симфиз нижней челюсти намного длиннее, но в шейном отделе может быть всего 13 позвонков. Всех плиозавров объединяют в одно семейство, а плезиозавроидов обычно делят на два — более примитивных Plesiosauridae, возможно близких к предкам всей этой группировки, всего с 28 шейными позвонками, и более специализированных Elasmosauridae с количеством шейных позвонков от 32 до 76.

У всех продвинутых плезиозавров, вне зависимости от того, к какому семейству они принадлежат, увеличивается количество фаланг и появляются не двухголовчатые, а одноголовчатые шейные ребра. И эласмозавры, и плиозавры дожили до конца мезозоя.

Placodontia

Плакодонты — самостоятельная водная группа, хотя долгое время полагали, что у них общие предки с нотозаврами. Туловище плакодонтов короткое

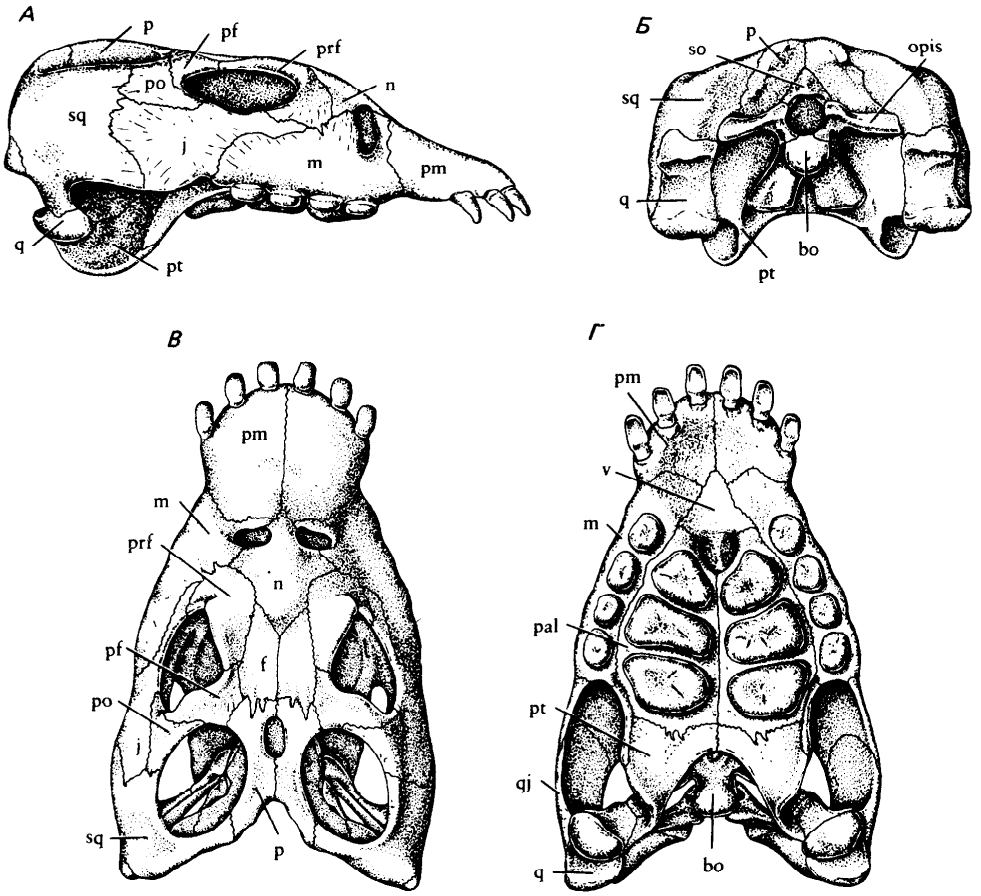


Рис. 12-14. Череп плакодонта *Placodus*. Вид: *А* — сбоку; *Б* — сзади; *В* — сверху; *Г* — с неба. Для плакодонтов характерны огромные зубы давящего типа на небе. Череп в целом очень прочный. Небо прикрепляется к мозговой коробке швами, а затылок представляет собой почти сплошную костную пластину. Сплошная щека могла развиться из щеки с височными окнами, свойственной ранним диапсидам, но прямых данных о конкретном происхождении плакодонтов нет. Для нижней челюсти характерен хорошо выраженный венечный отросток, к которому прикреплялась челюстная аддукторная мускулатура. Длина черепа приблизительно 20 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Peyer, Kuhn-Schnyder, 1955)

и толстое; конечности лишь незначительно преобразованы в гребные органы. Хвост длинный, сжатый с боков, но его строение не соответствует специализированной локомоторной структуре. У большинства плакодонтов краевые (максиллярные) и небные зубы крупные и уплощенные, видимо хорошо приспособленные для раздавливания добычи с твердыми покровами типа раковинных моллюсков (рис. 12-14).

Плакодонты известны из среднего и верхнего триаса Европы, Северной Африки и Западной Азии. Вероятно, они обитали в мелких прибрежных водах. Плакодонты весьма разнообразны с самого начала своей палеонтологической летописи в нижних слоях среднего триаса и настолько специализированы, что установить их предков пока невозможно (Sues, 1986).

Представление о группе в целом дает описанный Бройли (Broili, 1912) и Древерманом (Drevermann, 1933) род *Placodus* (рис. 12-15). Его череп массивный, с прочно сросшимися костями, создающими опору для крупных, уплощенных зубов на небе, верхнечелюстной кости и нижней челюсти. Передние зубы на зубной и предчелюстной костях направлены вперед, к концу шпателевидные. Возможно, они служили для соскабливания прикрепленной добычи. Зубная кость в отличие от большинства древних рептилий сзади поднимается с образованием крупного венечного отростка для прикрепления челюстной мускулатуры. Небо укреплено за счет шовного соединения посередине небных и крыловидных костей; от крыловидных ям не осталось и следа. Подглазничные окна редуцированы до узкой щели. Внутренние ноздри открываются общим проходом позади срединного сошника. Основание мозговой коробки и базиптеригоидные отростки в отличие от нотозавров все еще видны позади неба. Мозговая коробка и дермальные кости у *Placodus* срастаются, образуя почти сплошную затылочную поверхность с сильно редуцированными задневисочными окнами. Крупные верхние височные окна, как и у нотозавров, окружены теменной, чешуйчатой и заглазничной костями. Щека сплошная, без малейших признаков нижнего височного окна; ее вентральный край несет неглубокую выемку.

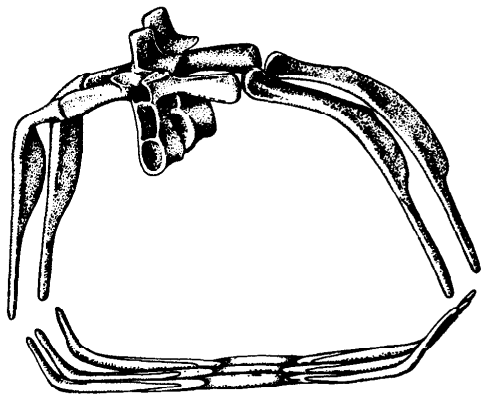


Рис. 12-16. Позвонки, ребра и гастралии плакодонта *Paraplacodus*. У этого рода длинные поперечные отростки и сильно амфицельные тела позвонков, характерные для группы в целом (Peyer, 1935)

О близких родственных связях с другими водными рептилиями или какой-либо конкретной группой примитивных наземных амниот строение черепа ничего не говорит.

У *Placodus* примерно 28 предкрестцовых позвонков, т. е. ненамного больше, чем у большинства наземных пресмыкающихся. Невральные остистые отростки высокие, а поперечные отростки очень длинные. Однако тела позвонков примитивные, глубоко амфицельные (рис. 12-16). Такое необычное сочетание признаков для плакодонтов характерно. Крестцовых позвонков три, хвост тонкий и длинный. Эндоскелетные элементы плечевого пояса, как и у других плакодонтов, слабо окостеневшие, коракоид овальный, а лопатка короткая и узкая. Как и у нотозавров, межключица подстилает ключичные пластины (рис. 12-17).

Примитивность тазового пояса заключается в пластиновидных лобковой и седалищной костях и отсутствии тироидного отверстия. Конечности, особенно запястье и предплюсна, окостеневали плохо и слабо специализированы для водной локомоции.

У всех плакодонтов хорошо развиты гастралии.

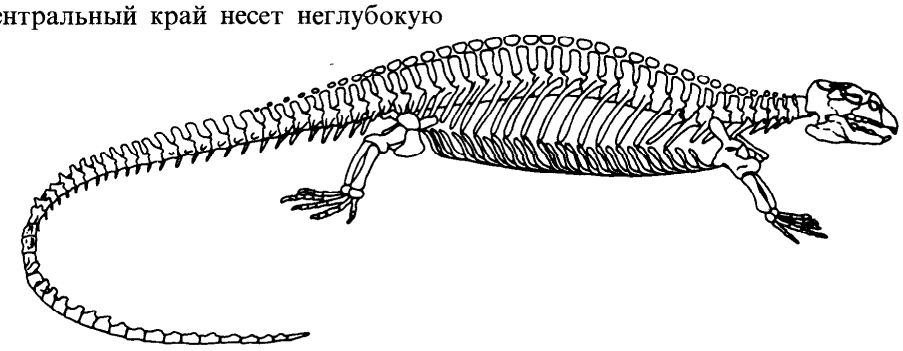


Рис. 12-15. Скелет плакодонта *Placodus* длиной около 150 см. Над невральными остистыми отростками располагается один ряд дермальных окостенений (Peyer, 1950)

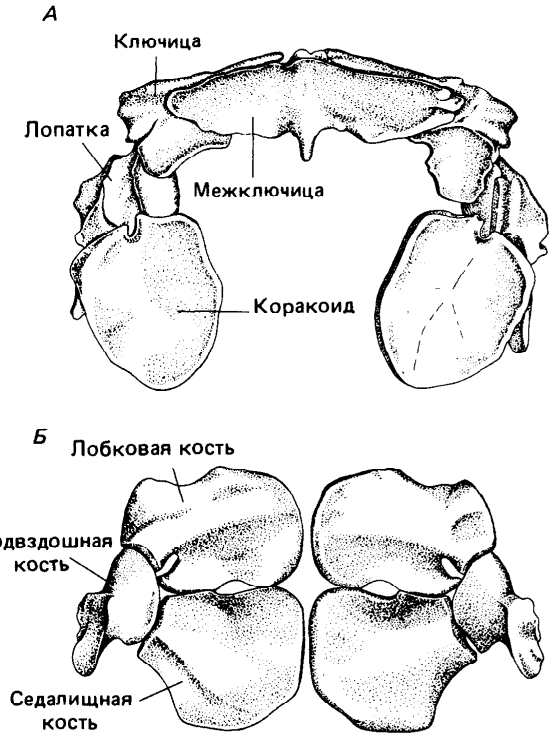


Рис. 12-17. *А*. Плечевой пояс *Placodus*, вид снизу. Как и у нотозавров, межключица широко подстилает ключицы. *Б*. Тазовый пояс, вид сверху. Его структура примитивна, поскольку крупные тироидные окна отсутствуют (Peyer, Kuhn-Schnyder, 1955)

Для *Placodus* характерно присутствие одного ряда дермальных окостенений над невральными остистыми отростками. Однако у более примитивного в целом рода *Paraplacodus* их нет. В близкородственной, но самостоятельной линии, представленной родами *Cyamodus, Placochelys* и *Henodus*, туловищный отдел целиком покрыт дермальным панцирем, напоминающим черепаший (рис. 12-18). Он состоит из многочисленных многоугольных косточек, совершенно не сравнимых с крупными пластинами черепах, хотя у *Henodus*, похоже, также покрытых эпидермальными щитками (Westphal, 1976). Позвонки прирастают к панцирю, и их количество уменьшается. У большинства представителей этой группировки панцирных плакодонтов щечные и небные зубы похожи на известные для *Placodus*, но передние у некоторых родов утрачены и, возможно, замещены роговым клювом. У *Henodus* утрачено большинство зубов [1]. Своеобразие этого рода также в том, что верхнее височное отверстие у него закрыто.

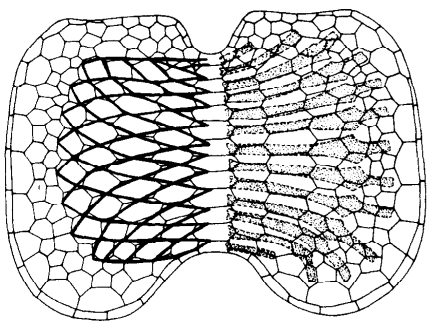


Рис. 12-18. Дорсальный панцирь плакодонта *Henodus*. Это дермальное образование состоит из неправильных многоугольников. Жирные линии слева показывают расположение налегающих на него эпидермальных щитков. Покрытые точками полосы справа соответствуют подстилающим ребрам. Панцирь достигал в ширину примерно 1 м (из Westphal, 1976)

По-видимому, рано дивергировал от остальных плакодонтов род *Helveticosaurus* (рис. 12-19). Его позвонки, как и у *Placodus*, глубоко амфицельные, с очень длинными поперечными отростками. Конечности и их пояса окостеневают так же слабо. Однако туловищный отдел гораздо длиннее, примерно с 43 предкрестцовыми позвонками. Щечные зубы не уплощенные и напоминают передние зубы других плакодонтов, т. е. длинные и несколько изогнутые. Небные зубы незаметны. Известны всего лишь два образца с плохо сохранившимся черепом, что затрудняет реконструкцию его первоначальной формы. На межключице присутствует длинный задний отросток. Возможно, ее передние края подстилались пластинами ключиц, как у самых примитивных наземных рептилий. Несмотря на некоторые свои примитивные признаки, *Helveticosaurus* не помогает в выяснении происхождения плакодонтов или их родственных связей с другими группами водных пресмыкающихся.

Можно предполагать, что отсутствие нижнего височного окна — специализированный признак плакодонтов, сформировавшийся внутри этой группы для укрепления черепа в связи с развитием зубной системы давящего типа, однако прямых доказательств здесь нет. У других рептилий, в том числе у *Araeoscelis* (см. гл. 11) и *Trilophosaurus* (см. гл. 13), исходно открытая щека также закрылась, по-видимому, в связи с развитием давящей зубной системы, но других общих с плакодонтами признаков, кроме наличия лишь верхнего височного окна, у них нет. Установление родственных связей этой группы возможно только на основе новых находок нижнетриасового или верхнепермского возраста.

[1] Сохраняются лишь пара небольших зубов на задней части неба и пара — в задней части нижней челюсти. Спереди от зубов идет желобок, вмещавший, возможно, роговой клюв или цедильный аппарат.— *Прим. ред.*

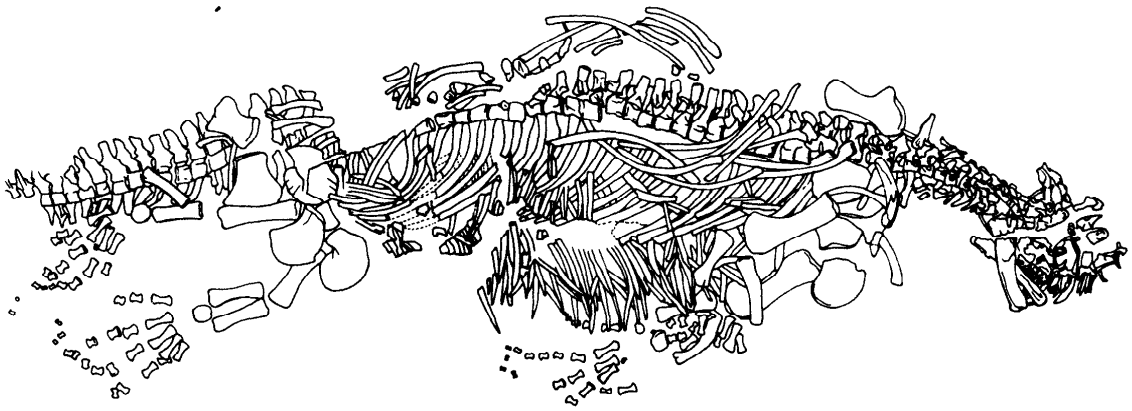


Рис. 12-19. Примитивный плакодонт *Helveticosaurus*, у которого краевые зубы не преобразованы в давящие пластины. Никаких следов дермального панциря нет. Длина образца приблизительно 2 м (Peyer, 1955)

Ichthyosauria

На протяжении всей своей палеонтологической летописи ихтиозавры были самыми специализированными из всех морских рептилий. У их продвинутых юрских и меловых родов тело веретеновидное, конечности редуцированы до мелких рулящих плавников, а хвостовой плавник представляет собой крупную структуру полулунной формы (рис. 12-20), т. е. формой тела они очень похожи на рыб из современного семейства ставридовых (Carangidae), к которому относятся самые быстроплавающие формы, включая скумбрий и тунцов, развивающих скорость более 40 км/ч. Позвонки высокоспециализированные с телом в форме очень короткого, глубоко двояковогнутого диска. Невральные дуги отделены от него хрящом, поперечных отростков нет. Форма черепа весьма своеобразная, глазница крупная, щечный отдел сильно редуцирован, рыло длинное. Все зубы одинаковой формы и сидят не в отдельных ячейках, а в общей бороздке. Ихтиозавры рожали детенышей

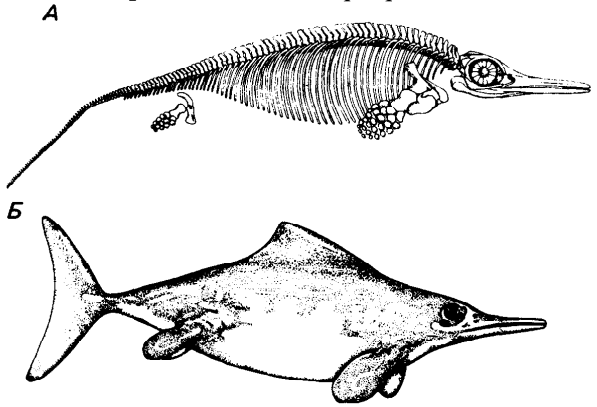


Рис. 12-20. Продвинутый верхнеюрский ихтиозавр *Ophtalmosaurus*. *А*. Скелет длиной приблизительно 3,5 м (*Andrews*, 1910). *Б*. Реконструкция (McGowan, 1983)

в воде, избавившись, таким образом, от трудностей выхода на сушу для откладывания яиц по примеру современных морских черепах, а возможно, также мозазавров и плезиозавров.

Хотя образцы ихтиозавров хранятся во многих музеях, это не значит, что их эволюционная история хорошо известна. Оказывается (McGowan, 1983), большинство скелетов происходит из немногих крайне богатых ими захоронений, представляющих весьма ограниченный геологический интервал, а остальная часть истории ихтиозавров документирована очень слабо. За последние 50 лет проведено относительно мало их детальных анатомических исследований, и наши представления об этой группе все еще во многом основаны на работах, опубликованных в XIX и начале XX в.

Раннетриасовые ихтиозавры

Древнейшие ихтиозавры известны из верхов нижнего триаса Шпицбергена и Японии, а также из основания триаса Китая (Mazin, 1981, 1983; Shikama, Kamei, Murata, 1978; Young, Dong, 1972). По многочисленным образцам реконструирована значительная часть скелета японского рода *Utatsusaurus* (рис. 12-21). Формой тела он в общем похож на юрских и меловых ихтиозавров, но по большинству признаков заметно примитивнее. Длина скелета приблизительно 1,5 м. Череп известен плохо, но, судя по нижним челюстям, он был длинным и узким. Зубы длинные и очень тонкие, эмаль на их вершине складчатая. Шея короткая, но в реконструированной предкрестцовой части позвоночника примерно 40 позвонков. В отличие от более поздних ихтиозавров длина отдельных тел позвонков приблизительно равна их высоте и они не глубоко амфицельные. По-видимому, невральные дуги были прикреплены

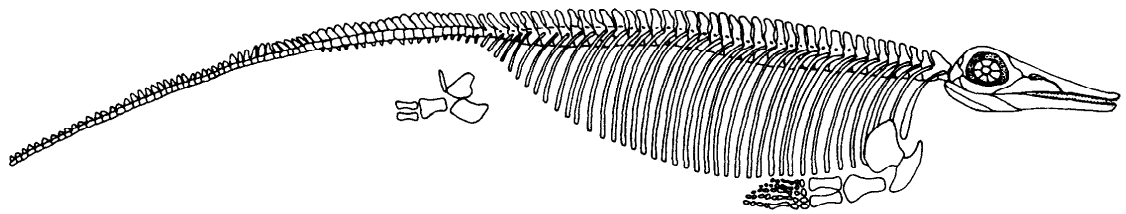


Рис. 12-21. Древнейший известный ихтиозавр *Utatsusaurus* из нижнего триаса Японии. Длина скелета приблизительно 1,5 м. Формой тела он напоминает продвинутых ихтиозавров, но детали строения позвонков, конечностей и их поясов гораздо примитивнее. Череп известен очень плохо и реконструирован в соответствии со схемой более поздних ихтиозавров (Shikama, Kamei, Murata, 1978)

к ним рыхло. Хвост длинный и по сравнению с наземными рептилиями малоспециализированный, хотя его невральные остистые отростки несколько видоизменены и, возможно, поддерживали низкий плавник. Ребра в туловищном отделе очень длинные и дистально слегка расширенные. Они двухголовчатые, но обе головки, по-видимому, прикреплялись к телам позвонков, как и у более поздних ихтиозавров, а поперечного отростка на невральной дуге не было.

Лопатка и коракоид — отдельные окостенения, как и у слегка преобразованного водного диапсида *Askeptosaurus*. Межключица — мелкий треугольный элемент, как у более поздних триасовых ихтиозавров. Узкие длинные ключицы примерно такие же, как у примитивных сухопутных пресмыкающихся. Лобковая, седалищная и подвздошная кости сильно редуцированы: последняя, по-видимому, не крепилась к позвоночному столбу. Передняя и особенно задняя конечности уменьшены и слабо окостеневшие. Плечевая кость короткая и широкая. Локтевая, лучевая и пястные кости, напротив, слабо изменены по сравнению с наземными рептилиями. В запястье, по-видимому, четыре элемента в проксимальном ряду и пять — в дистальном. Пять самостоятельных пальцев, причем в трех первых по четыре фаланги, хотя в целом кисть выглядит как плавник.

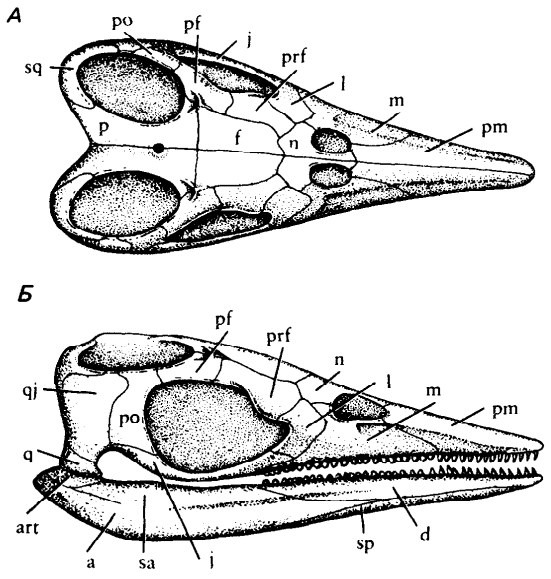


Рис. 12-22. Череп примитивного ихтиозавра *Grippia* из нижнего триаса Шпицбергена. Вид: *А* — сверху; *Б* — сбоку. Длина около 15 см. Кончик рыла реконструирован. Сокращения см. рис. 8-3 (Mazin, 1981)

Бедро, большая и малая берцовые кости редуцированы сильнее элементов передней конечности, предплюсна и стопа неизвестны. Схема расположения гастралий та же, что и у примитивных диапсид.

Род *Grippia* из самых верхов нижнего триаса Шпицбергена — древнейший ихтиозавр с известным черепом (рис. 12-22). На нем крупное верхнее височное окно, но нижнего на щеке нет, хотя вентрально она несет неглубокую выемку. Глазница крупная, но предлобная и заднелобная кости над ней встречаются. Рыло (известное не полностью) несколько удлинено, но, вероятно, не так сильно, как у более поздних ихтиозавров. Пинеальное отверстие находится в примитивном положении, между теменными костями (у более поздних ихтиозавров — на их границе с лобными). Форма теменных, лобных и носовых костей относительно примитивная, у позднейших форм их распределение сильно изменяется. Квадратноскуловая кость составляет значительную часть щеки, как у более продвинутых ихтиозавров, но в отличие от примитивных амниот. Латеральный край верхнего височного отверстия на большом протяжении образован чешуйчатой костью. Наружные ноздри располагаются на рыле высоко и относительно близко к глазнице, как и у других водных форм.

Удивительно, что зубы на верхнечелюстной кости и в задней части зубной — полушаровидные, как у мозазавра *Globidens*, и расположены в два ряда. Более передние зубы — конические, заостренные. Все они сидят в отдельных лунках. У нижне- и среднетриасового рода *Omphalosaurus*, известного из Калифорнии и со Шпицбергена, в щечной области несколько рядов похожих зубов, но строение конечностей гораздо более продвинутое, чем у *Grippia*. Воз-

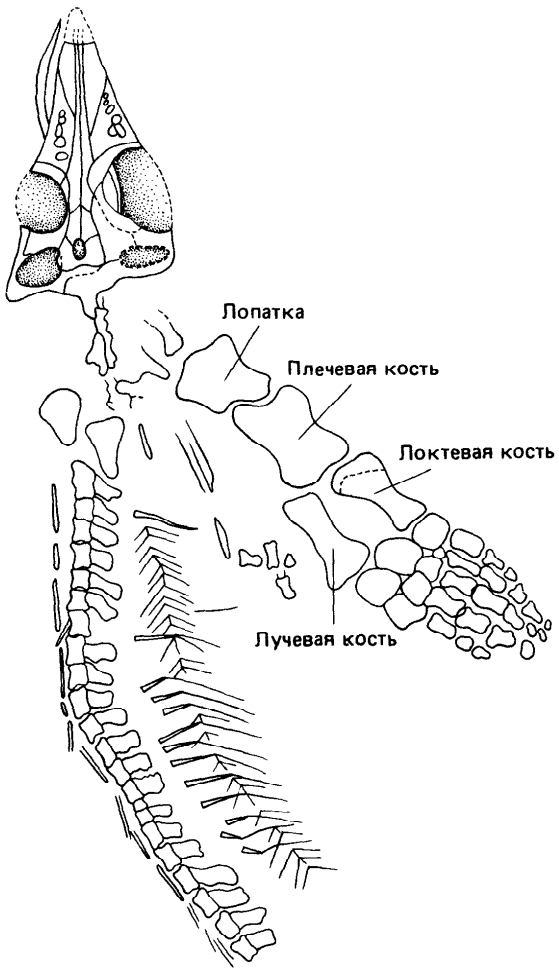


Рис. 12-23. Примитивный ихтиозавр *Chaohusaurus* из основания триасового разреза в Китае. Длина приблизительно 1 м. Передняя конечность гораздо крупнее, чем у *Utatsusaurus* (Young, Dong, 1972)

можно, гетеродонтия и многорядность зубов в щечной области — специализированные признаки этой группы ранних ихтиозавров. Общая форма тела *Grippia* неизвестна, но отдельные позвонки и элементы конечностей и их поясов выглядят почти такими же примитивными, как у *Utatsusaurus*.

У древнейшего известного из Китая ихтиозавра *Chaohusaurus* (рис. 12-23) общие с *Utatsusaurus* и *Grippia* примитивные признаки. Рыло несколько удлиненное, длина тел позвонков больше их высоты, передняя конечность преобразована в плавник, но отдельные ее элементы сохраняют примерно такую же форму, что и у наземных рептилий; фаланговая формула — 2:3:4:4:2. Однако эта конечность гораздо крупнее, чем у *Utatsusaurus*.

Проблема происхождения ихтиозавров

Возможно, рассмотренные раннетриасовые роды соответствуют плану строения, от которого произошли более поздние мезозойские ихтиозавры. В отличие от завроптеригий эти ранние формы были уже высокоспециализированы для водного образа жизни, хотя их череп, позвонки, конечности и их пояса гораздо примитивнее, чем у юрских и меловых родов. Однако даже самые примитивные признаки не позволяют связать их с какой-либо определенной группой сухопутных или водных рептилий, хотя наличие верхнего височного отверстия и говорит в пользу родства с ранними диапсидами.

Раньше это отверстие в сочетании со сплошной щекой считали основной особенностью крупной систематической группы, названной Parapsida, или Euryapsida, к которой в разное время относили ихтиозавров, плезиозавров, нотозавров, плакодонтов, таких сухопутных рептилий, как *Araeoscelis* (см. гл. 11), *Trilophosaurus, Protorosaurus, Prolacerta* (см. гл. 13) и даже ящериц (Carroll, 1981). Сейчас понятно, что ящерицы, *Protorosaurus* и *Prolacerta* возникли от примитивных диапсид в результате утраты нижней височной дуги. Сходное происхождение могут иметь *Araeoscelis* и *Trilophosaurus*, у которых щека сплошная. В посткраниальном скелете этих строго наземных форм нет существенных специализированных признаков, общих с ихтиозаврами или плакодонтами, а присутствие во всех случаях верхнего височного отверстия либо унаследовано от древнего диапсидного состояния, либо результат конвергенции. Последний вариант допускает независимое происхождение одной или обеих этих групп от примитивных анапсид.

Строение скелета ихтиозавров указывает на их общего предка среди примитивных амниот, причем есть сходство с мозговой коробкой ранних капториноморф. Данных в пользу предположения фон Хюне (von Huene, 1949) об их происхождении непосредственно от эмболомеровых лабиринтодонтов нет.

Nanchangosaurus

Еще одна ранняя форма, возможно родственная примитивным ихтиозаврам,— *Nanchangosaurus* (*Hupehsuchus*) из Китая (рис. 12-24 и 12-25). Туловище этого животного веретеновидное, конечности уменьшены, но сохраняют признаки наземных форм. Череп с длинным беззубым рылом и верхним височным отверстием. По некоторым данным (Young, Dong, 1972) есть также нижнее височное отверстие и предглазничное окно. Вдоль позвоночного столба проходит ряд дермальных пластинок. Эти признаки характерны для текодонтовых архозавров (см. гл. 13). Род отнесен к текодонтам, т. е. предполагается,



Рис. 12-24. Скелет морского пресмыкающегося *Nanchangosaurus* (*Hupehsuchus*) из триаса Китая. Вдоль позвоночного столба, как у *Placodus* и текодонтовых архозавров, располагаются дермальные окостенения (Young, Dong, 1972)

что его ихтиозавровый облик сформировался конвергентно. Однако данную форму можно рассматривать и как примитивного ихтиозавра, строение которого свидетельствует о родстве всей этой группы с архозаврами. Для понимания ее происхождения надо изучить гораздо больше остатков всех раннетриасовых форм.

Среднетриасовые и верхнетриасовые ихтиозавры

Средне- и верхнетриасовые ихтиозавры шире распространены географически и разнообразнее анатомически, чем нижнетриасовые. Из среднего триаса известны две сильно различающиеся формы: *Cymbospondylus* и *Mixosaurus* (рис. 12-26 и 2-27). Первая из них описана из Невады (Merriam, 1908). Представители этого рода гораздо крупнее нижнетриасовых форм и достигали в длину 10 м. Туловище очень длинное, предкрестцовых позвонков примерно 60. Хвост также очень длинный и, по-видимому, прямой, на черепе очень длинное рыло. Длинные, острые зубы сидели в глубоких лунках.

Проксимальные кости конечностей не выглядят сильно преобразованными по сравнению с наземными формами. Карпалии и тарсалии округлые, дистальные элементы неизвестны. Тазовый пояс поразительно примитивен, лобковая и седалищная кости пластиновидные, лопасть подвздошной — узкая (рис. 12-28). В элементах плечевого пояса заметно сходство с *Utatsusaurus*.

Наиболее известный среднетриасовый ихтиозавр — *Mixosaurus* (Repossi, 1902; von Huene, 1949) с ископаемыми остатками со Шпицбергена, из Альп, с запада США, из Китая и Индонезии. Внешне он близок по строению к более поздним ихтиозаврам. Тело несколько длиннее 1 м. Конечности преобразованы в плавники с пятью основными пальцами, в которых сильно выражена гиперфалангия, причем грудной плавник намного крупнее брюшного (тазового). Хвост преобразован в хвостовой плавник; его невральные и гемальные дуги сильно удлинены, но

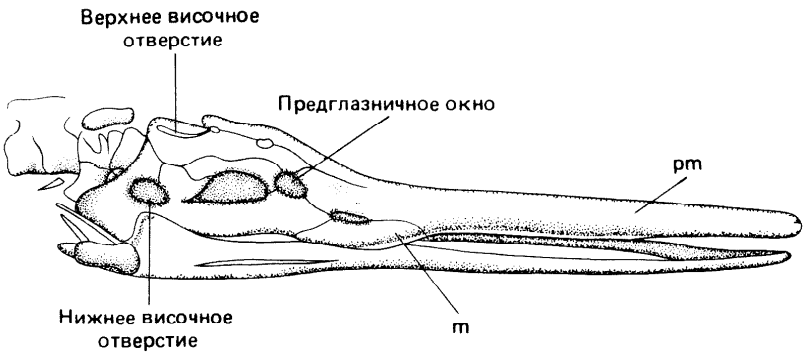


Рис. 12-25. Череп *Nanchangosaurus (Hupehsuchus)*. Общий с архозаврами признак — предглазничное окно. В отличие от всех типичных ихтиозавров есть и нижнее височное окно. Систематическое положение этого рода неясно. Возможно, это ихтиозавроподобный архозавр или переходная форма между примитивными архозаврами и ихтиозаврами. Сокращения см. рис. 8-3 (Young, Dong, 1972)

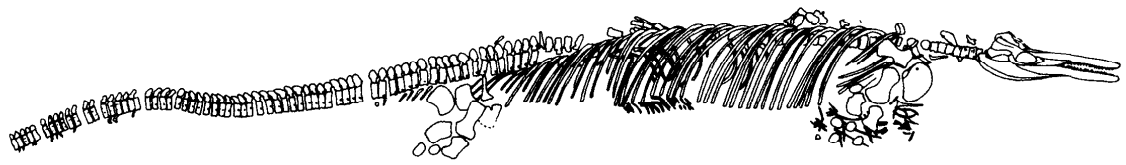


Рис. 12-26. Скелет ихтиозавра *Cymbospondylus*. Образец длиной приблизительно 10 м из среднего триаса Невады (Merriam, 1908)

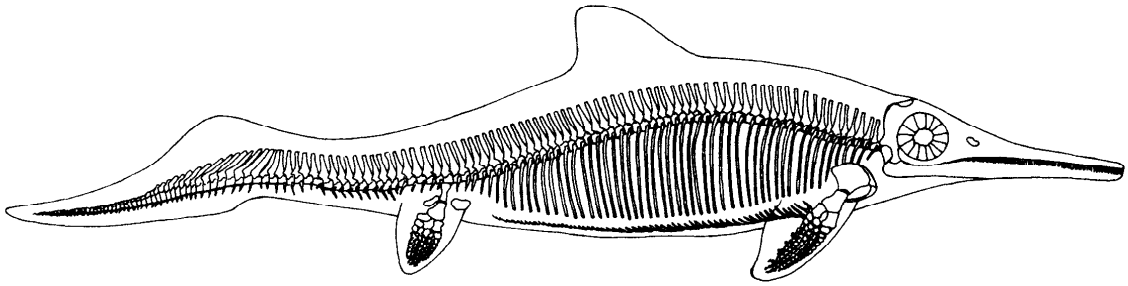


Рис. 12-27. Реконструкция среднетриасового ихтиозавра *Mixosaurus* из Центральной Европы. Длина около 1 м. (Kuhn-Schnyder, 1963. С разрешения Исторического архива Тессина)

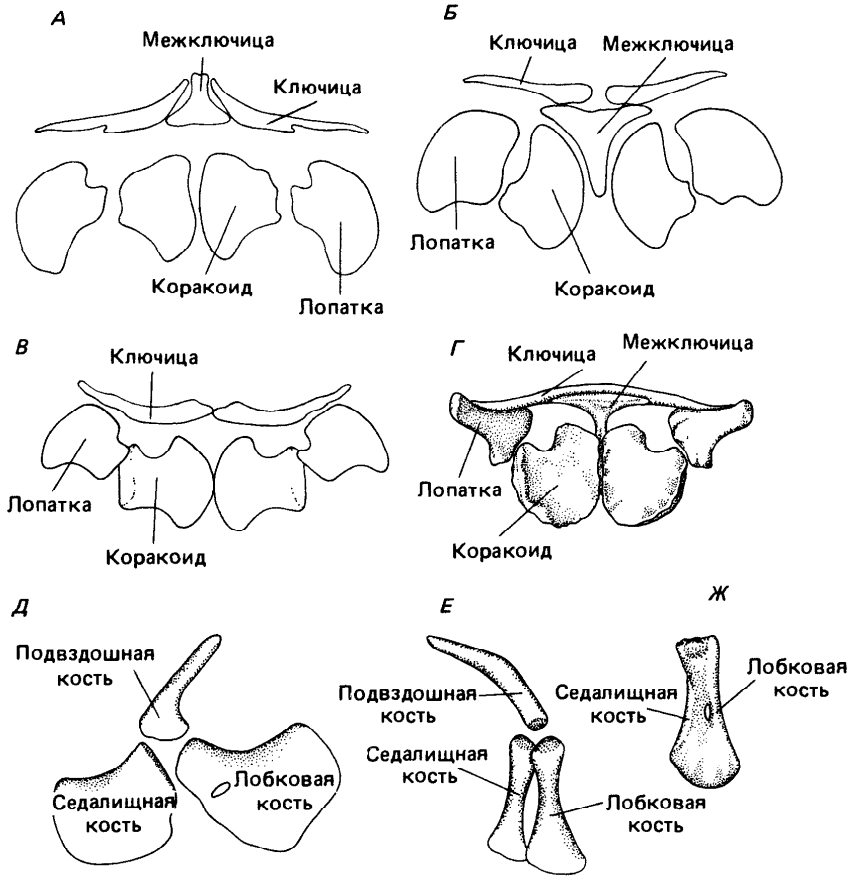


Рис. 12-28. Изменение поясов конечностей у ихтиозавров. *А*—*Г*. Плечевые пояса соответственно *Utatsusaurus* (нижний триас), *Mixosaurus* (средний триас), *Shastasaurus* (верхний триас) и *Ophtalmosaurus* (верхняя юра). *Д*—*Ж*. Тазовые пояса соответственно *Cymbospondylus* (средний триас), *Ichthyosaurus* (нижняя юра) и *Ophtalmosaurus* (верхняя юра) (*А*: Shikama, Kamei, Murata, 1972, реконструировано по рисунку с образца; *Б, В, Д, Е*: Merriam, 1908; *Г, Ж*: Andrews, 1910)

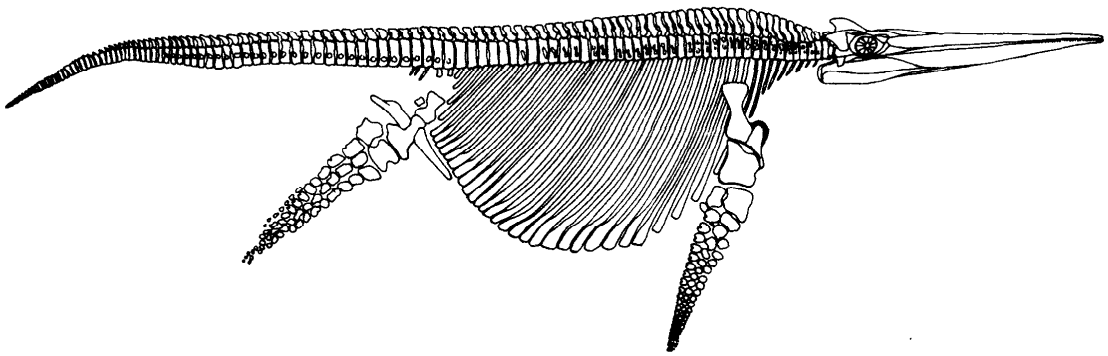


Рис. 12-29. Позднетриасовый ихтиозавр *Shonisaurus* длиной до 15 м. Реберные головки не изображены, чтобы показать сочленовные поверхности на позвонках (Camp, 1980)

конец круто вниз не изогнут (см. рис. 12-27).

Предкрестцовых позвонков от 45 до 55. Щечные зубы, как и у *Grippia*, с широкими, тупыми вершинами, хотя передние заострены. В отличие и от более ранних, и от более поздних ихтиозавров верхнее височное отверстие довольно узкое.

Shonisaurus — единственный верхнетриасовый ихтиозавр, у которого известна бóльшая часть скелета; он представлен остатками многих экземпляров из Невады, недавно описанными Кампом (Camp, 1980) (рис. 12-29). Это самый крупный ихтиозавр — длиной до 15 м. Резкое отличие от других родов заключается в сильном удлинении кисти и стопы всего с тремя рядами фаланг, что придает им вид не плавников рыбьего типа, а ластов. Ребра расширены дистально. Зубы есть только в передней части челюсти, конец хвоста загнут вниз. В отличие от других ихтиозавров два позвонка несут крестцовые ребра для прикрепления подвздошных костей. Другие позвонки приближаются к типу, характерному для продвинутых ихтиозавров. Их тела — короткие, двояковогнутые диски с двумя округлыми сочленовными поверхностями для реберных головок.

В верхнем триасе Калифорнии обнаружено несколько родов ихтиозавров (Merriam, 1902, 1904), в том числе *Shastasaurus, Delphinosaurus* и *Toretocnemus*, но ни один из них не представлен полным скелетом. Еще у одного рода, *Merriamia*, передняя конечность гораздо длиннее задней, как у *Mixosaurus* и юрских ихтиозавров, но основных пальцев у нее только три, а у задней — четыре. По сравнению с большинством других триасовых форм череп более продвинутого типа, поскольку зубы сидят не в отдельных лунках, а в общей борозде.

Юрские и меловые ихтиозавры

Ископаемые остатки из Англии и Германии показывают, что максимального разнообразия ихтиозавры достигли в ранней юре (McGowan, 1979). Их послетриасовые формы, по-видимому, представляют новый этап радиации от одной более древней линии, а не продолжение раннетриасовой дивергенции. Юрские и меловые ихтиозавры выглядят более сходными друг с другом, чем триасовые роды, и обладают общими продвинутыми признаками.

Важнейшие их особенности связаны с типом локомоции. Хвост у достаточно известных триасовых родов прямой или только слегка изогнутый. С самого начала юры у всех продвинутых ихтиозавров он круто загнут вниз и своим концом укрепляет нижнюю часть высокого, серповидного хвостового плавника. Хвостовые зигапофизы образуют шаровидные суставы, облегчающие боковые изгибы, но дорсовентральная подвижность при этом ограничена. У триасовых родов зигапофизы парные и относительно плоские, но к ранней юре они сливаются в единую, полого искривленную поверхность.

Сравнение с современными рыбами указывает, что изменение формы тела при переходе от триасовых к юрским ихтиозаврам можно связать с преобразованием механики плавания от умеренно быстрого «угревидного» типа до гораздо более эффективного и продвинутого «ставридоподобного», как у современных тунцов и самых быстроплавающих акул (Webb, 1982).

Послетриасовые ихтиозавры отличаются и другими изменениями скелета. У большинства триасовых родов ребра, за исключением шейного отдела, прикрепляются одной головкой. У юрских родов туловищные ребра двухголовчатые. Для плечевого пояса юрских и меловых ихтиозавров характерна Т-образная, а не треугольная межключица. Тазовый пояс сильно редуцирован, а лобковая и седалищная кости у верхнеюрского рода *Ophtalmosaurus* срастаются друг с другом (см. рис. 12-28).

Обе пары плавников гораздо более специализированы. Локтевая, лучевая, большая и малая берцо-

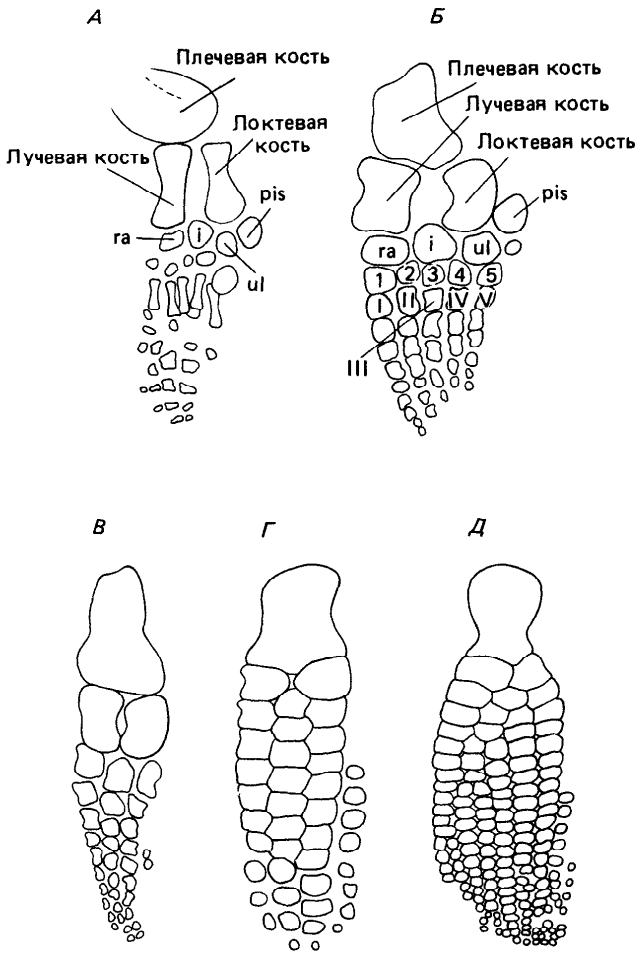


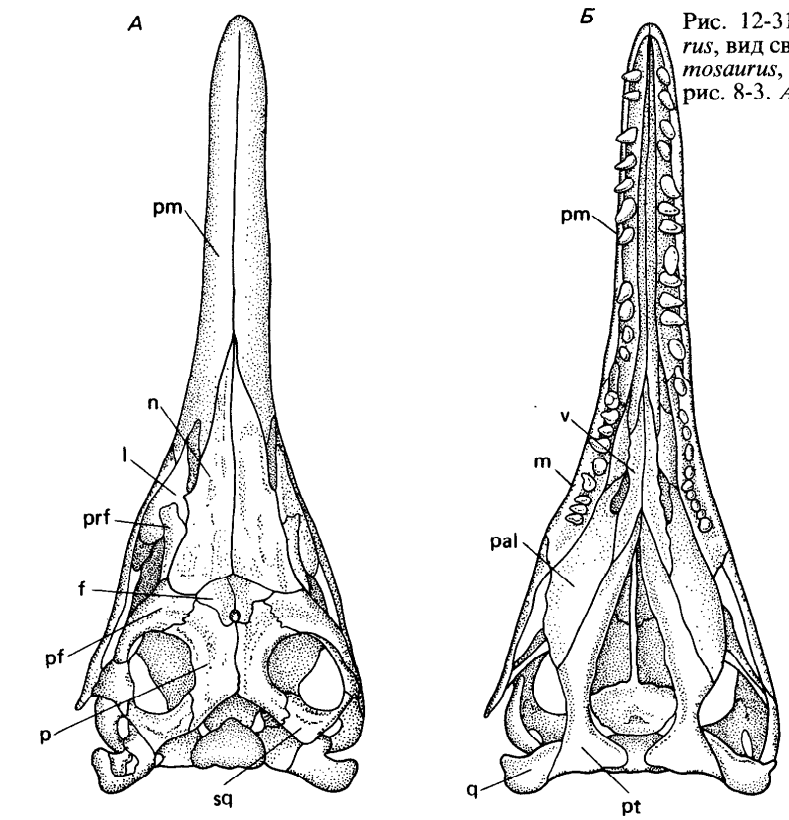
Рис. 12-30. Различные типы строения передней конечности ихтиозавров: *А. Utatsusaurus* (нижний триас) (Shikama, Kamei, Murata, 1978). *Б. Mixosaurus* (средний триас) (McGowan, 1972). *В. Merriamia* (верхний триас) (McGowan, 1972). *Г. Proteosaurus* с характерным длинноплавниковым типом строения (нижняя юра) (McGowan, 1972). *Д. Ichthyosaurus communis* с широкоплавниковым типом строения (нижняя юра) (McGowan, 1972). Сокращения: i — intermedium, pis — гороховидная косточка, ul — ulnare, 1—5 — дистальные карпалии, I—V — метакарпалии. *Б—Д*: с разрешения Королевского музея Онтарио

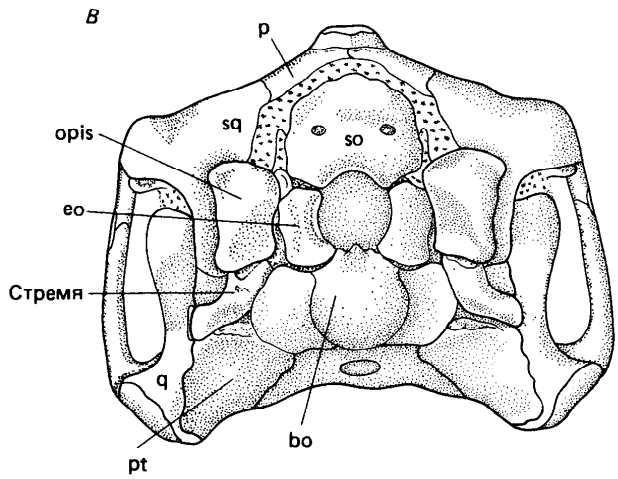
вые кости настолько изменены, что образуют непрерывные ряды с метаподиалями и фалангами (рис. 12-30). Очертания плавников у юрских и меловых ихтиозавров весьма разнообразны, а количество и расположение карпалий и фаланг длительное время использовались для выделения двух систематических групп. В одной из них, называемой длинноплавниковой (Longipinnata), дистальных карпалий и главных пальцев три, в другой, широкоплавниковой (Latipinnata), их соответственно четыре или более. В эти группы включали и триасовые формы (McGowan, 1972), причем *Mixosaurus* считался широкоплавниковым, а *Cymbospondylus, Merriamia* и *Shonisaurus* — длинноплавниковыми. Аппльби (Appleby, 1979) показал, что у нескольких раннеюрских видов тип строения плавников промежуточный, т. е. дивергенция этих групп могла начаться только после конца триаса. Этот же автор выдвинул гипотезу происхождения всех юрских ихтиозавров от единой линии триасовых лонгипиннат, а не от претендовавшего на роль предка широкоплавникового *Mixosaurus*. Возможно, наиболее близок к позднетриасовым формам плохо известный род *Merriamia*.

Детальные описания черепа раннеюрских ихтиозавров опубликованы лишь недавно. Они сделаны по отпрепарированным кислотой образцам из конкреций, в которых кости сохранили свою исходную трехмерную организацию (Romer, 1968; McGowan, 1973) (рис. 12-31). Длительное время полагали, что надвисочная кость, утраченная во многих группах пресмыкающихся, у юрских и меловых родов формировала латеральный край височного отверстия, а остальная часть щеки состояла из чешуйчатой и крупной квадратноскуловой костей, разделенных задним отростком заглазничной кости. Более детальное изучение показало идентичность участков, определявшихся как чешуйчатая и квадратноскуловая кости, единому элементу, на который просто налегает заглазничная кость. Если его считать квадратноскуловой костью, то более дорсальный элемент, образующий задний край височного отверстия, можно считать чешуйчатой костью.

У верхнетриасовых и всех юрских родов затылок построен по единой схеме. Его элементы плохо срастались друг с другом и предположительно соединялись хрящом. Тип строения в целом напоминает свойственный примитивным амниотам с крупной верхнезатылочной костью, но с мелкими боковыми затылочными, не входящими в состав затылочного мыщелка. Слуховые капсулы крупные и латерально опираются на чушуйчатые кости, как у ранних архозавров (см. рис. 13-10). У юрского рода *Ichthyosaurus* стремя поразительно массивное, как у карбоновых амниот, а не у мезозойских диапсид. Вентролатерально оно упирается в квадратную кость. Конечно же, оно не участвовало в системе выравнивания импедансов, но, возможно, передавало к внутреннему уху распространяющиеся в воде звуковые колебания. Квадратная кость довольно сильно вытянута в дорсальном направлении, однако не вырезана сзади для прикрепления барабанной перепонки.

Специализация неба заключается в утрате наружной крыловидной и поперечного выступа крыловидной костей. У раннеюрских родов еще сохраняется базикраниальное сочленение между мозговой коробкой и небом, а межкрыловидные ямы открыты.





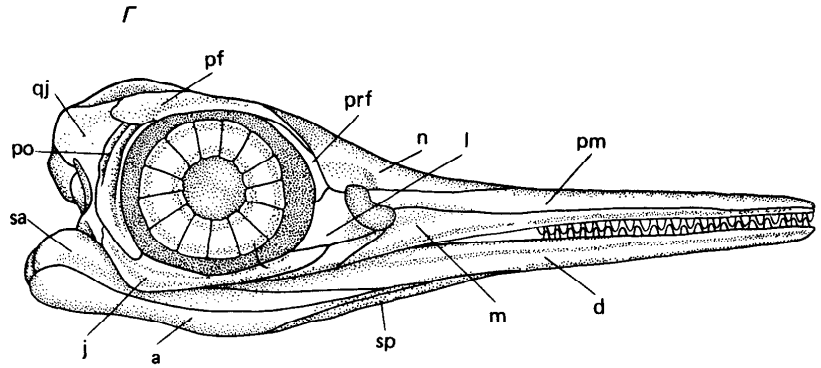


Рис. 12-31. Череп юрских ихтиозавров. *А—В. Ichthyosaurus*, вид сверху, с неба и сзади; длина около 50 см. *Г. Ophtalmosaurus*, вид сбоку; длина около 80 см. Сокращения см. рис. 8-3. *А, Б*: Sollas, 1916; *В*: Romer, 1968; *Г*: Andrews, 1910

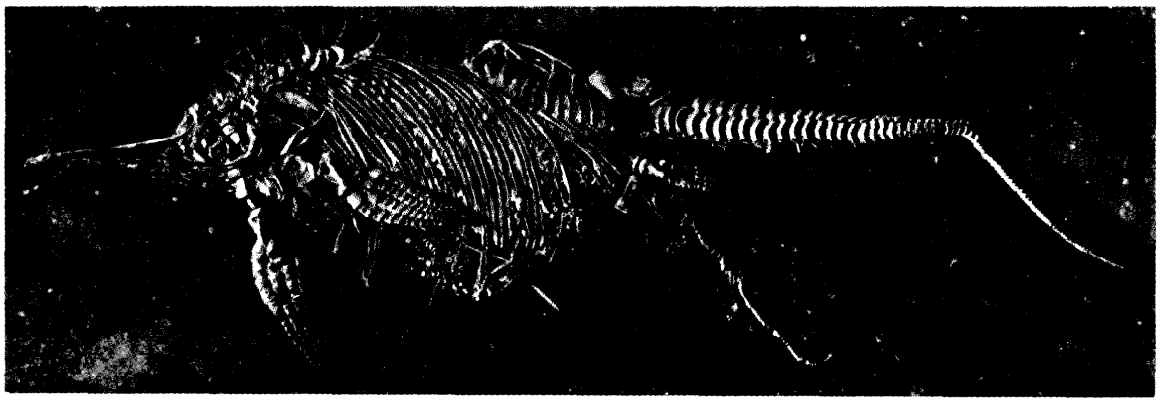


Рис. 12-32. Скелет рожающего лейасового ихтиозавра. Фотографию любезно предоставил д-р R. Wild, Государственный музей, Штутгарт

Верхнелейасовые (нижний ярус юры) местонахождения около Хольцмадена на юге Германии дают наиболее интересные материалы по анатомии ихтиозавров. Кроме нескольких сотен полностью сочлененных скелетов во многих случаях обнаружены и очертания тела, сохранившиеся в виде карбонатной пленки. Можно различить форму мясистой части хвоста и крупного, похожего на акулий, спинного плавника. На многих образцах в матке или на выходе из родовых путей виден детеныш (рис. 12-32).

Несмотря на разнообразие нижнеюрских ихтиозавров, позднее в мезозое эта группа стремительно сокращается. О среднеюрских ихтиозаврах известно мало. Один из самых обычных и широко распространенных родов поздней юры и раннего мела — *Ophtalmosaurus* (см. рис. 12-19), для которого характерны огромные глазницы. Кости его плавников округлые, а не многоугольные. Последний ихтиозавр, *Platypterygius*, известен по широко распространенным разрозненным остаткам, соответствующим временно́му интервалу приблизительно 45 млн. лет (до начала позднего мела). Он исчез из палеонтологической летописи задолго до позднемезозойского вымирания мозазавров и плезиозавров. Хотя ихтиозавры появились раньше, радиировали быстрее и достигли более высокой степени водной специализации; они, по-видимому, не смогли конкурировать с другими морскими пресмыкающимися и продвинутыми акулами, ставшими доминантами в позднем мезозое.

Заключение

Приспособление к жизни в воде происходило во многих линиях амниот. Из мезозоя известны три основные группы водных рептилий — завроптеригии, плакодонты и ихтиозавры.

Завроптеригии, характерные представители которых нотозавры и плезиозавры, возможно, произошли от ранних эозухий. Верхнепермский род *Claudiosaurus* — примитивный диапсид, сочетающий признаки сухопутных юнгиноидов и примитивных нотозавров. Водная адаптация выражена еще слабо, но утратой нижней височной дуги и специализацией неба эта форма сходна с позднейшими завротеригиями. Нотозавры, известные в основном из среднего триаса, — облигатно водные рептилии, хотя приспособления их скелета к водной локомоции относительно немногочисленны. Возможно, их примитивные виды плавали, как современные водные ящерицы и крокодилы, используя главным образом боковые волнообразные изгибы туловища и хвоста. При этом для уменьшения сопротивления в воде конечности должны были прижиматься к телу.

У более поздних нотозавров выработалась способность использовать симметричные гребки передних конечностей, а вентральная часть плечевого пояса преобразована для обеспечения их более эффективных движений назад и вперед. У более крупных нотозавров жесткость туловищного отдела повышена, возможно, в связи с меньшим значением для локомоции изгибов туловища и хвоста.

Не исключено, что род *Pistosaurus* является переходной формой между нотозаврами и плезиозаврами. В его небе сохраняется примитивная форма крыловидной кости, характерная для плезиозавров, но посткраниальный скелет, возможно, типичен для нотозавров.

Плезиозавры более продвинуты по сравнению с нотозаврами; их конечности относительно крупнее, причем передние и задние сходны между собой; приспособление к водной локомоции сильнее. Как и современные морские львы, они, возможно, двигали передними ластами преимущественно в горизон-

тальной плоскости, развивая основное усилие во время их отведения назад. Время существования нотозавров ограничено триасом, а обе основные группы плезиозавров — Plesiosauroidea и Pliosauroidea — просуществовали до конца мела.

Плакодонтов долгое время сближали с плезиозаврами и нотозаврами, но убедительных фактов в пользу такого родства нет. Даже древнейшие среднетриасовые плакодонты высокоспециализированы: у них плоские давящие зубы, череп сильно упрочнен, а позвонки глубоко амфицельные с длинными поперечными отростками. Приспособления к водной локомоции у них незначительны, но конечности и их пояса окостеневали плохо. В одной линии плакодонтов появился панцирь, по многим признакам напоминающий черепаший. *Henodus* из этой группы еще больше напоминает черепах наличием вместо зубов рогового клюва и отсутствием верхнего височного отверстия.

Ихтиозавры были самыми высокоспециализированными водными рептилиями, формой тела напоминавшими самых быстроплавающих современных рыб — тунцов. Из нижнего триаса описано несколько их родов, уже сильно специализированных и мало информативных для того, чтобы судить о происхождении этой группы.

Из среднего и верхнего триаса известны самостоятельные группы ихтиозавров, но их конкретные родственные связи не установлены. Юрские и меловые ихтиозавры, по-видимому, соответствуют новой радиации единственной более ранней ветви. Для них характерен высокий серповидный хвост, двухголовчатые ребра вдоль всего позвоночника, более специализированные плавники, зубы, сидящие не в отдельных лунках, а в общей борозде.

Максимальное разнообразие ихтиозавров приходится на нижнюю юру. У образцов этого возраста из Хольцмадена (юг Германии) заметны очертания тела; во многих случаях в утробе видны зародыши. В поздней юре количество и разнообразие ихтиозавров снижаются, и до начала раннего мела доживает только род *Platypterygius*. Ихтиозавры вымерли задолго до конца мела.

Литература

Andrews C. W. (1910). Descriptive Catalogue of the Marine Reptiles of the Oxford Clay. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Part 1, 1-205.

Appleby R. M. (1979). The affinities of Liassic and later ichthyosaurs. Palaeontology, **22** (4), 921-946.

Broili F. (1912). Zur Osteologie des Schaedels von *Placodus*. Palaeontographica, **59**, 147-155.

Brown D. S. (1981). The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia), and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. Bull. Brit. Mus. (Nat, Hist)., Geol., **35**(4), 253-347.

Camp C. L. (1980). Large ichtyosaurs from the Upper Triassic of Nevada. Palaeontographica, **170**, 139-200.

Carroll R. L. (1981). Plesiosaur ancestors from the Upper Permian of Madagascar. Phil. Trans. Roy. Soc., Lond. B, **293**, 315-383.

Carroll R. L., Gaskill P. (1985). The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. Phil. Trans. Roy. Soc., B, **309**, 343-393.

Clark B. D., Bemis W. (1979). Kinematics of swimming penguins at the Detroit Zoo. J. Zool., Lond., **188**, 411-428.

Dawson W. R., Bartholomew G. A., Bennett A. F. (1977). A reappraisal of the aquatic specializations of the Galapogos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). Evolution, **31**, 891-897.

Drevermann F. (1933). Die Placodontier. 3. Das Skelett von *Placodus gigas* Agassiz im Senckenberg Museum. Abh. Senckenberg Naturf. Ges., **38**, 319-364.

English A. W. (1976). Limb movements and locomotor function in the California sea lion (*Zalophus californianus*). J. Zool., Lond., **178**, 341-364.

Godfrey S. (1984). Plesiosaur subaqueous locomotion: A reappraisal. Neues Jahrb. Geol. Paläont. Mh., **11**, 661-672.

von Huene F. (1948). *Pistosaurus*, a Middle Triassic plesiosaur. Amer. J. Sci., **246**, 46-52.

von Huene F. (1949). Ein Schaedel von *Mixosaurus* und die Verwandtschaft der Ichthyosaurier. Neues Jahrb. Min. Geol. Pal. Mh., Abt. B, 88-95.

Kuhn-Schnyder E. (1963). I Sauri del Monte San Giorgio. Comunicazioni dell' Istitutio di Paleontologia dell 'Universita di Zurigo, **20**, 811-854.

Mazin J.-M. (1981). *Grippia longirostris* Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inferieur du Spitsberg. Bull. Mus. natn. Hist. nat., **3**, 317-340.

Mazin J.-M. (1983). *Omphalosaurus nisseri* (Wiman, 1910) un ichthyopterygien à denture broyeuse du Trias moyen du Spitsberg. Bull. Mus. natn. Hist. nat., section C, no. 2, 243-263.

McGowan C. (1972). The distinction between latipinnate and longipinnate ichtyosaurs. Roy. Ont. Mus., Life Sci. Occ. Papers, **20**, 1-8.

McGowan C. (1973). The cranial morphology of the Lower Liassic latipinnate ichthyosaurs of England. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., **24**(1), 3-109.

McGowan C. (1979). A revision of the Lower Jurassic ichtyosaurs of Germany with description of two new species. Palaeontographica, **166**, 93-135.

McGowan C. (1983). The Successful Dragons. A Natural History of Extinct Reptiles. Samuel Stevens, Toronto and Sarosata.

Merriam J. C. (1902). Triassic Ichthyopterigia from California and Nevada. Univ. Calif., Bull. Dept. Geol., **3**, 63-108.

Merriam J. C. (1904). A new marine reptile from the Triassic of California. Univ. Calif., Bull. Dept. Geol., **3**, 419-421.

Merriam J. C. (1908). Triassic Ichthyosauria with special reference to the American forms. Mem. Univ. Calif., **1**, 1-196.

von Meyer H. (1847—1855). Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes, mit Ruecksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. Henrich Keller, Frankfurt am Main.

Newman B., Tarlo L. B. H. (1967). A giant marine reptile from Bedforschire. Animals, Lond., **10**(2), 61-63.

Persson P. O. (1963). A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical distribution of the group. Lunds Univ. Arsskrift., **59**, 1-60, 9 figs.

Peyer B. (1935). Die Triasfauna det Tessiner Kalkalpen. 8. Weitere Placodontierfunde. Abh. Schweiz. Paleont. Ges., **55**, 1-26, 5 plates.

Peyer B. (1950). Geschichte der Tierwelt. Büchergilde Gutenberg, Zürich.

Peyer B. (1955). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. 18. *Helveticosaurus zollingeri* n.g.n.sp. Abh. Schweiz. Paleont. Ges., **72**, 1-50.

Peyer B., Kuhn-Schnyder E. (1955). Placodontia. In: J. Piveteau (ed.), Traité de Paleontologie, **5**, 458-486. Masson S. A., Paris.

Repossi E. (1902). Mixosauro degli strati triasici di Besano in Lombardia. Atti della Soc. Ital. di Sci. Nat., **41**, 361-372.

Robinson J. A. (1975). The locomotion of plesiosurs. Neues Jahrbuch. Geol. Palaeont. Abh., **149**(3), 286-332.

Romer A. S. (1968). An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. Univ. Wyoming. Contrib. Geol., **7**, 27-41.

de Saint-Seine P. (1955). Sauropterygia. In: J. Piveteau (ed.), Traite de Paleontologie. Volume 5; pp. 420-428. Masson S. A., Paris.

Seymour R. S. (1982). Physiological adaptations to aquatic life. In: C. Gans and F. H. Pough (eds.), Biology of the Reptilia. Vol. 13; pp. 1-51. Academic Press, New York.

Shikama T., Kamei T., Murata M. (1978). Early Triassic Ichthyosaurus, *Utatsusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, Northeast Japan, Tohoku Univ., Sci. Rept., 2nd ser., Geol., **48**, 77-97.

Sollas W. J. (1916). The skull of *Icthyosaurus* studied in serial sections. Phil. Trans. Roy. Soc., Lond. (B), **208**, 63-126.

Sues H.-D. (1987). On the skull of *Placodus gigas* and the relationships of the Placodontia. Jour. Vert. Paleont., **7**, 138-144.

Sues H.-D. (1987). The postcranial skeleton of *Pistosaurus* and the interrelationships of the Sauropterygia (Diapsida). Zool. Jour. Linn. Soc., **90**, 109-131.

Tarlo L. B. (1958). The scapula of *Pliosaurus macromerus* Phillips. Paleontology, **1**, 193-199.

Watson D. M. S. (1924). The elasmosaurid shoulder girdle and forelimb. Proc. Zool. Soc. Lond., 885-917.

Webb P. W. (1982). Locomotor patterns in the evolution of actinopterigyan fishes. Amer Zool., **22**, 392-342.

Welles S. P. (1962). A new species of elasmosaur from the Aptian of Columbia and a review of the Cretaceous plesiosaurs. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **44**, 1-89.

Westphal F. (1976). The dermal armour of some Triassic placodont reptiles. In: A. d'A. Bellairs and C. B. Cox (eds.), Morphology and Biology of Reptiles. Linn. Soc. Symp. Ser., **3**, 31-41.

Young C. C., Dong Z. M. (1972). On the aquatic reptiles of the Triassic in China. Vert. Paleont. Mem., **9**, 1-34. In Chinese.

Глава 13

Примитивные архозавры и крокодилы

Архозавры — самые удивительные из всех рептилий. К ним относятся динозавры, доминировавшие среди наземных обитателей мезозоя; крокодилы, самые крупные из современных пресмыкающихся, и птерозавры, сравнимые с птицами по степени специализации скелета к полету. От архозавров происходят и сами птицы, так что, если строго придерживаться филогенетической классификации, их следует объединить в одну группу.

В подклассе Archosauria мы выделяем пять отрядов: Crocodylia, два отряда динозавров — Saurischia (ящеротазовые) и Ornithischia (птицетазовые); Pterosauria и группу примитивных форм, живших в основном в триасе,— Thecodontia. Архозавры почти наверняка произошли от единственного древнего ствола, который отделился от других диапсидных рептилий в позднем палеозое (рис. 13-1).

Как группа в целом, этот подкласс характеризуется совокупностью специализированных признаков скелета, многие из которых связаны с более вертикальным положением тела и более эффективным движением конечностей вперед-назад, чем у примитивных диапсид и лепидозавров. Однако наиболее примитивных архозавров можно отличить от других ранних диапсид лишь по одной хорошо заметной особенности скелета — крупному отверстию спереди от глазницы — предглазничному окну (см. рис. 13-2, *Б* и 13-10).

Примитивные архозавроморфы

В последние годы палеонтологи считают, что архозавры, по-видимому, имеют общего предка с несколькими другими группами ранних диапсид и вместе с ними могут быть включены в один более крупный таксон — Archosauromorpha (Benton, 1985), куда отнесены также проторозавры, ринхозавры и трилофозавриды (рис. 13-2) из поздней перми и триаса [1].

Многие признаки строения скелета отличают древних представителей этой группировки от лепидозавроморф и примитивных диапсид. Предчелюстная кость у них дорсально продолжается за ноздри, отделяя челюстную от края этих отверстий. Зубы расположены в ячейках (текодонтное состояние), а не в мелком желобке. У всех могло быть среднее ухо, функционирующее по принципу выравнивания импедансов. У древнейших достоверно известных форм каждой группы квадратная кость высокая и контактирует с парокципитальным отростком. Она вырезана сзади и, возможно, поддерживала барабанную перепонку. У всех ранних ринхозавров, архозавров и проторозавров была длинная, тонкая слуховая косточка (стремя), перпендикулярная щеке.

Шея удлиненная, с семью или восемью шейными позвонками. По всему позвоночнику тела позвонков утратили свою глубоко амфицельную природу. Плечевая кость лишена энтэпикондилярного отверстия. В запястье гороховидная кость обычно отсутствует, а другие окостеневают медленно. Грудина описанного для лепидозавроморф типа у архозавроморф не встречается.

Наиболее важный признак, объединяющий представителей архозавроморф — структура предплюсны и стопы (рис. 13-3). В противоположность примитивным диапсидам таранная и пяточная кости сочленяются друг с другом посредством широких вогнуто-выпуклых суставных поверхностей проксимальнее и дистальнее прободающего отверстия. Пятая дистальная тарсалия утрачена, а головка пятой метатарсалии отклонена медиально (крючковидная), так что сочленяется с латеральной поверхностью четвертой дистальной тарсалии. Прочие метатарсалии и фаланги пальцев расположены так же, как у примитивных диапсид и лепидозавроморф. Число фаланг соответственно 2, 3, 4, 5, 4, причем четвертый палец самый длинный.

Как и у лепидозавроморф, предплюсна жесткая и крючковидная пятая метатарсалия служит рычагом при вентральном сгибании стопы (Brinkman, 1981), однако такие изменения произошли в этих двух группах независимо и с различными скоростями. Крючковидная пятая метатарсалия не появляе-

[1] Родство перечисленных групп с архозаврами принимается не всеми исследователями. Традиционно проторозавров сближали с пролацертилиями, а ринхозавров — со сфенодонтидами; положение в системе трилофозавров не вполне ясно.— *Прим. ред.*

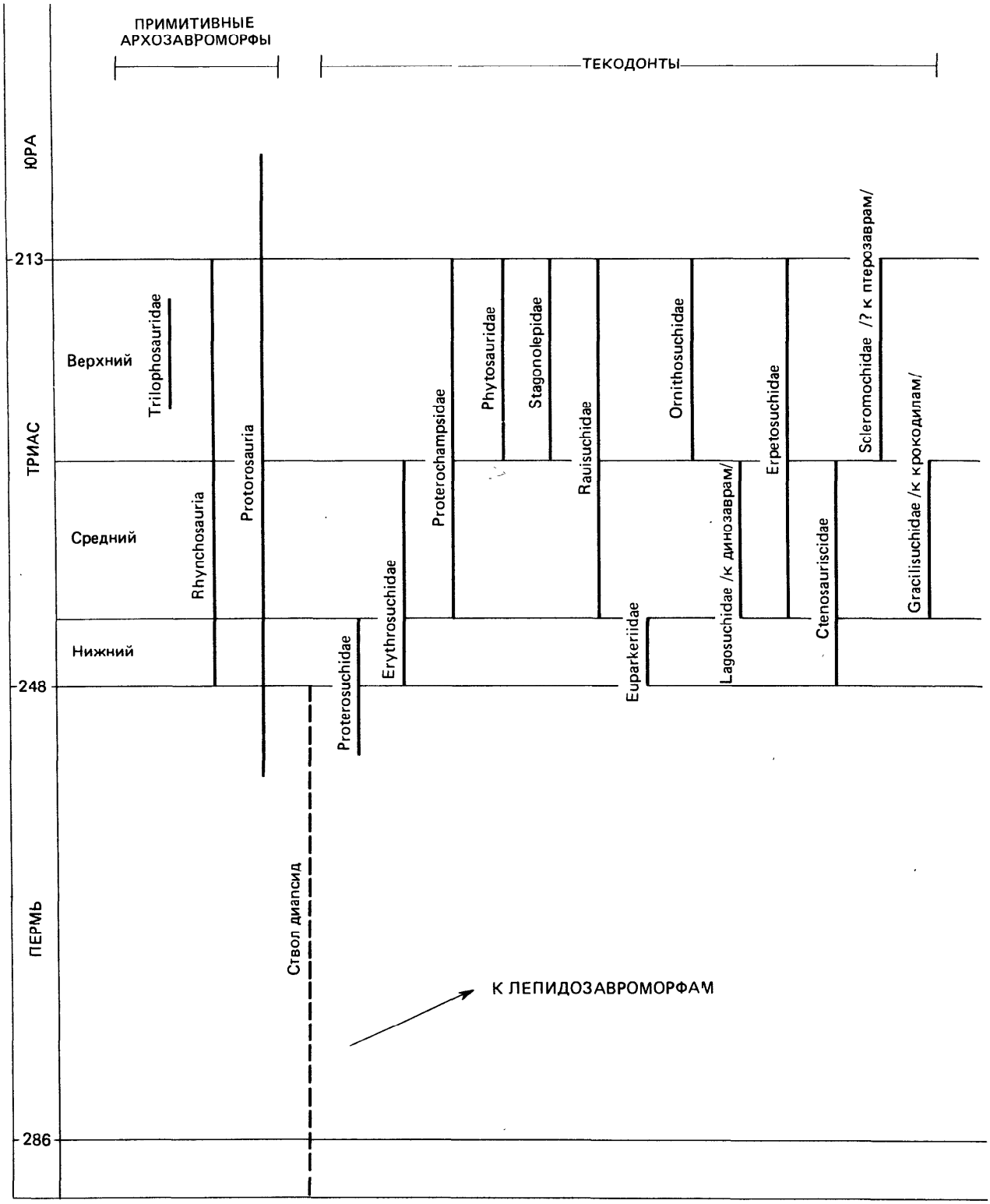
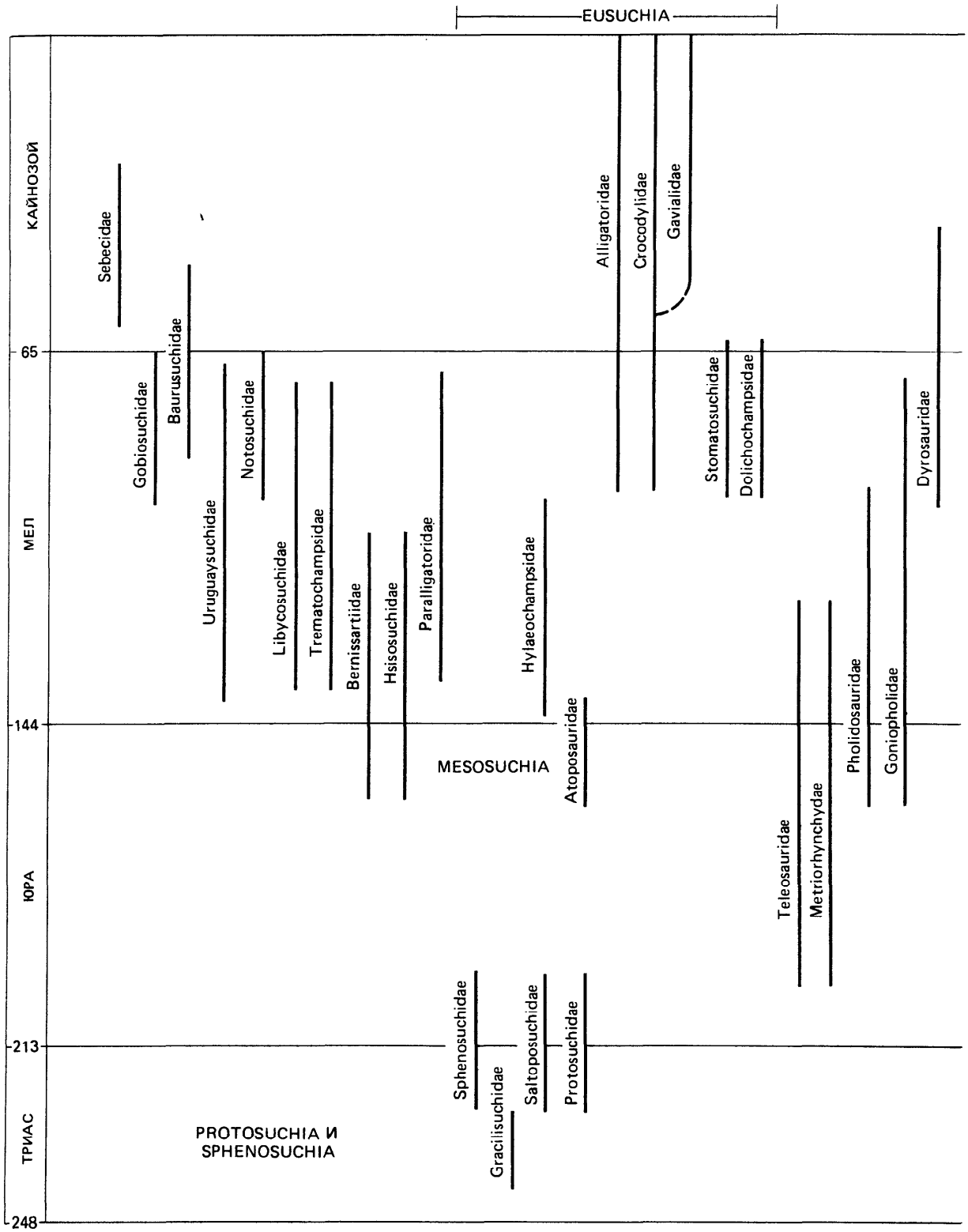


Рис. 13-1. Стратиграфическое распространение примитивных архозавроморф, текодонтов и крокодилов. Филогенетические связи между группами крокодилов основаны преимущественно на работе Buffetaut, 1979


EUSUCHIA
КАЙНОЗОЙ
МЕЛ
ЮРА
ТРИАС
65
144
213
248
Sebecidae
Baurusuchidae
Gobiosuchidae
Uruguaysuchidae
Notosuchidae
Libycosuchidae
Trematochampsidae
Bernissartiidae
Hsisosuchidae
Paralligatoridae
Hylaeochampsidae
Atoposauridae
MESOSUCHIA
Alligatoridae
Crocodylidae
Gavialidae
Stomatosuchidae
Dolichochampsidae
Dyrosauridae
Teleosauridae
Metriorhynchydae
Pholidosauridae
Goniopholidae
Sphenosuchidae
Gracilisuchidae
Saltoposuchidae
Protosuchidae
PROTOSUCHIA И
SPHENOSUCHIA

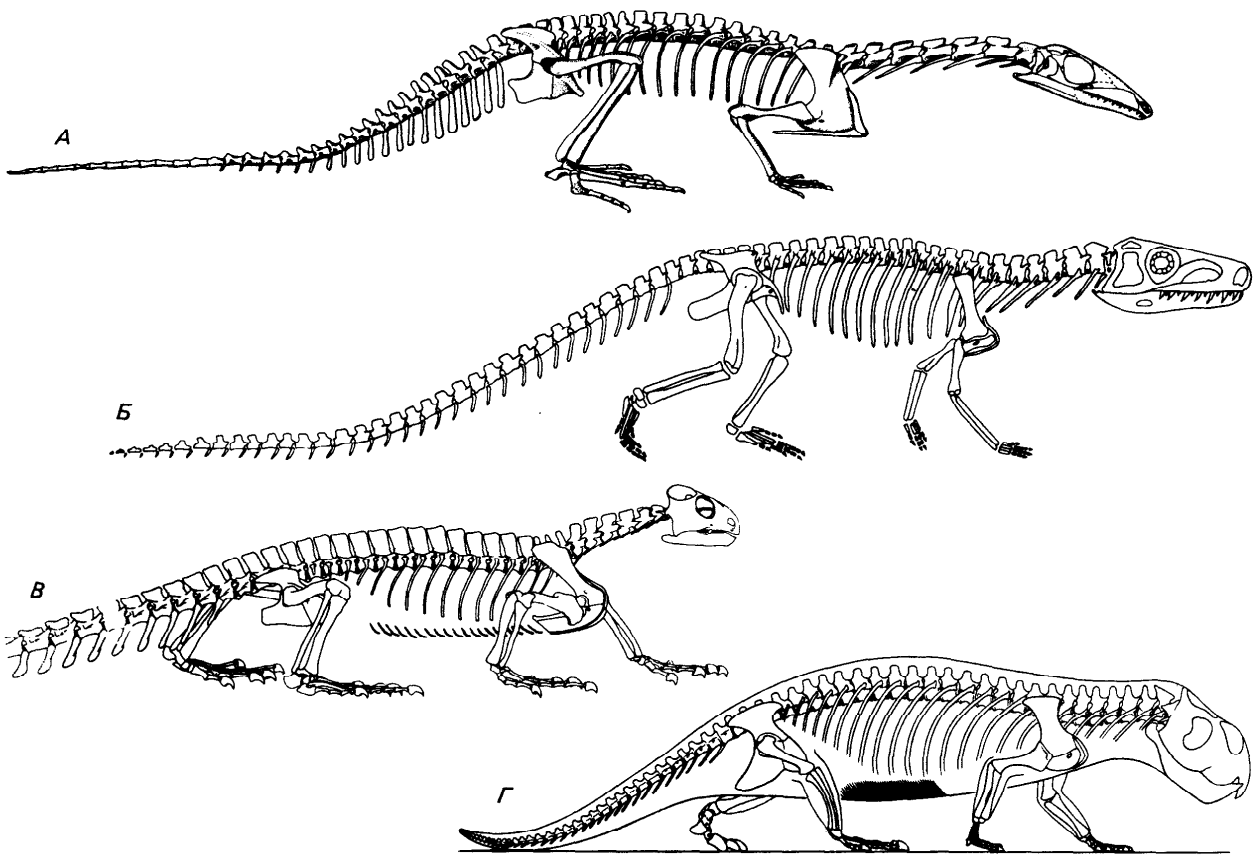


Рис. 13-2. Скелеты примитивных архозавроморфовых рептилий. *А. Prolacerta*, длина около 1 м (Gow, 1975, с изменениями). *Б.* Примитивный архозавр *Euparkeria*, длина около 1/2 м (Ewer, 1965, с изменениями). *В. Trilophosaurus*, длина около 2 м (Gregory, 1945). *Г.* Ринхозавр *Paradapedon*, длина около 1,5 м (Chatterjee, 1974)

тся у лепидозавроморф до верхнего триаса, а у архозавроморф известна уже к поздней перми.

Согласно Бринкману (Brinkman, 1979), сочленение между таранной и пяточной костями, характерное для ранних архозавроморф, необходимо для сохранения контакта между последней костью и дистальными тарсалиями, когда конечность находится в более вертикальном положении.

Ранние архозавроморфы отличаются от примитивных диапсид также латеральным разрастанием пяточной кости за суставные поверхности. Этот ее вырост, возможно, служил блоком, через который проходило сухожилие икроножной мышцы (m. gastrocnemeus), прикрепленное к подошвенной поверхности пятой метатарсалии.

У самых ранних архозавроморф структура остальных частей задней конечности и таза лишь незначительно отличается от известной для примитивных диапсид.

Каких-либо окаменелостей, связывающих последних с самыми ранними из архозавроморф, неизвестно. За исключением развития грудины, скелет юнгиноидов, включая роды *Youngina* и *Thadeosaurus* (см. гл. 11), возможно, близок к предковому для архозавроморф. Длинная шея *Petrolacosaurus* наводит на мысль о более раннем формировании архозавроморфного строения, но этот род в других отношениях слишком примитивен для детального сравнения с верхнепермскими и раннетриасовыми формами.

За исключением общих специализаций в строении задней конечности и среднего уха, четыре линии архозавроморф четко отличимы друг от друга с момента первого своего появления в палеонтологической летописи и ни одна из них не близка к типу, который можно было бы ожидать у предков трех остальных.

Protorosauria (Prolacertiformes)

Самый ранний представитель архозавроморф, известный по палеонтологической летописи,— *Protorosaurus* из ранних слоев верхней перми Европы

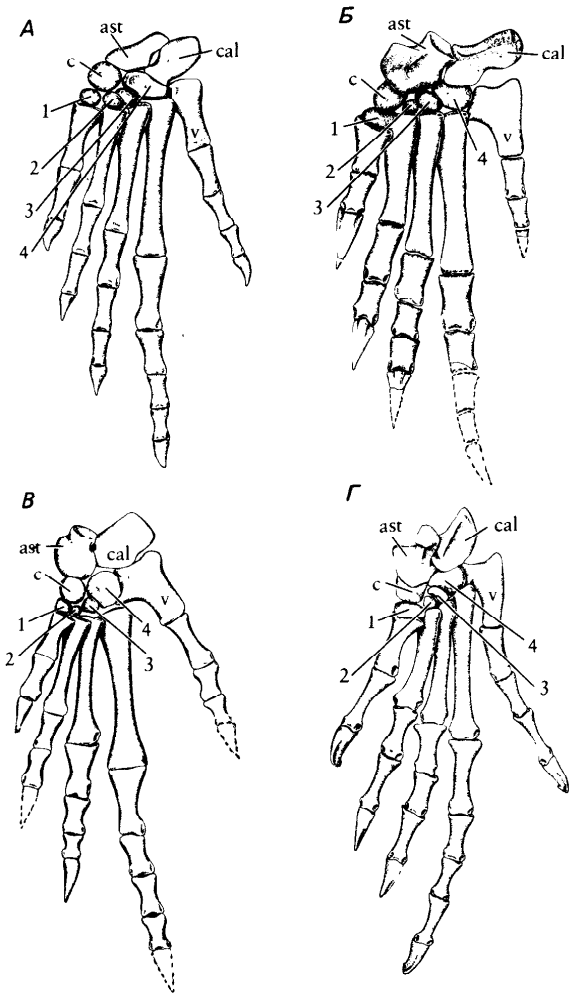


Рис. 13-3. Предплюсна и стопа примитивных архозавроморф. *А. Protorosaurus*. Реконструкция основана на иллюстрациях в работе von Meyer, 1856. *Б.* Примитивный архозавр *Chasmatosaurus* (Cruickshank, 1972, с изменениями). *В.* Ранний ринхозавр *Noteosuchus* (Carroll, 1976b). *Г. Trilophosaurus* (Gregory, 1945). Сокращения: ast — таранная кость, с — централия, cal — пяточная кость, 1—4 — дистальные тарсалии, V — пятая метатарсалия

(рис. 13-4), характеризующийся очень длинной шеей. Как и у *Claudiosaurus* и *Petrolacosaurus*, это обусловлено как смещением назад плечевого пояса, так и удлинением отдельных позвонков. Череп внешне напоминает свойственный ранним ящерицам редукцией нижней височной дуги, но конфигурация квадратной кости не похожа на таковую у *Paliguana* (древнейшей из ящериц), причем эта кость опирается на вентральный отросток чешуйчатой, что препятствует стрептостилической подвижности [1]. Примерно такие же пропорции головы и посткраниального скелета встречаются у нижнетриасового рода *Prolacerta* из Южной Африки, всесторонне описанного Гау (Gow, 1975). Он был первым, кто обнаружил, что эта группа родственна архозаврам, а не лепидозаврам.

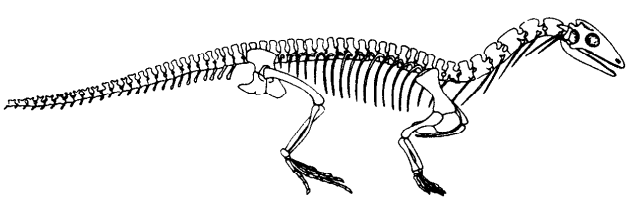


Рис. 13-4. *Protorosaurus* — древнейший из известных архозавроморф, верхняя пермь Европы. Длина от 1 до 2 м (Seely, 1888, с изменениями)

Протorозавры представлены в среднем триасе Центральной Европы одной из наиболее причудливых ранних рептилий — *Tanystropheus* (рис. 13-5). Шея, которая выделяется уже у *Protorosaurus* и *Prolacerta*, более чем в два раза превышает у нее длину туловища. Конечности короткие и слабо окостеневшие. Вильд (Wild, 1973) считает, что взрослые особи этого рода жили в воде, поскольку трудно представить, как можно поддерживать на суше такую длинную шею [2]. Интересно заметное различие зубов у крупных и мелких особей. У молодых они трехбугорчатые, как у самых примитивных млекопитающих, а у взрослых это простые острые колышки. Последний из протorозавров — *Tanytrachelus* из позднего триаса и ранней юры востока Северной Америки (Olsen, 1979) [3].

Trilophosauridae

Хотя некоторые находки из раннего триаса были определены как трилофозавриды, это семейство известно преимущественно по одному верхнетриасовому роду с запада Северной Америки. Грегори (Gregory, 1945) досконально описал его скелет (рис. 13-6). Зубной аппарат у него среди архозавроморф уникален. Щечные зубы разрослись поперечно и образуют острые режущие поверхности. На предчелюстных костях и на передней части нижней челюсти зубов нет; по-видимому, они были замещены роговым клювом. В отличие от прочих примитивных

[1] Хотя, вообще говоря, связь квадратной кости с чешуйчатой не исключает ее подвижности.— *Прим. ред.*

[2] Р. Вильд предложил новую «жирафоподобную» реконструкцию танистрофея, на которой шея животного поднята почти вертикально вверх над землей. Размеры крупных особей превышали 4,5 м.— *Прим. ред.*

[3] К протorозаврам относится и своеобразная верхнетриасовая рептилия *Sharovipteryx (= Podopteryx)* из верхнего триаса Средней Азии. Это небольшое животное длиной около 10 см обладало резко удлиненными задними конечностями, которые поддерживали хорошо развитую кожную складку. Возможно, оно бегало на двух ногах (Татаринов, 1988).— *Прим. ред.*

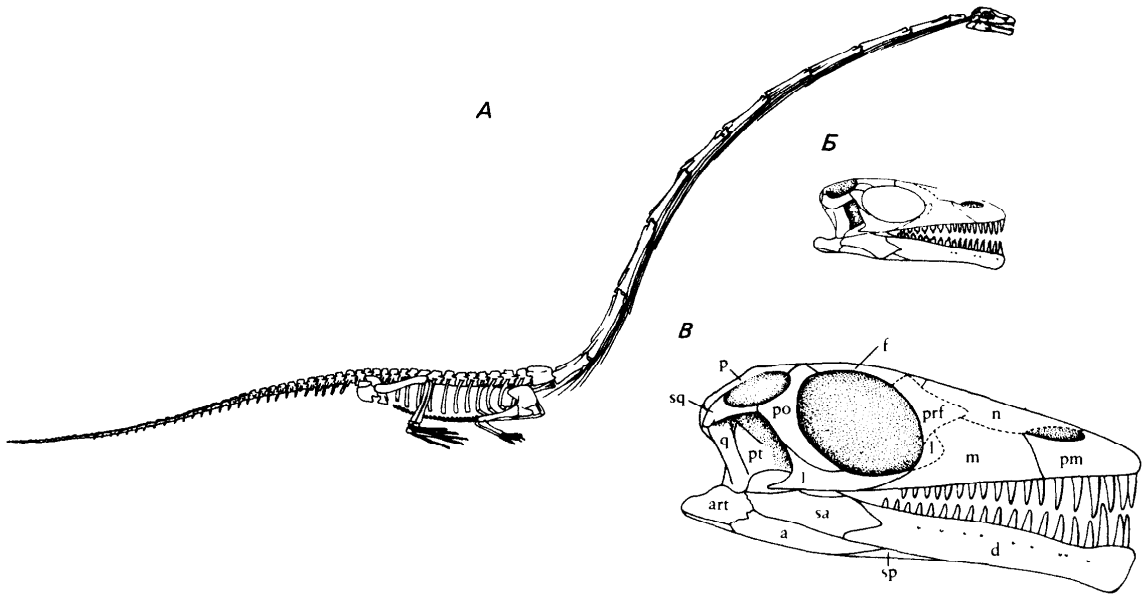


Рис. 13-5. Проторозавр *Tanystropheus* из среднего триаса Центральной Европы. Длина предположительно 3 м. *А*. Скелет. *Б*. Череп неполовозрелой особи, иллюстрирующий трехбугорчатые щечные зубы. *В*. Череп взрослого животного с простыми щечными зубами. Сокращения см. рис. 8-3 (Wild, 1973)

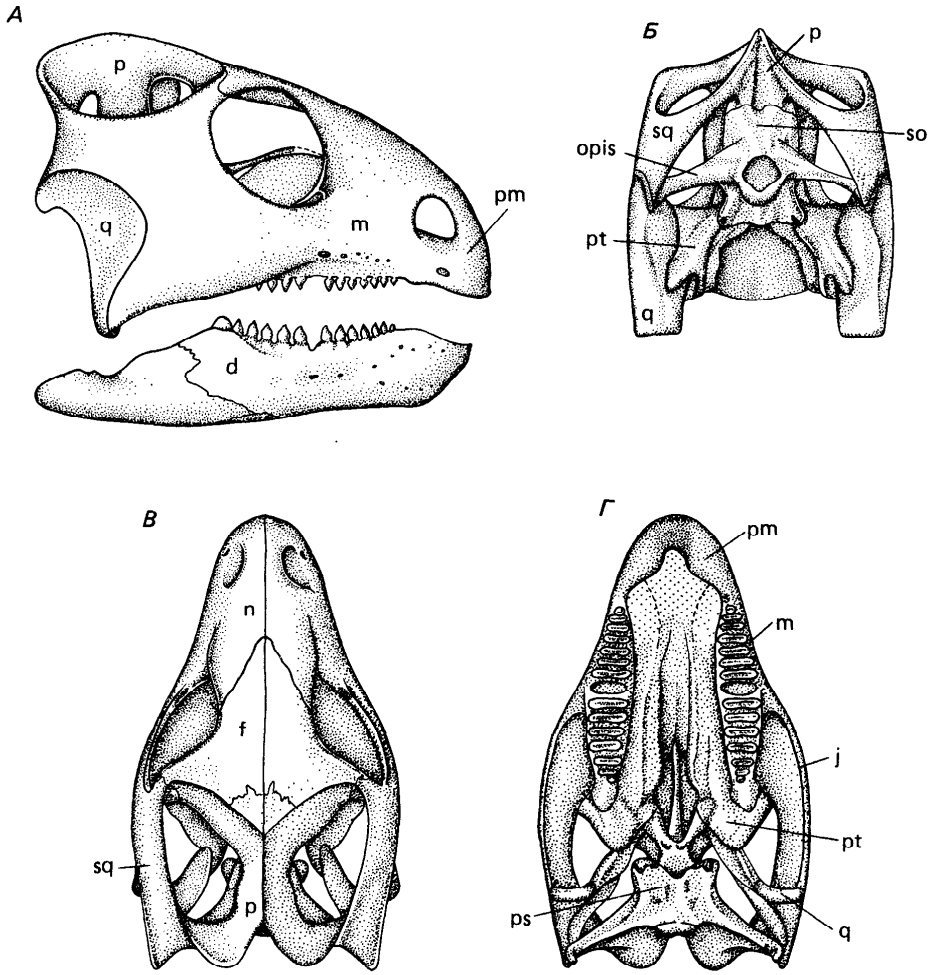


Рис. 13-6. Череп *Trilophosaurus*. *А* — вид сбоку; *Б* — вид сзади; *В* — вид сверху; *Г* — вид со стороны неба. Не несущие зубов предчелюстные кости и передние части зубных костей, возможно, были покрыты роговым клювом. Многие из швов у половозрелых особей зарастают. Длина около 10 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Gregory, 1945)

архозавроморф щека сплошная без следов височных окон или вентральной выемки. Можно предполагать, что отсутствие нижних височных отверстий связано с необходимостью укрепить череп в соответствии с мощными зубами, однако раннетриасовых окаменелостей, демонстрирующих переходное состояние, неизвестно. Верхние височные отверстия разделены высоким и узким теменным гребнем, указывающим на значительное развитие аддукторной челюстной мускулатуры. Посткраниальным скелетом *Trilophosaurus* напоминает примитивных архозавров, особенно формой подвздошной кости и удлинением поперечных отростков позвонков (см. рис. 13-2, *В*).

Rhynchosauria

Ринхозавры — наиболее обычная и широко распространенная из примитивных групп архозавроморф. Они встречались на протяжении всего триаса (наиболее часто в середине и конце этого периода), оставив много окаменелостей в Европе, Южной Америке, Индии и Восточной Африке. Несколько самых древних и самых молодых родов известно из Южной Африки и с востока Северной Америки.

Обычные средне- и позднетриасовые ринхохавры характеризуются высокоспециализированным зубным аппаратом со многими рядами зубов на верхнечелюстной и зубной костях. Лишенные зубов предчелюстные кости образуют длинный, нависающий «клюв». Височная дуга резко выступает наружу, окружая чрезвычайно массивную аддукторную мускулатуру челюсти (рис. 13-7). Ринхозавры почти наверняка были растительноядными рептилиями с тяжелым телом и короткими конечностями, размером примерно с крупную свинью. Окаменелости, описанные недавно из нижнего, среднего и верхнего триаса (Chatterjee, 1974, 1980; Benton, 1983), указывают на постепенное усиление черепной специализации.

Раннюю историю этой группы можно проследить по нижнетриасовым родам *Mesosuchus* и *Howesia* из Южной Африки (рис. 13-8). Череп у них в общем сходен с таковым у *Youngina*, но отличается срединной наружной ноздрей и нависающими предчелюстными костями, на которых у примитивных видов остается несколько зубов. Примитивный признак *Mesosuchus* — один ряд краевых зубов. В отличие от эозухий они находятся в отдельных ячейках. На небных костях и поперечном выступе крыловид-

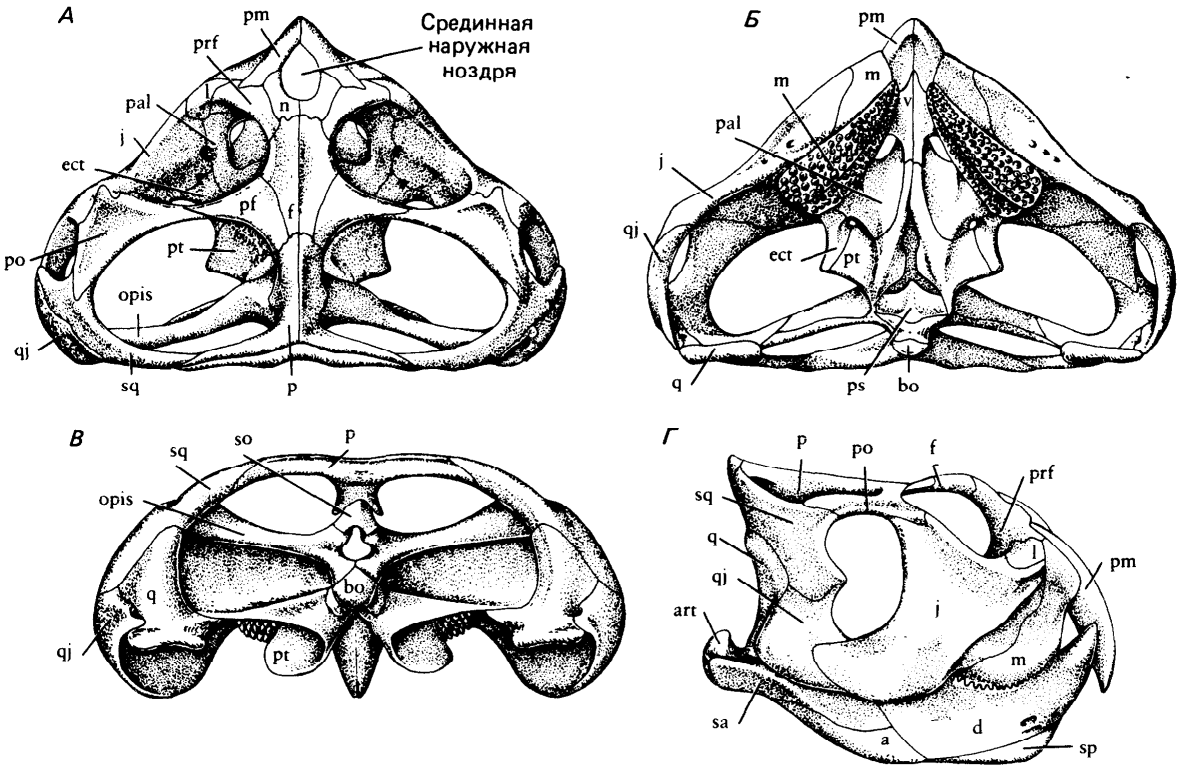


Рис. 13-7. Череп ринхозавра *Paradapedon*: *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сзади; *Г* — вид сбоку. Ширина около 20 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Chatterjee, 1974)

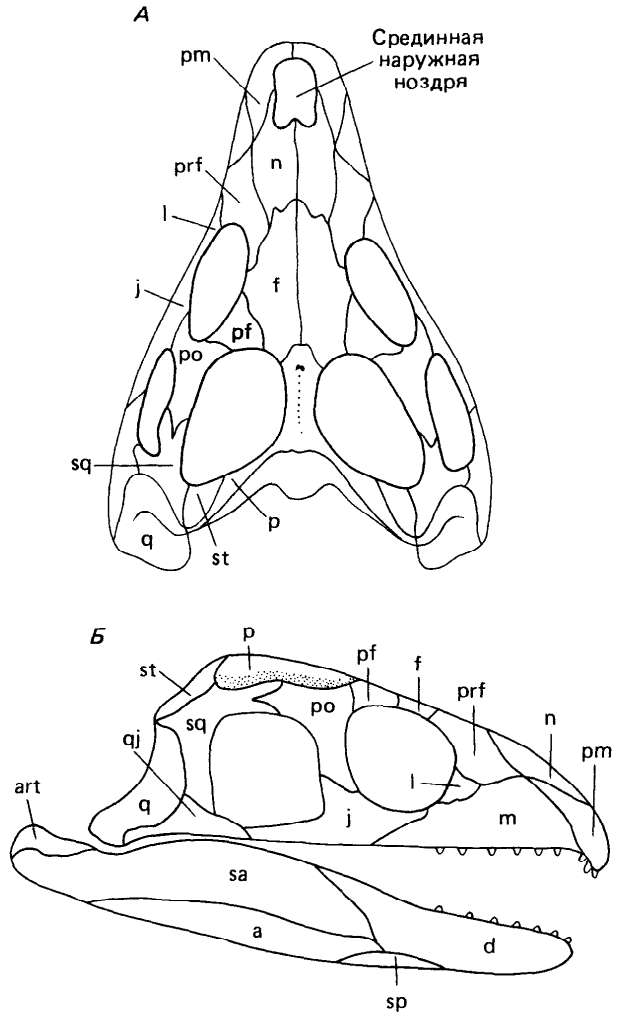


Рис. 13-8. Череп нижнетриасового ринхозавра *Mesosuchus*; длина около 5 м: *А* — вид сверху; *Б* — вид сбоку. Срединная наружная ноздря — отличительный признак ринхозавров. У этого примитивного рода сохраняются зубы на предчелюстных костях. Сокращения см. рис. 8-3. На основе работы Broom, 1913 и фотографий образца

ных зубы утрачены. У *Howesia* развиты дополнительные ряды краевых зубов на верхней и нижней челюстях (Malan, 1963).

У более поздних ринхозавров небная поверхность верхнечелюстной кости сильно расширена и образует широкую зубную пластинку из многих продольных рядов зубов. В ее продольный желобок входит покрытая зубами поверхность нижней челюсти (рис. 13-9). Эти зубы не сменялись регулярно, как у большинства родов с текодонтным зубным аппаратом. Они удерживались на месте вторично откладывающейся костью. Этот тип их имплантации называется **анкилотекодонтным** (Chatterjee, 1974). Зубы добавлялись спереди назад по мере роста челюсти. Верхние и нижние стирались друг о друга, а когда они снашивались до основания, костные поверхности смыкались.

Бентон (Benton, 1983) утверждает, что у позднетриасового ринхозавра *Hyperodapedon* нет барабанной перепонки, однако у раннетриасового рода *Mesosuchus* имеется длинное тонкое стремя (слуховая косточка), как у ящериц. Отсутствие этой структуры у ископаемых остатков более поздних родов можно объяснить ее хрупкостью.

На протяжении всей эволюционной истории ринхозавров их череп расширяется, тело становится крупнее и задние конечности сильнее смещаются под тело, что облегчает их движение вперед-назад. Передние конечности остаются более раздвинутыми.

Предплюсна примитивных ринхозавров почти неотличима от свойственной проторозаврам и архозаврам, но централия берет на себя все более важную роль и прикрепляется к таранной и пяточной костям в проксимальном ряду. Последние кости утрачивают свои примитивные сочленовные поверхности и срастаются друг с другом. Предплюсна преобразуется в простой шарнирный сустав, тогда как конечности приобретают способность к движению вперед-назад (Carroll, 1976b).

В среднем триасе ринхозавры были главным компонентом фауны Южной Америки и Восточной Африки. Согласно Бентону (Benton, 1983), все достоверно известные верхнетриасовые ринхозавры могут

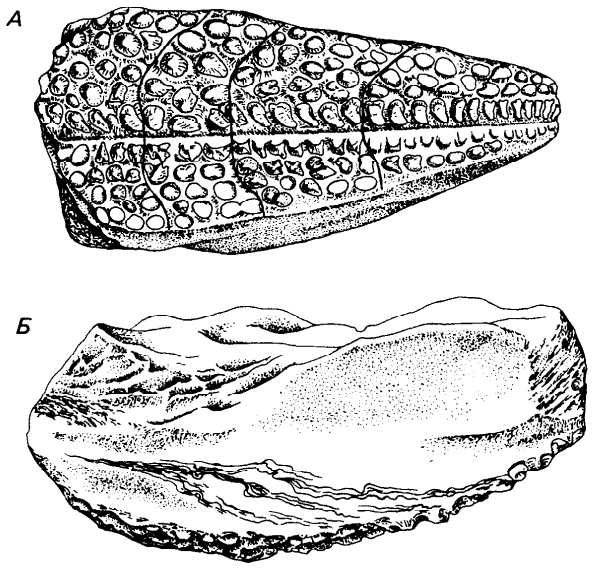


Рис. 13-9. *А*. Зубная пластинка верхнечелюстной кости ринхозавра *Paradapedon* с вентральной стороны. Показаны желобок для зубов и линии нарастания, где зубы последовательно добавлялись в задней части челюсти. *Б*. Та же зубная пластинка с дорсальной стороны; показаны линии нарастания (Chatterjee, 1974)

быть отнесены к двум или трем близкородственным родам. В совокупности они распространены космополитически. *Hyperodapedon* встречается в Шотландии и Индии, *Scaphonyx* в Южной Америке, а форма, близкая к обоим этим родам, известна из Восточной Африки. Очень крупные популяции ринхозавров существовали в норийское время (поздний триас), но не обнаруживается никакого следа групп, доживших до юры. Бентон (Benton, 1983) объясняет вымирание этих рептилий изменением растительности к концу триаса. Предполагают (Chatterjee, 1980), что они стали жертвами хищных текодонтовых архозавров и динозавров, которые стали в то время доминировать.

На основании общего сходства в строении черепа и зубного аппарата ринхозавров долгое время считали близкородственными современным клинозубым. Однако общие примитивные признаки, например нижняя височная дуга, только указывают на происхождение и тех и других от ранних диапсид. Хотя в строении зубных систем заметно отдаленное сходство, на самом деле они фундаментально различаются. У клинозубых на верхнечелюстной кости только один ряд акродонтных зубов, а у ринхозавров — много, причем зубы сидят в ячейках. У клинозубых есть второй ряд зубов на небной кости, а у ринхозавров они на ней отсутствуют. То, что у ринхозавров выглядит длинными премаксиллярными зубами, является на самом деле отростками предчелюстных костей, а у клинозубых имеются настоящие премаксиллярные зубы.

Thecodontia

Время существования проторозавров, трилофозаврид и ринхозавров ограничено преимущественно триасом. Первая мощная радиация архозавров также произошла в этот период, но увеличение их разнообразия продолжалось в течение всего мезозоя. Мы относим большинство триасовых архозавров к одному отряду Thecodontia; это название связано с расположением зубов в индивидуальных ячейках. (Следует заметить, что данный признак свойствен и другим архозавроморфам и развился конвергентно у мозазавров, относящихся к лепидозаврам, и у зверообразных рептилий.) Текодонты уникальны среди ранних архозавроморф наличием предглазничного окна (fenestra antorbitale), общего у них с более поздними архозаврами. Другие признаки, отличающие их от прочих архозавроморфных групп,— сохранение полной нижневисочной дуги, относительно короткая шея и единственный ряд конических зубов на предчелюстной, верхнечелюстной и зубной костях.

На протяжении триаса текодонты были доминирующей группой с космополитическим распространением. Они оставили после себя множество ископаемых остатков и интенсивно изучались многими авторами. Тем не менее систематические связи внутри этой группы продолжают вызывать споры. Обычно выделяют четыре подотряда: Proterosuchia, примитивная ветвь, возможно включающая предков всех других текодонтов; Pseudosuchia, прогрессивные формы, к которым могут относиться предки динозавров; две специализированные группы, четко отличающиеся от предыдущих,— крокодилоподобные фитозавры и мощно защищенные Aetosauria, бывшие почти наверняка растительноядными формами.

За последние 15 лет стало ясно, что животные, которых называли псевдозухиями, представляют собой неоднородную группу; некоторые из них могут быть родственны крокодилам, другие — динозаврам. Были предложены различные схемы взаимосвязей между протерозухиями и более продвинутыми группами (Romer, 1972 b; Sill, 1974; Thulborn, 1982; Chatterjee, 1982; Bonaparte, 1984).

Выделяют по меньшей мере 10 семейств текодонтов. Хотя известно много хорошо сохранившихся образцов, палеонтологическая летопись группы еще очень неполна. Эти семейства, вероятно, связаны разнообразными малоизвестными формами, но взаимоотношения между ними четко не выяснены и до установления приемлемой филогении еще далеко. По этой причине разные семейства будут рассмотрены отдельно.

Proterosuchidae

Протерозухидовые текодонты, безусловно, самые примитивные из архозавров. Древнейшая среди известных форм — *Archosaurus* из верхней перми России, но первый хорошо описанный род — недавно ревизованный (Cruickshank, 1972) *Chasmatosaurus* (= *Proterosuchus*) из нижнего триаса Южной Америки и Китая. Протерозухиды встречаются также в Индии и, возможно, в Австралии. Череп характерного для архозавров типа, т. е. с крупным предглазничным окном, окруженным верхнечелюстной, слезной и скуловой костями. Как и подглазничное окно (fenestra suborbitale), это отверстие могло развиться для облегчения черепа и более эффективного распределения механических сил, хотя предполагают также, что оно служило для размещения какой-то железы или допускало увеличение крыловидной мышцы (Walker, 1964) (рис. 13-10).

В черепе в первую очередь заметны примитивные признаки. Надвисочная и заднетеменная кости ранних диапсид сохраняются, пинеальное отверстие также, хорошо выраженный поперечный выступ кры-

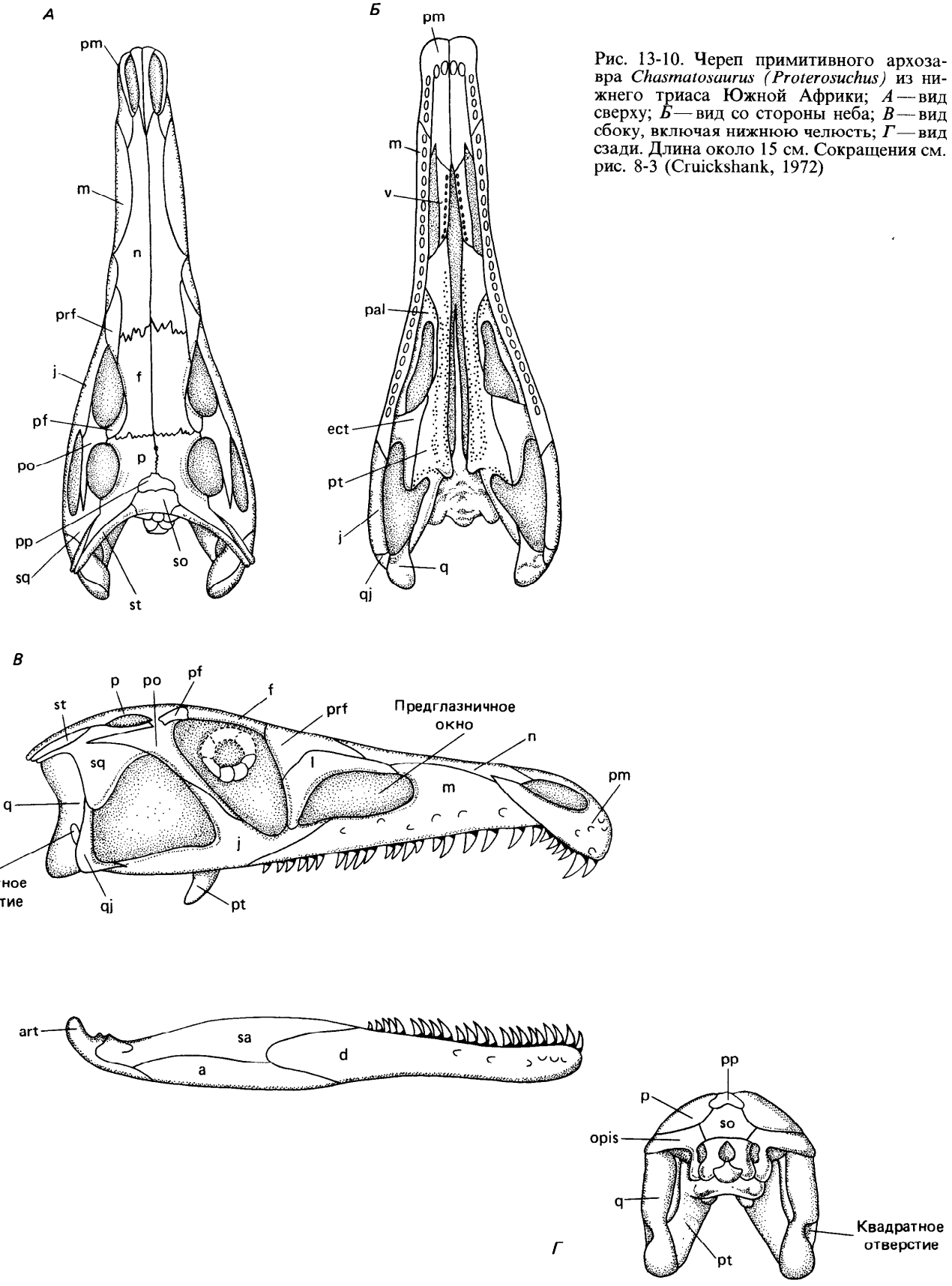


Рис. 13-10. Череп примитивного архозавра *Chasmatosaurus (Proterosuchus)* из нижнего триаса Южной Африки; *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сбоку, включая нижнюю челюсть; *Г* — вид сзади. Длина около 15 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Cruickshank, 1972)

ловидной кости еще несет зубы. Краевые зубы сидят в очень мелких ячейках [1].

Считается (Charig, Sues, 1976), что тело было крокодилоподобной формы. Шейных позвонков семь, но не сильно удлиненных. Как и у более поздних архозавров, туловищные позвонки с длинными поперечными отростками. В плечевом поясе ясно выражено разделение на лопатку и коракоид в отличие от единой структуры у примитивных диапсид и ранних лепидозавроморф. Эти кости сохраняют примитивные очертания, как у эозухий. Примитивность плечевой кости заключается в очень крупных сочленовных поверхностях, расположенных перпендикулярно друг другу. Запястье окостеневает слабо и, по-видимому, сохраняет только два ряда элементов без гороховидной кости. Пальцев пять, но фаланговая формула неизвестна.

У таза примитивные очертания, свойственные ранним диапсидам, без следов тироидного окна. Предплюсна и стопа (см. рис. 13-3) почти идентичны таковым у примитивных проторозавров, ринхозавров и *Trilophosaurus*.

Семейство протерозухид четко отличается от всех других известных на сегодняшний день текодонтов многими примитивными признаками, и не исключено, что к нему относятся предки каких-либо или даже всех позднейших текодонтов, однако проследить родственные связи с этими группами пока невозможно.

Хорошо описанные роды протерозухид отличаются также по меньшей мере одним специализированным признаком — заметным изгибом вниз предчелюстных костей, что вместе с крупными размерами тела и короткими толстыми конечностями, вероятно, препятствует выведению из них большинства более поздних текодонтов.

Все прочие текодонты более продвинуты в связи с наличием бокового мандибулярного окна в нижней челюсти (рис. 13-11), утратой зубов на поперечном выступе крыловидной кости, присутствием дермального панциря вдоль позвоночного столба, а также по крайней мере некоторой специализацией таза и задних конечностей (рис. 13-12).

Головка бедренной кости у протерозухид терминальная, а сама кость, по всей вероятности, направлена почти по горизонтали от вертлужной впадины, как у примитивных тетрапод. Этот признак сочетается с уплощенной, почти горизонтальной лобково-седалищной пластинкой, от которой могли почти горизонтально отходить главные мускулы, перемещающие бедро вперед и назад. Когда у более поздних текодонтов бедренная кость принимает более вертикальное положение, ее головка становится наклоненной медиально в сторону вертлужной впадины, а лобковая и седалищная кости разрастаются антеровентрально и постеровентрально, образуя трехлучевую структуру, что позволяет связанным с ними мышцам прилагать более эффективное усилие к бедренной кости.

Чариг для описания ориентации задних конечностей у архозавров (Charig, 1972) использовал термины «растопыренная» (sprawling), «полуулучшенная» (semiimproved) и «полностью улучшенная» (fully improved), причем «растопыренная» она только у протерозухид. У большинства других текодонтов и крокодилов задняя конечность отходит «полуулучшенным» способом, а для динозавров и происходящих от них птиц типично ее «полностью улучшенное» положение.

Когда конечность ориентируется более вертикально и начинает двигаться в плоскости, более совпадающей с парасагиттальной, стопа приобретает бóльшую симметрию и самым длинным становится третий, а не четвертый палец.

Многочисленные производные семейства текодонтов различаются степенью продвинутости и деталями строения, связанными с выпрямлением конечностей. В нижнем триасе наряду с протерозухидами встречаются два более прогрессивных семейства — Erythrosuchidae и Euparkeriidae.

Erythrosuchidae

Эритрозухиды впервые описаны из отложений Южной Африки, а впоследствии обнаружены в Китае, на западе России, в Европе и, возможно, в Северной и Южной Америке. Это были крупнейшие наземные позвоночные нижнего триаса; их череп достигал в длину почти 1 м, а тяжелое квадрупедальное тело — 5 м. Гленоидная ямка, по всей видимости, ориентировалась более вентрально, а таз начал превращаться в трехлучевой, что указывает на несколько более вертикальное положение конечности, чем у *Chasmatosaurus*, хотя головка бедренной кости, по-видимому, еще не повернута внутрь, а четвертый палец стопы остается самым длинным. Суставные поверхности костей конечностей, а также карпалий и тарсалий окостеневали очень слабо, что считается адаптацией к полуводным условиям жизни [1].

[1] Хасматозавр отличается от других протерозухид, в том числе и от *Proterosuchus*, резко выраженным изгибом премаксиллярного конца морды вниз; нижняя челюсть короче верхней и кончается под ноздрей; обе ветви нижней челюсти не срастаются в симфизе. Базиптеригоидное сочленение сохраняет незначительную подвижность. Это было, по-видимому, водное животное, у крупнейших экземпляров из Южной Африки череп достигал в длину почти 0,5 м.— *Прим. ред.*

[1] Интересно, что передние грудные ребра у некоторых эритрозухид были трехголовчатыми, что резко уменьшало подвижность ребер и увеличивало жесткость грудной клетки.— *Прим. ред.*

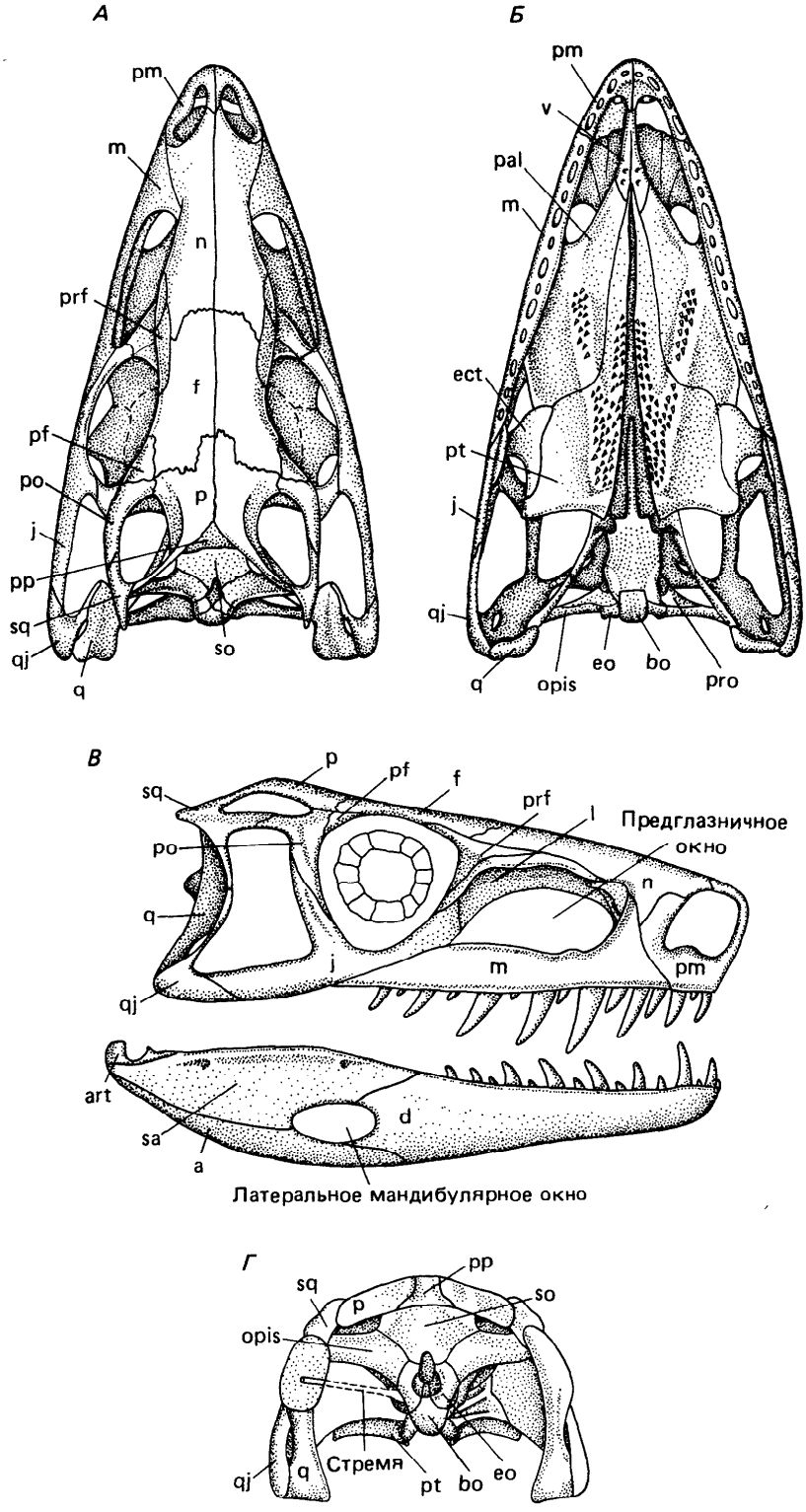


Рис. 13-11. Череп легкотелого текодонта *Euparkeria*. *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сбоку; *Г* — вид сзади. Длина около 10 м. Сокращения см. рис. 8-3 (Ewer, 1965)

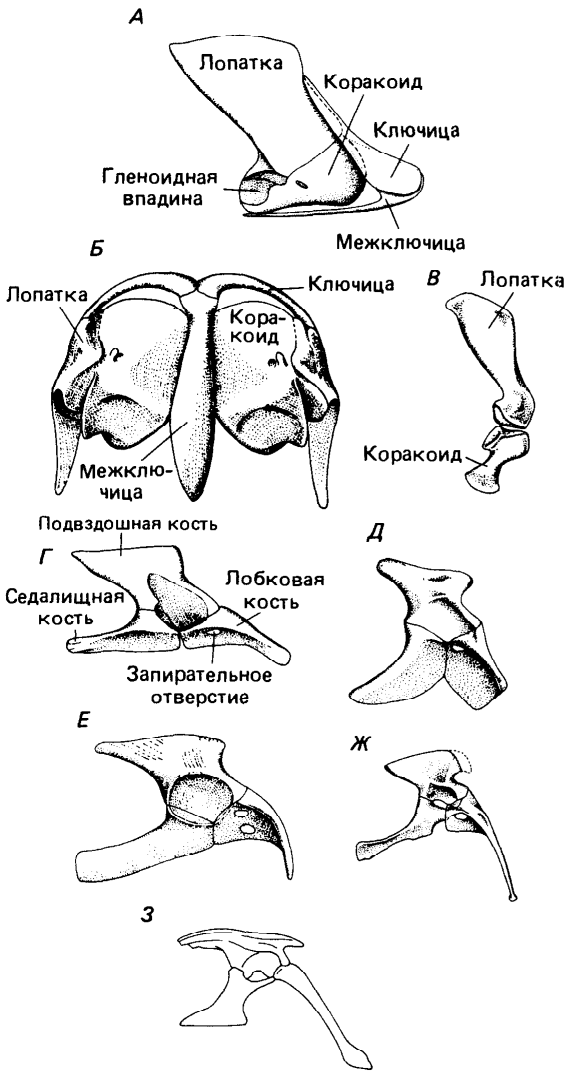


Рис. 13-12. Плечевой и тазовый пояса примитивных архозавров. *А*. Плечевой пояс *Chasmatosaurus (Proterosuchus)*, латеральный вид. В целом он напоминает плечевой пояс эозухий. Клейтрум утрачен, но ключица и межключица остаются крупными. Лопатка и коракоид у взрослых экземпляров не образуют единого окостенения (Cruickshank, 1972). *Б*. Плечевой пояс этозавра *Stagonolepis*, вид снизу (Walker, 1961). *В*. Плечевой пояс протозухиевого крокодила *Nothochampsa (Orthosuchus)* из нижней юры, латеральный вид. Коракоид ясно выражен и удлинен, как у современных крокодилов (Nash, 1975). *Г*. Таз протерозухии *Chasmatosuchus*. У этого рода сохраняется плоская лобково-седалищная пластинка, свойственная также примитивным диапсидам (Cruickshank, 1972). *Д*. Таз фитозавра *Parasuchus*. Развито небольшое тироидное окно, но ограниченные размеры лобковой и седалищной костей указывают на то, что строение таза остается примитивным (Chatterjee, 1978). *Е*. Таз *Euparkeria*. И лобковая, и седалищная кости удлинены (Ewer, 1965). *Ж*. Таз продвинутого «псевдозухиевого» рода *Ornithosuchus*, у которого лобковая и седалищная близки к известным для динозавров (Walker, 1964). *З*. Таз верхнетриасового крокодила *Protosuchus*. Как и у современных крокодилов, лобковая кость почти не участвует в образовании вертлужной впадины (Colbert, Mook, 1951)

Euparkeria и голеностопный сустав текодонтов

Euparkeria, известная из единственного пункта в Южной Африке, и еще три рода из Китая представляют собой очень своеобразную линию раннетриасовых текодонтов. По форме тела *Euparkeria* значительно отличается как от протерозухид, так и от эритрозухид (см. рис. 13-2). Ее длина немногим более полуметра, включая длинный хвост. Конечности стройнее; обычно это показывают, изображая *Euparkeria* в бипедальной позе (Ewer, 1965). У нее есть дорсальный ряд кожных окостенений вдоль позвоночного столба в туловище и хвосте, что свойственно и многим более поздним текодонтам.

Хотя по форме тела *Euparkeria* сильно отличается от *Chasmatosaurus*, строение черепа у них сходное (рис. 13-11), но у *Euparkeria* он более продвинут по ряду признаков, включая утрату пинеального отверстия и ряда зубов вдоль поперечного выступа крыловидной кости. Зубы представляют собой как бы острые узкие лезвия с пильчатым краем. Задние конечности *Euparkeria* в полтора раза длиннее передних; это близко к их соотношению у некоторых бипедальных ящериц, но суставные поверхности и конфигурация бедренной кости и предплюсны не специализированы для двуногого передвижения. Подобно таким современным ящерицам, как *Basiliscus* и *Crotaphytus*, *Euparkeria* могла быть факультативно бипедальной. Тело ее несколько укорочено за счет наличия только 22 предкрестцовых позвонков; хвост длинный, по-видимому, он служил эффективным противовесом, когда животное стояло на задних конечностях.

Вероятно, у *Euparkeria* нет предков среди известных на сегодня протерозухий. Одна находка, описанная Кэрроллом (Carroll, 1976a) из верхней перми Южной Африки, возможно, указывает на более раннее появление мелких текодонтов. Это *Heleosaurus*, у которого, как и у *Euparkeria*, имелись дермальный панцирь вдоль позвоночного столба и малое число пильчатых лезвиеподобных зубов. В отличие от современных ему эозухий грудины нет, а шея относительно длинная. Строение поясов говорит, что у *Heleosaurus* были расставленные в стороны конечности, но сами они известны плохо, и четко продемонстрировать сходство с архозаврами нельзя. Если *Heleosaurus* — примитивный текодонт, следует признать, что отсутствие панциря у протерозухид — специализация.

Возможно, из-за мелких размеров тела предплюсна *Euparkeria* окостеневает несильно, но строение ее можно считать промежуточным между свойственным примитивным архозаврам, с одной стороны, и более продвинутым текодонтам и динозаврам, с другой (рис. 13-13, *Д*).

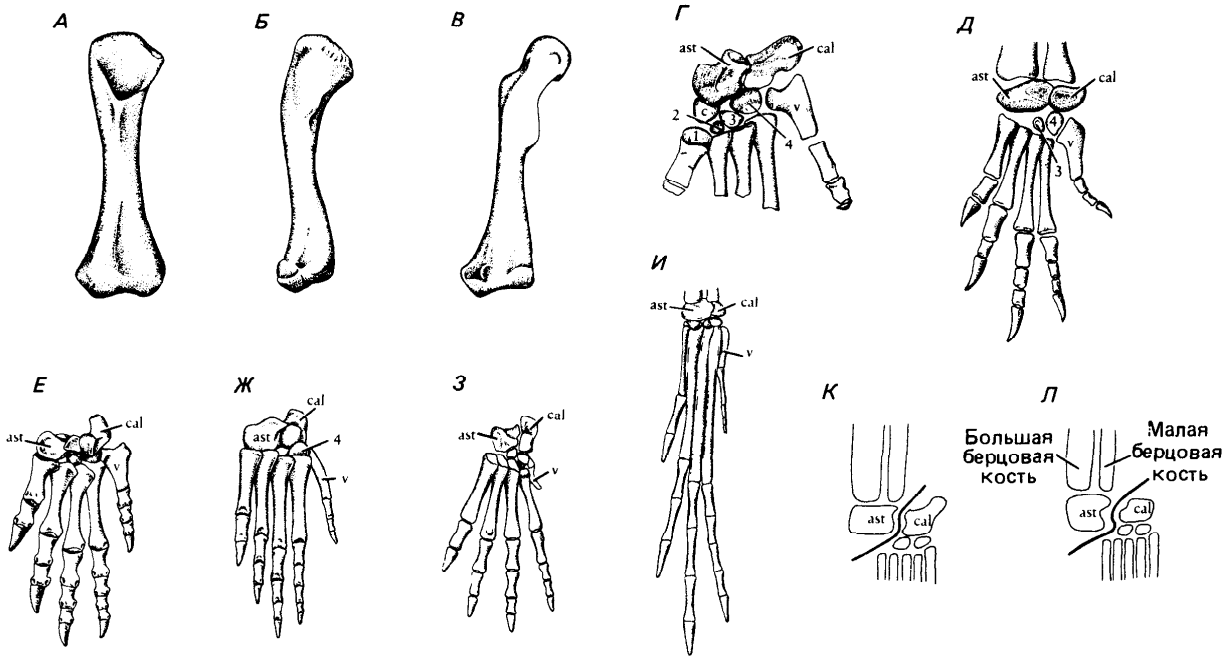


Рис. 13-13. Части задних конечностей текодонтов. *А—В.* Бедренные кости с вентральной стороны. *А.* Протерозухия *Chasmatosaurus [Proterosuchus].* Диафиз прямой, головка терминальная. Эти признаки вместе с сохранением межвертельной ямы и вентрального аддукторного гребня характерны для примитивных капториноморф и ранних эозухий (Cruickshank, 1972). *Б.* Фитозавр *Parasuchus.* Пример строения, общего для более продвинутых текодонтов и крокодилов. Проксимальная головка отклонена от основной оси, диафиз S-образный, межвертельная яма и система вентрального гребня утрачены (Chatterjee, 1978). *В.* Продвинутая «псевдозухия» *Riojasuchus.* Диафиз почти прямой, но головка сильно отогнута медиально, как у бедренной кости человека, чтобы поддерживать конечность в близком к вертикальному положении (Bonaparte, 1971). *Г—Л.* Предплюсны и стопы. *Г.* Предплюсна протерозухии *Chasmatosaurus [Ptoterosuchus]*; сохраняется примитивный тарсальный сустав с нечетко определенной линией сгибания (Carroll, 1976b). *Д. Euparkeria*; дистальные тарсалии редуцированы. Возможна подвижность между таранной и пяточной костями, но основной шарнир, вероятно, находился дистальнее этих костей. Оригинальный рисунок, сделанный с образцов из Южноафриканского музея и Музея зоологии Кембрижского университета. *Е.* Фитозавр *Parasuchus*, у которого бугор пяточной кости направлен косо назад. Крючковидная, пятая метатарсалия служит главным рычагом для вентрального сгибания стопы (Chalterjee, 1978). *Ж.* Рауизухид *Ticinosuchus.* Бугор пяточной кости направлен назад, и предплюсновый сустав проходит между таранной и пяточной костями, как у крокодилов (Krebs, 1963b). *З.* Нижнеюрский крокодил *Nothochampsa [Ornithosuchus].* Таранная кость функционирует как вырост голени, а пяточная тесно интегрирована со стопой (Nash, 1975). *И. Lagosuchus*, текодонт, возможно близкий к предкам динозавров. Пяточная кость редуцирована и лишена бугра. Главный сустав проходит между проксимальными и дистальными тарсалиями (мезотарсальный сустав). Наибольшее сходство прослеживается с *Euparkeria* (Bonaparte, 1978). *К.* Схема нормального крокодилового сустава, в котором выступ таранной кости входит в выемку пяточной. *Л.* Обратнокрокодиловая предплюсна: вырост пяточной кости входит в выемку таранной. Сокращения см. рис. 13-3

У протерозухид и эритрозухид голеностопный сустав проходит между проксимальными и дистальными тарсалиями и называется **мезотарсальным**. У динозавров он также мезотарсальный, хотя конфигурация отдельных элементов сильно изменена, а проксимальные тарсалии слиты с большой и малой берцовыми костями.

У большинства текодонтов, не относящихся к протерозухидам и эритрозухидам, развивается новый шарнирный сустав между таранной и пяточной костями; первая прочнее связывается с обеими берцовыми костями, а вторая, располагаясь под таранной, связана со стопой. Такая же структура характерна для современных крокодилов и называется **крокодилоидной предплюсной**. Так как этот голеностопный сустав образован одной костью голени (crus), а именно — малоберцовой, и предплюсной (tarsus), его называют также **круротарсальным** (рис. 13-3, *К, Л*).

У крокодилов, как у орнитозухидовых и рауизухидовых текодонтов, бугор пяточной кости направлен прямо назад и служит рычагом для вентрального сгибания стопы. Пятая метатарсалия редуцирована и утрачивает свою исходную роль главного рычага для такого сгибания. У других текодонтов, включая в общем более примитивных этозавров и фитозавров, круротарсальный сустав развит, но пятая метатарсалия остается крупной и, возможно, участвовала в сгибании стопы вместе с бугром пяточной кости.

Кребс (Krebs, 1963a) и Талборн (Thulborn, 1982) подчеркивали, что хорошо развитый круротарсальный сустав, вероятно, препятствует развитию характерного для динозавров мезотарсального сустава. Это не позволяет рассматривать большинство текодонтов в числе их возможных предков. *Euparkeria* — исключение, поскольку сохранила мезотарсальный сустав, развив одновременно более симметричную стопу с длинным третьим пальцем.

Большинство текодонтов жили в среднем и позднем триасе, составляя в это время значительную часть фауны рептилий. Особенно хорошо они известны в Южной Америке (Bonaparte, 1971, 1978; Romer, 1972b).

Proterochampsidae

По-видимому, многие роды из среднего и начала верхнего триаса Южной Америки соответствуют относительно примитивным текодонтам, хотя продвинуты более, чем *Chasmatosaurus* и *Erythrosuchus*. *Ceritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Gualosuchus* и *Proterochampsa* объединяются в семейство Proterochampsidae, для которого характерны сравнительно широкий и низкий череп с небольшими верхними височными окнами, заметными преимущественно с дорсальной стороны. Силл (Sill, 1967) считает их родственными крокодилам, Уолкер (Walker, 1968) — фитозаврам, а другие исследователи — представителями примитивной радиации протерозухид (Romer, 1972b; Bonaparte, 1982). Ни одна из этих связей не признана окончательно. Специализация *Chanaresuchus* проявляется в сильной редукции пятого пальца. Предплюсна еще слабо изучена. Пластиновидные лобковая и седалищная кости указывают на весьма примитивное строение таза.

Phytosauria (Parasuchia)

Фитозавры в изобилии встречаются в верхнем триасе Европы, Индии и запада Северной Америки. По форме тела и, возможно, образу жизни они напоминали современных крокодилов, но наружные ноздри на длинной морде сдвинуты у них значительно дальше назад (рис. 13-14). Они обычно приподняты над окружающими костями, так что могли выступать над водой, когда остальная голова была в нее погружена. Небные кости позади внутренних ноздрей выгнуты, и мягкое вторичное небо, по-видимому, отделяло ротовую полость от воздухоносных путей. Удлиненная морда, вероятно, указывает на питание в воде, как у современных гавиалов. Хищный образ жизни фитозавров четко продемонстрирован на экземплярах (Chatterjee, 1978), в желудке которых найдены остатки других рептилий.

Боковая стенка мозговой коробки состоит из крупной боковой клиновидной кости (laterosphenoideum), называемой также pleurosphenoideum, спереди от переднеушной (рис. 13-14). Этот элемент есть также у этозавров и крокодилов и, возможно, характерен для всех архозавров, хотя не описан для орнитозухид и рауизухид. Он определенно не окостеневал у *Euparkeria*, но присутствует у *Erythrosuchus* (Cruickshank, 1970).

По пропорциям конечности напоминают крокодильи, хотя по анатомии гораздо примитивнее. Лобковая и седалищная кости еще пластиновидные. Таранная и пяточная кости связаны так же, как у крокодилов, но пятая метатарсалия крючковидная, а бугор пяточной кости еще направлен наружу, а не назад, что говорит о сохранении примитивной рычажной системы стопы. Туловище и хвост были покрыты обширным дермальным панцирем.

По этим и другим признакам скелета все шесть или семь выделяемых родов очень сходны. По строению черепа они явно отличаются от всех других групп текодонтов, но посткраниальный скелет указывает на эволюцию фитозавров от очень примитивного уровня, сравнимого с известным для нижнетриасовых текодонтов. Удивительно, что достоверных свидетельств существования фитозавров раньше верхнего триаса не обнаружено. Как нижнетриасовый, описан единственный череп явно фитозаврового типа (*Mesorhinosuchus*), но по сей день не прекращаются споры относительно его истинного возраста (Gregory, 1962; Westphal, 1976; Chatterjee, 1978). Сейчас этот образец из Германии утерян.

Фитозавры были широко распространены на северных континентах и представлены несколькими образцами с Мадагаскара, но из Африки южнее Сахары, Южной Америки и Австралии неизвестны.

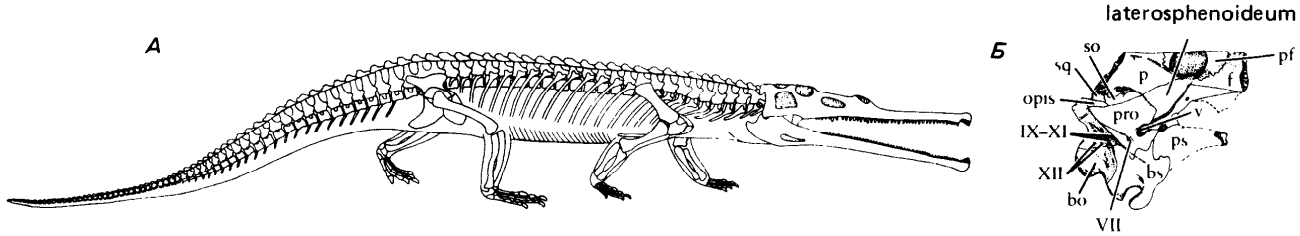


Рис. 13-14. *А*. Скелет фитозавра *Parasuchus*, длина 3 м. *Б*. Мозговая коробка *Parasuchus*; показан окостеневший боковой клиновидный элемент (laterosphenoideum). Сокращения см. рис. 8-3. (Chatterjee, 1978)

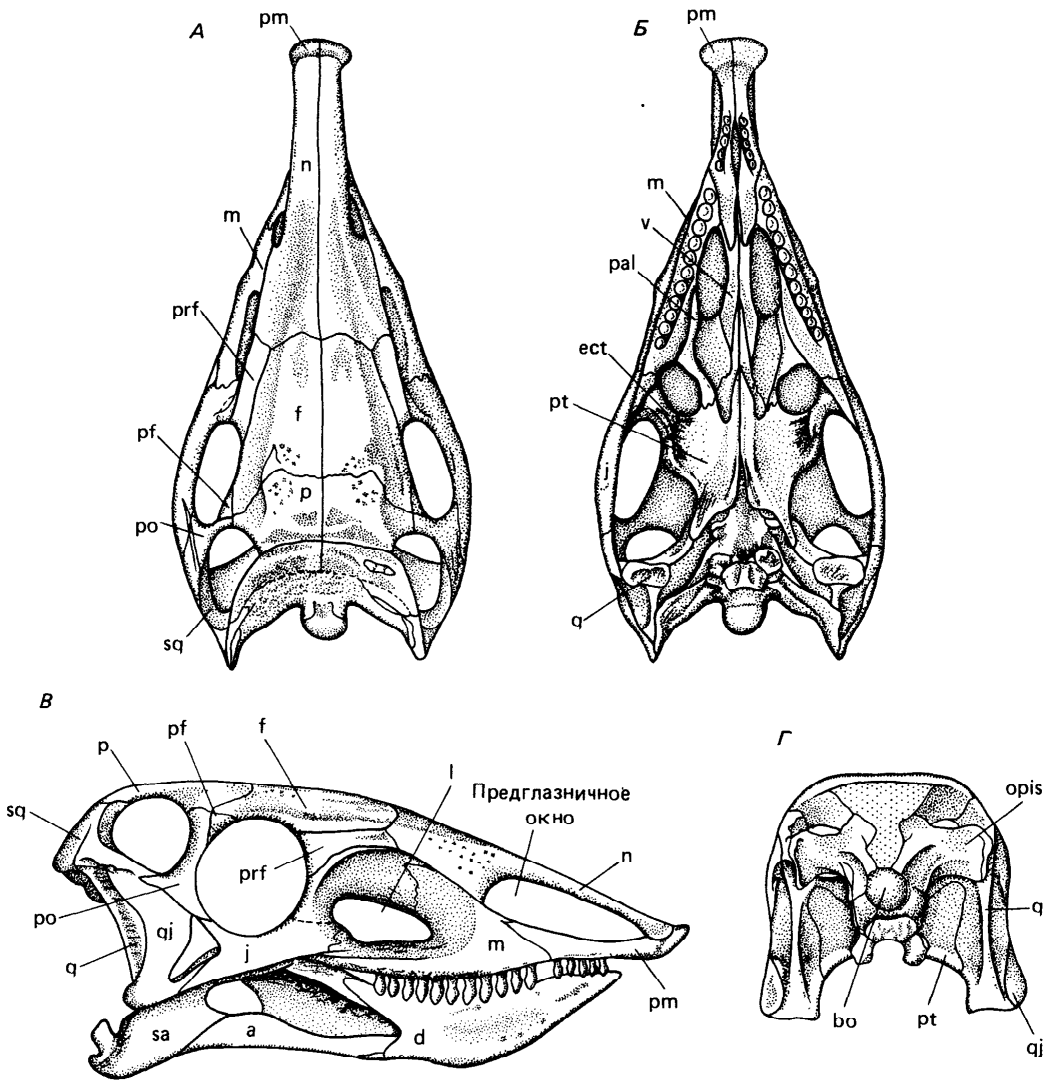


Рис. 13-15. Череп этозавра *Stagonolepis: А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сбоку; *Г* — вид сзади. Длина около 25 м. Этозавры — единственная группа растительноядных текодонтов. Сокращения см. рис. 8-3 (Walker, 1961)

Aetosauria

Большинство текодонтов были явно хищниками с крупными, пронзающими жертву зубами. Этозавры — единственное исключение. Эта группа известна только из верхнего триаса. У них мелкие листовидные зубы, что свидетельствует о растительноядности. В передней части морды и на нижней челюсти они вообще отсутствуют (рис. 13-15). Встречаемость этозавров ограничена Европой (*Aetosaurus* и *Stagonolepis*), Северной Америкой (*Typothorax, Stegomus* и *Desmatosuchus*) и Южной Америкой (*Aetosauroides, Argentinosuchus* и *Neoaetosauroides*).

Голова сравнительно с телом мала, особенно у более крупных североамериканских родов. Форма нижней челюсти чрезвычайно напоминает дамский тапок; в ней очень крупное боковое окно.

Таз кажется эволюционно продвинутым в связи с сильным вентральным разрастанием лобковой кости. Кисть и стопа сохранением примитивных признаков напоминают известные для фитозавров. У этозавров крокодилоидная предплюсна с особенно крупным бугром пяточной кости (Walker, 1961). Тело чрезвычайно мощно защищено; крупные четырехугольные пластины идут вдоль спины, заходят на бока, окружают хвост и покрывают брюхо (рис. 13-16).

Никаких ископаемых, которые связывали бы этозавров с другими группами текодонтов, не обнаружено.

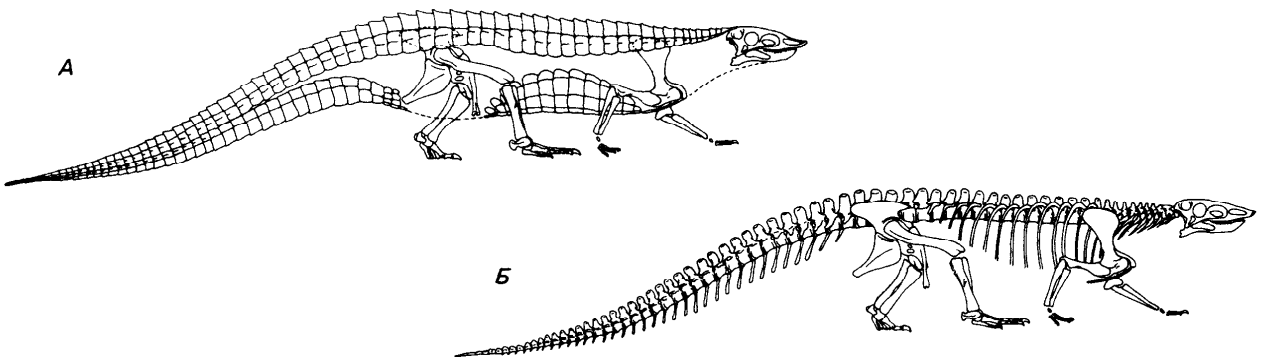


Рис. 13-16. Скелет этозавра *Stagonolepis: А* — с дермальным панцирем; *Б* — без него. Длина около 3 м (Walker, 1961)

Rauisuchidae

Рауизухиды — крупнейшие из текодонтов среднего и верхнего триаса, достигавшие в длину 6 м. Отпечатки их лап и строение скелета четко указывают на то, что это были квадрупедальные формы. *Ticinosuchus* (рис. 13-17) — один из древнейших (низы среднего триаса Швейцарии) и лучше всего известных родов (Krebs, 1963b). Группа в целом лучше всего представлена в среднем и верхнем триасе Южной Америки, но обнаружена также в Восточной Африке и Северной Америке [1].

Строение голеностопного сустава и стопы приближается к характерному для современных крокодилов. Бугор пяточной кости направлен назад, образуя рычаг, к которому, вероятно, прикреплялось сухожилие икроножной мышцы. Пятая метатарсалия (а фактически и весь пятый палец) редуцирована, видимо утратив свою роль рычага. Использование в качестве основного рычага бугра пяточной кости, возможно, обеспечило более симметричную передачу силы к стопе, когда конечность приобрела более вертикальную ориентацию.

Лобковая и седалищная кости разрослись соответственно в антеро- и постеровентральном направлениях; у более поздних представителей семейства есть третья пара крестцовых ребер.

Функцию задних конечностей у этой группы, очевидно приобретших вертикальное положение независимо от линии, ведущей к динозаврам, рассматривал Бонапарте (Bonaparte, 1984). Бедренная кость сохраняет примитивное строение, ее головка только слегка отклонена внутрь, но вертлужная впадина переориентирована таким образом, что ее подвздошная часть разрастается латерально и почти горизонтально над концом бедренной кости (рис. 13-18). Таким образом, вес тела поддерживается непосредственно вертикальной осью конечности.

Панцирь рауизухид состоит из двух рядов мелких пластинок, располагающихся вдоль туловища, а над и под хвостом проходит только по одному их ряду. Отдельные пластинки связаны между собой узким передним отростком, входящим в желобок под впередилежащей пластинкой.

Силл (Sill, 1974) и Бонапарте (Bonaparte, 1984) полагают, что рауизухиды близкородственны эритрозухидам, и Бонапарте помещает их в один инфраотряд. К сожалению, возможные промежуточные формы из верхов нижнего триаса и низов среднего триаса известны не полностью, а достаточно изученные роды этих семейств заметно различаются по своему уровню эволюции. Единственный специфический производный признак, который указывался для

[1] За последние годы по фрагментарным остаткам несколько родов рауизухий описано из среднего и верхнего триаса Приуралья (Сенников, 1978, 1980). — *Прим. ред.*

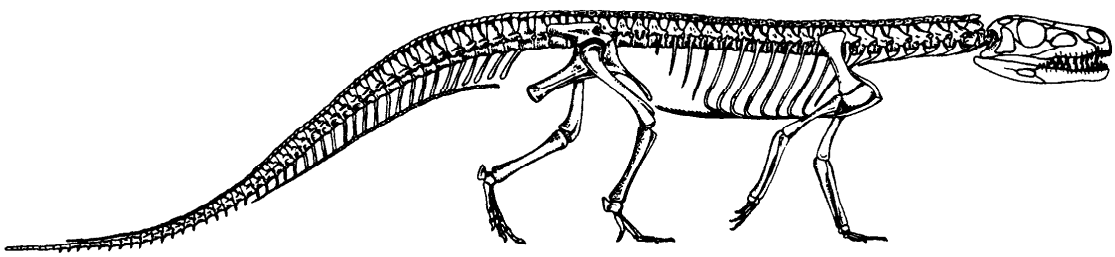


Рис. 13-17. Триасовый рауизухидовый текодонт *Ticinosuchus*. Длина около 3 м (Krebs, 1963b)

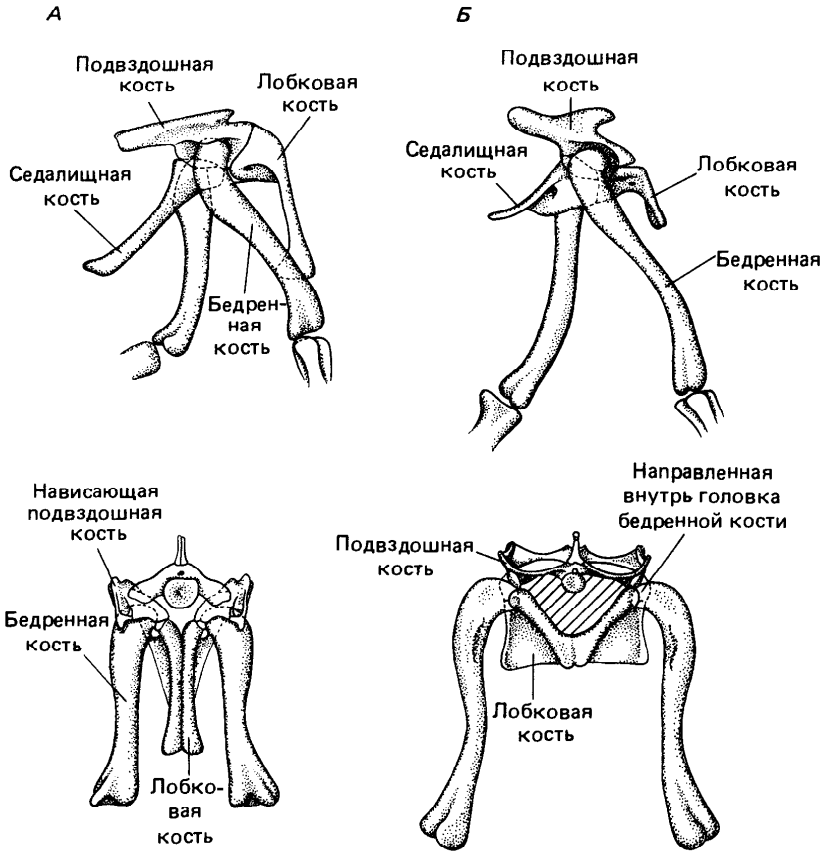


Рис. 13-18. Сравнение таза и задних конечностей рауизухида и лагозухидов. *А*. Подвздошная поверхность вертлужной впадины рауизухида *Saurosuchus* почти горизонтальная, и сочленовная поверхность бедренной кости близка к терминальной. *Б*. У *Lagerpeton* вертлужная впадина ориентирована более вертикально, а головка бедренной кости загнута внутрь, как у примитивных динозавров (Bonaparte, 1984)

них как общий,— наличие добавочного предглазничного окна или щелевидного отверстия между предчелюстной и верхнечелюстной костями у некоторых родов обеих групп. Прямое сравнение рауизухид и эритрозухид усложняется наличием у хорошо известных эритрозухид специализаций, связанных с их крупными размерами и, вероятно, полуводным образом жизни.

В недавнем описании (Chatterjee, 1985) позднетриасового рауизухоида *Postosuchus* предполагается, что этот род близок к предкам меловых динозавров-тираннозаврид. Строение задней конечности у него гораздо примитивней, чем у динозавров, а голеностопный и бедренный суставы, по всей видимости, также специализированы в ином, чем у них, направлении.

Ornithosuchidae

Представление о псевдозухиях как о стройных бипедальных предках динозавров основано прежде всего на представителях семейства Ornithosuchidae, среди которых лучше всего изучен род *Ornithosuchus* из верхнего триаса Шотландии (Walker, 1964). В слоях примерно того же возраста в Южной Америке обнаружены *Riojasuchus* и *Venaticosuchus*. Род *Saltoposuchus*, ранее считавшийся типичным представителем псевдозухий, сейчас связывают с примитивными крокодилами, которые обсуждаются в следующем разделе.

Ornithosuchus (рис. 13-19 и 13-20) — относительно крупное животное; взрослые экземпляры достигали в длину 4 м. Задние конечности были примерно на треть длиннее передних. Хотя *Ornithosuchus* часто изображают бипедальным, возможно, он передвигался на четырех конечностях. Череп по сравнению с туловищем крупный; зубы — крупные, сжатые с боков лезвия.

Из-за сходства в строении черепа с такими родами, как *Tyrannosaurus*, Уолкер (Walker) включал *Ornithosuchus* в группу карнозавровых динозавров, однако тазовый пояс и задняя конечность у него гораздо примитивнее. Вертлужная впадина открыта слабо, хотя лобковая кость значительно разрослась вен-

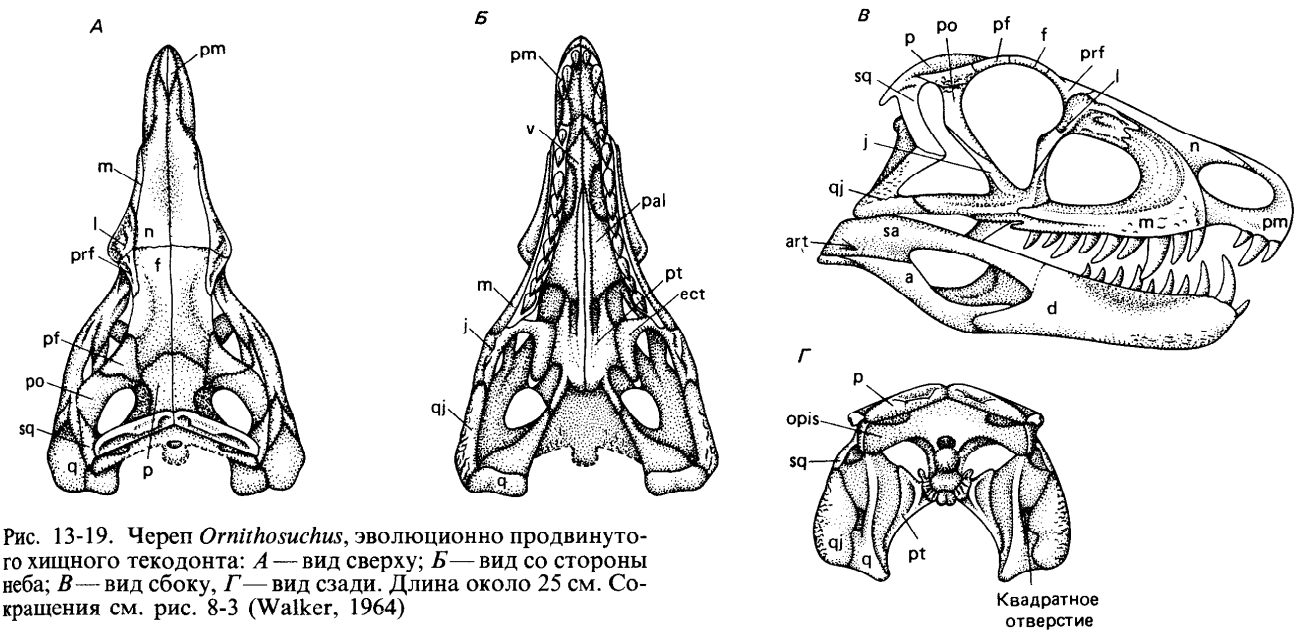


Рис. 13-19. Череп *Ornithosuchus*, эволюционно продвинутого хищного текодонта: *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сбоку, *Г* — вид сзади. Длина около 25 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Walker, 1964)

трально. Головка бедренной кости повернута внутрь несильно, четвертый вертел развит плохо. Предплюсновый сустав круротарсального, а не мезотарсального типа, пяточная кость сохраняет заметный бугор.

Крестцовых ребер три пары. Дермальный панцирь состоит из двойного ряда щитков вдоль туловища и одиночного их ряда над хвостом (как у рауизухид), но сочленение типа отросток-ямка отсутствует.

Ближайшими сородичами орнитозухид считаются эвпаркериды.

Lagosuchidae

Лагозухиды из среднего триаса Южной Америки — сильный аргумент в пользу связи между текодонтами и динозаврами. Известны только два рода — *Lagosuchus* (описана бóльшая часть скелета) и *Lagerpeton* (известна только задняя конечность). Первый достигает в длину примерно 1/3 м и отличается чрезвычайно длинными тонкими конечностями (рис. 13-21), причем задняя значительно длиннее передней и большая берцовая кость длиннее бедренной. Относительно короткие лобковая и седалищная кости *Lagerpeton* — примитивный признак, но у *Lagosuchus* они удлинены. Оба рода напоминают предплюсной динозавров, имеется шарнирный мезотарсальный сустав между таранной и пяточной костями с проксимального конца и дистальными тарсалиями и метатарсалиями — с дистального.

Проксимальные тарсалии еще не слились с большой и малой берцовыми костями. Как и у *Euparkeria*, таранная кость значительно крупнее пяточной и слегка перекрывает ее с медиальной стороны. Пятая метатарсалия не крючковидная.

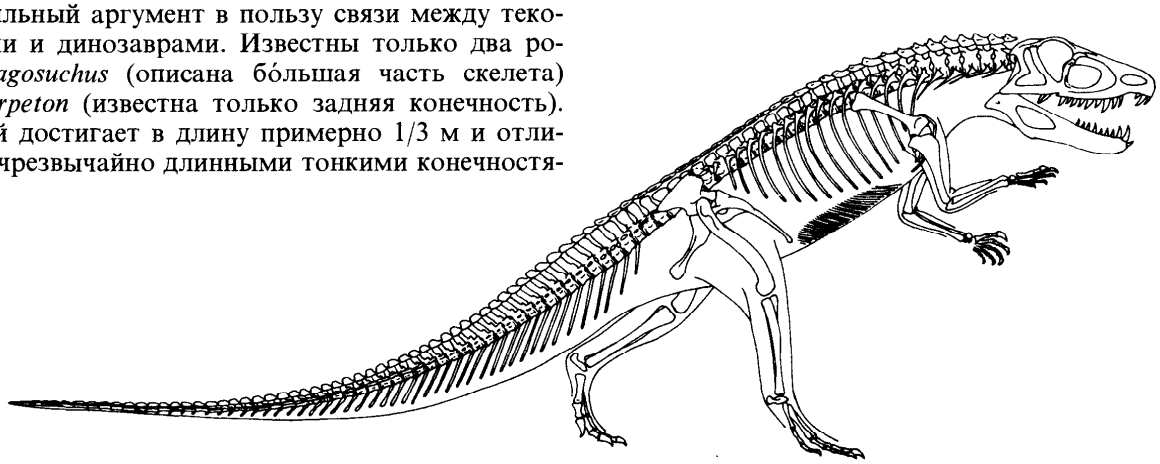


Рис. 13-20. Скелет *Ornithosuchus*. Длина около 4 м (Walker, 1964)

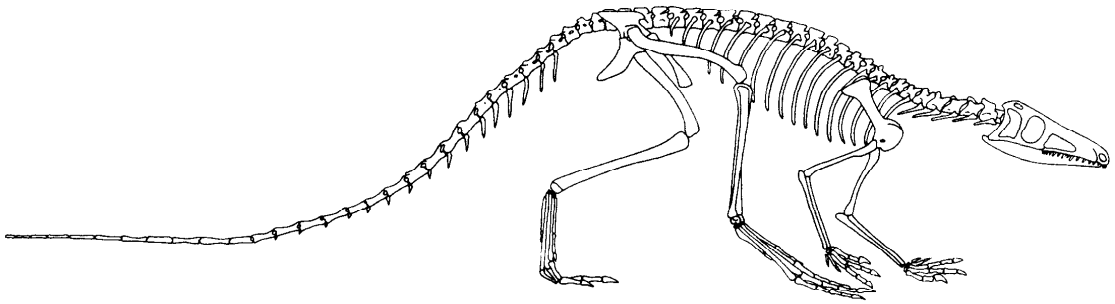


Рис. 13-21. *Lagosuchus*, мелкий, легкого сложения текодонт из среднего триаса Южной Америки. Строение задней конечности сходно с таковым у примитивных динозавров. Длина около 30 см (Bonaparte, 1978)

Из известных текодонтов лагозухиды больше всех похожи на динозавров. Их возможные родственные связи с этой группой будут обсуждаться в следующей главе после обзора второй основной группы текодонтового происхождения крокодилов.

Классификация текодонтов

Недавно несколько авторов попытались установить родственные связи между семействами текодонтов. Некоторые (Sill, 1974; Brinkman, 1981; Chatterjee, 1982) считают, что крупные систематические единицы можно выделить на основании строения предплюсны. Бонапарте (Bonaparte, 1971) установил два различных ее типа у форм из среднего и верхнего триаса. В одном случае отросток на латеральной поверхности таранной кости входит в углубление на медиальной поверхности пяточной. Такое строение свойственно и современным крокодилам и называется **нормальным крокодиловым.** Во втором случае отросток пяточной кости заходит в углубление на таранной. Такое строение называют **обратно-крокодиловым.** Нормальный крокодиловый тип свойствен крокодилам, фитозаврам, этозаврам и рауизухидам, что может указывать на их происхождение от общего предка. Предплюсну лагозухид, орнитозухид и *Euparkeria* относят к обратному крокодиловому типу, хотя тарсалии у *Euparkeria* окостеневают слабо и однозначно говорить о том или ином типе строения здесь сложно (см. рис. 13-13, *К, Л*).

По всей вероятности, ни один из типов, достигнув полного развития, не мог дать начало другому. Оба они, видимо, развивались раздельно в нескольких линиях от исходного типа строения, подобного известному у *Euparkeria*. Тарсалии у эритрозухид окостеневают слишком слабо, чтобы устанавливать на их основе какие-либо родственные связи.

Признаки, различающие семейства текодонтов, гораздо очевидней, чем общие для всех них.

Crocodylia

Крокодилы — единственные дожившие до наших дней архозавры. Филогенетическая история этой группы прослеживается до среднего триаса. Ее палеонтологическая летопись чрезвычайно богата и дает ценный материал для исследования многих эволюционных проблем. В истории крокодилов по меньшей мере три основных этапа адаптивной радиации, послуживших основой последовательной смены подотрядов. Современных крокодилов, известных с верхнего мела, относят к подотряду Euschia, группу в основном юрских и раннемеловых родов — к подотряду Mesosuchia, а наиболее примитивные формы, которые еще не являются бесспорными крокодилами, объединены в позднетриасовый и раннеюрский подотряд Protosuchia.

Долгое время считали, что крокодилы произошли от каких-то текодонтов, но их непосредственные связи с этой группой установлены не были. Теперь признается, что несколько родов, прежде относимых к псевдозухиям, имеют ряд общих производных признаков с ранними крокодилами и логически должны включаться в эту группу. Такие формы составляют отдельный подотряд Sphenosuchia.

Скелет крокодилов

С позднего триаса крокодилы отличаются очень четкими особенностями скелета. Иордански (Iordansky, 1973) и Лангстон (Langston, 1973) опубликовали ценные обзоры строения их черепа. Хотя за последние 180—200 млн. лет некоторые анатомические детали изменились, основные его черты заметны уже у позднетриасовых и раннемеловых протозухий.

Череп крокодилов массивный и сильный, укрепленный на всем протяжении в противоположность его ажурной структуре у большинства текодонтов. Предглазничное окно никогда не бывает крупным, а у всех современных форм закрыто. Верхнее височное отверстие обычно (но не всегда) мало, а конфи-

гурация нижних отверстий сильно изменена из-за разрастания вперед квадратной кости. Длинная морда вентрально укреплена в разной степени развитым вторичным небом, которое у продвинутых крокодилов более обширно, чем у млекопитающих. Его присутствие обычно связывают с отделением носовых проходов от ротовой полости, что для водных форм, вероятно, особенно важно. Однако Лангстон считает, что медиальные разрастания предчелюстных, верхнечелюстных и небных костей выполняют прежде всего механическую роль, укрепляя удлиненную и уплощенную морду.

Затылок выглядит непрерывной костной пластиной с крошечными задневисочными ямами. Предлобные кости разрастаются вентрально по обе стороны от средней линии, укрепляя небо. Сзади оно прочно связано с черепной коробкой, так что не заметно никаких следов их подвижного сочленения. Мощное укрепление черепа, по-видимому,—специализация, повышающая его сопротивление нагрузкам, возникающим при очень сильном и быстром укусе.

Описанная работа челюстной мускулатуры современных видов (Schumacher, 1973), возможно, такая же, что и у большинства вымерших крокодилов со сходной в общих чертах формой черепа. Самые крупные мышцы — передняя и задняя крыловидные (m. pterygoideus anterior, m. pterygoideus posterior). Их волокна направлены почти горизонтально и наибольшее усилие развивается, когда челюсти широко распахнуты. Передняя крыловидная мышца продолжается далеко вперед над небом, так что ее длинные волокна, сокращаясь, могут развивать мощное усилие в широком диапазоне углов раскрытия челюстей. Задняя крыловидная мышца огибает задний край челюсти и прикрепляется к очень длинному ретроартикулярному отростку, что способствует быстрому захлопыванию челюстей. Аддукторная яма направлена назад, так что задний аддуктор нижней челюсти (m. adductor mandibulae posterior) направлен туда же, тогда как у текодонтов он ориентирован почти вертикально. Вертикально проходят только наружный (m. adductor mandubulae externus) и ложновисочный (m. pseudotemporalis) аддукторы. Результирующая сила всей челюстной мускулатуры направлена антеродорсально. Ей противодействует гипертрофированно развитая в этом же направлении квадратная кость.

У этой кости чрезвычайно сложные связи с другими элементами задней части черепа. Ее главная головка контактирует с переднеушной костью и латеросфеноидом боковой стенки мозговой коробки, а также с нижней поверхностью чешуйчатой кости спереди от заднеушной. Кроме того, она соединена с чешуйчатой и заднеушной костями позади полости среднего уха и с крыловидной и основной клиновидной костями спереди и вентрально.

Пропорции черепа и ориентация квадратной кости даже у позднетриасовых предков современных крокодилов указывают на стратегию питания, отличающуюся от свойственной другим архозаврам, что, возможно, объясняет их выживание вместе с динозаврами на протяжении всего мезозоя, когда более динозавроподобные текодонты уже давно вымерли. Все мускулы прикрепляются около заднего конца челюстей. Это позволяет длинным челюстям широко раскрываться и быстро захлопываться. Такое строение наряду с массивной челюстной мускулатурой указывает на питание позднетриасовых предков современных крокодилов крупной, сильной добычей.

Следующий отличительный признак крокодилов — сложная пневматизация почти всех костей черепа. В нем две главные системы воздухоносных каналов; одна развилась из евстахиевых труб, а вторая связана с носовыми проходами (Iordansky, 1973).

Первая формируется онтогенетически путем расширения дивертикулов полости среднего уха. В глотку у нижнего края основной затылочной кости открываются три евстахиевых прохода: срединный и пара боковых. Они связаны с синусами верхней затылочной, переднеушной, квадратной костей, латеросфеноида и даже сочленовной кости нижней челюсти. Каналы, идущие от носовых проходов, разветвляются внутри предчелюстной, верхнечелюстной, небной и крыловидной костей.

В своей работе о слухе у рептилий Уивер (Wever, 1978) не дает объяснений сложности системы пневматизации черепа у крокодилов, хотя их ухо отличается гораздо большей чувствительностью к распространяющимся в воздухе звукам, чем у других рептилий. В этом отношении крокодилы вполне сравнимы с птицами и млекопитающими.

Следующие признаки черепа, отличающие крокодилов от более примитивных архозавров,— его низкая плоская крыша и утрата заднелобной, заднетеменной костей и эпиптеригоида. Лобные и обычно теменные кости сливаются по средней линии.

За исключением некоторых морских родов, у всех крокодилов 24 предкрестцовых позвонка, два крестцовых и хвост из 30—40 сегментов. У современных крокодилов первые девять позвонков называют шейными, так как их ребра не достигают грудины. Ребра, связанные с атлантом и эпистрофеем, представляют собой простые стерженьки со слегка расширенными головками. У следующих шести ребер головки широко разделены. Дорсальная прикреплена к поперечному отростку (диапофизу) у его конца, а основная часть — к парапофизу в нижней части тела позвонка. Они окружают шейную артерию. Напоминающий лезвие ствол ребра лежит параллельно по-

звоночному столбу передним концом под задней частью предшествующего ребра. Такая же схема строения у крокодилов позднего триаса и ранней юры. *Protosuchus* из нижнего триаса отличается только более длинным стволом ребра восьмого позвонка, которое по строению занимает промежуточное положение между другими шейными и переднетуловищными ребрами.

У всех родов от триаса до современности диапофизы, начиная с восьмого позвонка, постепенно поднимаются и к 11—12-му позвонку достигают уровня зигапофиза. Парапофиз также поднимается и к двенадцатому позвонку соединяется с основанием диапофиза, где располагается значительно медиальнее парапофизов передних позвонков, но ближе к заднему концу тела снова растет латерально. К концу туловища эти отростки могут сливаться.

Ребра самых задних туловищных позвонков постепенно укорачиваются, а самое последнее исчезает или сливается с поперечным отростком. У *Protosuchus* модифицировано только последнее предкрестцовое ребро. У гавиалов нет последних трех туловищных ребер, у крокодилов и аллигаторов — последних четырех или пяти.

У текодонтов плечевой пояс и передняя конечность специализированы слабо. Дермальный пояс остается примитивным, с крупными ключицами и межключицей. Лопатка высокая и относительно тонкая, а коракоид представляет собой мелкую овальную пластинку. Запястье известно плохо и, по-видимому, окостеневало медленно.

У ранних крокодилов ключицы утрачены, а межключица редуцирована до продольного стержня. Нет никаких сведений о наличии грудины у текодонтов, но у современных крокодилов есть сложная хрящевая структура, соединяющая концы ребер, основания коракоидов и межключицу. Постеромедиальный участок этого образования у примитивных крокодилов обызвествлен и напоминает продолжение межключицы.

Коракоиды направлены постеровентрально. Они имеют тенденцию к удлинению и несколько напоминают коракоиды нотозавров, но разделены по средней линии грудиной. У современных крокодилов они примерно такой же длины, как лопатки, и похожи на них по форме.

Изменения в плечевом поясе крокодилов указывают, что у них передние конечности были важнее для поддержания тела, чем у более продвинутых групп текодонтов, которые, возможно, были факультативно бипедальными. Распространение коракоида в постеровентральном направлении должно было обеспечить более эффективный угол работы мускулов, отводящих конечность назад и поднимающих тело. Утрата ключиц у крокодилов, как и у бегающих млекопитающих, позволяет гленоидной впадине смещаться вперед и назад, что увеличивает длину шага.

Как и у более продвинутых текодонтов, плечевая кость несет отчетливый дельтовидный гребень; локтевая и лучевая кости длинные и тонкие. Запястье претерпевает значительные изменения за счет удлинения ulnare и radiale и сохранения или новообразования гороховидной кости, которая, как правило, исчезает у других архозавров. Имеются одна или две дистальные карпалии. Кисть незначительно отличается от известной для продвинутых текодонтов.

Тазовый пояс и задние конечности крокодилов по сравнению со среднетриасовыми текодонтами изменились незначительно. Два крестцовых позвонка никогда не сливаются в единый крестец, а пластина подвздошной кости не сильно разрастается над вертлужной впадиной. Последняя у некоторых ранних форм (но не у современных родов) прободена. Характернейший признак — неучастие лобковых костей в формировании вертлужной впадины у всех родов с начала юры. Эти кости остаются крупными элементами, простирающимися вперед и соединяющимися в виде горизонтально расширенной пластинки. Седалищная кость у современных крокодилов направлена почти вентрально.

Бедренная кость имеет слегка S-образную форму, как у примитивных текодонтов, с умеренным поворотом головки внутрь и слабым развитием вертелов. Большая берцовая кость поддерживает бóльшую часть веса тела, малая берцовая — тонкая. Обе эти кости опираются в первую очередь на таранную. Нижележащая пяточная кость образует прочный рычаг для вентрального сгибания стопы. В противоположность большинству текодонтов пятый палец редуцирован до «осколка» метатарсалии. Эта кость сочленяется с четвертой дистальной тарсалией, но отчетливое крючковидное изгибание головки, типичное для примитивных текодонтов, отсутствует.

Длинные тонкие гастралии сохраняются позади обширной грудинной области. У большинства крокодилов два ряда дермальных панцирных пластинок, располагающихся дорсально вдоль всей длины позвоночного столба, а у некоторых видов такие же пластинки находятся и вентрально между поясами конечностей.

За малыми исключениями, это описание соответствует не только всем ныне живущим родам крокодилов, но и почти всем их вымершим группам до конца триаса. Как и у двоякодышащих рыб, большинство специализированных признаков скелета появилось здесь уже на самых ранних стадиях эволюции группы, и в последующие 200 млн. лет изменения в основном плане строения были незначительными.

Все современные крокодилы ведут амфибиотический образ жизни, что свойственно и многим представителям этой группы начиная с ранней юры. И напротив, протозухиевые крокодилы и сфенозухиды отличались длинными стройными конечностями и почти наверняка были подвижными наземными животными. В эволюции крокодилов удивительно то, что большинство специализированных признаков, характерных для современных водных форм, развились в позднем триасе у представителей группы, ведущей вполне наземный образ жизни.

Sphenosuchia

Основной план строения крокодилов хорошо заметен у нижнеюрских протозухий. Верхнетриасовые роды, относимые к подотряду сфенозухий, более примитивные, но уже вполне «крокодилообразные». *Gracilisuchus* из среднего триаса Южной Америки — самый ранний род, который можно включить в эту группу (рис. 13-22). Сначала его относили к орнитозухидам (Romer, 1972a; Bonaparte, 1975), однако Бринкман (Brinkman, 1981) показал, что он отличается от всех представителей этого семейства строением предплюсны и щечной области, и предположил его родственные связи со *Sphenosuchus* и другими родами подотряда Sphenosuchia.

Gracilisuchus по большинству признаков скелета напоминает умеренно продвинутых текодонтов. Предплюсна нормального крокодилового типа, выпуклая латеральная поверхность таранной кости заходит в углубление пяточной. Пятый палец редуцирован, и проксимальный конец пятой метатарсалии не сохраняет примитивной крючковидной конфигурации. Лобковые кости длинные и, по-видимому, не участвуют в образовании вертлужной впадины. Однако коракоиды короткие. К сожалению, запястье и кисть неизвестны. Как и у большинства текодонтов, предглазничное окно крупное и окружено обширным углублением.

Строение щечной области убедительно свидетельствует о родстве с крокодилами. Дорсальный конец квадратной кости загнут вперед, и над ним нависает широкий край чешуйчатой кости. В отличие от типичных текодонтов последняя не простирается вентрально вдоль квадратной кости. Теменные кости сзади сливаются, пинеальное отверстие отсутствует. Крыловидные кости встречаются друг с другом по средней линии в задней части неба. Ромер полагал, что они прирастали к черепной коробке, но на имеющемся материале продемонстрировать это невозможно. Передняя часть неба неизвестна, поэтому говорить о формировании вторичного неба нет оснований.

Дермальный панцирь располагается вдоль всей длины позвоночного столба. На один сегмент приходятся примерно две его пластинки. Элементы двух рядов зубчато соединены по средней линии. Шейные ребра очень похожи на таковые у современных крокодилов: у них две отчетливо разделенные головки и короткий, направленный назад стержень, перекрытый спереди концом предшествующего ребра. Шейных позвонков семь, следующий за ними несет ребра промежуточного строения.

Несмотря на ряд сходных с крокодилами признаков в строении черепа, большинство особенностей скелета связывает *Gracilisuchus* с текодонтами. Однако его нельзя отнести ни к одному из известных семейств этой группы. Отсутствие скулового отростка перед глазницей — более примитивная черта по сравнению с орнитозухидами, рауизухидами и даже нижетриасовым родом *Euparkeria*. Возможно, *Gracilisuchus* представляет собой отдельную линию, дивергировавшую вблизи основания текодонтового ствола выше уровня протерозухид и отличную от эритрозухид, этозавров и фитозавров.

Большинство представителей сфенозухий происходят из верхнего триаса, в том числе *Saltoposuchus* и *Terrestrisuchus* из Европы (Crush, 1982), *Pseudhesperosuchus* из Южной Америки (Bonaparte, 1971) и *Hesperosuchus* из Северной Америки (Colbert, 1952).

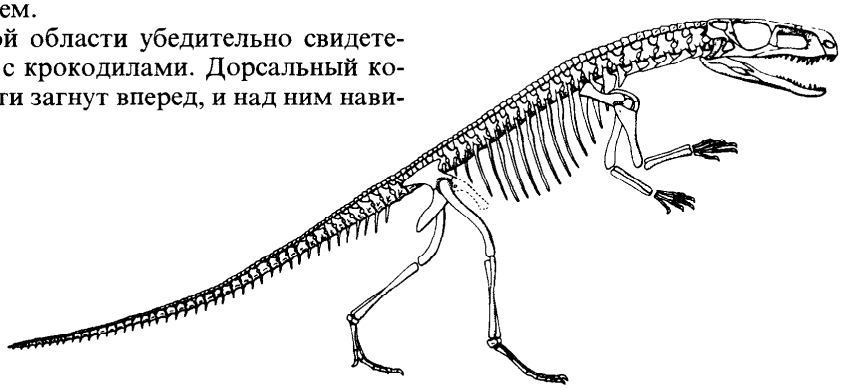


Рис. 13-22. *Gracilisuchus*, первоначально описанный как текодонт, но теперь относимый к примитивным сфенозухидовым крокодилам. Запястье и кисть неизвестны, но реконструированы в соответствии с текодонтным, а не крокодиловым типом. Длина около 30 см (Romer, 1972a)

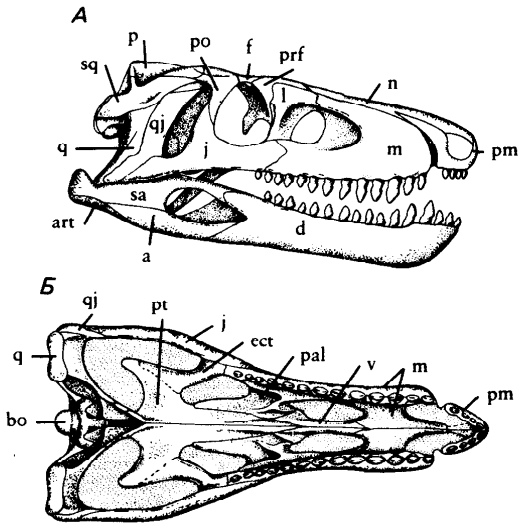


Рис. 13-23. Череп примитивного крокодила *Sphenosuchus* из нижней юры Южной Африки: *А* — вид сбоку, *Б* — вид со стороны неба. Сокращения см. рис. 8-3 (Walker, 1972. Рисунок из журнала "Nature". Copyright 1972; Macmillan Journals Ltd.)

Sphenosuchus найден в нижнеюрских отложениях Южной Африки (Walker, 1968).

Череп *Sphenosuchus* явно крокодильей формы (рис. 13-23), низкий с удлиненной мордой. Квадратная и квадратноскуловая кости наклонены вперед, а предглазничное окно редуцировано. Череп акинетический [1], предлобные кости простираются вентрально, соединяясь с небными. Теменные кости соединяются сзади, но заднеглазничные и заднелобные остаются неслитыми. Начинается крокодилоидная пневматизация затылочной области, улитка внутреннего уха уже длинная. Как и у более поздних крокодилов, боковая клиновидная кость образует боковую стенку мозговой коробки спереди от переднеушной кости.

Примитивные по сравнению с более поздними крокодилами черты строения черепа выражаются в отсутствии связей между боковой стенкой мозговой коробки и квадратной костью. Последняя достигает переднеушной кости спереди от заднеушной. Верхние височные отверстия длинные. Небо, вероятно, открытое, как у текодонтов, хотя внутренние ноздри сдвинуты назад, а верхнечелюстные кости образуют спереди от них короткое вторичное небо.

По длине коракоида посткраниальный скелет приближается к эволюционному уровню более поздних крокодилов, но ключица сохраняется. Длинная, направленная вперед лобковая кость слабо участвует в образовании вертлужной впадины, которая прободена у родственной формы *Terrestrisuchus*. Как и у современных родов, запястье удлинено.

Сфенозухиды — несомненно крокодилы, но более примитивные, чем уже давно причисляемые к этой группе формы. Они отличаются от крокодилов своим чрезвычайно легким скелетом и предположительно бегающим способом передвижения, особенно род *Terrestrisuchus* (рис. 13-24), но эти признаки могут быть примитивными, унаследованными от текодонтов.

Protosuchia

У протозухий сохраняются длинные конечности, так что, по-видимому, это были в основном обитатели суши, но по общему виду и конфигурации черепа они больше, чем сфенозухии, напоминают современных крокодилов (рис. 13-25 и 13-26). Верхнее височное отверстие и предглазничное окно сильно редуцированы. Теменные кости сливаются по всей средней линии, а заднеглазничная и заднелобная образуют единое окостенение. Как и у сфенозухид, клыкоподобные зубы нижней челюсти находятся в углублении между предчелюстной и верхнечелюстной костями.

[1] Недавно доказана подвижность базиптеригоидного сочленения между крыловидными костями и базисфеноидом (Walker, 1990).— *Прим. ред.*

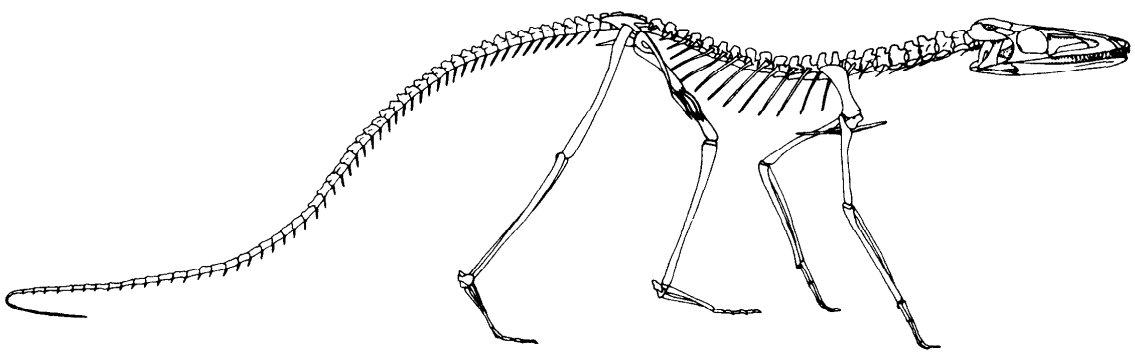


Рис. 13-24. Чрезвычайно легкого сложения сфенозухидовый крокодил *Terrestrisuchus* из верхнего триаса Европы. Длина около 0,5 м (Crush, 1984)

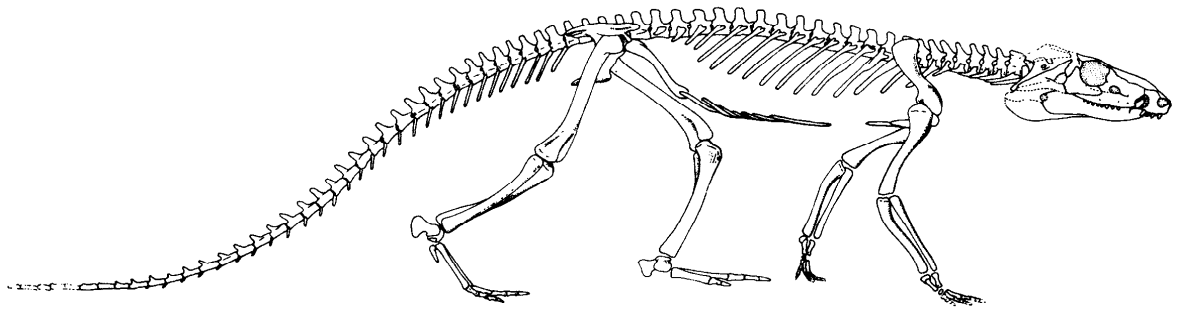


Рис. 13-25. Нижнеюрский протозухидовый крокодил *Protosuchus*. Длина около 1 м (Colbert, Moor, 1951; череп — по Crompton, Smith, 1980)

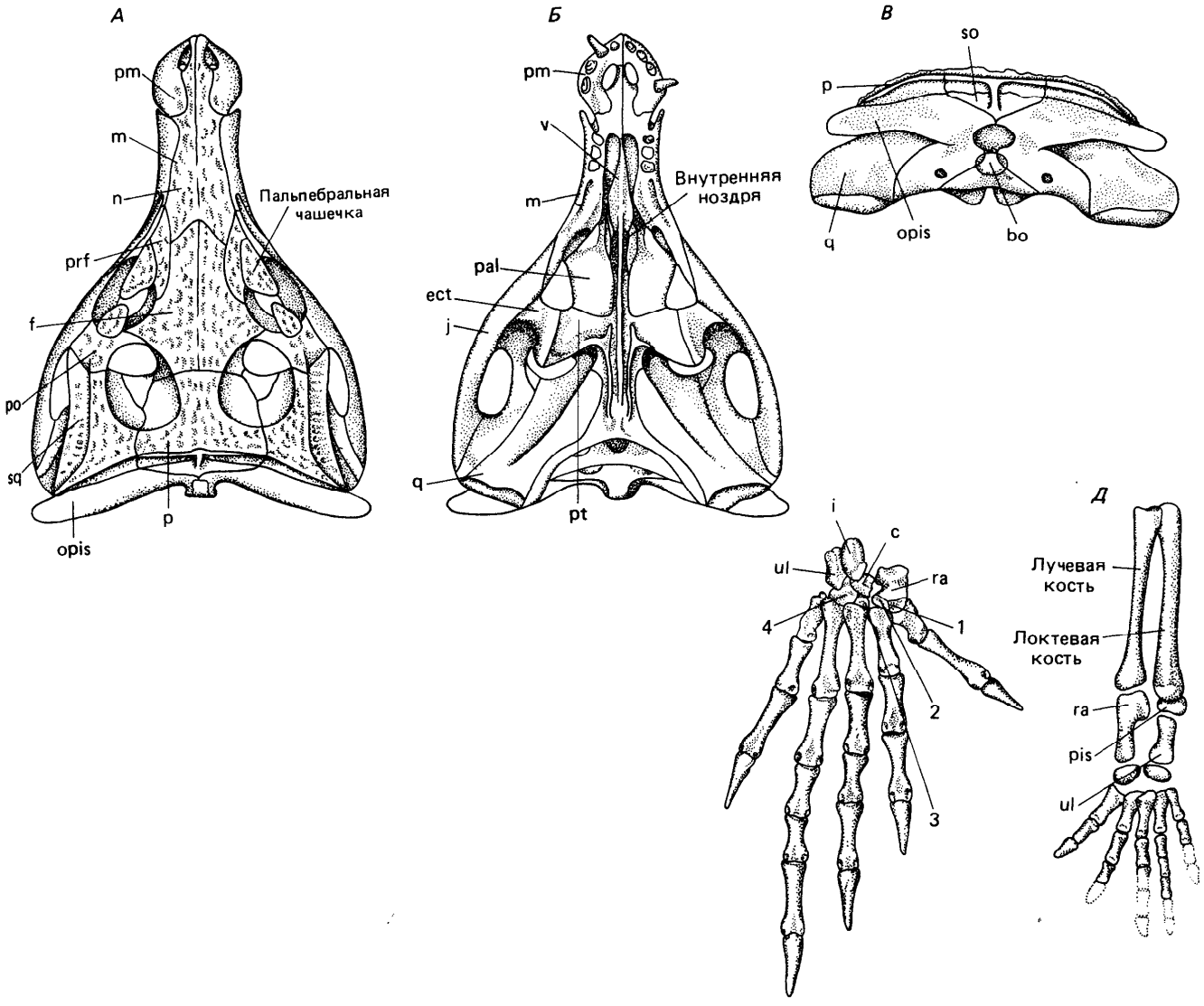


Рис. 13-26. Череп нижнеюрского протозухидового крокодила *Nothochampsa [Orthosuchus]*; длина 10 см: *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сзади (Nash, 1975). *Г*. Передняя конечность примитивного архозавроморфа *Trilophosaurus* (Gregory, 1945). *Д*. Передняя конечность *Nothochampsa* (Nash, 1975). Сокращения см. рис. 8-3, а также: c — центральная кость (centrale), i — промежуточная (intermedium), pis — гороховидная (pisiforme), ra — лучезапястная (radiale), ul — локтезапястная (ulnare), 1—4 — дистальные карпалии (carpalia distalia)

Небо более пластиновидное, чем у сфенозухий, и небные кости составляют часть вторичного неба. У *Protosuchus* (Crompton, Smith, 1980) крыловидные кости плоские и полностью слиты по средней линии, но у *Notochampsa (Orthosuchus)* (Nash, 1975) они желобчатые, что указывает на простирание между ними покрытых мясистым вторичным небом носовых проходов до уровня горла. Квадратная кость прочно соединена с боковой стенкой мозговой коробки. У *Eopneumatosuchus* (Crompton, Smith, 1980) можно видеть в основном современный тип пневматизации черепа.

В посткраниальном скелете мало признаков, отличающих протозухий от современных крокодилов, за исключением позвонков, которые неглубоко амфицельные на протяжении всего позвоночника. Пятая метатарсалия редуцирована до мелкого фрагмента. Коракоид удлинен, хотя не в такой степени, как у современных крокодилов. Лобковая кость не участвует в образовании вертлужной впадины.

Протозухии распространены космополитично и известны из Южной Америки (*Hemiprotosuchus*) (Bonaparte, 1971), Южной Африки (*Notochampsa [Orthosuchus, Erythrochampsa]* и *Pedeticosaurus*) (Nash, 1975), Северной Америки (*Stegomosuchus* и *Protosuchus*) (Colbert, Mook, 1951) и Китая (*Dianosuchus*).

Судя по известным ископаемым остаткам, протозухии представляют собой четко очерченную группу, по-видимому характеризовавшуюся более наземным образом жизни, чем современные крокодилы, но менее специализированную для бегающей локомоции, чем сфенозухиды.

Длительное время считали, что у всех протозухий верхнетриасовый возраст, и это четко отделяет их по времени от мезозухий, появившихся в конце нижней юры. Сейчас признается, что все протозухиды, за исключением *Hemiprotosuchus*, происходят из отложений нижней юры (Olsen, McCune, Thompson, 1982). Они древнее мезозухий, но, что более важно, четко отличаются от них по местообитаниям [1].

Все протозухии известны из отложений, ясно свидетельствующих об их сухопутном образе жизни, и тесно связаны с остатками динозавров. Самые ранние мезозухии обнаружены в морских отложениях вместе с ихтиозаврами и плезиозаврами и специализированы для локомоции и питания в воде.

Mesosuchia

Мезозухии составляют крупнейшую группу крокодилов (приблизительно 70 родов), занимающих промежуточное положение между протозухиями и эвзухиями. Их продвинутость по сравнению с протозухиями выражается в разрастании назад небных костей, образующих передний край внутренних ноздрей далеко позади зубного ряда. В противоположность этому переднюю границу хоаны у эвзухий формируют крыловидные кости. Тела позвонков у большинства мезозухий еще слегка амфицельные, а у эвзухий — процельные. Неустойчивость сред осадконакопления в мезозое объясняет неполноту палеонтологической летописи, сильно затрудняющую установление родственных связей между приблизительно 16 выделяемыми семействами мезозухий (Buffetaut, 1982).

Переход от главным образом сухопутных протозухий к специализированным морским мезозухиям произошел, по-видимому, не раньше позднего лейаса. В нижне- и верхнелейасовых отложениях Великобритании, Германии и Франции обнаружена сходная фауна ихтиозавров и плезиозавров. Крокодилы почти неизвестны в нижнем лейасе, но обильны и разнообразны в верхнем.

Водные мезозухии

Четыре семейства мезозухий были преимущественно или облигатно водными. В верхнем лейасе появляются две близкородственные группы — Teleosauridae и Metriorhynchidae. Телеозавры характеризуются укорочением передних конечностей вдвое по сравнению с задними. Редукция конечностей происходит и в различных группах водных рептилий, обсуждавшихся в гл. 12, однако у мезозухий их элементы, как и анатомия поясов, лишь слегка отличаются от описанных для наземных крокодилов. Морда сильно удлинена (как у современных гавиалов), возможно, в связи с питанием в воде. Телеозавры сохраняют сплошной тяжелый панцирь.

Метриоринхиды, дожившие до мела,— самые специализированные среди всех крокодилов. Это единственные архозавры, высокоадаптированные к жизни в воде. Они известны преимущественно из Европы, обнаружены также в Северной и Южной Америке. Передние конечности преобразованы в ласты, сзади позвоночник, как у ихтиозавров, согнут вентрально, чтобы поддерживать крупный хвостовой плавник (рис. 13-27). Шея на один или два сегмента короче, чем у современных крокодилов, а общее число предкрестцовых позвонков увеличено до 26. Дермальный панцирь в этой группе утрачен. У телеозавров и метриоринхид верхние височные отверстия гораздо крупнее, чем у полуводных и наземных родов. Их увеличение, возможно, связано с длинными челюстными мускулами и очень широким раскрыванием пасти. Ранний метриоринхид *Pelagosaurus* с еще сохраняющимся в какой-то степени

[1] Недавно хорошо сохранившиеся черепа протозухий обнаружены в средней юре Монголии.— *Прим. ред.*

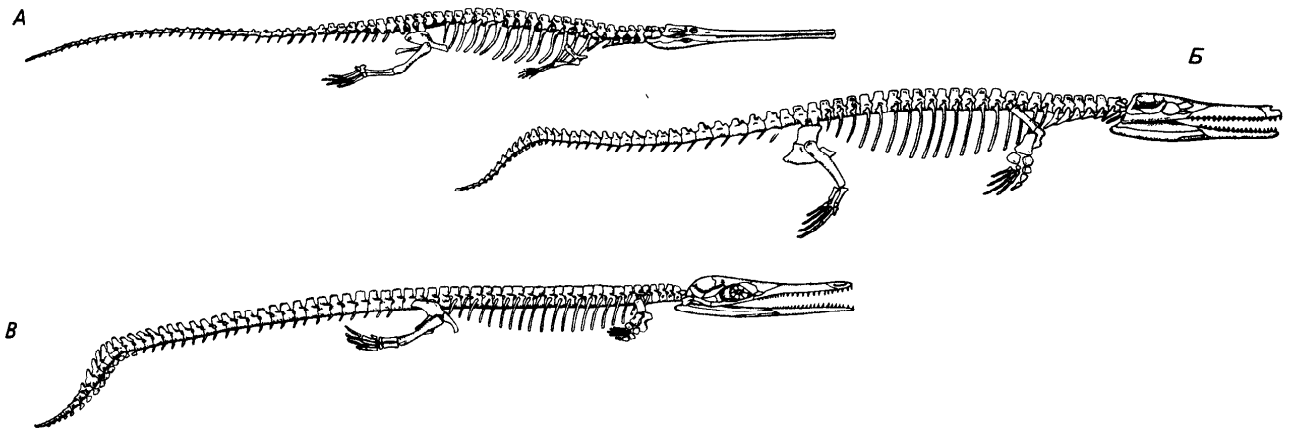


Рис. 13-27. Морские мезозухиевые крокодилы. *А. Teleosaurus* из нижней юры (Owen, 1849—1884, с изменениями). *Б. Metriorhynchus* из верхней юры (Steel, 1973). *В. Geosaurus* из нижней юры (Fraas, 1902, с изменениями)

дермальным панцирем и лишь немного согнутым вниз хвостовым отделом позвоночника представляет собой вероятное связующее звено между метриоринхидами и телеозаврами.

У других водных мезозухий, по-видимому, независимое происхождение. Pholidosauridae существовали с верхней юры до верхнего мела. У них длинная морда (это связано с водным типом питания) с резко изогнутым вниз передним концом, но верхние височные отверстия несколько меньше, чем у телеозавров и метриоринхид.

Dyrosauridae известны с верхнего мела до эоцена. Удлиненная морда в этой группе скорее всего развилась независимо, а не унаследована от других водных форм. Это семейство известно прежде всего из Северной и Западной Африки, Саудовской Аравии и Восточной Азии, что соответствует окраинам мезозойского моря Тетис. Род *Hyposaurus* встречается также в Северной и Южной Америке.

Полуводные и наземные мезозухии

Goniopholidae из верхней юры — верхнего мела и Atoposauridae из верхней юры — нижнего мела распространены космополитно и близки по анатомии скелета к современным крокодилам. Черепом они в общем напоминают ныне живущие консервативные формы без удлиненной морды, характерной для специализированных водных видов. Хотя гониофолиды дожили до более позднего времени, они сохранили амфицельные позвонки и примитивное строение неба. Среди атопозаврид у *Theriosuchus* в определенной степени процельные позвонки, а крыловидные кости формируют латеральную, но еще не переднюю, границу хоан. Этот род, возможно, служит связующим звеном с эвзухиями.

Два других семейства, Baurusuchidae (верхний мел — эоцен) и Sebecidae (палеоцен—миоцен) (рис. 13-28), занимают обособленное положение. Они встречаются преимущественно в Южной Америке и, возможно, имеют родственные формы в Европе и Северной Африке. Известны в основном остатки черепов с очень узкой в отличие от большинства других крокодилов мордой. Зубы — длинные, сжатые с боков, пильчатые лезвия (эта их форма называется **зифодонтной**). У себецид они так напоминают зубы хищных динозавров, что в свое время использовались как доказательство присутствия последних в третичном периоде в Южной Америке. Зубы сходной формы известны также у раннетретичного эвзухиевого крокодила *Pristichampsus*.

Основываясь на строении зубов, палеонтологи считают, что себециды были активными наземными хищниками и, возможно, занимали в раннетретичных экосистемах Южной Америки такое же положение, что и крупные хищные млекопитающие в других частях света (Langston, 1965). Поскольку посткраниальный скелет неизвестен, эта гипотеза остается недоказанной.

Бюффто (Buffetaut, 1982) в своем обзоре всех

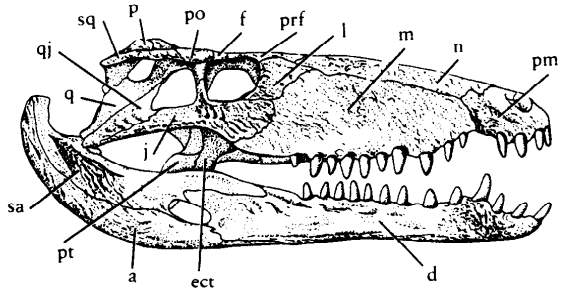


Рис. 13-28. Череп крокодила *Sebecus* из эоцена Южной Америки, латеральный вид (Colbert, 1946). Сокращения см. рис. 8-3

групп мезозухий обсуждает и другие менее изученные семейства неопределенного таксономического положения [1].

Eusuchia

Современные крокодилы, по-видимому, представляют собой вершину одной из эволюционных линий полуводных форм, обычных по меньшей мере с поздней юры. Эвзухии отличаются от мезозухий функциональными особенностями неба и позвонков. Внутренние ноздри полностью окружены крыловидными костями, а тела всех позвонков, за исключением атланта, второго крестцового и первого хвостового, процельные, как и у продвинутых ящериц и змей.

Если оставить в стороне некоторые малоизвестные и довольно специализированные нижнемеловые формы (Hylaeochampsidae), современные крокодилы впервые появляются в верхнем мелу и почти все известные их роды можно отнести к ныне живущим семействам Alligatoridae, Crocodylidae и Gavialidae [2].

Гавиалы известны с эоцена, а современный род *Gavialis* — с миоцена. Аллигаторы появляются в верхнем мелу; роды *Alligator* и *Caiman* — в олигоцене, *Melanosuchus* (черный кайман) и *Paleosuchus* (гладколобый кайман) — в плиоцене. Crocodylidae также известны с верхнего мела; *Crocodylus* — с палеоцена, *Tomistoma* (гавиаловый крокодил) — с эоцена. Карликовый африканский тупорылый крокодил *Osteolaemus* — единственный из ныне живущих родов, для которого не обнаружены ископаемые остатки.

В целом похожие на современных крокодилы были в позднем мезозое современниками динозавров. Они, по-видимому, не пострадали от массового вымирания, коснувшегося столь многих рептилий в конце мела. В раннем третичном периоде эвзухии были гораздо многочисленней, разнообразней и распространенней, чем сейчас. Их упадок, по-видимому, явился следствием ухудшения климатических условий, начавшегося с начала кайнозоя.

[1] Среди разнообразных мезозухий могут быть отмечены некрупные ящерицеподобные Gobiosuchidae из верхнего мела Монголии, одетые панцирем буквально до колена и локтя (Osmolska, 1978). — *Прим. ред.*

[2] К числу наиболее аберрантных эвзухий относятся Stomatosuchidae из верхнего мела Египта, отличающиеся крайне уплощенным черепом и утратой нижнечелюстных зубов. Предглазничная часть черепа необычно удлинена, верхние височные отверстия редуцированы, нижние челюсти с гребнем, поддерживавшим, как предполагают, кожный горловой мешок. — *Прим. ред.*

Заключение

К архозаврам относят ныне живущих крокодилов, а также динозавров, птерозавров и примитивную триасовую группу текодонтов. Возможно, они имеют общего позднепалеозойского предка с ринхозаврами, проторозаврами и трилофозаврами. Все вместе эти группы составляют инфракласс Archosauromorpha. Для них характерна сходная специализация голеностопного сустава, облегчающая поддержание более вертикального положения тела.

Проторозавры впервые встречаются в верхней перми и доживают до нижней юры. Они характеризуются утратой нижней височной дуги и длинной шеей. У *Tanystropheus* она значительно длиннее тела. Трилофозавры известны преимущественно по единственному позднетриасовому роду с поперечно расширенными щечными зубами, образующими широкие режущие поверхности. Окна в щеке отсутствуют.

Ринхозавры — самые обычные и широко распространенные среди примитивных архозавроморф. Средне- и верхнетриасовые роды характеризуются сильно расширенным черепом, несколькими рядами зубов и нависающими беззубыми предчелюстными костями. На протяжении всего триаса это были обычнейшие растительноядные рептилии.

Примитивные архозавры, отличающиеся наличием предглазничного окна, относятся к отряду текодонтов, включающему четыре триасовые группы: протерозухии, псевдозухии, фитозавры и этозавры. Первые были крупными, очень примитивными хищниками. Псевдозухии — более продвинутые формы, некоторые из которых были бипедальными и, возможно, близкими к предкам динозавров. Фитозавры — крокодилоподобные формы, ограниченные верхним триасом, а этозавры — квадрупедальные фитофаги с тяжелым панцирем. Взаимосвязи между этими группами остаются спорными.

Протерозухид *Chasmatosaurus* из нижнего триаса отличается очень примитивными поясами и конечностями, что указывает на «растопыренное» положение последних, не очень эволюционно продвинутое по сравнению с примитивными диапсидами. У других текодонтов изменения в строении таза, бедренной кости и предплюсны позволяют удерживать задние конечности более вертикально и передвигать их вперед-назад. У мелкого, возможно факультативно бипедального рода *Euparkeria* из нижнего триаса начинает формироваться более продвинутый тип предплюсны.

У большинства текодонтов круротарсальная, или крокодилоидная, предплюсна с главным суставом между таранной и пяточной костями, причем бугор последней образует основной рычаг для вентрального сгибания стопы. Этот тип строения закла-

дывается у протерохампсид, фитозавров и этозавров и полностью развивается у псевдозухий. Лагозухиды, у которых сустав мезотарсальный, возможно, близки предкам динозавров.

Крокодилы — консервативные потомки форм, возникших в ходе ранней радиации текодонтов. Большинство характерных для современных родов признаков скелета установилось к концу триаса. Предки крокодилов могут быть обнаружены среди средне- и верхнетриасовых сфенозухид, которых раньше относили к орнитозухидным текодонтам. Известные признаки их посткраниального скелета типичны для продвинутых текодонтов, однако квадратная кость и щечная область характерны для примитивных крокодилов.

Сфенозухиды и протозухиды из верхнего триаса и нижней юры были мелкими и подвижными наземными животными. В основном юрские мезозухии и современные эвзухии включают много полуводных и ряд полностью морских форм. Современные семейства крокодилов известны с верхнего мела.

Литература

Benton M. J. (1983). The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: Functional morphology and relationships. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B **302**, 605-720.

Benton M. J. (1985). Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. Zool. Journ. Linn. Soc., **84**, 97-164.

Bonaparte J. F. (1971). Los tetrapodos del sector superior de la form-action Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triasico Superior). I Parte, Opera Lilloana, **22**, 1-183.

Bonaparte J. F. (1975). The Family Ornithosuchidae (Archosauria: Theocodontia). Cent. Natl. Rech. Sci. Intl. Problems Actuels de Paleontologie (Evolution de Vertebres), **218**, 485-502.

Bonaparte J. F. (1978). El Mesozoico de America del Sur y sus Tetrapods. Opera Lilloana, **26**, 1-596.

Bonaparte J. F. (1982). Faunal replacement in the Triassic of South America. J. Vert. Paleont., **2**(3), 362-371.

Bonaparte J. F. (1984). Locomotion in rauisuchid thecodonts. J. Vert. Paleont., **3**(4), 210-218.

Brinkman D. (1979). The structural and functional evolution of the diapsid tarsus. Unpublished Ph. D. thesis. McGill University, Montreal.

Brinkman D. (1981). The origin of the crocodiloid tarsi and the interrelationships of thecodontian archosaurs. Breviora, **464**, 1-23.

Broom R. (1913). Note on *Mesosuchus browni*, Watson, and on a new South African Triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). Records Albany Mus., **2**, 394-396.

Buffetaut E. (1979). The evolution of crocodilians. Scientific American, **241**(4), 130-144.

Buffetaut E. (1982). Radiation evolutive, Paleoecologie et Biogeographie des crocodiliens mesosuchiens. Memoires de la Societe Geologique de France, **142**, 1-88.

Carroll R. L. (1976a). Eosuchians and the origin of archosaurs. In: C. S. Churcher (ed.). Athlone Essays in Palaeontology in Honour of Loris Shano Russell. Roy. Ont. Mus. Life Sci. Misc. Pub., 58-79.

Carroll R. L. (1976b). *Noteosuchus* — The oldest known rhynchosaur. Ann. S. Afr. Mus., **72**, 37-57.

Charig A. J. (1972). The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: An explanation in functional terms. In: K. A. Joysey and T. S. Kemp (eds.), Studies in Vertebrate Evolution, pp. 121-155. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Charig A. J., Sues H.-D. (1976). Suborder Proterosuchia Broom 1906b. In: O. Kuhn (ed.), Handbuch der Palaeoherpotelogie. 13. Thecodontia, pp. 11-39. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Chatterjee S. (1974). A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **267**, 209-261.

Chatterjee S. (1978). A primitive parasuchid (phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. Palaeontology, **21**, 83-127.

Chatterjee S. (1980b). The evolution of rhynchosaurs. Mem. Soc. geol. Fr., N. S., **139**, 57-65.

Chatterjee S. (1982). Phylogeny and classification of thecodont reptiles, Nature, **295**, 317-320.

Chatterjee S. (1985). *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **309**, 395-460.

Colbert E. N. (1946). *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodilia from Patagonia. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **87**, 217-270.

Colbert E. H. (1952). A pseudosuchian reptile from Arizona. Bull. Am. Mus. Nat, Hist., **99**, 565-592.

Colbert E. H., Mook C. C. (1951). The ancestral crocodilian Protosuchus. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **97**, 147-182.

Crompton A. W., Smith K. K. (1980). A new genus and species of crocodilian from the Kayenta Formation (Late Triassic?) of Northern Arizona. In: L. L. Jacobs (ed.), Aspects of Vertebrate History, pp. 193-217. Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff.

Cruickshank A. R. I. (1970). Early thecodont braincases. Internat. Union of Geol. Sci. Commission on Stratigraphy. Second Gondwana Symposium. Proceedings and Papers, **1970**, 683-685.

Cruickshank A. R. I. (1972). The proterosuchian thecodonts. In: K. A. Joysey and T. S. Kemp (eds.), Studies in Vertebrate Evolution, pp. 89-119. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Crush P. J. (1984). A late Upper Triassic sphenosuchid crocorilian from Wales. Palaeontology, **27**, 131-157.

Ewer R. F. (1965). The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **248**, 379-435.

Fraas E. (1902). Die Meer-Crocodilier (Thallattosuchia) des oberen Jura unter specieller Beruecksichtigung von *Dracosaurus* und *Geosaurus*. Palaeontographica, **49**, 1-72.

Gow C. E. (1975). The morphology and relationships of *Youngina capensis*: Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. Paleont. afr., **18**, 89-131.

Gregory J. T. (1945). Osteology and relationships of *Trilophosaurus*. U. of Texas Publ., no., 4401, 273-359.

Gregory J. T. (1962). The genera of phytosaurs. Amer. J. Sci., **260**, 652-690.

Iordansky N. N. (1973). The skull of the Crocodilia. In: C. Gans and T. S. Parsons (eds.), Biology of the Reptilia, 4, pp. 201-262, Academic Press, New York.

Krebs B. (1963a). Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). Paleont. Zeitschrift, **37**, 88-95.

Krebs B. (1963b). *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. Ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. Schweiz. Paläont. Abhandl., **81**, 1-140.

Langston W. (1965). Fossil crocodilians from Columbia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **52**, 1-157.

Langston W. (1973). The crocodilian skull in historical perspective. In: C. Gans and T. S. Parson (eds.), The Biology of the Repilia, 4, pp. 263-284. Academic Press, New York.

Malan M. E. (1963). The dentitions of the South African Rhynchocephalia and their bearing on the origin of the rhynchosaurs. South Afr. Sci., **59**(5), 214-220.

Meyer H. von (1856). Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechstein-Formation. Frankfurt-am-Main.

Nash D. S. (1975). The morphology and relationships of a crocodilian, *Orthosuchus stormbergi*, from the Upper Triassic of Lesotho. Ann. South. Afr. Mus., **67**(7), 227-329.

Olsen P. E. (1979). A new aquatic eosuchian from the Newark Supergroup (Late Triassic-Early Jurassic) of North Carolina and Virginia. Postilla, **176**, 1-14.

Olsen P. E., McCune A. R., Thomson K. S. (1982). Correlation of the early Mosozoic Newark Supergroup by vertebrates, principally fishers. Am. J. Sci., **282**, 1-44.

Owen R. (1849-1884). History of British Fossil Reptilies. Cassel, London.

Romer A. S. (1972a). The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. 13. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicicorum*, gen. et sp, nov. Breviora, **389**, 1-24.

Romer A. S. (1972b). The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. 16. Thecodont classification. Breviora, **395**, 1-24.

Schumacher G. H. (1973). The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. In: C. Gans and T. S. Parson (eds.), Biology of the Reptilia, 4, pp. 101-199. Academic Press, New York.

Seeley K. (1888). Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. 1. On *Protosaurus speneri* (von Meyer). Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **178**, 187-213.

Sill W. D. (1967). *Proterochampsa barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodilia. Bull. Mus. Comp. Zool., **135**(8), 415-446.

Sill W. D. (1974). The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. Bull. Mus. Comp. Zool., **146**(7), 317-362.

Steel R. (1973). Crocodylia. In: O. Kuhn (ed.), Handbuch der Paläoherpetologie, 16, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.

Thulborn R. A. (1982). Significance of ankle structures in archosaur phylogency. Nature, **299**, 657.

Walker A. D. (1961). Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis, Dasygnathus* and their allies. Rhil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **244**, 103-204.

Walker A. D. (1964). Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **248**, 53-134.

Walker A. D. (1968). *Protosuchus, Proterochampsa* and the origin of phytosaurs and crocodiles. Geol. Mag., **105**, 1-14.

Walker A. D. (1972). New light on the origin of birds and crocodiles. Nature, **137**, 257-263.

Westphal F. (1976). Phytosauria. In: O. Kuhn (ed.), Handbuch der Paläoherpetologie. 13. Thecodontia, pp. 99-120. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Wever E. G. (1978). The Reptile Ear. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Wild R. (1973). Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. 23. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). Schweiz. Palaentol. Abh., **95**, 1-162.

Глава 14

Анатомия и филогенетические связи динозавров

Динозавры доминировали на суше в течение 150 млн. лет — с позднего триаса до конца мела (рис. 14-1). Они, безусловно, преуспели больше всех рептилий и могут соперничать с кайнозойскими млекопитающими по разнообразию форм и широте распространения. К динозаврам относятся самые крупные из когда-либо живших наземных животных, а также виды, возможно сравнимые с млекопитающими по высокой интенсивности метаболизма и относительным размерам мозга.

Впервые в палеонтологической летописи динозавры встречаются в конце среднего триаса Южной Америки (Bonaparte, 1982). К концу триаса появилось несколько их линий; все они характеризуются рядом не встречавшихся у большинства текодонтов продвинутых признаков, важнейшие из которых связаны с положением тела и характером локомоции.

Положение тела и происхождение динозавров

Для всех групп текодонтов, более продвинутых по сравнению с протерозухиями, характерна тенденция к расположению конечностей под телом и движению ими вперед-назад без значительного отведения вбок, типичного для примитивных тетрапод. Однако у большинства видов еще сохраняются следы «растопыренного» положения конечностей в строении тазобедренного и голеностопного суставов. У самых ранних представителей всех групп динозавров эти суставы специализированы таким образом, что конечности ориентированы почти вертикально.

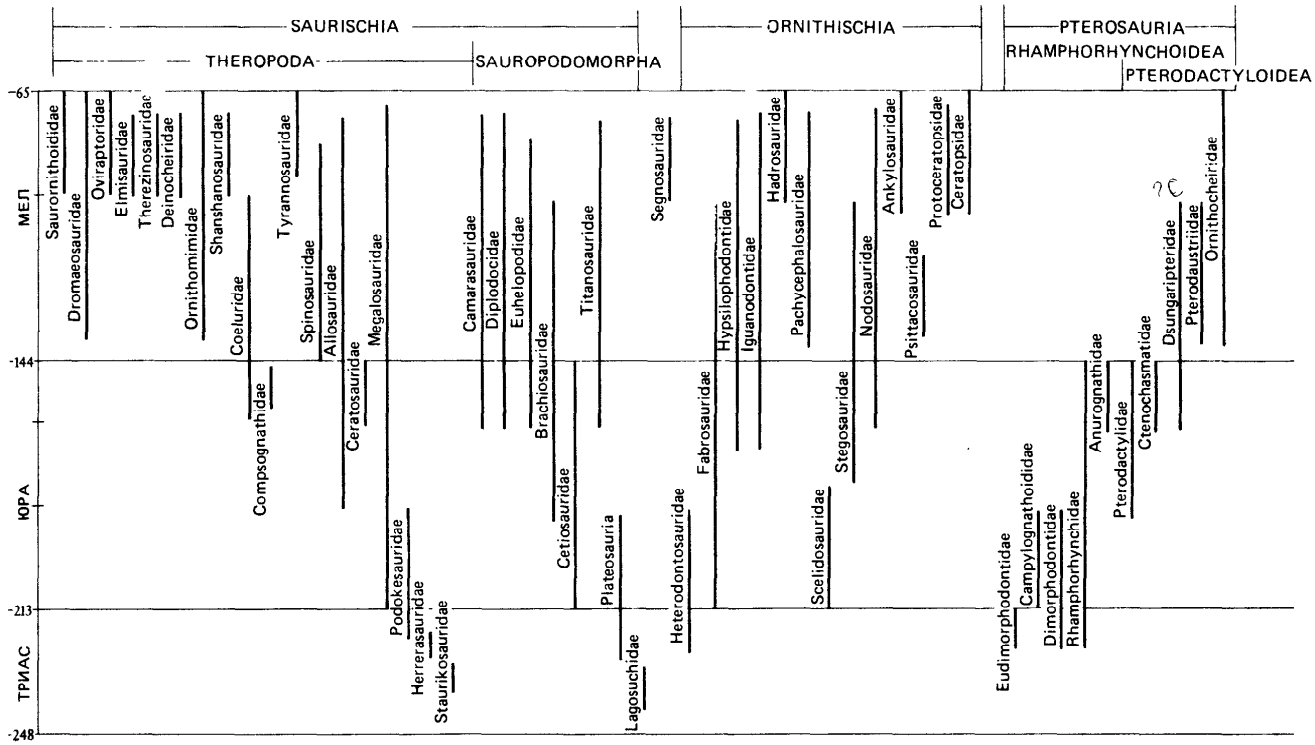


Рис. 14-1. Стратиграфическое распределение семейств динозавров и птерозавров

Головка бедренной кости направлена антеромедиально и сочленяется с дорсальным краем вертлужной впадины. Этот край значительно усилен, чтобы выдерживать вес всего тела. Центральная часть вертлужной впадины не окостеневает и у окаменелостей оказывается прободенной. В противоположность текодонтам больше нет необходимости противостоять медиально направленной силе, генерируемой бедренной костью, отогнутой к средней линии (рис. 14-2).

Диафиз бедренной кости прямой или слегка изогнут вперед в противоположность слегка S-образной его конфигурации у текодонтов и крокодилов. Сразу же дистальнее головки находятся два выступа — большой и малый вертелы (trochanter),— которые служат для прикрепления внутренней (m. iliofemoralis internus) и наружной (m. iliofemoralis externus) подвздошно-бедренных мышц. Еще дистальнее, на задней поверхности, находится четвертый вертел, служащий для прикрепления главного ретрактора бедра — бедренно-хвостовой мышцы (m. caudifemoralis). Головка большой берцовой кости скручена, обеспечивая почти перпендикулярную ориентацию диафиза по отношению к ее как проксимальной, так и дистальной сочленовным поверхностям.

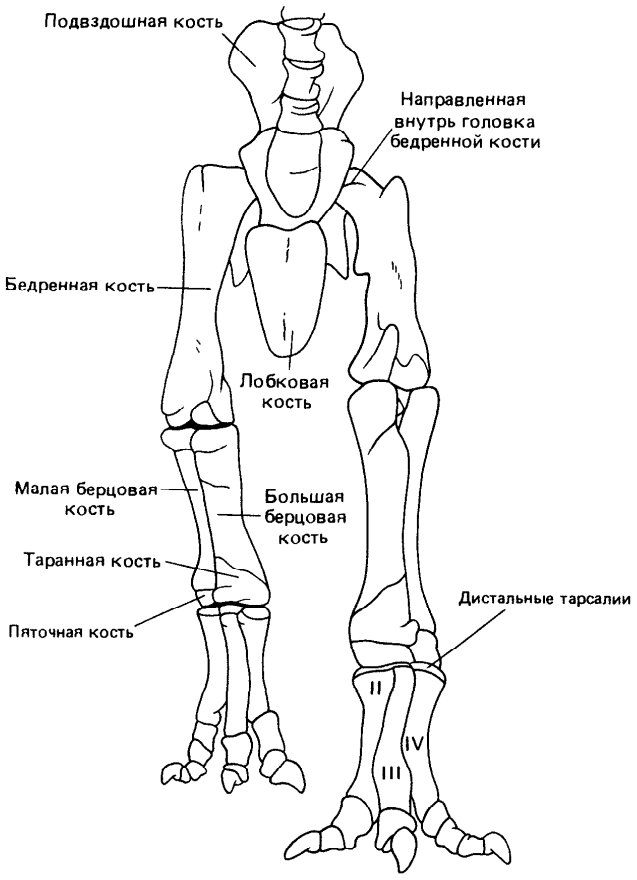


Рис. 14-2. Вид спереди задних конечностей динозавра *Tyrannosaurus*. Обратите внимание на их вертикальное положение и поперечную ориентацию коленного и голеностопного суставов, что характерно как для ящеротазовых, так и для птицетазовых (Osborn, 1916, с изменениями)

Развит мезотарсальный голеностопный сустав с линией сгибания, проходящей поперечно между проксимальными и дистальными тарсалиями. Таранная и пяточная кости редуцированы до относительно простых элементов, соединенных с концами большой и малой берцовых костей. Метатарсалии удлинены и функционируют как дополнительный отдел нижней конечности. Пальцы образуют основную поверхность соприкосновения с землей. Таким образом, динозавров можно считать пальцеходящими.

В результате этих изменений задняя конечность становится практически вертикальной с голеностопным и коленным суставами, функционирующими преимущественно как шарниры. И структурно, и функционально наиболее близкой гомологией является птичья нога.

Из текодонтов наибольшее сходство с этой схемой обнаруживают лагозухиды, у которых задняя конечность приобрела многие из черт, общих с ранними динозаврами (см. рис. 13-21). *Lagosuchus* **более** специализирован, чем последние, так как у него больше относительная длина метатарсалий, но как раз этот признак, возможно, претерпел реверсию у позднейших представителей динозавров с более крупными размерами тела. Не исключено, что животное, очень похожее на *Lagosuchus*, было предком всех групп динозавров, однако сам этот род примитивнее любого из их видов, поскольку его вертлужная впадина прободена слабо. Череп *Lagosuchus* недостаточно изучен для детального сравнения с главными группами динозавров. Точное филогенетическое положение этого рода еще не установлено.

Вертикальное положение конечностей динозавров длительное время отождествляли с их бипедальностью. Четкое разграничение этих признаков сделано Чаригом (Charig, 1972). Среди текодонтов близкая к вертикальной ориентация задних конечностей характерна для орнитозухид и рауизухид. Считалось, что они передвигались, как правило, бипедально, но данные по их следовым дорожкам и строению скелета говорят о преимущественной квадрупедальности. Возможно, *Lagosuchus* также был факультативно, а не обычно (габитуально) бипедальным.

Строение скелета многих триасовых и раннеюрских динозавров дает серьезные основания предполагать бипедальное передвижение в связи со значительными различиями в длине и структуре их передних и задних конечностей (см. рис. 14-6 и 14-26). Однако некоторые ранние динозавры, сравнимые крупными размерами тела с юрскими завроподами, почти наверняка были квадрупедальными, хотя их зад-

ние конечности и длиннее передних (см. рис. 14-19). Ромер (Romer, 1956, 1966) считает, что такая разница конечностей отражает реверсию к квадрупедальному состоянию от примитивного бипедального. Если это действительно так, перед нами еще одно свидетельство в пользу происхождения всех динозавров от одной предковой группы выше текодонного уровня. К сожалению, палеонтологическая летопись не позволяет четко вывести ранних квадрупедальных динозавров от полностью бипедальных предков. Возможно, они дивергировали от исходного ствола факультативно, а не габитуально бипедальных рептилий. Четкое различие между этими типами локомоции могло возникнуть уже после уникальных для динозавров изменений в строении задней конечности и ее пояса и начала расхождения их главных эволюционных линий.

Длительное время динозавров подразделяли на две основные группы — птицетазовые (Ornithischia) и ящеротазовые (Saurischia) — главным образом на основе строения таза (рис. 14-3). Это строение и большинство других признаков, отличающих ранних ящеротазовых, примитивны, поскольку сходны с соответствующими чертами текодонтов. Птицетазовость в сочетании со многими признаками черепа,— несомненно, тип строения, производный от ящеротазового. Возможно, птицетазовые произошли от примитивных ящеротазовых. Окаменелостей, подтверждающих давнюю гипотезу (Чариг повторно выдвинул ее в 1976 г.) о происхождении каждой из этих групп от отдельного таксона текодонтов, нет. Ни у кого из текодонтов, кроме лагозухид, не известно существенных производных признаков, общих с какой-либо из двух главных групп ранних динозавров.

Saurischia

Птицетазовые представляют собой разнообразную группу, и их взаимосвязи не вполне выяснены, однако все они, несомненно, происходят от общего предка, поскольку все отличаются набором общих производных признаков. Говорить с такой же уверенностью о происхождении от общего предка всех групп ящеротазовых нельзя, так как общие для них признаки в основном примитивны. Уже давно различают две главные их группы — хищные и облигатно бипедальные тероподы и типично квадрупедальные растительноядные завроподы. Теропод далее подразделяли (преимущественно по размерам) на карнозавров и целурозавров. Типичные завроподы известны только из юры и мела. В позднем триасе и ранней юре обычна особая группа более примитив-

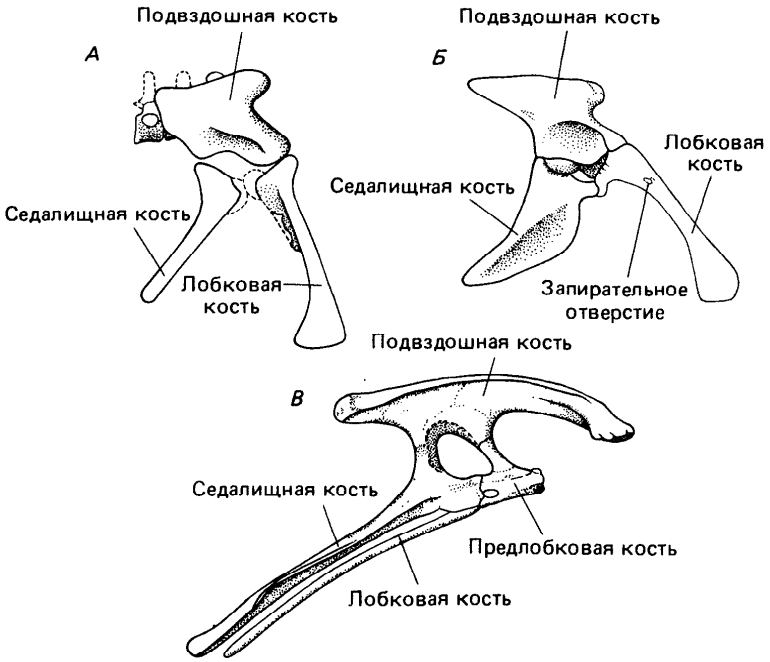


Рис. 14-3. Конфигурация таза — главный критерий различения отрядов Saurischia и Ornithischia. У ящеротазовых, проиллюстрированных родом *Staurikosaurus* (*А*), таз похож на известный для текодонтов типа *Lagosuchus* (*Б*) удлиненными лобковой и седалищной костями, образующими вместе с подвздошной костью трехлучевую структуру. У птицетазовых, как видно на примере раннего рода *Heterodontosaurus* (*В*), таз продвинут в том отношении, что лобковая кость направлена назад и проходит вдоль седалищной. У некоторых продвинутых птицетазовых (см. рис. 14-28) перед лобковой костью развилась новая структура — предлобковый отросток (praepubis). В результате этого образуется четырехлучевая структура (*А*: Galton, 1977; *Б*: Bonaparte, 1978, *В*: Santa Luca, 1980)

ных растительноядных ящеротазовых, называемых платеозаврами или прозавроподами; их связь с другими динозаврами все еще четко не установлена.

К сожалению, позднетриасовая палеонтологическая летопись динозавров остается очень неполной; немногие известные окаменелости сочетают в себе ряд примитивных признаков, но природу их родства с более поздними формами понять трудно.

Theropoda

Примитивные триасовые хищники

Единственный известный динозавр среднетриасового возраста — *Staurikosaurus* (рис. 14-4) с юга Бразилии. Череп, передние конечности, предплюсна и стопа не сохранились, но нижняя челюсть, позвонки, таз и задняя конечность сравнимы с таковыми у более поздних ящеротазовых. Нижняя челюсть такая же длинная, как бедренная кость, и несет острые колющие зубы, туловищные позвонки короткие, задняя конечность совершенно вертикальная. Голтон (Galton, 1977) полагает, что эти рептилии были полностью бипедальными. Большая берцовая кость длиннее бедренной, что характерно для бегающих животных, кости конечностей полые. Эти признаки наряду с размером челюсти позволяют считать *Staurikosaurus* активным хищником. По данным реконструкции длина скелета слегка превышала 2 м.

Возможно, родственный предыдущему род *Herrerasaurus* из верхнего триаса достигал в длину около 4 м. Его голеностопный сустав и стопа типичны для примитивных динозавров в связи со срастанием таранной и пяточной костей с большой и малой берцовыми, редукцией дистальных тарсалий и удлинением метатарсалий (рис. 14-5). Пятый палец редуцирован и вес тела равномерно распределяется на оставшиеся четыре пальца.

Крупный размер черепа и разрастание дистального конца лобковых костей в вертикальную пластинку — признаки, общие у этой рептилии с крупными хищными динозаврами юры и мела. Однако они независимо развились и у крупных хищных текодонтов.

Поскольку эти триасовые роды примитивны и известны не полностью, с уверенностью причислить их к более поздним группам динозавров нельзя. То, что мы знаем об их анатомии и внешнем виде, наводит на мысль о родстве с крупными хищными динозаврами юры и мела.

"Coelurosauria" и "Carnosauria"

Хищных динозавров позднего триаса, юры и мела традиционно подразделяли на два инфраотряда — Carnosauria и Coelurosauria, различаемые преимущественно по размерам и пропорциям тела. Термином «карнозавры» обозначали крупнейших хищных динозавров, характеризующихся также непропорционально крупным черепом и относительно короткими передними конечностями. Большинство родов, относимых к целурозаврам, мельче, их череп сравнительно с длиной тела обычно меньше, а передние конечности относительно крупнее.

Однако роды, описанные за последние 15 лет, характеризуются комбинацией признаков, которые прежде использовались для разделения этих двух групп. *Deinocheirus* и *Therezinosaurus* из мела Монголии известны еще не полностью, но свидетельствуют о существовании очень крупных теропод с чрезвычайно длинными передними конечностями (Osmolska, Roniewicz, 1970; Barsbold, 1976). Почти полные скелеты *Dilophosaurus* (Welles, 1984) и *Deinonychus* (Ostrom, 1969) сочетают в себе примерно поровну «карнозавровые» и «целурозавровые» особенности. Таким образом, трудно оправдать использование этих инфраотрядов в таксономии теропод. К сожалению, мы не можем предложить альтернативную классификацию, распределяющую все их семейства в виде четкой филогенетической схемы. Каждое из наиболее известных семейств легко определяется своими уникальными чертами, но найти производные признаки, объединяющие его с другими группами, сложнее. Возможно, каждое семейство «карнозавров» произошло независимо от разных групп, объ-

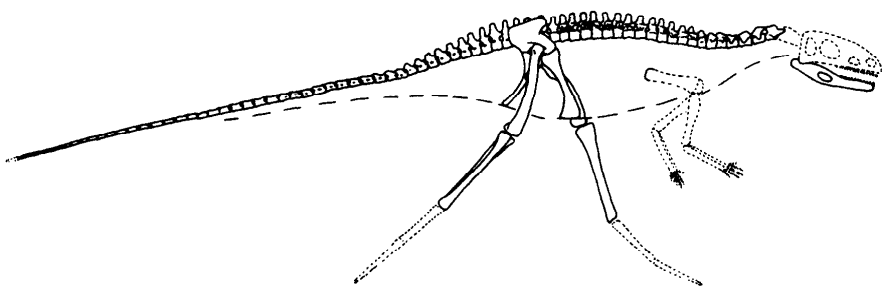


Рис. 14-4. Реконструкция *Staurikosaurus*. Этот самый древний из известных динозавров датируется концом среднего триаса Южной Америки. Общая длина 2,1 м (Galton, 1977)

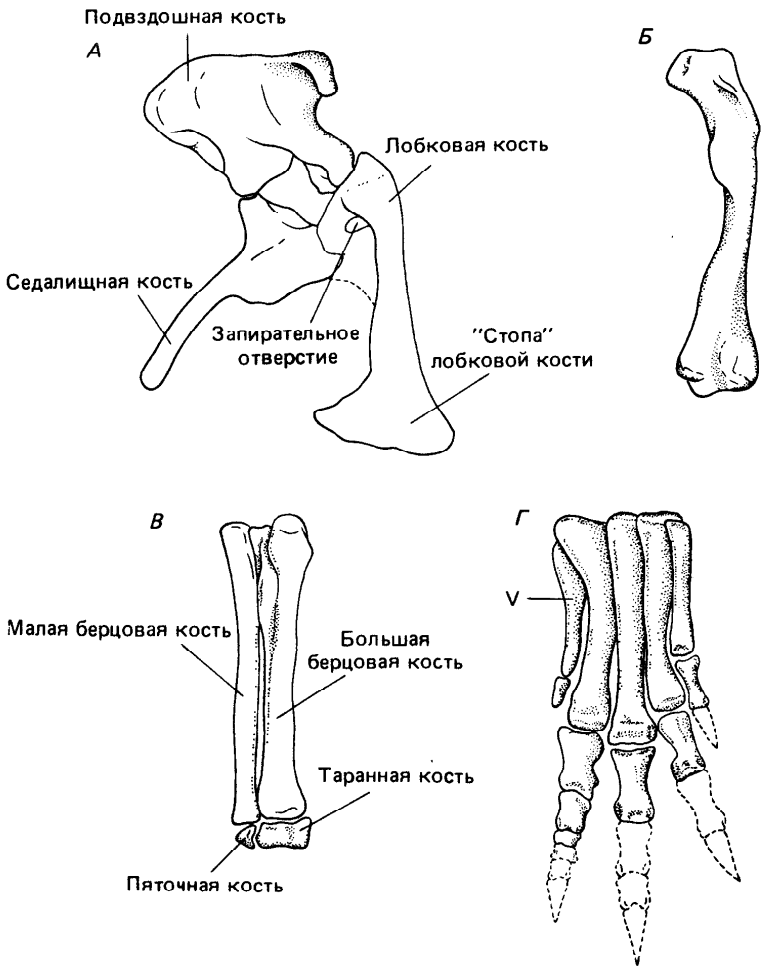


Рис. 14-5. Таз (*А*), задняя конечность (*Б, В*) и стопа (*Г*) *Herrerasaurus*, хищного динозавра из верхнего триаса Южной Америки (Galton, 1977)

единявшихся термином «целурозавры». Не исключено также, что несколько линий крупных и мелких динозавров возникли по отдельности от примитивных форм типа *Staurikosaurus* и *Herrerasaurus*[1].

Podokesauridae

Множество относительно хорошо известных теропод описано из позднего триаса и ранней юры. *Coelophysis* (Colbert, 1972) и *Syntarsus* (Raath, 1969)— мелкие, легко сложенные формы с запада Северной Америки и востока Африки соответственно. Похожие роды, относимые к семейству Podokesauridae, представлены в Европе, Южной Америке и Азии.

Coelophysis (рис. 14-6, *А*)—мелкая форма, которая считалась типичной среди целурозавров. Скелет (приблизительно 2,5 м в длину) чрезвычайно легкого сложения. Конечности длинные и тонкие, их кости полые. Череп низкий и узкий, с мелкими, но острыми колющими зубами. Шея длиннее туловища, крестец образован пятью парами крестцовых ребер, слившихся с позвонками и подвздошными костями у половозрелых особей. Подвздошные кости очень низкие и длинные, лобковые вытянуты далеко вперед и предсталяют собой узкие уплощенные стержни, слившиеся по средней линии, но в противоположность более крупным тероподам не разрастающиеся дистально в вертикальную пластинку. Седалищная кость, как и у других ранних динозавров, представ-

[1] Помимо карнозавров и целурозавров Барсболд (1984) выделяет в составе теропод еще пять инфраотрядов: Deinonychosauria, Oviraptorosauria, Ornithomimosauria, Deinocheirosauria и Segnosauria. Эта классификация разработана для меловых форм, и, возможно, к ней следует добавить еще юрских Ceratosauria. Сегнозавры Кэрроллом рассматриваются в качестве особой группы ящеротазовых, не входящей в число теропод. Из других принимаемых Барсболдом инфраотрядов наиболее обособленны, пожалуй, Oviraptorosauria и Deinocheirosauria.— *Прим. ред.*

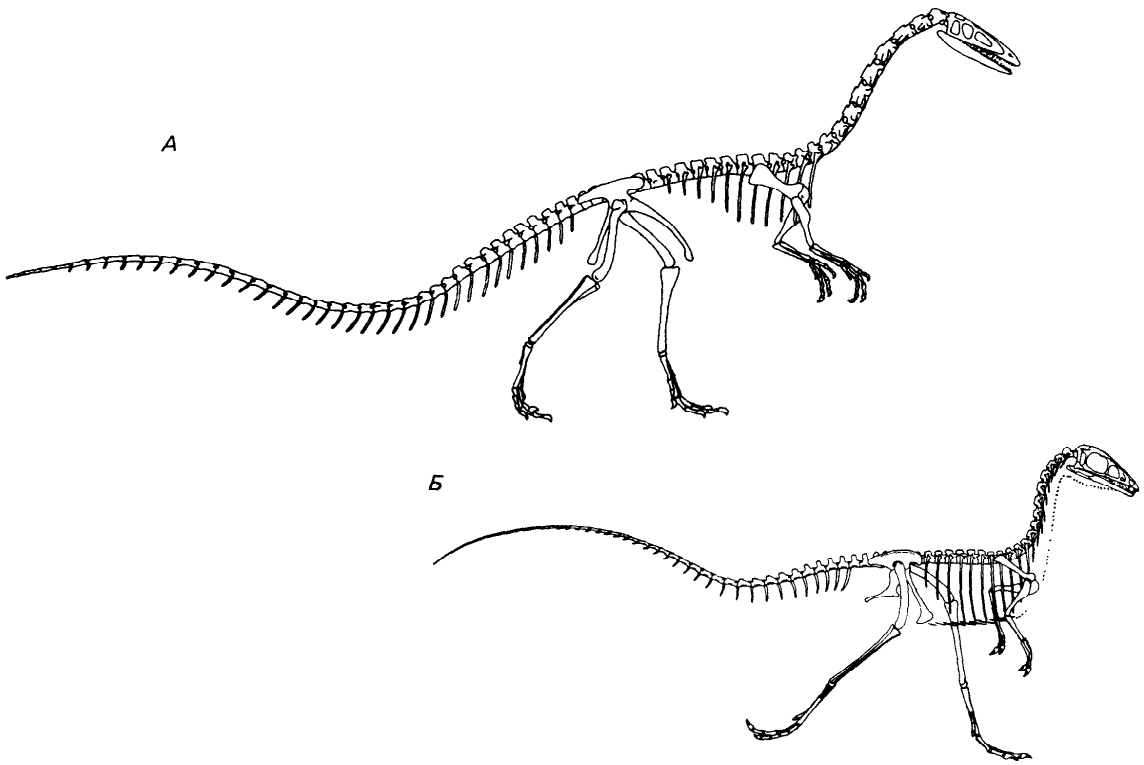


Рис. 14-6. *А. Coelophysis*, мелкий подокезавридовый теропод из верхнего триаса запада США (длина 2,5 м) (Colbert, 1972). *Б. Compsognathus*, самый мелкий из динозавров с массой приблизительно 3,5 кг. У этого верхнеюрского теропода на кисти только два пальца (Ostrom, 1978)

ляет собой длинный, постеровентрально направленный стержень.

Хвост длинный, уравновешивающий массу предкрестцовой области. Лопатка длинная и узкая, коракоид представляет собой мелкую овальную пластинку. Ключица сохраняется, но редуцирована, что высвобождает плечевой пояс и придает бóльшую маневренность передним конечностям. Сами они слабые, и данных об их участии в поддержании тела нет. Кисть, редуцированная до трех функционирующих пальцев и рудимента четвертого, хорошо приспособлена для хватания. Большая и малая берцовые кости на 20% длиннее бедра, предплюсна сильно редуцирована. У близкого рода *Syntarsus* из нижней юры Африки таранная и пяточная кости сливаются друг с другом, а дистальные тарсалии — с метатарсалиями, что ограничивает движение в мезотарсальном суставе сгибанием вперед-назад. Стопа этих подокезаврид чрезвычайно напоминает птичью — с тремя главными пальцами. Первый палец очень мал и не достигает земли; он не развернут назад, как у более крупных теропод.

Coeluridae и *Compsognathus*

Каких-либо остатков мелких теропод в среднеюрских отложениях неизвестно. В поздней юре и раннем мелу можно выделить несколько их линий. *Compsognathus*, представленный двумя образцами из верхней юры Европы,— самый мелкий из известных динозавров (рис. 14-6,*Б*). Остром (Ostrom, 1973) оценивает массу его тела примерно в 3—3,5 кг. В противоположность всем другим мелким тероподам кисть редуцирована до двух пальцев с фаланговой формулой 2:2:0. Большая берцовая кость значительно длиннее бедренной, предплюсна также удлинена. Это позволяет предполагать, что *Compsognathus* был эффективным бегающим хищником. У типового образца в брюшной полости находятся кости очень подвижной ящерицы. В противоположность другим мелким тероподам межзубые пластинки, одно время считавшиеся диагностическим признаком «карнозавров», представлены и в верхней, и в нижней челюстях (рис. 14-7).

В семействе Coeluridae прослеживается дальнейшее развитие плана строения, сложившегося у мелких подокезаврид. Наиболее известен в этой группе

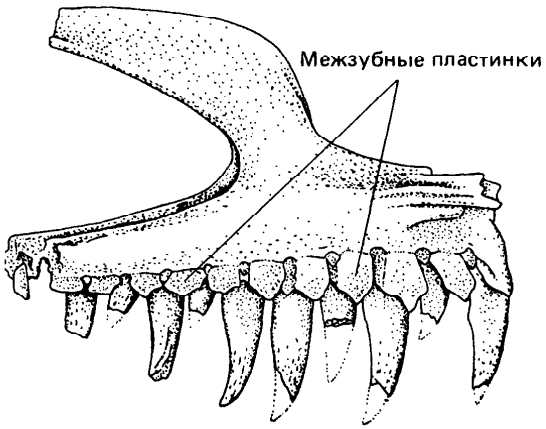


Рис. 14-7. Медиальная поверхность верхней челюсти раннего мегалозавра *Megalosaurus* из Англии. Длина фрагмента 30 см. На челюсти ясно заметны межзубные пластинки, которые раньше считались отличительным признаком «карнозавров». Теперь известно, что они без четкой закономерности встречаются и у «целурозавров», и у «карнозавров» (Gharig, 1979)

род *Ornitholestes* (рис. 14-8). Длина его реконструированного скелета около 2 м. Череп относительно высокий; зубы мелкие, находятся только на передней части челюстей. Шейные позвонки относительно короткие и несут лишь сзади углубления, обеспечивающие более эффективную сочленовную поверхность; такое их строение называется **опистоцельным**. Кроме того, они характеризуются крупными углублениями на боковой поверхности, или **плевроцелями**, которые, вероятно, снижают вес позвонка, не уменьшая его прочности. Имеются четыре крестцовых позвонка и длинный хвост, для которого характерна большая длина презигапофизов и вытянутые вперед гемальные дуги.

Метакарпалии очень длинные, как и четко трехпалая кисть с полностью утраченным четвертым пальцем. Большая берцовая кость в противоположность другим мелким тероподам короче бедренной.

Несомненных данных о существовании семейства Coeluridae позже нижнего мела нет.

Ornithomimidae

От группы животных с общей целуридной анатомией произошло несколько более специализированных эволюционных линий. Среди наиболее своеобразных из них — орнитомимиды [1], или «страусовые динозавры», известные в основном из меловых слоев Северной Америки и Восточной Азии. У хорошо известных родов *Ornithomimus* и *Struthiomimus* размеры тела и пропорции страусов (рис. 14-9). Они отличаются от всех прочих динозавров полным отсутствием зубов (рис. 14-10). Череп по сравнению с позвонками и туловищем мельче, чем у других целурозавров. Кости чрезвычайно тонкие, а череп считают кинетическим по птичьему типу (Bock, 1964). И глазницы, и мозговая коробка очень крупные; по некоторым оценкам, отношение размеров мозга к весу тела приближается к таковому у некоторых птиц (Russell, 1972). Тела шейных позвонков удлинены и слиты с шейными ребрами. Шесть сросшихся крестцовых позвонков включают элементы, являющиеся у более примитивных динозавров частью туловища и хвоста.

Передние конечности очень длинные, но карпалии редуцированы и обеспечивают лишь ограниченное медиолатеральное движение пальцев. В противоположность большинству других мелких теропод лобковые кости на конце расширены в «стопу». Большая берцовая кость на 20% длиннее бедренной; метатарсалии очень длинные. Первый палец стопы утрачен, и в результате она четко трехпалая.

У верхнетриасового рода *Elaphrosaurus* из Восточ-

[1] Орнитомимозавры по Барсболду.— *Прим. ред.*



Рис. 14-8. *Ornitholestes*, самый известный род семейства Coeluridae, занимающего центральное положение в схеме радиации «целурозавров». Обнаруженный впоследствии материал демонстрирует наличие на переднем конце лобковой кости расширенной «стопы» (перерисовано из Osborn, 1916)

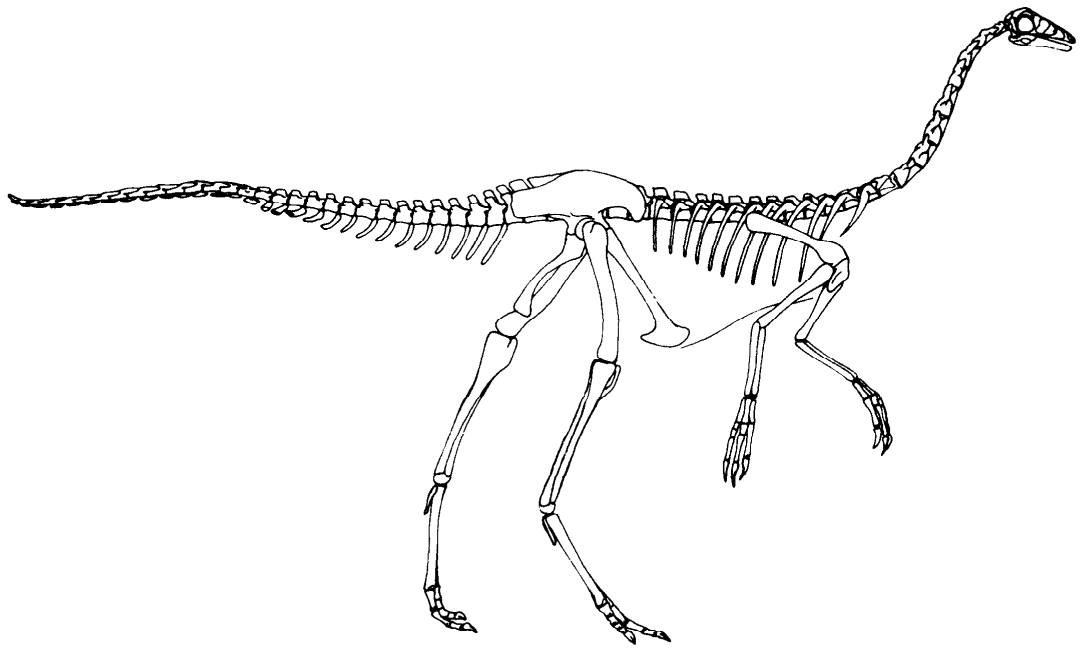


Рис. 14-9. *Struthiomimus*, представитель семейства «страусоподобных динозавров» (Ornithomimidae) из верхнего мела (Russell, 1972)

ной Африки череп неизвестен, но строение посткраниального скелета говорит о переходном положении рода между ранними целуридами и орнитомимидами (Galton, 1982a). Орнитомимиды плохо представлены в раннем мелу, но широко распространились позже в этом же периоде; только несколько фрагментарных образцов обнаружено в самых верхних мезозойских слоях.

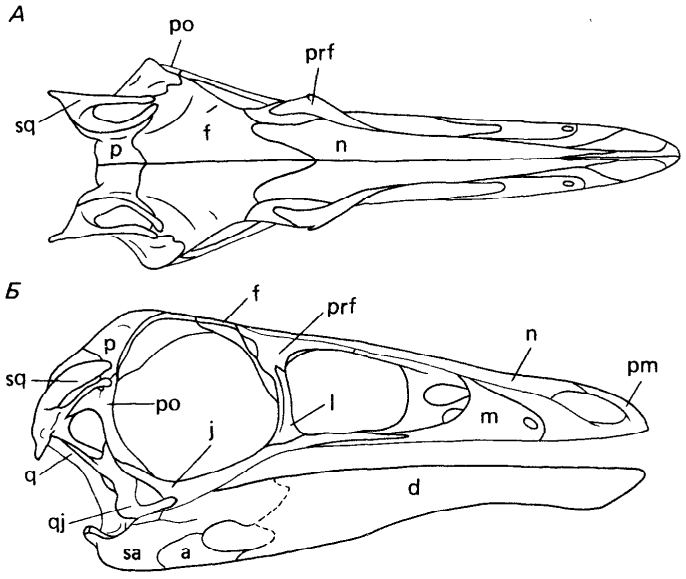


Рис. 14-10. Череп «страусоподобного динозавра» *Dromiceiomimus*: *А* — вид сверху; *Б* — вид сбоку. Сокращения см. рис. 8-3 (Russell, 1972)

Dromaeosauridae и Saurornithoididae[1]

Мелкие подокезавриды, целуриды, *Compsognathus* и орнитомимиды соответствуют старому определению целурозавров. Дромеозавриды и заврорнитоидиды, напротив, по своей анатомии занимают промежуточное положение между примитивными представителями этой группы и крупными «карнозаврами». Один из наиболее полно описанных из всех динозавров — *Deinonychus* из нижнего мела Монтаны (Ostrom, 1969, 1976) (рис. 14-11). Это животное легкого сложения длиной около 3 м и массой предположительно 60—75 кг. Оно почти в равной степени сочетает признаки карнозавров и целурозавров. Череп относительно крупный с высокой верхнечелюстной костью, которая, как и нижняя челюсть, несет лезвиеподобные зубы. Однако межзубные пластинки, характерные для большинства крупных теропод, отсутствуют.

Тела шейных позвонков не опистоцельные, как почти у всех других продвинутых динозавров, а уплощены и скошены с обоих концов, что обеспечивает постоянную кривизну шеи, позволяя поддер-

[1] Дейнонихозавры по Барсболду.— *Прим. ред.*

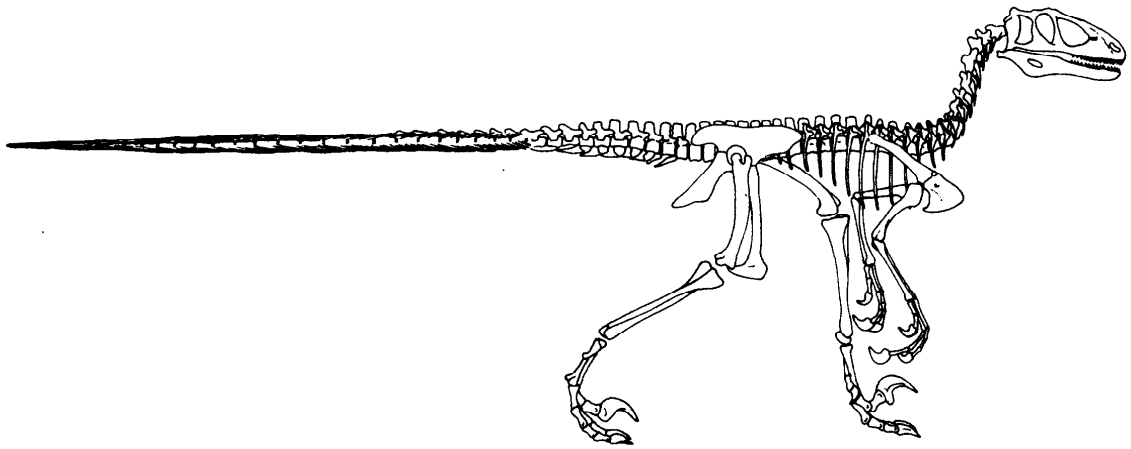


Рис. 14-11. *Deinonychus*. Скелет крупного хищного «целурозавра» длиной 3 м (перерисовано из Ostrom, 1974 с добавлением плечевого пояса из Ostrom, 1974)

живать крупную голову над уровнем туловища.

Туловище располагалось почти горизонтально с опорой на пять крестцовых позвонков. Задние хвостовые позвонки сильно отличаются от прочих присутствием презигапофизов и удлиненных в виде узких стержней передних отростков гемальных дуг, достигающих длины 8—10 позвонков и образующих как бы поддерживающие «пучки прутьев» вокруг их тел на протяжении большей части хвоста. Видимо, это придавало ему жесткость и он в бóльшей степени, чем у других рептилий, двигался как единое целое, но наличие сочленовных поверхностей зигапофизов указывает на некоторое сохранение им гибкости. По-видимому, хвост играл очень важную роль в поддержании равновесия. У целурид и орнитомимид в хвосте также наблюдается некоторое удлинение презигапофизов.

В противоположность хорошо известным крупным тероподам передние конечности очень длинные. На них по три пальца, каждый из которых с длинным, загнутым когтем, что указывает на хищный образ жизни.

Deinonychus отличается от других хищных динозавров относительно крупными коракоидами, служившими для прикрепления крупных мускулов, управлявших передними конечностями. Лобковая кость направлена прямо вентрально и заканчивается крупным разрастанием — «стопой».

Задние конечности очень длинные; большая берцовая кость на 20% длиннее бедренной. Такие пропорции характерны для мелких теропод, но не для крупных родов. Однако метатарсалии удлинены не сильно; они, как и стопа, очень мощные, что необходимо для поддержания тяжелого тела.

Одна из наиболее примечательных черт этого рода — огромный коготь на втором пальце стопы, служивший, по-видимому, страшным оружием этого хищника. Он настолько велик, что сам палец, по-видимому, обычно был поднят над остальной стопой, ставшей функционально двупалой. Фаланговая формула — 2 : 3 : 4 : 5 : 0.

Четвертый вертел, типичный для большинства динозавров, на бедренной кости не виден, но хорошо заметен отдельный проксимальный отросток — задний вертел, служивший, вероятно, для прикрепления седалищно-вертельной мышцы (m. ischiotrochantericus). Остром (Ostrom, 1969) полагает, что она использовалась для подтягивания ноги, когда коготь вонзался в добычу. Работа этого мускула, отходящего от седалищной кости, меньше нарушала бы равновесие стоящего на одной ноге животного, чем применение главного ретрактора (бедренно-хвостовой мышцы), сдвигавшего при своем сокращении хвост вбок.

Остром (Ostrom, 1969) описал у *Deinonychus* почти равное число «карнозавровых» и «целурозавровых» признаков, сделав вывод, что эти группы нельзя четко разграничить. Однако он же предположил, что предок *Deinonychus* относился скорее всего к целуридам, т. е. данный род филогенетически связан с «целурозаврами», несмотря на присутствие многих «карнозавровых» признаков. Строение кисти и стопы особенно четко говорит об общем с *Ornitholestes* происхождении. *Deinonychus* относят к семейству Dromaesauridae, другие представители которого известны преимущественно из верхнего мела Северной Америки и Центральной Азии.

Saurornithoididae [1] — родственное предыдущему семейство хищных верхнемеловых целурозавров.

[1] Теперь это семейство называют Troodontidae.— *Прим. ред.*

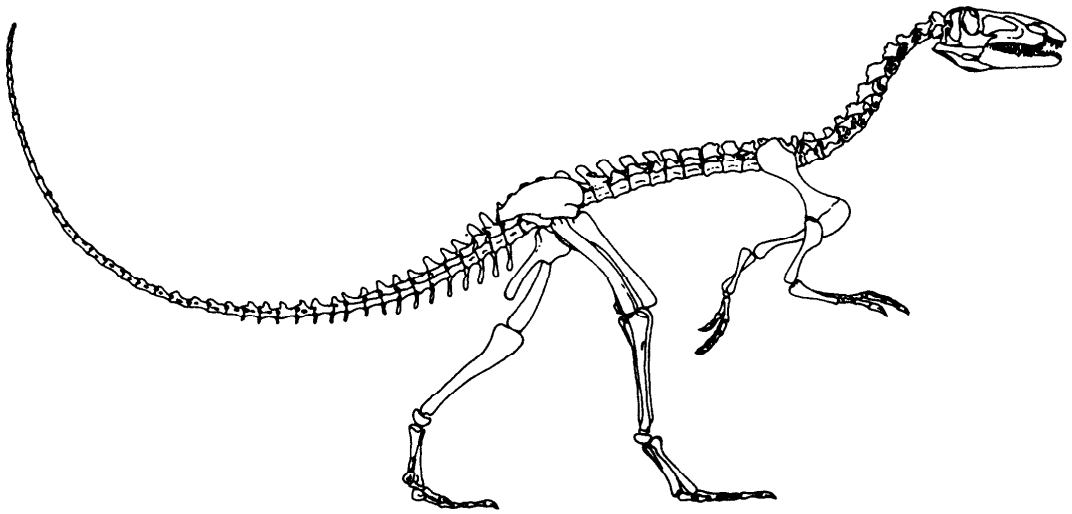


Рис. 14-12. *Dilophosaurus*. Этот крупный теропод из нижней юры характеризуется мозаикой «целурозавровых» и «карнозавровых» признаков. Длина приблизительно 6 м (Welles, 1984)

Они несколько мельче дромеозавров, их конечности легче, но также с увеличенной хищнической когтевой фалангой второго пальца стопы. Плевроцели шейных позвонков, имеющиеся у дромеозавров и целурид, отсутствуют. Череп мельче и относительно ниже, но мозговая коробка сравнительно крупная и несколько вздутая.

Судя по строению черепа, и у дромеозавров, и у заврорнитоидид мозг гораздо крупнее, чем у большинства рептилий. Отношение его объема к весу тела в семь раз больше, чем у крокодилов, что свойственно также многим птицам и примитивным современным млекопитающим. Строение глазниц предполагает значительное перекрывание полей зрения обоих глаз, обеспечивающее бинокулярное восприятие (Russell, 1969; Russell, Seguin, 1982). По своей подвижности, развитию сенсорной системы и уровню мозговой интеграции заврорнитоидиды соответствуют одной из высших точек эволюции динозавров.

Остальные тероподы значительно крупнее[1] и включают крупнейших из когда-либо живших наземных хищников. В верхнем мелу эта тенденция достигает своей кульминации с появлением животных длиной 15 м и массой 7000 кг. Длина черепа *Tyrannosaurus* превышала 1 м, а у отдельных его зубов достигала 15 см.

Известно множество родов крупных теропод из позднего триаса, но лишь немногие из них хорошо описаны, и родственные связи между ними окончательно не установлены. Выделяют и два, и пять семейств. Tyrannosauridae — четко очерченная группа из верхнего мела. Большинство остальных крупных теропод можно либо отнести к семейству Megalosauridae, либо, ограничив этот таксон наиболее примитивными формами, выделить ряд более специализированных линий в отдельные семейства: Ceratosauridae, Spinosauridae и Allosauridae.

Совершенно обособленное положение среди ранних теропод занимает род *Dilophosaurus* из нижней юры Северной Америки (Welles, 1984). Достигая в длину более 6 м, он соперничает своими размерами с животными, которых ранее относили к карнозаврам. Череп по отношению к длине шейных позвонков крупный, но легкого сложения. Передние конечности также относительно крупные (рис. 14-12).

Череп характеризуется парой узких парасагиттальных гребней над носовыми и лобными костями и слабым прикреплением предчелюстных костей. Шейные позвонки короткие и не амфицельные, как у мелких подокезаврид, а плоско-вогнутые. Они

[1] Из мелких теропод остались неохарактеризованными овирапторы (овирапторозавры по Барсболду), известные из верхнего мела Монголии. Они характеризуются укороченным и высоким, сильно фенестрированным черепом, зубы полностью утрачены, нижняя челюсть тонкая, но очень высокая, глазницы в средней части черепа; у некоторых над носовыми костями развит тонкий фенестрированный гребень, несколько напоминающий гребень австралийских казуаров. Лобковые кости слегка обращены вперед. Кисть и стопа трехпалые. По всей вероятности, к овирапторозаврам следует относить и проблематичного *Caenognathus* (известного только по нижней челюсти, приписывавшейся ранее птицам). К дейнохейрозаврам Барсболд относит два рода описанных по неполным остаткам крупных теропод из верхнего мела Монголии — *Deinocheirus* и *Therezinosaurus*, отличающихся крайне удлиненными передними конечностями.— *Прим. ред.*

облегчены плевроцелями. Четыре крестцовых позвонка не сливаются между собой. В кисти три крупных пальца и один редуцированный. В отличие от других крупных теропод на конце лобковых костей нет «стопы». Бедренная кость немного длиннее большой берцовой; метатарсалии удлинены несильно. Три крупных пальца стопы направлены вперед, а один мелкий — назад. У *Dilophosaurus* не обнаруживается явных признаков родства ни с одной из позднейших теропод.

В связи со своими крупными размерами все тираннозавриды и мегалозавры (если использовать этот термин в более общем смысле) отличаются массивным строением скелета; их бедренная кость обычно длиннее большой берцовой, а метатарсалии короткие и толстые. Передние конечности всегда относительно коротки. Однако убедительных свидетельств однократного появления этих признаков у предка обоих семейств нет. Возможно, тираннозавриды и мегалозавры не более родственны друг другу, чем каждый из этих таксонов — ранним представителям группы «целурозавров».

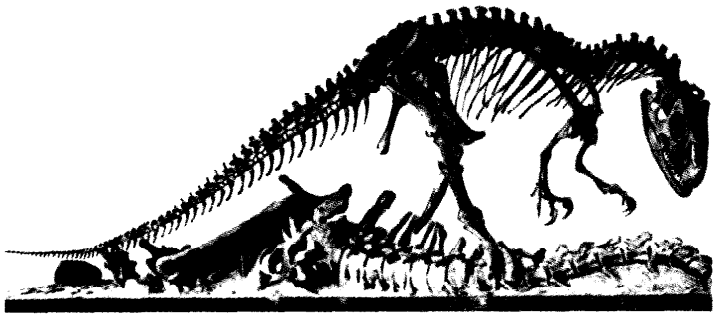


Рис. 14-13. Верхнеюрский теропод *Allosaurus*. Взрослые особи этого рода достигали в длину 4—5 м (Colbert, 1983)

Megalosauridae

Остатки мегалозавров известны уже с начала юры, а возможно, и с позднего триаса, но в слоях древнее позднеюрских их полных скелетов относительно мало, а еще меньше среди них хорошо описанных. Из нижней и средней юры Англии происходят элементы челюстей и конечностей, отнесенные к роду *Megalosaurus*. Бедренная кость почти метровой длины, челюсти и зубы очень крупные. У основания зубов верхней и нижней челюсти с внутренней стороны находятся межзубные пластинки (см. рис. 14-7).

Другие материалы показывают, что ранние мегалозавры были полностью бипедальными, достигали в длину приблизительно 6 м, а дистальный конец их лобковой кости, как и у *Herrerasaurus*, расширялся в крупную «стопу». Как и у других крупных теропод, тела шейных позвонков опистоцельные. И в передней, и в задней конечности сохраняются четыре пальца.

Наиболее полно из ранних мегалозавров описан *Eustreptospondylus* из средней юры Англии, образец которого демонстрируется в Оксфордском университете. Фон Хюне (von Huene, 1926) описал его под названием *Streptospondylus*. Скелет сохранился почти полностью, череп — фрагментарно. В целом эта рептилия напоминает верхнеюрского *Allosaurus* (Madsen, 1976), хотя более примитивна, поскольку крестцовых позвонков только три, а предглазничное отверстие одно. Бедренная кость немного длиннее большой берцовой.

Радиация ранних мегалозавров, происходящая в юрском периоде, привела к возникновению специализированных форм, включая *Spinosaurus* из верхнего мела и его сородичей с остистыми отростками туловищных позвонков двухметровой длины, а также верхнеюрского *Ceratosaurus* с коротким «рогом», сидящим на носовых костях (Stromer, 1915; Gilmore, 1920).

Верхнеюрский род *Allosaurus* — наиболее известный представитель консервативной линии, доходящей до верхнего мела. Тело этого одного из наиболее мощных хищников своего времени достигало 12 м в длину (рис. 14-13). Скелет упрочнен для поддержания огромного веса; крестец включает пять слившихся позвонков.

Череп высокий, сжатый с боков; треугольные глазницы меньше главного предглазничного окна (рис. 14-14). Зубы длинные, латерально сжатые и загнутые назад. В отличие от более примитивных мегалозавров у шейных позвонков хорошо окостеневают передние мыщелки, образующие четко оформленный шаровидный сустав между позвонками. Туловищные позвонки сохраняют неглубокую амфицельность. Хвост длинный, задние презигапофизы значительно удлинены.

Передняя конечность значительно короче задней и, видимо, не участвовала в поддержании тела. Сохраняются только три пальца кисти. Каждый из них несет длинный загнутый назад коготь. Метатарсалии II, III и IV тесно интегрированы между собой. Первый палец стопы обращен назад, как у птиц.

Tyrannosauridae

Гигантские верхнемеловые тираннозавриды были самыми крупными из всех теропод (рис. 14-15). Специализация этого семейства включает дальнейшую редукцию длины передних конечностей (не доставали даже до рта) и сохранение на них только

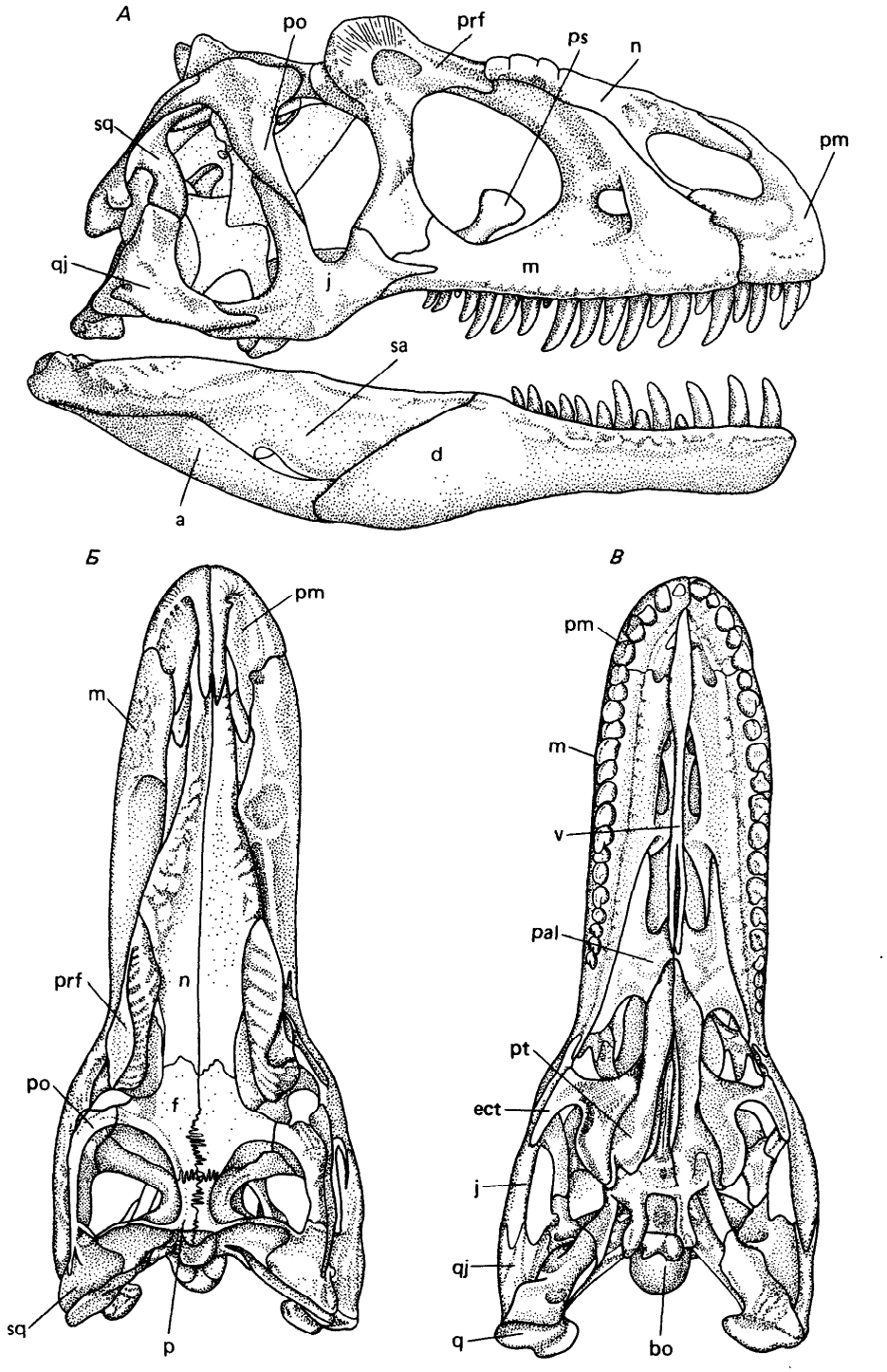


Рис. 14-14. Череп *Allosaurus*: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху; *В* — вид со стороны неба. Сокращения см. рис. 8-3 (Madsen, 1976)

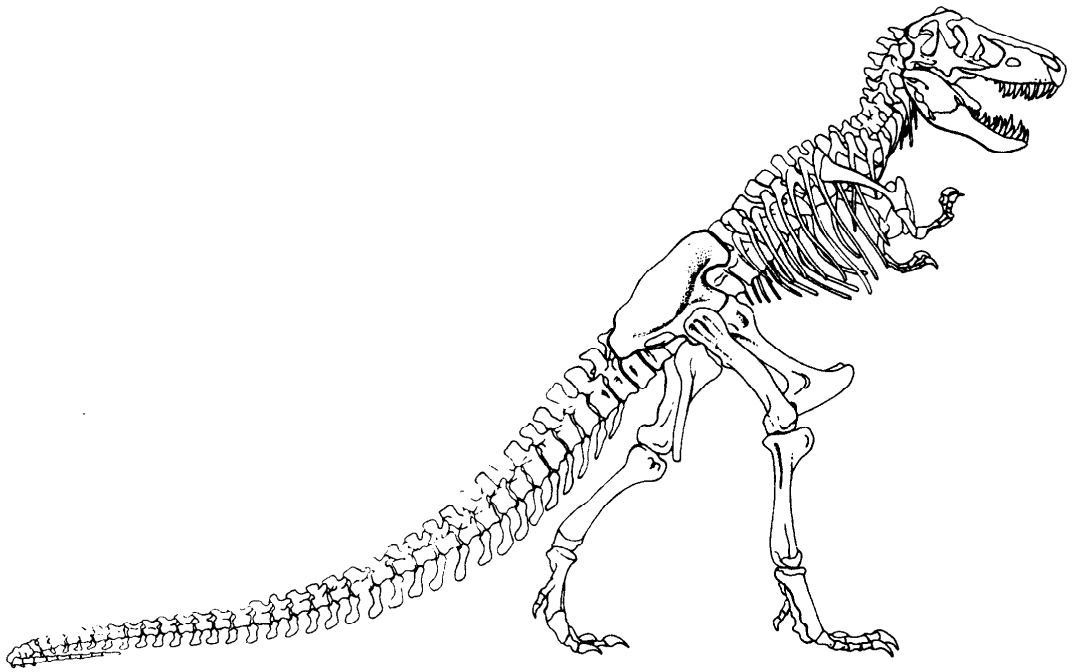


Рис. 14-15. Гигантский верхнемеловой теропод *Tyrannosaurus*, достигавший 6 м в высоту. Передние конечности значительно короче, чем у *Allosaurus*, а кисть всего с двумя пальцами (Osborn, 1916)

двух функциональных пальцев — первого и второго, с двумя и тремя фалангами соответственно.

Череп отличается формой теменных костей, образующих острый сагиттальный гребень между верхними височными отверстиями. У мегалозавров эти кости здесь плоские. Если какие-то элементы черепа тираннозаврид и могли двигаться друг относительно друга, то лишь в очень малой степени. И напротив, в нижней челюсти подвижность между зубными костями и более задними ее элементами давала возможность шире раскрывать пасть и вонзать зубы в очень крупную добычу.

Рассел (Russell, 1970a) выделяет в Северной Америке три рода: *Albertosaurus, Daspletosaurus* и *Tyrannosaurus*, встречающийся также в Центральной Азии, откуда он был первоначально описан под названием *Tarbosaurus* вместе с *Alioramus* и *Alectrosaurus* (Курзанов, 1976). Род *Indosuchus* известен из Индии (Chatterjee, 1978).

Скорее всего тираннозавры произошли с г мегалозавров, хотя точные их предки невыяснены. Однако Чаттерджи (Chatterjee, 1985) предполагает, что они происходят непосредственно от триасовых текодонтов.

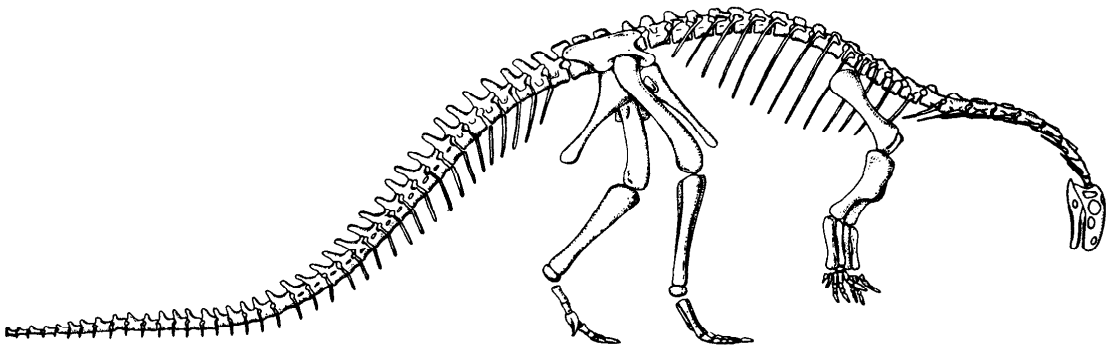


Рис. 14-16. *Plateosaurus*. Скелет крупного платеозавра из верхнего триаса Германии. Длина около 7 м. Платеозавры относятся к наиболее примитивным динозаврам. Строение зубов указывает на их растительноядность. По-видимому, это были факультативно, а не габитуально бипедальные рептилии (Galton, 1971)

Sauropodomorpha

Plateosauria

Тероподы были первыми из описанных динозавров, причем их анатомию легко вывести из типа строения хищных текодонтов. Эти крупные хищники, вероятно, питались добычей, сходной с ними по размеру. Возможно, основную пищу мегалозавров и тираннозаврид составляли гигантские завроподы юры и мела. Последним в позднем триасе предшествовала группа более примитивных травоядных ящеротазовых — плateозавры, или прозавроподы.

Наиболее известен среди плateозавров *Plateosaurus* (рис. 14-16 и 14-17) из верхнего триаса Германии, другие роды обнаружены на востоке и западе Северной Америки, в Южной Америке, Южной Африке и Китае. Плateозавры имели длину от 1 до 7 м и умеренно тяжелое сложение. Первоначальные реконструкции изображают их бипедальными из-за большей длины задних конечностей, но обнаруженные отпечатки следов свидетельствуют, что обычно это были квадрупедальные формы.

Череп по сравнению с туловищем мал, шея длинная. Коронки зубов латерально сжатые с мелкогородчатыми краями, примерно как у растительноядных ящериц. У продвинутых родов челюстное сочленение находится заметно ниже уровня зубного ряда. Этот признак часто развивается у растительноядных групп, чтобы обеспечить большее рычажное усилие челюстной мускулатуры.

Одно время считали, что к плateозаврам относятся и хищники, так как вместе с их скелетами находили крупные, лезвиеподобные зубы. Однако, по всей вероятности, эти зубы остались от других динозавров или крупных текодонтов, которые охотились на плateозавров или питались их трупами.

У плateозавров три крестцовых позвонка. Как у *Staurikosaurus* и *Herrerasaurus*, пластина подвздошной кости очень короткая; лобковые кости длинные и узкие, сливающиеся по средней линии, но не расширенные к дистальному концу в вертикальной плоскости. Проксимально каждая из них прободена крупным запирательным (обтураторным) отверстием.

Передняя конечность составляет примерно две трети длины задней. Плечевая, локтевая и лучевая кости массивные, кисть короткая, пятипалая. Возможно, она служила для поддержки тела, хотя первый палец крупнее остальных и несет мощный коготь (рис. 14-18).

Бедренная кость в целом сходна с таковой у других ранних динозавров, но относительно толще. В предплюсне хорошо выражен мезотарсальный сустав. В стопе четыре сильно развитых, но коротких пальца, а пятый редуцирован до стерженька. Согласно ван Хердену (van Heerden, 1979), постановка тела была не полностью «улучшенной» и бедренная кость отходила под углом примерно 25° к вертикали.

Плateозавры относятся к самым ранним и наиболее примитивным из всех динозавров. Возможно, у них общий предок с такими формами, как *Staurikosaurus* и *Herrerasaurus*. Как и в случае протозухиевых крокодилов, многие из плateозавров, ранее считавшиеся триасовыми, оказались раннеюрскими. Они представляют собой первый «опыт» растительноядности среди динозавров.

В позднем мезозое плateозавры как эффективные фитофаги были вытеснены завроподами и орнитоподами. Уже в позднем триасе появились более продвинутые растительноядные ящеротазовые, например *Riojasaurus* (рис. 14-19).

Голтон (Galton, 1977; 1985) и ван Херден (van Heerden, 1979) выделяют четыре семейства прозавропод. Полностью квадрупедальные Melanorosauridae из позднего триаса и ранней юры, по-видимому, близки к предкам завропод.

Sauropoda

Завроподы, для которых типичны верхнеюрские роды *Diplodocus, Camarasaurus* и *Brachiosaurus*, характеризуются огромными размерами — массой до 80 т (Golbert, 1962) и длиной тела, приближающейся к 30 м. Это были облигатно квадрупедальные формы с сильно утолщенными, сплошными костями конечностей, расположенными почти вертикально. Как и у слонов, сгибание в локтевом и коленном суставах было небольшим, следовательно, шаг — коротким. Подошвы гравипортальные, на кисти и стопе по пять коротких пальцев.

Как это ни удивительно, сочленовные поверхности конечностей плохо оформлены, что должно указывать на большое количество хряща в запястье и предплюсне. Его способность пружинить под давлением и принимать форму, наиболее эффективно распределяющую вес тела, по-видимому, оказалась важнее, чем повышение прочности кости.

Череп крайне мал; простые, резцеподобные зубы образуют единственный функциональный ряд. На зубах заметны следы изнашивания, возможно связанные с питанием растительностью, но у них нет размалывающих или режущих поверхностей, свойственных щечным зубам птицетазовых. Зубы расположены по краю челюсти, что исключало наличие мясистой щеки, которая помогала бы удерживать пищу внутри ротовой полости. Переработка корма у завропод, видимо, происходила преимущественно в пищеварительном тракте с помощью либо камешков мускульного желудка (гастролитов), которые

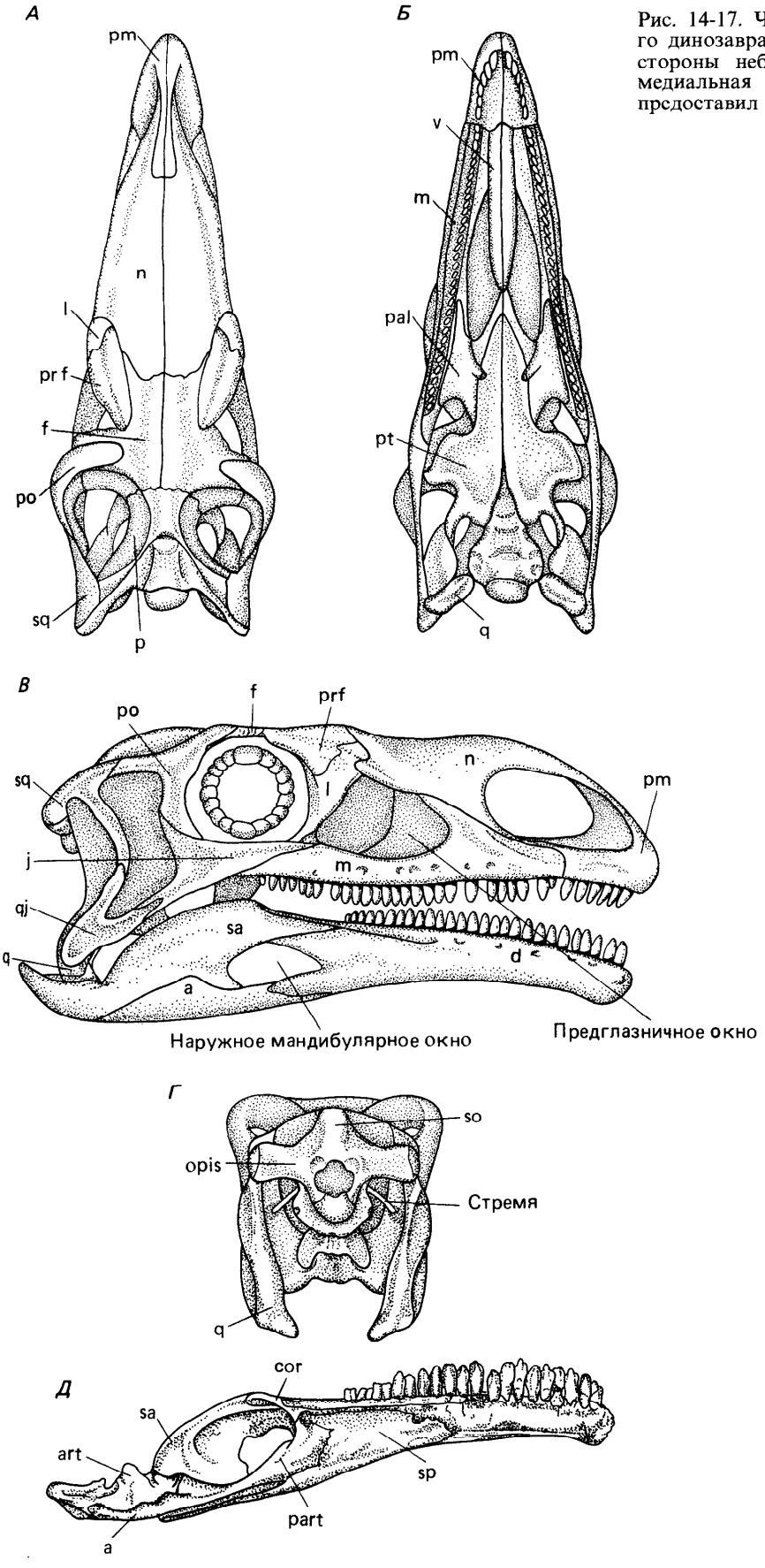


Рис. 14-17. Череп верхнетриасового растительноядного динозавра *Plateosaurus*: *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба; *В* — вид сбоку; *Г* — вид сзади; *Д* — медиальная поверхность нижней челюсти (любезно предоставил Peter Galton)

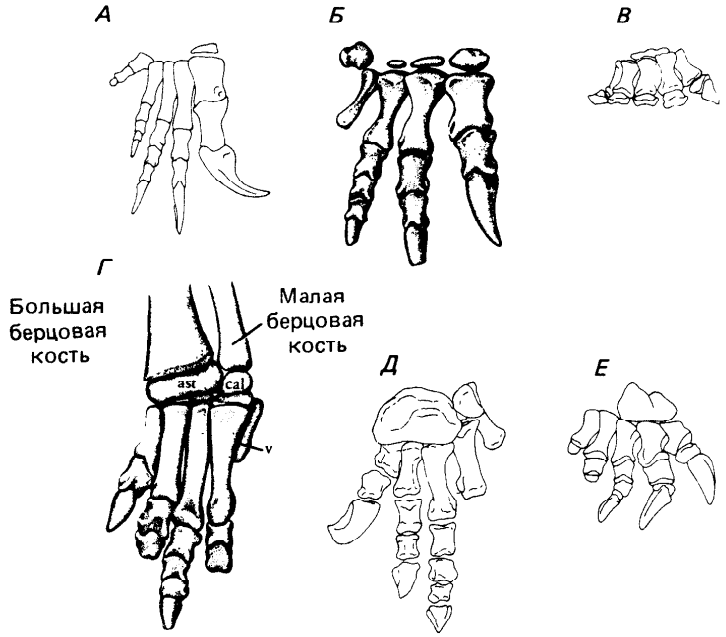


Рис. 14-18. Кисти и стопы завроподоморф. *А*. Кисть платеозавра *Anchisaurus*, верхний триас, × 1/4 (Galton, 1976). *Б*. Кисть *Riojasaurus* (× 1/4) формы, соответствующей структурному переходу между платеозаврами и завроподами, из верхнего триаса (Bonaparte, 1971). *В*. Верхнеюрский завропод *Apatosaurus* (Coombs, 1975). *Г*. Стопа *Riojasaurus*, × 1/12 (Bonaparte, 1971). *Д*. Стопа *Vulcanodon* формы, промежуточной по строению между платеозаврами и завроподами из нижней юры Восточной Африки (Roath, 1972). *Е*. Стопа верхнеюрского завропода *Apatosaurus* (Coombs, 1975). Сокращения: ast — таранная кость; cal — пяточная кость; V — пятая метатарсалия.

обнаружены у нескольких видов, либо симбиотических кишечных микроорганизмов (Coombs, 1975).

У всех хорошо известных завропод длинная шея, включающая от 12 до 19 позвонков, каждый из которых удлинен по сравнению с туловищными. Последних обычно около 12 и крестцовых — от четырех до шести.

Выделяют около 50 родов завропод, объединяемых в шесть подсемейств или семейств, но достаточно хорошо среди них известны немногие. Из-за крупного размера остатки завропод легко находить, но сложно собирать и препарировать. Тем не менее накоплен превосходный материал из верхней юры различных географических областей: Тендагару в Восточной Африке, Сычуаньского бассейна в Китае и формации Моррисон в штатах Юта, Колорадо и Вайоминг. В то же время раннеюрская и бóльшая часть меловой истории этой группы известна плохо.

Из-за гигантских размеров завропод их образ жизни долгое время служил поводом для различных гипотез. Некоторые авторы полагали, что поддерживать такое огромное тело можно, только живя в воде. В пользу этого свидетельствует и дорсальное положение ноздрей у некоторых родов. Однако ни одну из деталей скелетов нельзя связать с водной локомоцией, а конечности и их пояса имеют множество признаков строения, свойственных крупным строго сухопутным млекопитающим (типа слонов), у некото-

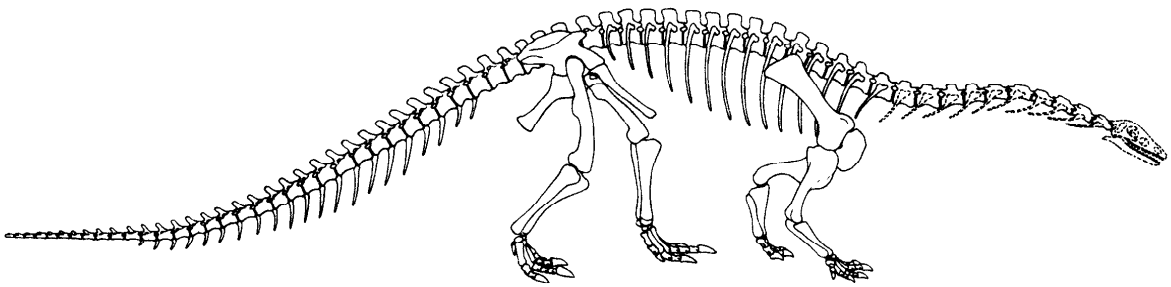


Рис. 14-19. Скелет *Riojasaurus*. Длина этого примитивного завроподоморфа из верхнего триаса Южной Америки 10 м (Bonaparte, 1978)

рых из которых (например, у родов с хоботом и сложными носовыми структурами) известны и дорсальные ноздри.

Кумбз (Coombs, 1975) считает, что завроподы вели разнообразный образ жизни, как группа в целом, так и по сезонам на уровне отдельных видов. В одном и том же пункте находят остатки пяти-шести четко различающихся родов, которые, очевидно, должны были вести достаточно неодинаковый образ жизни, чтобы избегать конкуренции друг с другом за пищевые ресурсы. Отпечатки следов и характер отложений говорят о том, что большинство завропод жили около рек, болот и озер, но их преимущественное пребывание в глубокой воде, предполагавшееся в некоторых реконструкциях (Dodson, Behrensmayer, Bakker, McIntosh, 1980), маловероятно. Прямых данных по их кормовому рациону нет. При такой мелкой голове питание должно было занимать основную часть их жизни.

Долгое время считали, что завроподы произошли от платеозавров. Кроме растительноядности их объединяют сходные признаки строения посткраниального скелета. Некоторые из них объясняются одинаковыми чертами специализации, обусловленной крупной массой тела. Возможно, очень крупный первый палец кисти с сильным когтем — уникальный специализированный признак общего предка обеих групп. У большинства завропод, особенно у самых примитивных форм, передние конечности значительно короче задних, что предполагает факультативную бипедальность их предков.

Большинство хорошо известных платеозавров жили слишком поздно, чтобы быть прямыми предками завропод, которые, по-видимому, дивергировали от анцестрального завроподоморфового ствола перед концом триаса.

Примитивные завроподы

Самый древний из известных родов, который близок к завроподам позднего мезозоя,— *Riojasaurus* (Bonaparte, 1978) из верхнего триаса Южной Америки (рис. 14-19 и 14-20). Длина его скелета всего 6 м, но конечности и их пояса гораздо массивнее, чем у платеозавров, что указывает на облигатную квадрупедальность. Сочленовные поверхности плечевой кости сильно расширены. Локтевая кость массивная со слабо развитым локтевым отростком. У квадрупедальных анкилозавров и стегозавров, обсуждаемых в этой главе ниже, локтевой отросток, напротив, хорошо развит, что, возможно, связано с более острым углом локтевого сустава. Как и у платеозавров, сохранены все пять пальцев передней конечности. Первый из них несет очень крупный коготь, но прочие фаланги всех пальцев относительно короткие.

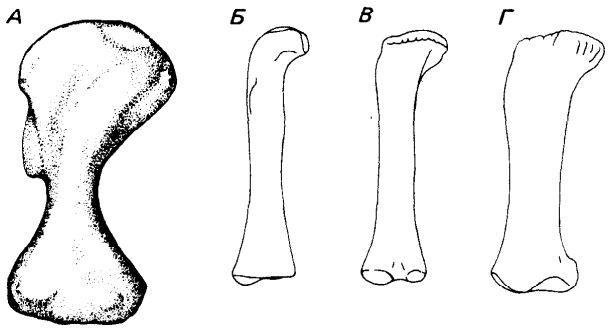


Рис. 14-20. Кости конечностей завроподоморф. *А*. Бедренная кость *Riojasaurus* из верхнего триаса, × 1/10 (Bonaparte, 1971). *Б*— *Г*. Бедренные кости *Plateosaurus* (верхний триас), *Barapasaurus* (нижняя юра) и *Apatosaurus* (верхняя юра) (Jain, Kutty, Roychowdhury, Chatterjee, 1977)

Подвздошная кость массивная, но короткая и связана только с тремя крестцовыми позвонками. Лобковые и седалищные кости по сравнению с тероподами короткие и в общем похожи на таковые у платеозавров (рис. 14-21). Лобково-седалищная пластина широкая, как у примитивных архозавров. Бедренная кость массивная, значительно длиннее большой берцовой. Предплюсна и стопа очень похожи на известные для платеозавров — с широкими, но плоскими таранной и пяточной костями и двумя мелкими дистальными тарсалиями. Метатарсалии первого — четвертого пальцев длинные и довольно тонкие, пятая метатарсалия гораздо короче. Все пальцы короткие, но сохраняют когти.

Череп неизвестен. По некоторым оценкам было 10 или 11 шейных и 15 туловищных позвонков. В отличие от более поздних завропод позвонки по своей общей форме остаются примитивными, но, как у платеозавров и продвинутых завропод, несут дополнительные сочленовные поверхности — гипосфен и гипантр, расположенные медиальнее загипофизов; вероятно, это увеличивает жесткость позвоночника.

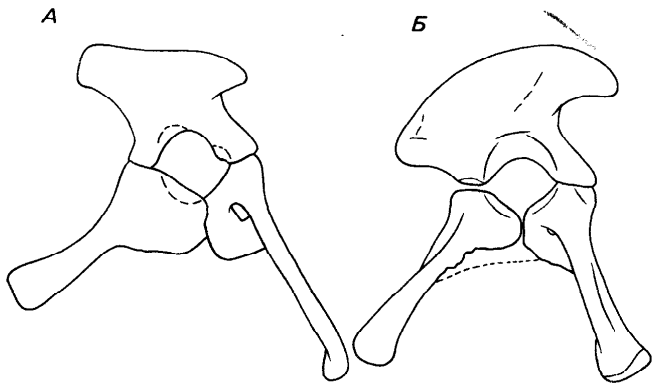


Рис. 14-21. Таз завроподоморф. *А. Plateosaurus* из верхнего триаса (Raath, 1972). *Б. Barapasaurus* из нижней юры (Jain, Kutty, Roychowdhury, Chatterjee, 1977)

Vulcanodon из раннеюрских слоев Зимбабве еще более похож на позднейших завропод (Cooper, 1984). У него известны многие элементы конечностей и их поясов, задняя часть осевого скелета, но, к сожалению, голова и шея не обнаружены. Вероятно, туловище и хвост составляли в длину около 6 м. По большинству признаков скелета он близок (хотя и несколько примитивнее) к типичным завроподам и сходен (хотя и более продвинут) с коренастыми прозавроподами. Таз и задние конечности сочетают в себе признаки прозавропод и завропод. Крестец продвинут по сравнению с прозавроподами в том отношении, что включает четыре слившихся позвонка, однако форма лобковых костей, образующих обращенный вперед «фартук», типична для этой группы. Бедренная кость не S-образная, а прямая, дистальные тарсалии не окостеневали. Вместе с тем крупный размер когтевой фаланги первого пальца стопы напоминает строение прозавропод.

Анатомия передних и задних конечностей указывает на то, что *Vulcanodon* был строго квадрупедальной формой, переходящей от пальцехождения к пальцестопохождению. Купер (Cooper, 1984) особо подчеркивает близкое сходство в примитивных признаках с *Plateosaurus* и меланорозавридом *Euskelosaurus* при наличии продвинутых черт, приближающихся к известным у диплодоцидовых и камаразавридовых завропод.

Cetiosauridae

Barapasaurus из лейаса Индии — современник вулканодона (Jain, Kutty, Roychowdhury, Chatterjee, 1977). Этот род представлен большим количеством расчлененного материала, попыток реконструкции которого пока не предпринималось [1]. Размеры рептилии такие же, как у завропод; она приближается по величине к *Diplodocus*. Отдельные кости в целом сходны с таковыми более поздних завропод, но в некоторых отношениях примитивнее (рис. 14-20 и 14-21). В отличие от *Riojasaurus* и *Vulcanodon* позвонки напоминают известные для продвинутых завропод развитием крупных облегчающих полостей в телах и невральных дугах (рис. 14-22). Шейные позвонки опистоцельные и удлиненные, но большинство туловищных остаются неглубоко амфицельными. Четыре слитых крестцовых позвонка прикреплены к длинной и высокой пластине подвздошной кости типичных для завропод пропорций.

Barapasaurus отнесен к семейству Cetiosauridae, которое встречается на всем протяжении юрского периода. Другой представитель этого семейства был

[1] В музее Индийского статистического института в Калькутте смонтирован скелет барапазавра.— *Прим. ред.*

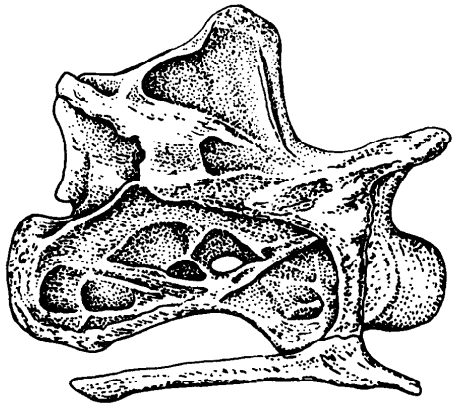


Рис. 14-22. Шейный позвонок верхнеюрского завропода *Diplodocus*, × 1/10. Очень легкая ячеистая структура снижает его вес (Hatcher, 1901)

недавно описан по многочисленным скелетам из средней юры провинции Сычуань в Китае (Dong, Tang, 1984). *Shunosaurus* достигает приблизительно 7 м в длину; у него 13 шейных (которые в полтора раза длиннее туловищных), 12 туловищных и 4 крестцовых позвонка. Череп вооружен шпателевидными зубами; высоко на морде расположены крупные парные ноздри (чем он напоминает верхнеюрский род *Camarasaurus*). В этом семействе передние конечности по длине составляют от двух третей до четырех пятых задних.

Цетиозавриды — малоизвестная и неполно описанная группа, возможно являющаяся базальным стволом, предковым для более специализированных позднеюрских и меловых завропод. У всех позднейших форм позвонки с полостями (продвинутый признак), но число крестцовых позвонков, пропорции шеи, хвоста, конечностей, а также строение черепа и зубная система варьируют.

Diplodocidae

Диплодоциды обнаружены в верхнеюрских слоях по всему миру, но в верхнем мелу это семейство ограничено Восточной Азией. И *Diplodocus*, и *Apatosaurus* (*Brontosaurus*) известны по полным, тщательно описанным скелетам (рис. 14-23). Берман и Макинтош (Berman, McIntosh, 1978) не так давно пересмотрели эту группу. Тело достигает в длину примерно 30 м; череп длиной около 55 см располагается на конце очень длинной шеи. Число шейных позвонков внутри семейства варьирует от 12 до 19; они в два с половиной раза длиннее туловищных. Сросшихся крестцовых позвонков пять, хвост может включать более 80 позвонков, последний из которых длинный и узкий, образующий как бы тонкий хлыст.

На вершине черепа (рис. 14-24) между крупными

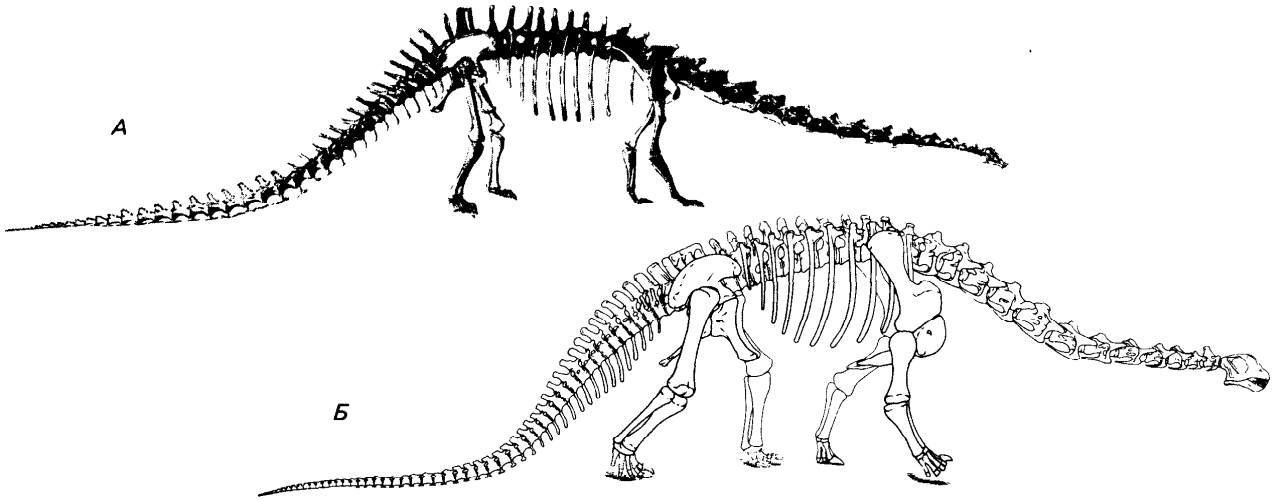


Рис. 14-23. *А*. Скелет верхнеюрского завропода *Diplodocus*, длина 30 м (Hatcher, 1901). *Б*. Скелет *Camarasaurus* из верхней юры (Osborn, Mook, 1921)

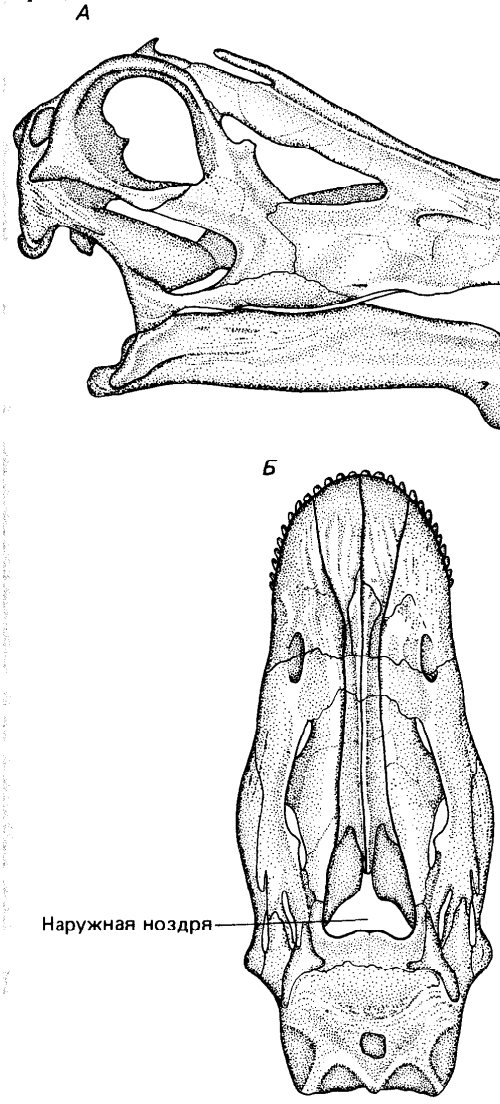


Рис. 14-24. Череп *Diplodocus*: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху; длина 55 см (Ostrom, McIntosh, 1966)

глазницами находится срединная ноздря. Зубы длинные и тонкие, имеются только в передней части рта. По-видимому, они эффективно служили для скусывания частей растений и, если судить по числу замещающих зубов на челюстях, быстро сменялись.

Позвонки, особенно шейные, огромные. Они представляют собой не массивную кость, а сложный каркас, окружающий крупные отверстия. Некоторые авторы считают, что эти пространства могли быть заняты воздушными мешками, связанными с легкими, как у птиц. Шейные и передние туловищные позвонки глубоко опистоцельные. Туловищных позвонков (с высокими остистыми отростками) всего десять.

Грудная клетка высокая и узкая. По сравнению с другими завроподами конечности диплодока относительно тонкие. Передние составляют в длину от двух третей до трех четвертей задних. У диплодока только две карпалии, остальная часть запястья хрящевая. У бронтозавра карпалия единственная. У обоих родов в предплюсне окостеневает только таранная кость. Все тела поддерживают пять метакарпалий и пять метатарсалий кисти и стопы. Фаланги сильно укорочены. Первый палец кисти несет крупный коготь, примерно как у платеозавров. Два или три пальца стопы также оканчиваются когтями (см. рис. 14-18).

Camarasauridae

Камаразавриды представлены родами *Camarasaurus* из верхней юры Северной Америки и *Opistocoelocaudia* из верхнего мела Монголии. У камаразавра шея короткая, позвонков в ней всего около 12, они лишь немного длиннее туловищных. Хвост короткий. Череп высокий, зубы ложковидной формы, расположенные в отличие от диплодоцид на значительном протяжении края челюсти. Ноздри находя-

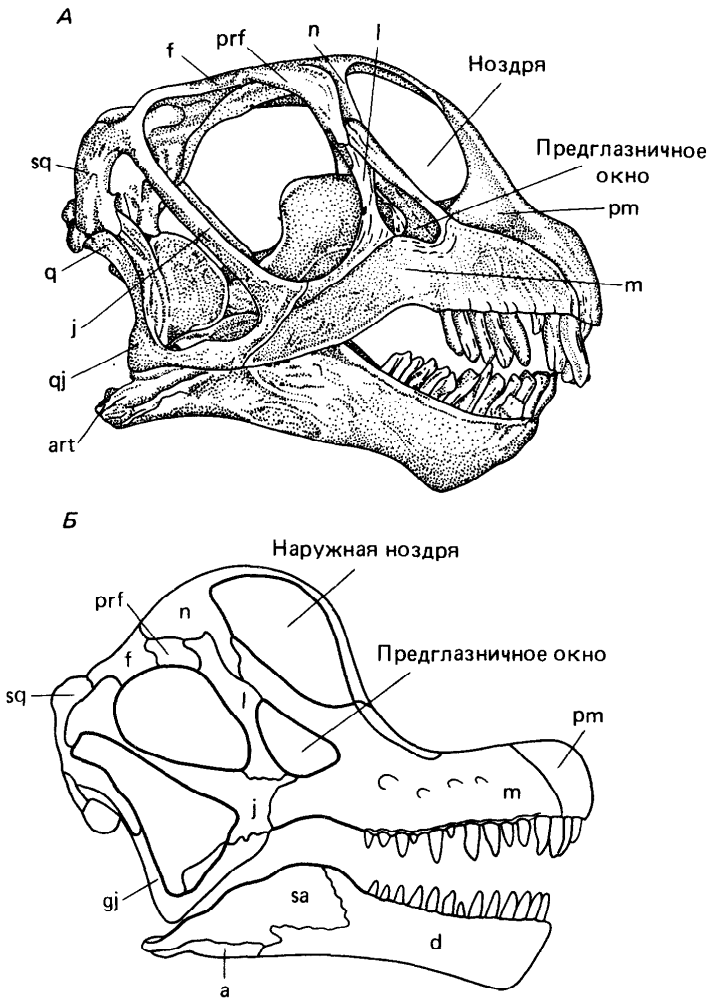


Рис. 14-25. *А*. Череп *Camarasaurus*, × 1/10 (Osborn, Mook, 1921). *Б*. *Brachiosaurus* (Lapparent, Lavocat, 1955). Сокращения см. рис. 8-3

тся высоко, но парные (рис. 14-25,*А*). Передние конечности по длине составляют от двух третей до трех четвертей задних. Тела хвостовых позвонков камаразавра процельные, как и у большинства завропод, но у более позднего азиатского рода они опистоцельные.

У камаразаврид, как и у всех других верхнеюрских завропод, крестец образован пятью позвонками: одним туловищно-крестцовым, тремя собственно крестцовыми и одним крестцово-хвостовым.

Brachiosauridae

Брахиозавриды — одни из крупнейших завропод, их массу оценивают в 80 т. Череп высокий; ноздри расположены на возвышениях впереди глазниц. Шея чрезвычайно длинная, ее позвонки в три раза длиннее туловищных. Длина передних конечностей такая же, как у задних, или больше. Брахиозавры известны со средней юры по нижний мел Северной Америки, Африки (включая Мадагаскар), Европы и, возможно, Австралии, но в Азии не обнаружены.

Euhelopodidae

Эвгелоподиды, напротив, известны только из Восточной Азии — в верхнеюрских — нижнемеловых отложениях (Dong, Zhou, Zhaug, 1983). У них от 17 до 19 шейных позвонков, варьирующих по длине от $1\frac{1}{3}$ до $2\frac{1}{3}$ длины туловищных, которых 14, благодаря чему предкрестцовая часть позвоночника очень длинная. Зубы шпателевидные; строением черепа *Euhelopus* похож на камаразавра.

Titanosauridae

Титанозавриды — преимущественно меловая группа с возможными ранними представителями в верхней юре Восточной Африки. Хотя остатки этих рептилий встречаются и в Северной Америке, и в Европе, все же более обычны они на южных континентах. Наиболее важный диагностический признак — глубоко процельное строение передних хвостовых позвонков, позволяющее хвосту более свободно двигаться из стороны в сторону. Крестцовых позвонков шесть; шея сравнительно короткая. По строению черепа южноамериканский род *Antarctosaurus* очень похож на диплодока (von Huene, 1929).

Ornithischia

Из-за неполноты палеонтологической летописи позднего триаса взаимосвязи между главными группами ящеротазовых динозавров прослеживаются с большим трудом. Ранняя эволюционная история птицетазовых также известна фрагментарно, но эта группа в целом характеризуется целым рядом производных признаков, которые ясно свидетельствуют об общем происхождении ее представителей.

Наиболее важный признак — присутствие на симфизе нижней челюсти уникальной предзубной кости (praedentale). Она не несет зубов, но, возможно, имела роговое покрытие, как «клюв» черепах. У примитивных родов предзубная кость нежестко прикреплена к более задним костям, что, по-видимому, позволяло им слегка поворачиваться относительно продольной оси и тем самым облегчало перемещение пищи во рту.

У зубов всех птицетазовых латерально сжатые коронки с мелкогородчатыми краями. Такое строение связано с питанием растительностью, как и у платеозавров, но в отличие от них и от завропод зубные ряды большинства птицетазовых располагаются медиальнее краев зубной и верхнечелюстной костей, что свидетельствует о наличии мясистых щек, помогающих удерживать пережевываемую пищу во рту. У большинства родов между верхними и нижними зубами наблюдается специфический прикус. Согласно Голтону (Galton, 1973), эти продвинутые признаки аппарата питания могли быть главной причиной успеха птицетазовых на всем протяжении юры и мела.

У крокодилов и некоторых других тетрапод в веках или вдоль дорсального края глазницы находятся костные пластинки. У примитивных птицетазовых к переднему краю глазницы прикреплена узкая надглазничная косточка (supraorbitale). У ящеротазовых эквивалентной кости нет. У нескольких групп птицетазовых, включая игуанодонтид и пахицефалозавров, надглазничных костей две.

Строение таза — признак, чаще всего используемый для различения птицетазовых и ящеротазовых; именно его Сили (Seeley, 1888) положил в основу выделения двух этих отрядов (см. рис. 14-3). У ящеротазовых сохраняется примитивный, «ящеричный» тип таза, но в отличие от ранних архозавров лобковые и седалищные кости разрослись вперед и назад, образовав вместе с подвздошной костью трехлучевую структуру. Особенность птицетазовых в том, что лобковая кость располагается вдоль седалищной и направлена назад (опистопубия). Обычно говорят, что она развернута назад, но, поскольку ископаемых остатков, иллюстрирующих промежуточное состояние, ведущее к строению ранних орнитисхий неизвестно, нельзя с уверенностью говорить, почему и каким путем произошло такое изменение.

Заднее положение лобковой кости у птицетазовых пытались объяснить многие авторы (Romer, 1956; Galton, 1969; Charig, 1972; Walker, 1977; Santa Luca, 1980). Однако их гипотезы не вполне удовлет-

ворительны, потому что очень трудно понять, почему такое смещение произошло у птицетазовых, но отсутствует у облигатно бипедальных ящеротазовых типа *Coelophysis* — формы, многими другими признаками скелета напоминающей птицетазовых. Особенно трудно объяснить смысл этого изменения, если учесть, что многие более поздние птицетазовые, включая мелких бипедальных гипсилофодонтид, заново развивают направленные вперед лобковые отростки, топографически сравнимые с лобковыми костями примитивных ящеротазовых.

Чариг (Charig, 1972) полагает, что изменение конфигурации таза у всех динозавров по сравнению с продвинутыми текодонтами обусловлено увеличением длины шага в результате ставшего вертикальным положения задней конечности. У примитивных архозавров амплитуда ее движений была ограничена направленными вперед лобковыми костями, так как главные протракторы, выносящие конечность вперед, прикреплялись к этой кости. Когда бедро доходило до уровня лобковой кости или выдвигалось дальше, эффективность действия начинающихся на ней мышц должна была постепенно снижаться.

Возможно несколько решений этой проблемы. Если тело приобретает габитуально бипедальное положение, лобковые кости должны отклониться вверх, давая дорогу бедренной кости. Этот вариант осуществился у теропод. У гравипортальных завропод конечности, вероятно, не двигались по широкой дуге, так что примитивное строение таза не создавало трудностей.

Птицетазовые, возможно, разрешили проблему, переместив место отхождения мускулов, выносящих бедро вперед, на другие кости. Подвздошная кость примитивных птицетазовых простирается далеко вперед за вертлужную впадину, обеспечивая поверхность прикрепления протракторов бедра, включая портняжную (m. sartorius), или подвздошно-большеберцовую (m. iliotibialis), и лобково-седалищно-бедренную (m. puboischiofemoralis) мышцы. Как и у современных крокодилов, последний мускул может отходить также от заднего туловищного позвонка.

Если лобковая кость не была функционально необходима для прикрепления этих мышц, не возникало необходимости и в сохранении ей своего примитивного положения. Отбор мог способствовать смене ее ориентации на заднюю; это либо обеспечивало распространение брюшной полости назад и возрастание объема кишечника, что важно для растительноядных животных (но не для хищных теропод), либо смещало назад центр тяжести, облегчая двуногохождение.

У двух главных групп птицетазовых хорошо развит дермальный панцирь, возможно унаследованный от текодонтов. По этому признаку они примитивнее ящеротазовых. Кроме того, в отличие от последних по бокам позвоночного столба в задней части туловищного, а также в крестцовом и хвостовом отделах у них имеются окостеневающие сухожилия.

Нам не известно окаменелостей, связывающих ранних птицетазовых с какой-либо из групп ящеротазовых. Баккер и Голтон (Bakker, Galton, 1974) отмечали черты зубного аппарата, которыми птицетазовые напоминают платеозавров, и общие с ранними целурозаврами признаки в строении их задней конечности и стопы, но ни у одной из известных ящеротазовых форм не сочетаются особенности черепа и посткраниального скелета, предполагаемые у непосредственных предков птицетазовых. Сходство производных признаков задней конечности и предплюсны указывает на наличие у ящеротазовых и птицетазовых общих предков, напоминающих *Lagosuchus*.

Самый ранний известный род птицетазовых — *Pisanosaurus* из верхнего триаса Южной Америки (Bonaparte, 1976). Очень немногие сохранившиеся части скелета говорят о специализации его нижней челюсти и зубной системы в том же направлении, что у гораздо лучше изученных раннеюрских родов.

Fabrosauridae

В нижнеюрских слоях (раньше считавшихся позднетриасовыми) обнаружены остатки нескольких отдельных линий птицетазовых. Хотя они четко различаются по существенным признакам зубной системы, общее строение скелета у них очень сходно. Тип строения фаброзаврид, по всей видимости, близок к предковому для большинства других птицетазовых (рис. 14-26).

Лучше всего изучен род *Fabrosaurus* (*Lesothosaurus*) из Южной Африки (Thulborn, 1972; Galton, 1978; Cow, 1981). Как и у подокезаврида *Coelophysis*, скелет легкий, а конечности чрезвычайно тонкие, причем передние короче задних, что свидетельствует об облигатной бипедальности. Общая длина менее 1 м.

Череп мелкий и короткий; крупную глазницу пересекает узкая надглазничная кость. Предглазничное отверстие, как у большинства птицетазовых, маленькое и частично закрыто верхнечелюстной костью (рис. 14-27). Предчелюстная кость несет непрерывный ряд мелких резцеподобных зубов; на верхнечелюстной и зубной костях зубы краевые. Форма зубов такая же, как у всех птицетазовых. Почти как у платеозавров, коронки сжаты латерально и имеют листовидную форму. При смыкании челюстей верхние зубы чередуются с нижними; их медиальные и латеральные поверхности покрыты эмалью (см. рис. 14-30,*А*).

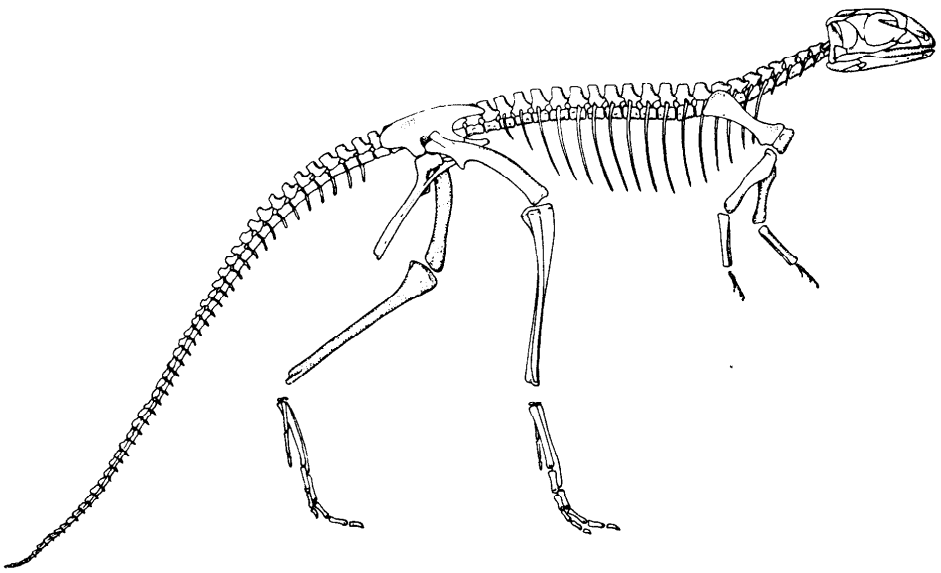


Рис. 14-26. Скелет *Fabrosaurus*, одного из наиболее примитивных птицетазовых из нижней юры Южной Африки; высота 50 см (Thulborn, 1972)

Тела шейных позвонков короткие, поэтому шея короче, чем у ранних тероподовых динозавров. Тела туловищных позвонков остаются мелко амфицельными. Предкрестцовых позвонков приблизительно 22, крестцовых — 5. Вдоль задних туловищных и крестцовых позвонков тянутся многочисленные стержневидные окостеневшие сухожилия, придающие позвоночнику жесткость. Возможно, они возникли у примитивных птицетазовых в связи с габитуальной бипедальностью, но сохранились и у более поздних квадрупедальных форм.

Хвост длинный, тонкий; зигапофизы в его основании почти вертикальные, что, по-видимому, ограничивало его движения в вертикальной плоскости, а это в свою очередь помогало удерживать равновесие на задних конечностях. Большой угол зигапофизов должен был также снижать тенденцию к боковому изгибанию хвоста при сокращении бедренно-хвостовой мускулатуры, служащей главным ретрактором задних конечностей.

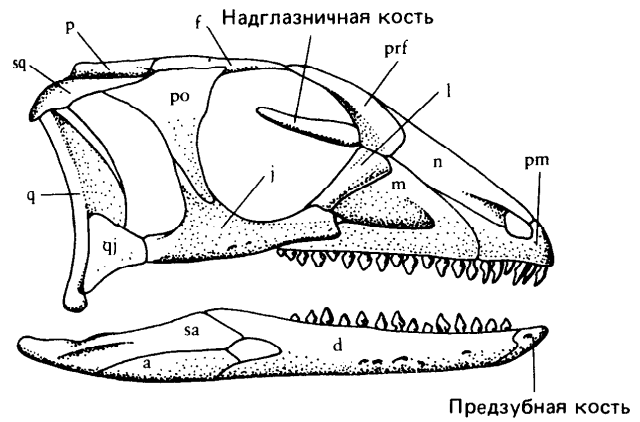


Рис 14-27. Череп *Fabrosaurus*. Сокращения см. рис. 8-3 (Thulborn, 1970)

Лопатка узкая и тонкая, как у мелких теропод. Коракоид у фаброзаврид неизвестен, но у других примитивных птицетазовых это маленькая овальная косточка. У примитивных птицетазовых сохраняется также тонкая ключица, напоминающая таковую у ранних ящеротазовых. Плечевая кость, как у других мелких примитивных динозавров, имеет тонкий диафиз, но крупный дельтопекторальный гребень. Запястье фаброзавра окостеневает слабо; в кисти четыре функциональных пальца, а пятый сильно редуцирован.

Как и у ранних «целурозавров», подвздошная кость длинная, соединенная с пятью парами крестцовых ребер. Седалищная кость, как у мелких теропод, узкая, направленная постеровентрально. Проксимально она несет вентральный вырост, обтураторный (запирательный) отросток, присутствующий также у главной группы более поздних птицетазовых — орнитопод. Непосредственно под седалищной костью расположена очень тонкая лобковая. В отличие от большинства позднейших птицетазовых ее передний отросток короткий (рис. 14-28).

Головка бедренной кости у фаброзавра отогнута внутрь не сильно. Диафиз немного выгнут вперед; на нем находится длинный выступающий четвертый вертел для крепления сильных мышц-ретракторов, отходящих у основания хвоста. Большая берцовая кость значительно длиннее бедренной; на нее приходится основной вес нижней конечности. Малая бер-

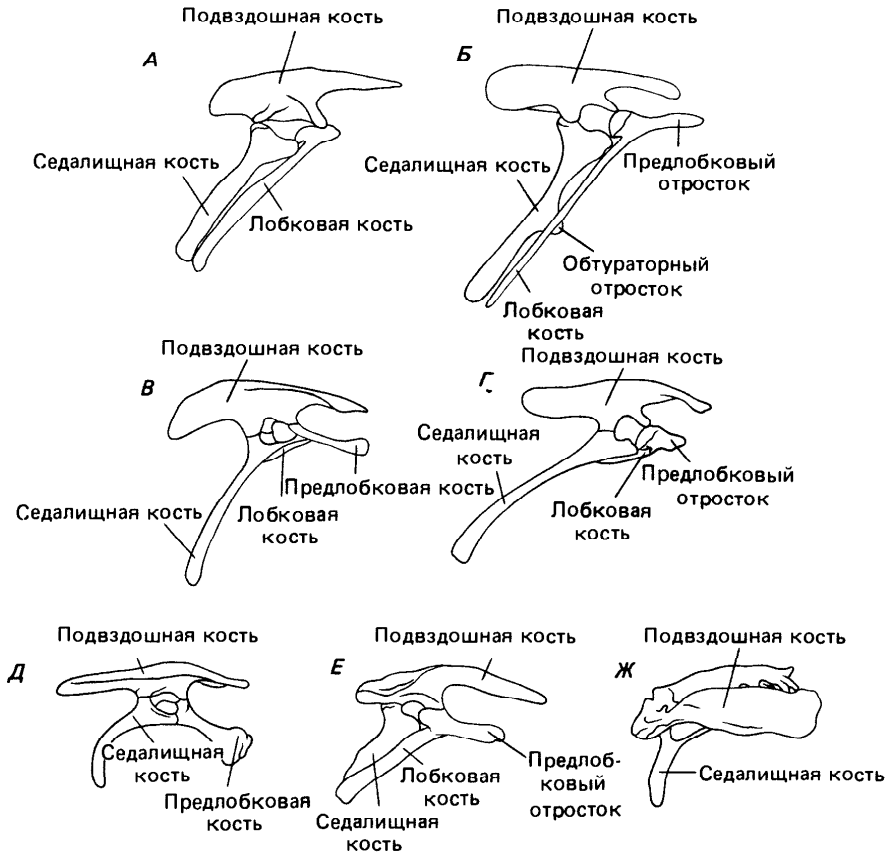


Рис. 14-28. Таз птицетазовых. *А. Scelidosaurus*, примитивное птицетазовое без предлобкового отростка. *Б. Hypsilophodon*, типичный орнитопод с выраженным обтураторным отростком. *В.* Пахицефалозаврид *Homalocephale*. *Г. Protoceratops*. *Д. Triceratops*. *Е. Stegosaurus*. *Ж.* Анкилозавр *Euoplocephalus* (Coombs, 1979)

цовая кость редуцирована до узкого стержня. Как и у других птицетазовых, таранная и пяточная кости так сильно интегрированы с концами большой и малой берцовых костей, что функционально составляют продолжение голени. Дистальные тарсалии самостоятельны, но тесно связаны с головками метатарсалий. Как и у ранних «целурозавров», стопа функционально трехпалая; пятый палец утрачен, а первый редуцирован и слегка развернут назад.

У фаброзавра нет никаких следов дермального панциря. Но у *Scutellosaurus*, вероятно родственной ему формы из Северной Америки, такой защитный покров расположен вдоль спины и на боках (Colbert, 1981).

Хорошо изученные фаброзавриды ограничены нижней юрой, но Голтон (Galton, 1978) описал из слоев на границе между юрой и мелом челюсти и зубы, по-видимому принадлежащие этой же группе; похожие зубы известны также из верхнего триаса и верхнего мела. У более поздних родов они слегка сдвинуты медиально, что свидетельствует о начале развития мясистых щек.

Heterodontosauridae

В ранней юре фаброзаврид сопровождает другая группа примитивных птицетазовых — гетеродонтозавриды. Это семейство, по-видимому, не дало начала каким-либо позднейшим птицетазовым, но оно важно для понимания примитивной анатомии этого отряда, поскольку скелеты гетеродонтозаврид сохранились лучше, чем у фаброзаврид.

Heterodontosaurus известен по двум полным скелетам с юга Африки (Charig, Crompton, 1974; Santa Luca, 1980). Длина тела немногим более 1 м. В строении черепа отличия от фаброзавра выражаются несколькими существенными признаками (рис. 14-29). На верхней и нижней челюстях находятся бросающиеся в глаза клыковидные зубы. Верхние «клыки» отходят от заднего конца предчелюстной кости (а не от передней части верхнечелюстной, как у примитивных амниот и млекопитающих), а нижние — от переднего конца зубной сразу за предзубной и входят в выемку в верхней челюсти, которая является частью диастемы между премаксиллярны-

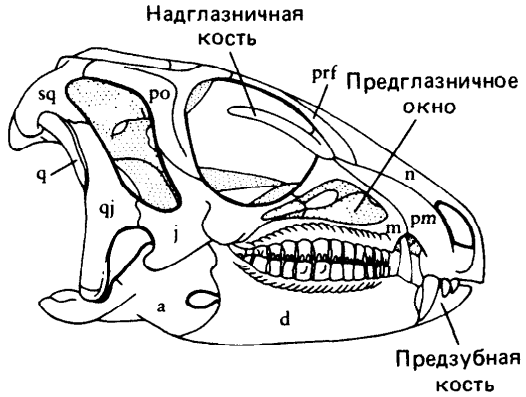


Рис. 14-29. Череп *Heterodontosaurus* из нижней юры Южной Африки. Сокращения см. рис. 8-3 (Charig, Crompton, 1974)

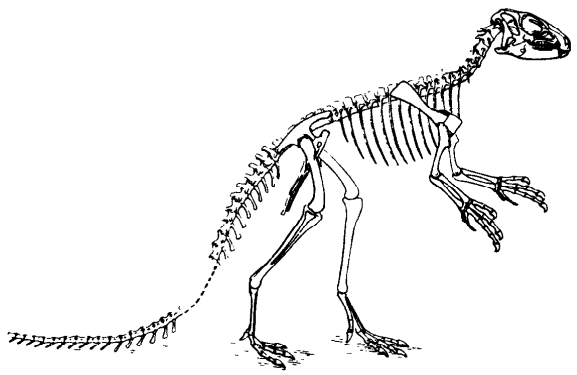


Рис. 14-31. Реконструкция скелета *Heterodontosaurus*, высота 50 см (Santa Luca, 1980)

ми и щечными зубами. Другой очень важный признак — то, что щечные зубы расположены не по краю челюстей, а глубже, так что латеральнее зубного ряда остается пространство. Край кости выступает наружу, образуя гребни на верхнечелюстной и зубной костях соответственно над и под зубным рядом, как бы для поддержки мягкой ткани, которая, видимо, функционировала подобно щеке млекопитающих, помогая удерживать пищу в ротовой полости.

Изнашивание зубов у гетеродонтозавра указывает на специфический тип смыкания долотовидных верхних и нижних зубов: латеральная поверхность нижних стирается о медиальную поверхность максиллярных (рис. 14-30). Эмаль покрывает только латеральную поверхность верхних зубов и медиальную поверхность тех, что расположены на зубной кости, поэтому образует устойчивый режущий край.

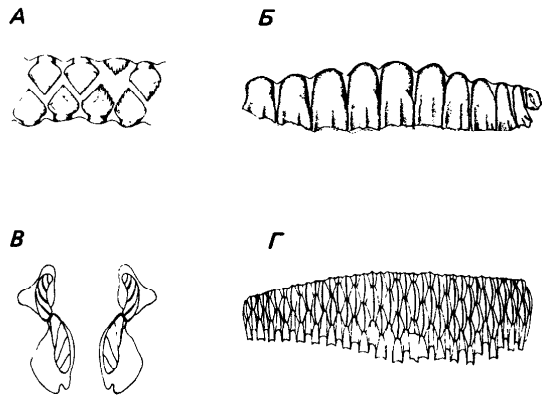


Рис. 14-30. Строение зубов и прикус у птицетазовых динозавров. *А. Fabrosaurus*, верхние и нижние зубы чередуются (Thulborn, 1971. С разрешения Лондонского зоологического общества). *Б. Heterodontosaurus* (Charing, Crompton, 1974). *В*. Схематический поперечный разрез, иллюстрирующий прикус гадрозавров. Такой же его тип и у большинства других орнитопод (Ostrom, 1961). *Г*. Зубная «батарея» гадрозавров с медиальной стороны. Видны многие ряды замещающих зубов (Ostrom, 1961)

Скорость и характер смены зубов по сравнению с более примитивными динозаврами изменены в связи с необходимостью сохранять такой край. У позднетриасового рода *Pisanosaurus* тип снашивания зубов сходный, так что, возможно, он относится к этому же семейству, хотя нижних клыковидных зубов у него нет (передняя часть зубной системы верхней челюсти неизвестна).

Передние конечности гетеродонтозавра значительно длиннее, чем у фаброзавра, и сложены мощнее; не исключается их использование в квадрупедальном положении (рис. 14-31). Строение локтевого сустава с хорошо заметным локтевым отростком свидетельствует о способности кисти к мощному схватыванию. Запястье окостеневало более полно, чем у других птицетазовых, что, возможно, соответствует примитивному для этой группы состоянию (рис. 14-32). Интересно, что имеется мелкая гороховидная кость, которая отсутствует или не окостеневает у большинства других архозавроморф. Четвертый и пятый пальцы намного мельче трех первых.

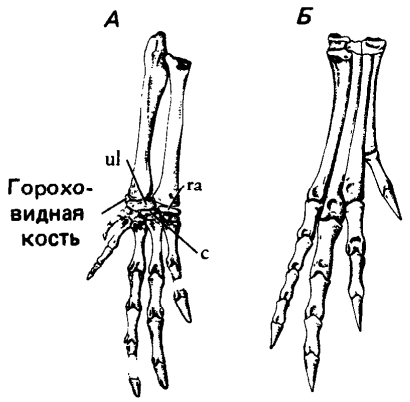


Рис. 14-32. *Heterodontosaurus*: *А* — передняя конечность, *Б* — задняя конечность. Сокращения: c — centrale, ra — radiale, ul — ulnare (Santa Luca, 1980)

Таз похож по строению на известный для фаброзаврид, но запирательный отросток отсутствует. Характер сочленовных поверхностей между бедренной и слившимися большой и малой берцовой костями (tibiofibula) указывает на то, что задняя конечность располагалась не совсем вертикально. Как и у современных птиц, бедренная кость была немного отведена в сторону. Колено заметно согнуто. Таранная и пяточная кости сливаются с концом тибиофибулы так, что становятся почти неразличимы; дистальные тарсалии сливаются с концами метатарсалий, которые в свою очередь срастаются друг с другом проксимально, почти как у птиц. Пятый палец утрачен. Первый короче трех следующих, фаланги несколько расходятся в стороны.

Hypsilophodontidae

Возможно, непосредственно фаброзавриды дали начало позднеюрским и мловым гипсилофодонтидам, от которых в свою очередь произошли игуанодонтиды и гадрозавры (рис. 14-33). Гипсилофодонтиды — консервативная группа, широко распространенная, но нечасто встречающаяся и довольно однообразная. Видимо, это продолжение фаброзавридного типа легко сложенных бегающих бипедальных рептилий средних размеров (рис. 14-34).

Судя по медиальному смещению и упорядоченному смыканию верхних и нижних зубов, гипсилофодонтиды более продвинуты, чем ранние фабро-

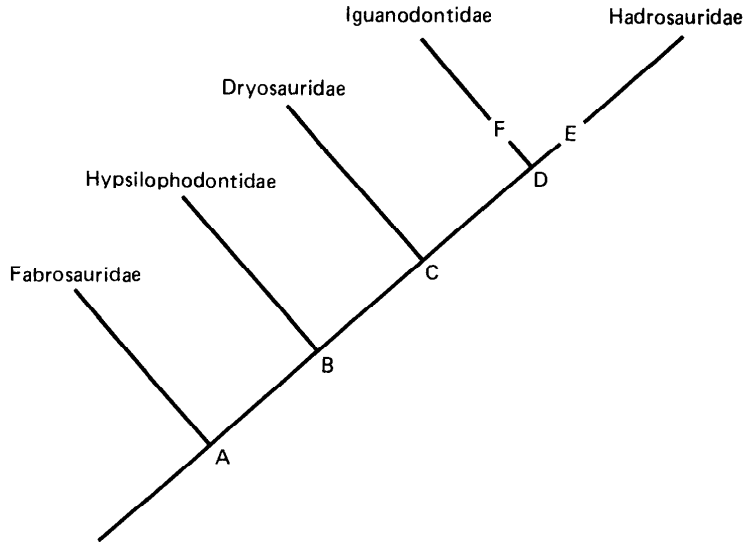


Рис. 14-33. Кладограмма орнитопод.
Узел A — орнитоподы: шиповидный направленный вперед лобковый отросток; обтураторный отросток на седалищной кости; бипедальность; шесть зубов на предчелюстной кости.
Узел B — крючковидный задний край коракоида; ребристый рубец на диафизе бедренной кости; кинетический и плевракинетический череп; зубы верхнечелюстной и зубной костей при смыкании чередуются; верхнечелюстные кости встречаются по средней линии в выемке предчелюстных костей, венечный отросток разрастается дорсально; медиовентральная выемка на предчелюстной кости; срединный гребень на зубах, расположенных на зубной кости.
Узел C — предчелюстная кость контактирует с предлобной и слезной; зубная образует высокий венечный отросток; предглазничное окно редуцировано; зубы, расположенные на верхнечелюстной кости, несут срединный гребень; зубы на предчелюстной кости отсутствуют; задние зубные ячейки на зубной кости расположены медиальнее венечного отростка; квадратная кость вырезана и образует часть квадратного отверстия; седалищная кость изогнута и оканчивается «стопой»; на предзубной кости двулопастной вентральный отросток.
Узел D — пятая метатарсалия утрачена; четвертый вертел бедренной кости низкий и гребенчатый; бедренная кость длиннее большой берцовой; передний отросток лобковой кости высокий и уплощенный с боков; передняя межмыщелковая борозда на бедренной кости; морда удлиненная (вытянутые предчелюстные, верхнечелюстные и носовые кости).
Узел E — зубные «батареи»; palpebrale утрачено или слито; зубы на верхнечелюстной и зубной костях ромбовидной формы; квадратное отверстие утрачено; первый палец кисти утрачен; I и V метатарсалии утрачены; на подвздошной кости имеется антитрохантер.
Узел F — в запястье развита первая метакарпалия; запястье массивное; передняя конечность и плечевой пояс короткие и мощные; диафиз бедренной кости изогнут; широкие асимметричные зубы; высокая постацетабулярная доля подвздошной кости.
Fabrosauridae = *Lesothosaurus(= Fabrosaurus?), Echinodon, Nanosaurus. Scutellosaurus, Alocodon, Trimucrodon* пока считаются incertae sedis.
Hypsilophodontidae = *Hypsilophodon, Zephyrosaurus, Thescelosaurus, Tenontosaurus.*
Dryosauridae = *Dryosaurus(= Dysalatosaurus), Valdosaurus*, а также ? *Parksosaurus* и *Mochlodon.*
Iguanodontidae = *Camptosaurus, Iguanodon, Ouranosaurus, Vectisaurus*, а также (?) *Probactrosaurus* + *Muttaburrasaurus* и *Craspedodon.*
Hadrosauridae = *Bactrosaurus* и все прочие гадрозавриновые и ламбеозавриновые гадрозавры (Milner, Normoan, 1984)

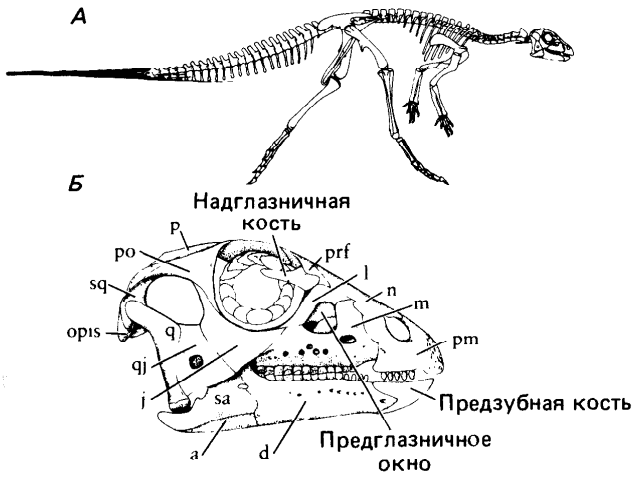


Рис. 14-34. *А*. Скелет *Hypsilophodon*, мелкого птицетазового, возможно представляющего главную линию эволюции орнитопод; длина 3 м. *Б*. Череп *Hypsilophodon*. Сокращения см. рис. 8-3 (Galton, 1974)

завриды. У *Hypsilophodon* зубы сменялись группами по три, что сохраняло функциональную режущую поверхность более эффективно, чем при поочередной смене у примитивных рептилий, хотя результирующий характер снашивания представляется менее регулярным, чем у гетеродонтозавра.

Верхнее височное отверстие у гипсилофодонтид крупнее, чем у фаброзаврид. Слившиеся теменные кости формируют срединный гребень. На нижней челюсти находится высокий венечный отросток. Зубы на предчелюстной кости сохраняются.

Наиболее изучен род *Hypsilophodon* из нижнего мела Англии (Galton, 1974) длиной менее 5 м. В отличие от фаброзаврид передний предлобковый отросток направлен у него вверх к концу подвздошной кости. Примерно посередине длины седалищной кости от нее отходит сильно развитый обтураторный отросток. Конец хвостового скелета окружен окостеневшими сухожилиями.

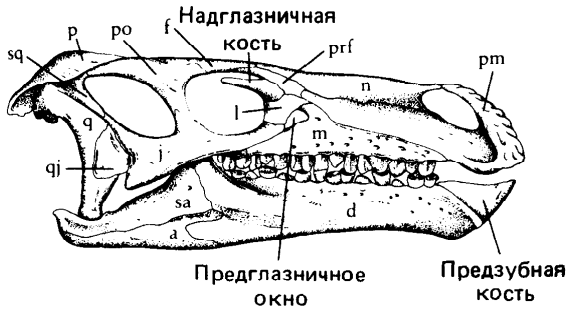


Рис. 14-35. *Camptosaurus*. Череп примитивного верхнеюрского игуанодонтида. Сокращения см. рис. 8-3 (Ostrom, 1961)

Iguanodontidae

Две другие группы орнитопод, характеризующиеся более крупными размерами и гравипортальной осанкой, произошли от животных, напоминающих гипсилофодонтид. Более примитивная из этих двух групп, игуанодонтиды, появляется в средней юре, достигает наибольшего разнообразия в конце нижнего мела и продолжает существовать до конца мезозоя.

Хорошо известен ранний игуанодонтид *Camptosaurus* (рис. 14-35). Тело длиной приблизительно 6 м, т. е. крупнее, чем у большинства гипсилофодонтид. Предглазничная область черепа сильно удлинена, а предглазничное окно заметно уменьшено, премаксиллярные зубы утрачены. Единственный ряд краевых зубов похож на известный у гипсилофодонтид, однако эмаль на снашиваемых поверхностях полностью утрачена.

Шея длинная, тела ее позвонков опистоцельные, как у продвинутых ящеротазовых. Предкрестцовых позвонков от 26 до 28, т. е. на 4—6 больше, чем у примитивных птицетазовых.

Конечности более массивные, большая берцовая кость короче бедренной, метатарсалии короткие и толстые. Кисть оканчивается тупыми когтями, которые, возможно, могли поддерживать тело при неуклюжем квадрупедальном передвижении. У нижнемелового рода *Iguanodon*, одного из первых описанных динозавров, первый палец кисти оканчивается огромным шипом, расположенным под прямым углом к другим пальцам (Norman, 1980).

Роды *Ouranosaurus* (рис. 14-36) и *Probactrosaurus* из верхов нижнего мела вполне подходят на роль предков для семейства Hadrosauridae, представляющего следующий этап эволюции орнитопод.

Hadrosauridae

Гадрозавры, или «уткоклювые динозавры», были обычны и разнообразны в верхнем мелу Северной Америки и Евразии; известен также один вид из Южной Америки. Предкрестцовая часть позвоночника по сравнению с более примитивными орнитоподами удлинена. У гадрозавров число шейных позвонков увеличилось с 12 до 15, туловищных позвонков — 15—19, крестцовых — 8. Тела передних туловищных и шейных позвонков опистоцельные. Хвост сжатый с боков; невральные и гемальные остистые отростки его позвонков сильно удлинены (рис. 14-37).

Скелет конечностей напоминает известный для игуанодонтид, но несколько массивнее, а передние конечности, пальцы которых оканчиваются не когтями, а копытцами, длиннее. Тем не менее мы считаем, что это были габитуально бипедальные формы.

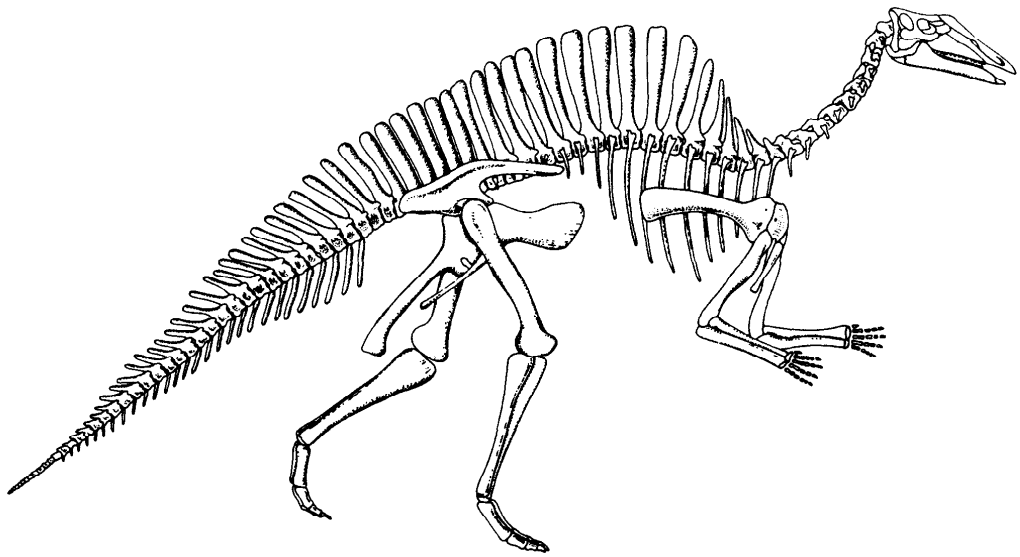


Рис. 14-36. Скелет игуанодонтида *Ouranosaurus* из нижнего мела. Этот род, возможно, представляет тип строения, предковый для гадрозавров (Taquet, 1975)

Гораздо более важные изменения произошли в строении черепа. Вместо одного ряда функциональных зубов в каждой челюстной ветви одновременно работают и несколько рядов замещающих. В челюсти от 45 до 60 зубных ячеек, каждая из которых с несколькими последовательными замещающими зубами, что дает одновременно до 700 зубов. Остром (Ostrom, 1961) считал, что такие зубные «батареи» разрезали пищу одна за другой, причем крыловидная мышца действовала как протрактор челюсти, а задний аддуктор — как ее антагонист-ретрактор (рис. 14-38). Вайсхампель (Weishampel, 1983), напротив, представил данные, что челюсти смыкались в основном вертикально, но жевание включало также поперечные движения зубов, обеспечиваемые поворотами верхнечелюстной кости.

У многих, хотя не у всех родов гадрозавров, структура черепа сильно усложнена гребнями разнообразных размеров и очертаний (рис. 14-39). Хопсон (Hopson, 1975) и Додсон (Dodson, 1975) связывают эти гребни и другие специализированные образования носовой области с распознаванием друг друга представителями разных видов. Вайсхампель (Weishampel, 1981) приводит данные, что полые гребни ламбеозавриновых гадрозавров функционировали как голосовые резонаторы при издавании видоспецифичных призывных звуков.

Образ жизни гадрозавров длительное время вызывал споры. Отпечатки кожи показывают, что кисти передних конечностей несли перепонки, что свойственно водным формам. Сжатие с боков и разрастание в вертикальной плоскости хвоста могли делать его эффективным плавательным органом. Это привело к выводу, что гадрозавры много времени

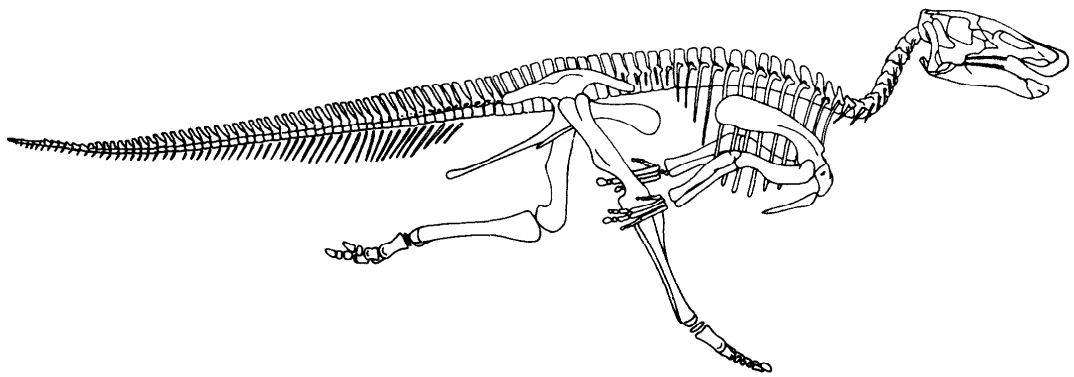


Рис. 14-37. *Anatosaurus*. Этот примитивный гадрозавр без гребня показан в бегущей позе (Galton, 1970a)

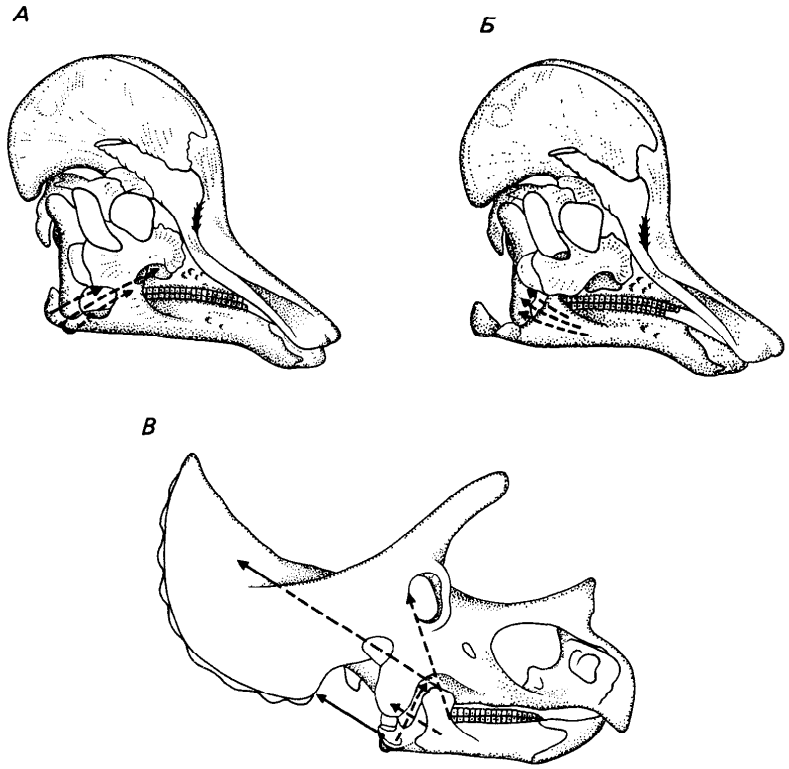


Рис. 14-38. *А, Б.* Прикус гадрозавра *Corythosaurus*. Показано движение нижней челюсти: *А* — вперед; *Б* — назад (Ostrom, 1961). Вайсхампель (Weishampel, 1983) приводит данные о том, что смыкание челюстей у этой группы было преимущественно вертикальным. *В.* Механизм работы челюстей цератопса *Triceratops*. У цератопсов челюсти смыкаются ножницеобразно, без передне-задних движений. Стрелки показывают направление сил главных челюстных мускулов (Ostrom, 1964b)

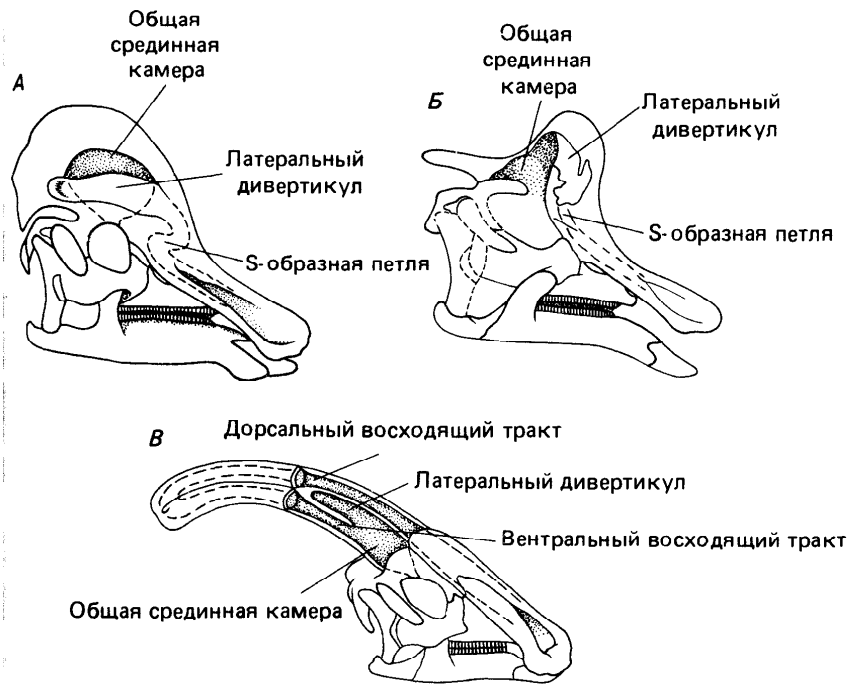


Рис. 14-39. Внутреннее строение гребня ламбеозавринового гадрозавра. Вайсхампель описал его акустические свойства, возможно, обеспечивавшие видовое распознавание: *А* — *Corythosaurus; Б* — *Lambeosaurus; В* — *Parasaurolophus* (Weishampel, 1981)

проводили в воде и питались водной растительностью. С другой стороны, Остром (Ostrom, 1964a) связывает их высокоспециализированную зубную систему с приспособлением к питанию твердой и волокнистой наземной растительностью. Сочленовные поверхности конечностей сильно окостеневали, очевидно, для поддержания тела на суше, а окостеневшие сухожилия, по-видимому, делали хвост слишком жестким, чтобы он мог совершать эффективные гребные движения.

Большинство остатков гадрозавров известно из отложений приморских равнин и берегов рек. Отсутствие находок неполовозрелых особей позволяет предполагать, что для размножения эти рептилии мигрировали выше на сушу. Эта гипотеза получила четкое подтверждение, когда были открыты их «гнездовые участки» у подножия древних Скалистых гор (Horner, 1984). Большой успех гадрозавров, вероятно, объяснялся их способностью жить в разнообразных местообитаниях. Можно связать изменения в их зубном аппарате и последующий успех с распространением в начале верхнего мела покрытосеменных.

В верхнем мелу существовало по меньшей мере 26 родов гадрозавров. Из двух подсемейств до самого конца этого периода известны только лишенные гребня Hadrosaurinae.

Можно включить фаброзаврид, гипсилофодонтид, игуанодонтид и гадрозавров в один подотряд Ornithopoda. Их объединяют уникальный производный признак — наличие обтураторного отростка на седалищной кости (см. рис. 14-28), а также ряд морфологически промежуточных форм. У остальных групп птицетазовых обтураторный отросток отсутствует. Возможно, они эволюционировали самостоятельно, дивергировав от основания этой линии (Sereno, 1986).

Ceratopsia

Наши представления о цератопсах основаны прежде всего на хорошо изученных верхнемеловых родах из Северной Америки, среди которых типичен *Triceratops*. Это призсмистые, квадрупедальные растительноядные животные. Задняя часть черепа расширена в огромный «воротник», закрывающий шею. Эти формы различаются числом и размещением «рогов» на носовой области и над глазами. Конец морды образует сжатый с боков «клюв», нависающий над нижней челюстью и оканчивающийся непарной ростральной костью, сравнимой с предзубной в нижней челюсти. Наиболее продвинутые цератопсы, семейство Ceratopsidae, обнаружены только на западе Северной Америки.

Цератопсы с несколько менее специализированным строением черепа, относящиеся к семейству Protoceratopsidae, известны из верхнего мела как Северной Америки, так и Восточной Азии (рис. 14-40). Нижнемеловой азиатский род *Psittacosaurus* (рис. 14-41) был, по всей вероятности, не квадрупедальным, а бипедальным и, возможно, служит связующим звеном этой группы с основанием ствола птицетазовых. И у пситтакозавров, и у протоцератопсид большая берцовая кость гораздо длиннее бедренной, что предполагает бегающую локомоцию. Черепа пситтакозавров и более поздних цератопсов сходны в связи с наличием клювоподобной носовой области, включающей ростральную кость; у одного представителя этого рода есть носовой рог, но каких-либо указаний на костный воротник, характерный для верхнемеловых семейств, нет. Этот род не мог быть непосредственным предком более поздних групп, так как он более продвинут в связи с закрытием предглазничного окна, присутствующего у протоцератопсид, и редукцией четвертого и пятого пальцев кисти. По-видимому, эти три группы представляют собой различные ответвления от более раннего ствола цератопсов.

Древнейший предполагаемый цератопс представлен единственным образцом рода *Stenopelix* из основания мела Германии (Sues, Galton, 1982). Конкретные его связи с более поздними цератопсами установить трудно, поскольку череп неизвестен, но строение таза и задних конечностей позволяет говорить о принадлежности к этому подотряду. Несмотря на свое раннее появление, стенопеликс отличается от пситтакозаврид тем, что его бедренная кость длиннее большой берцовой. Таз очень похож на известный для других форм подотряда наличием коротких предлобкового (praepubis) и заднелобкового отростков и отсутствием обтураторного. Как и у других цератопсов, стопа сохраняет примитивное строение. Метатарсалии тонкие, но удлинены несильно, фаланговая формула 2:3:4:5:0.

Таз этих птицетазовых лишен важнейшего, объединяющего орнитопод признака — обтураторного отростка седалищной кости; но его отсутствия можно было бы ожидать у форм с короткой задней частью лобковой кости. Короткий препубис и сохранение у примитивных цератопсов премаксиллярных зубов наводят на мысль об их ранней дивергенции от группы птицетазовых. В юрском периоде их вероятных предков неизвестно; в Южном полушарии остатков этого подотряда не найдено.

Успех цератопсов в верхнем мелу, возможно, связан с высокоспециализированным механизмом питания (Ostrom, 1966). Об этом говорят их зубной аппарат, форма нижней челюсти и длинный воротник, образованный чешуйчатыми и теменными костями. В каждой ветви челюсти единственный функ-

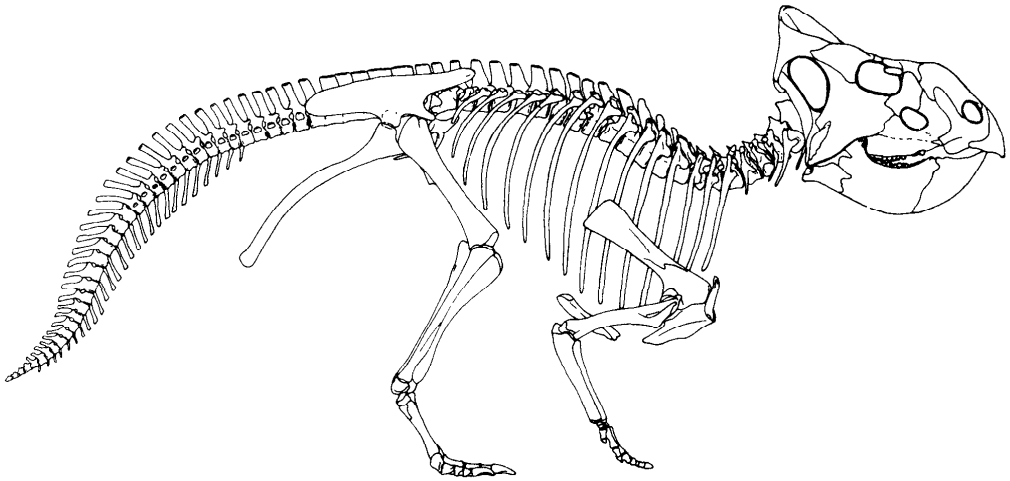


Рис. 14-40. Североамериканский верхнемеловой цератопс *Leptoceratops* (Russell, 1970b)

циональный зубной ряд. Отдельные зубы напоминают известные для гадрозавров листовидной формой коронок и эмалью только на медиальной поверхности нижних зубов и лишь на латеральной — у верхних.

Хотя в каждый данный момент времени функционировал всего один зубной ряд, зубы, по-видимому, сменялись очень быстро, так что находящиеся на краю челюсти всегда были острыми. Прикус и смыкание челюстей ножницеобразные. Рычажное воздействие на нижнюю челюсть усиливалось высоким венечным отростком. Значительную часть усилия при смыкании челюстей создавал задний аддуктор мандибулы, распространявшийся постеродорсально позади челюсти через верхнее височное окно наружу на дорсальную поверхность чешуйчато-теменного воротника (см. рис. 14-38,*B*).

Хотя первоочередной функцией последнего, по-видимому, было прикрепление мускулов, Роу, Коулберт и Нейшнс (Rowe, Colbert, Nations, 1983) отмечают, что у некоторых родов его край заходил гораздо дальше области этого прикрепления. У *Triceratops* с черепом, представлявшим собой почти непрерывную костную оболочку, он мог служить защитой от нападения. У других родов, например *Pentaceratops*, в черепе находятся крупные отверстия, делающие животное уязвимым для повреждений со стороны как хищников, так и сородичей. Возможно, в этом случае крупный воротник представлял собой видовой отличительный признак и был важным фактором полового отбора, играющего существенную



Рис. 14-41. *Psittacosaurus*, бипедальный цератопс из нижнего мела Монголии (перерисовано из Osborn, 1924)

роль у многих крупных растительноядных млекопитающих (Farlow, Dodson, 1975).

Pachycephalosauria

Долгое время считалось, что все продвинутые группы птицетазовых произошли от примитивных орнитопод. Однако таксоны, рассматриваемые ниже, по-видимому, развивались от еще более примитивных стадий, соответствующих самому началу эволюции птицетазовых, поскольку не имеют с орнитоподами никаких общих производных признаков, кроме свойственных всем птицетазовым.

У всех них сохраняется простая зубная система из одного ряда зубов с листовидными коронками, покрытыми с обеих сторон эмалью. Предзубные кости малы, а верхние зубы у примитивных представителей каждой из групп развиты и на предчелюстных костях. Все более продвинуты по сравнению с ранними фаброзавридами в связи с развитием мясистых щек, но обтураторный отросток, характерный как для фаброзаврид, так и для других орнитопод, отсутствует.

Пахицефалозавриды — относительно мелкие бипедальные формы, известные преимущественно из верхнего мела Азии и Северной Америки с одним родом с Мадагаскара (Sues, 1980; Sues, Galton, 1987). По строению посткраниального скелета они напоминают примитивных орнитопод, за исключением присутствия очень коротких задних отростков на лобковой кости и длинного препубиса.

Вертлужная впадина образована только подвздошной и седалищной костями.

Наиболее своеобразный признак пахицефалозаврид — куполообразный череп (рис. 14-42). Его очень высокая передняя часть — следствие не крупного мозга, а чрезмерного утолщения лобнотеменной области. Шишковатый затылочный воротник развит в различной степени и может включать короткие шипы.

Голтон (Galton, 1970b) полагает, что череп использовался как таран при внутривидовых схватках, как рога у баранов и козлов. Характер его утолщения, вероятно, обеспечивал наиболее эффективную защиту от ударов по крыше черепа, а значит, животные бежали навстречу друг другу, удерживая туловище в горизонтальном положении. Внутреннее строение черепа укрепляется добавочными окостенениями вокруг мозга и зарастанием межглазничной области. У продвинутых родов верхние височные отверстия также закрыты.

У азиатских форм *Goyocephale* и *Homalocephale* в основном такой же тип строения скелета, как у других пахицефалозавров, но лобнотеменной купол не выражен. Эта часть черепа у них утолщена и скульптирована выступами или углублениями, что свидетельствует о применении ими способов борьбы, похожих на используемые морской игуаной *Amblyrhynchus*.

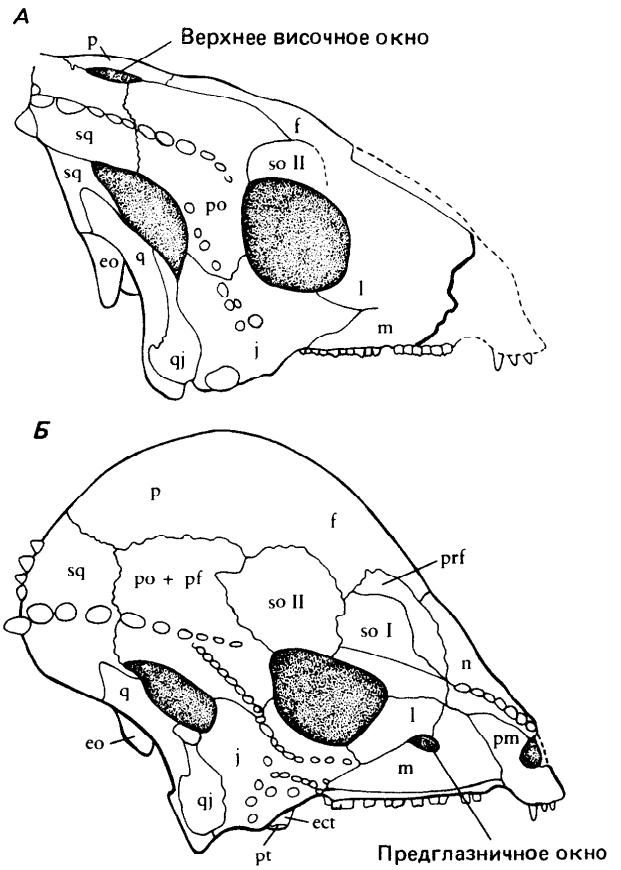


Рис. 14-42. Пахицефалозавриды *Homalocephale* и *Prenocephale* из верхнего мела Монголии с плоским (*А*) и куполообразным (*Б*) черепами. Сокращения см. рис. 8-3, а также: soI и soII — надглазничные кости (Maryanska, Osmolska, 1974)

Древнейший среди известных пахицефалозавров — род *Yaverlandia* из нижнего мела Англии, представленный заметно утолщенной крышей черепа. Марыаньска и Осмольска (Maryanska, Osmolska, 1974) описали несколько родов из верхнего мела Монголии. Они считают, что пахицефалозавров следует считать отдельным подотрядом птицетазовых в связи с особой анатомией скелета и отсутствием признаков, связывающих их с какой-либо из других продвинутых групп этого отряда.

Панцирные птицетазовые

Все обсуждавшиеся выше группы птицетазовых утратили панцирь, присутствовавший у их текодонтных предков. У других птицетазовых дермальный

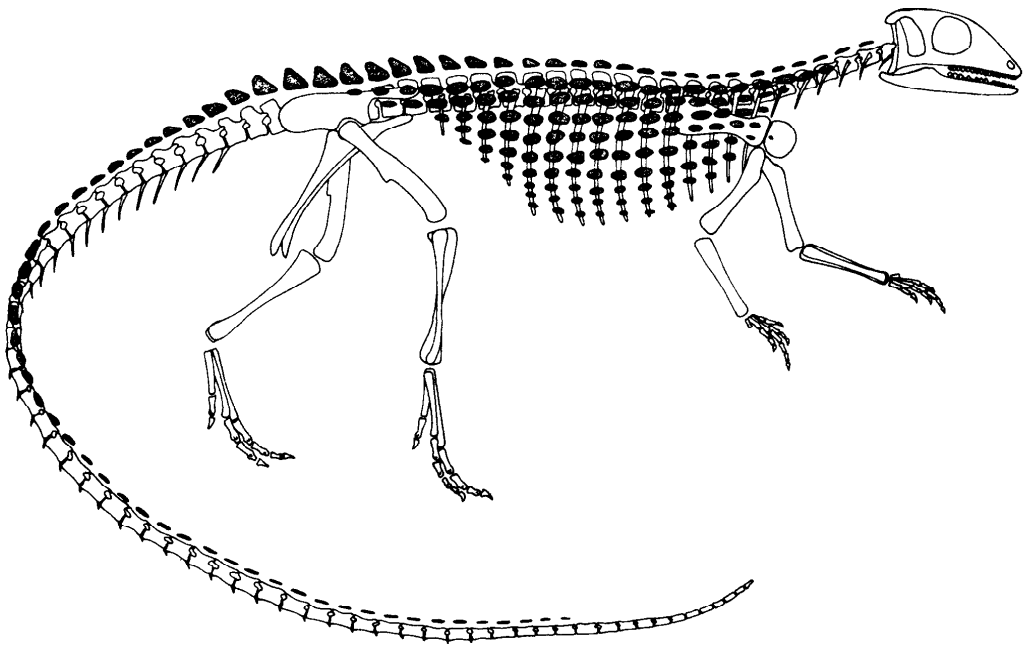


Рис. 14-43. Нижнеюрское панцирное птицетазовое *Scutellosaurus* (Colbert, 1981)

панцирь сохранился или возник заново (рис. 14-43). Обширный защитный покров имеется у *Scutellosaurus* из нижней юры Северной Америки, который по остальным признакам напоминает ранних орнитопод, и у *Scelidosaurus* из Европы. Наиболее известные панцирные группы, стегозавры и анкилозавры, обнаружены в среднеюрских — меловых отложениях. Обе они типично квадрупедальные, хотя их задние конечности остаются намного длиннее передних. Пальцы стопы оканчиваются копытами, а не когтями; осанка гравипортальная.

Stegosauria

Стегозавры известны со средней юры по верхний мел. Наиболее изученный род — *Stegosaurus* из верхней юры Северной Америки с двойным рядом вертикально ориентированных дермальных костных пластин, расположенных над позвоночным столбом (рис. 14-44). Фарлоу, Томпсон и Рознер (Farlow, Thompson, Rosner, 1976) считают, что такая ориентация и чередующееся расположение этих крупных пластин делают их чрезвычайно удобными для рассеивания тепла. У конца хвоста находятся также две пары костных шипов. Череп длинный и низкий. *Kentrosaurus* — хорошо изученный род с близкой морфологией из верхней юры Восточной Африки (Galton, 1982b). *Huayangosaurus*, полный скелет которого найден в среднеюрских отложениях Китая, возможно, близок к предкам стегозавров [1]. Эта группа представлена также в средней юре Европы (Galton, Brun, Rioult, 1980).

Немногочисленные разрозненные остатки стегозавров известны из нижнего мела; возможно, к ним следует отнести и фрагменты из верхнего мела Индии (Galton, 1981).

Ankylosauria

Анкилозавры имели наиболее эффективный защитный покров среди всех динозавров (рис. 14-45). Все их туловище было одето непрерывной мозаикой мелких, плоских, скрепленных друг с другом швами костных пластинок. В области шеи панцирь образован полукольцами. Низкий, массивный череп покрыт остеодермами, отдаленно напоминающими таковые у сцинкообразных ящериц (рис. 14-46). Эти пластинки прочно прикреплялись к лежащим ниже дермальным костям крыши черепа и принимали участие в закрывании верхнего височного отверстия. Нижнее височное отверстие у некоторых родов с пластинками, заходящими со щеки и крыши черепа

[1] Интересно отметить, что среди юрских стегозавров Китая (Сычуань) у наиболее древних форм относительно длиннее передние конечности, что не согласуется с обычным предположением о происхождении стегозавров от в известной мере бипедальных форм.— *Прим. ред.*

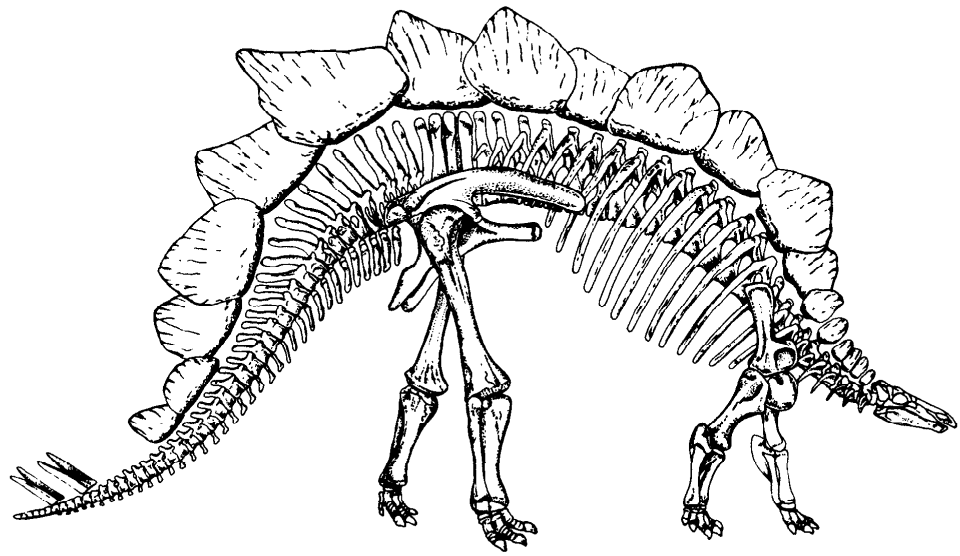


Рис. 14-44. Верхнеюрский панцирный динозавр *Stegosaurus* (перерисовано из Gilmore, 1914)

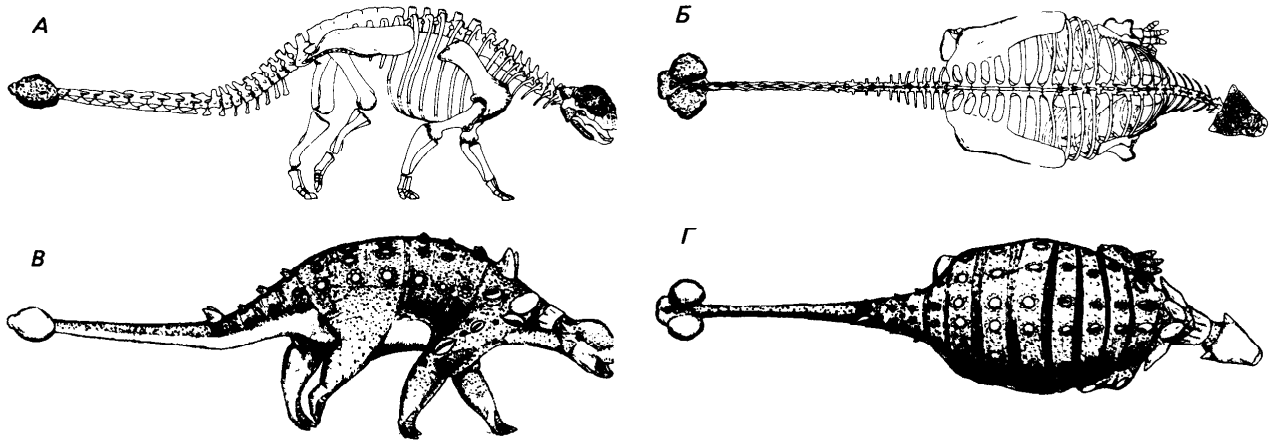


Рис. 14-45. Скелет и панцирь анкилозавра *Euoplocephalus*. Скелет: *А* — вид сбоку; *Б* — вид сверху. Реконструкция: *В* — вид сбоку; *Г* — вид сверху, показывающий строение панциря (Carpenter, 1982)

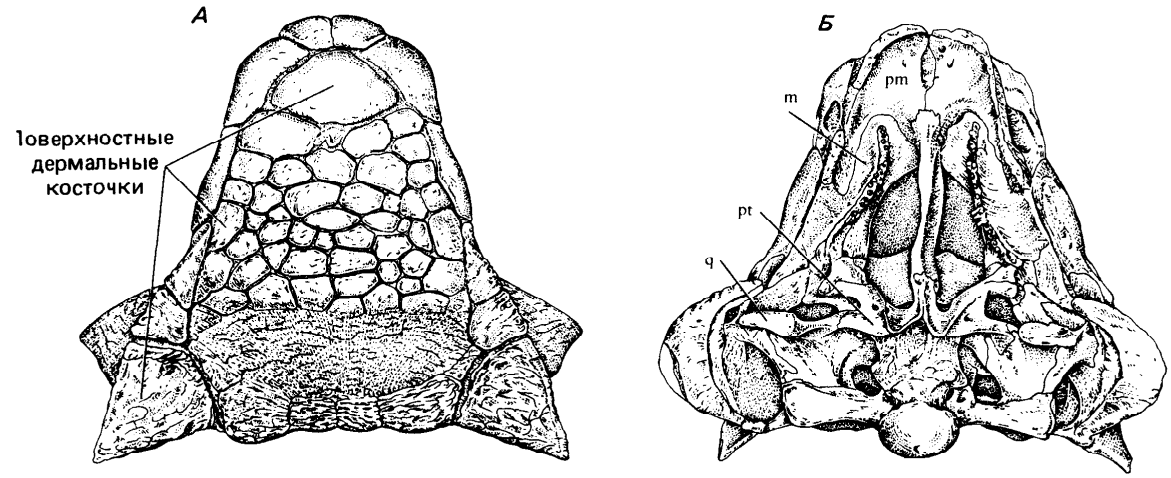


Рис. 14-46. Череп *Ankylosaurus*: *А* — вид сверху; *Б* — вид со стороны неба. Сокращения см. рис. 8-3 (Coombs, 1978)

на переднюю часть шеи, было ими также закрыто.

Кумбз (Coombs, 1978) в своей недавней ревизии подотряда Ankylosauria разделил его на два семейства. Ankylosauridae отличаются преобразованием конца хвоста в массивную костную булаву, в которой добавочные костные пластинки соединены с хвостовыми позвонками. У видов семейства Nodosauridae такого расширения на хвосте нет, но мозговая коробка прочно срастается с небным комплексом. Некоторые нодозавры несут по бокам тела длинные костные шипы, напоминающие хвостовые шипы стегозавров.

Для обоих семейств свойственны тяжелые короткие конечности и облигатная квадрупедальность. Особенность подвздошной кости в том, что она широко нависает над бедренной и сильно разрослась вперед, поддерживая панцирь, окружая задние ребра и расширяя брюшную область. Предлобкового отростка нет. Лобковая кость мала и фактически не формирует непроботенную вертлужную впадину. В крестце по меньшей мере восемь позвонков. У продвинутых анкилозавров головка бедренной кости терминальная, а не отогнутая медиально.

Достоверно известные анкилозавры ограничены мелом Северной Америки, Европы, Азии и, возможно, Австралии. Голтон (Galton, 1980a,b) относит к их возможным предкам несколько фрагментарных образцов из средней — верхней юры Европы. *Sarcolestes* из средней юры Англии представлен почти полной нижней челюстью, к наружной поверхности которой приросли дермальные пластинки, являющиеся диагностическим признаком анкилозавров. Зубы продолжаются до ее дистального конца, не заходя лишь на очень мелкую предзубную кость. Род *Cryptodraco* из верхней юры описан по бедренной кости, похожей на известную для североамериканского нодозаврида *Hoplitosaurus*, а *Dracopelta* из верхней юры Португалии — по туловищу, покрытому анкилозавроподобным панцирем. Каких-либо форм, связывающих анкилозавров с другими птицетазовыми, неизвестно.

Удивительно, что анкилозавры не обнаружены в очень богатых ископаемыми верхнеюрских отложениях Северной Америки, Восточной Африки и Китая. Голтон считает, что они развивались в Европе и достигли других континентов только в мелу. Анкилозавры широко распространены в верхнемеловых отложениях Северной Америки и Азии, но представлены лишь одним родом в самых поздних мезозойских слоях.

Segnosauria

В 1980 г. Барсболдом и Пэрлэ на основе новейших находок из верхнего мела Монголии выделен

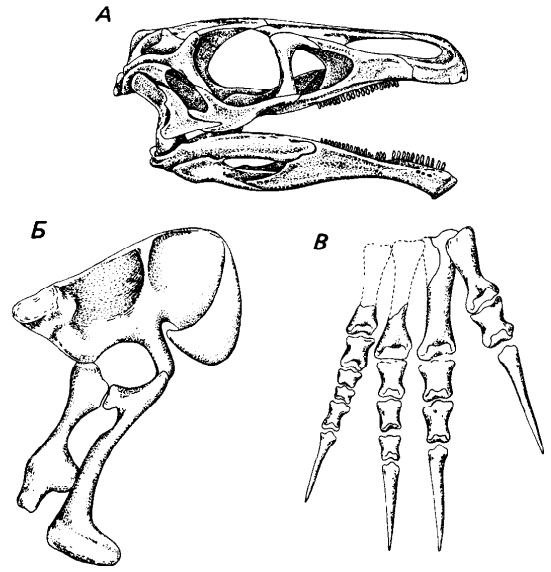


Рис. 14-47. Представители сегнозавров. *А*. Череп *Erlikosaurus* (Paul, 1984). *Б*. Тазовый пояс *Segnosaurus* (Barsbold, 1983). *В*. Вид сверху правой стопы *Erlikosaurus* (Barsbold, Perle, 1980)

новый инфраотряд динозавров (Barsbold, Perle, 1980). Сегнозавры представлены двумя родами *Segnosaurus* и *Erlikosaurus* (рис. 14-47), многие части скелетов которых известны. От всех других динозавров они отличаются комплексом специализированных черт таза и черепа. Лобковая кость, как у птицетазовых, повернута назад и проходит параллельно седалищной, на которой находится орнитоподоподобный обтураторный отросток. Однако подвздошная кость очень короткая и придает дорсальной части таза вид, характерный для примитивных теропод. Череп напоминает свойственный птицетазовым сдвигом внутрь зубных рядов верхнечелюстной и зубной костей. Как и у этого отряда, на предчелюстных костях зубов нет. У сегнозавров нет предзубной кости, отличающей птицетазовых, но передний край зубной у них без зубов. Барсболд и Пэрлэ полагают, что концы верхней и нижней челюстей были покрыты роговым клювом.

Эти авторы относят сегнозавров к тероподовым динозаврам, но у известных родов нет производных признаков, которые оправдывали бы такой вывод. Пол (Paul, 1984) считает, что сегнозавры принадлежат к непредставленной другими группами линии, дивергировавшей в начале радиации динозавров вблизи точки обособления прозавропод и птицетазовых. За исключением специализированного строения зубной системы и таза, большинство признаков этой группы отражает примитивный уровень эволюции, который ближе к верхнетриасовым, чем к верхнемеловым динозаврам. Стопа с четырьмя полностью развитыми пальцами и несросшимися метатарса-

лиями напоминает известную для платеозавров и гораздо примитивнее, чем даже у самых ранних теропод. Пол отмечает, что характерное для сегнозавров сочетание признаков прозавропод и птицетазовых подтверждает предположение об общем происхождении двух давно выделенных отрядов динозавров от предка с уровнем развития выше текодонтного. Большое число производных признаков, общих для прозавропод, сегнозавров и птицетазовых говорит о возможной принадлежности всех растительноядных динозавров к одной монофилетической группе.

Заключение

Динозавры были доминирующими наземными позвоночными с позднего триаса до конца мезозоя. Они характеризуются вертикальным положением задних конечностей и движением их в парасагиттальной плоскости. Ранние динозавры отличались от текодонтов прободенностью вертлужной впадины, поворотом внутрь головки бедренной кости и формированием мезотарсального сустава между проксимальными и дистальными тарсалиями. Пяточная кость утрачивает задний бугор, метатарсалии удлинены. Структура и функция задних конечностей очень сходны с таковыми у современных птиц. Многие ранние динозавры были бипедальными, но пока нельзя считать это общим исходным признаком всех их эволюционных линий.

Динозавров подразделяют на две крупные группы — ящеротазовые и птицетазовые, которые, вероятно, имеют общего предка, близкого к уровню лагозухидовых текодонтов. Среди ящеротазовых различают хищных теропод и растительноядных завроподоморф.

Самый древний из известных динозавров — *Staurikosaurus* из самого конца среднего триаса Бразилии. Возможно, он родствен крупным тероподам юры и мела.

К юрским и меловым тероподам относятся крупнейшие из когда-либо существовавших наземные хищники. Традиционное их разделение на более мелких целурозавров и более крупных карнозавров уже неоправдано, однако альтернативная классификация еще не разработана.

К подокезавридам относятся разнообразные хищники мелких и средних размеров из верхнего триаса и нижней юры. Целуриды и компсогнатиды представляют центральную эволюционную линию мелких теропод, обычных в верхней юре. Орнитомимиды, или страусоподобные динозавры, были широко распространены в мелу. У них крупная луковицеобразная, как у птиц, мозговая коробка и нет зубов. К дромеозаврам относится один из наиболее своеобразных хищных динозавров *Deinonychus* с чрезвычайно крупным когтем на каждой стопе. Дромеозавры и завронитоидиды — меловые хищники средних размеров с самым большим среди всех динозавров отношением размеров мозга к весу тела. Крупные тероподы на протяжении юры и мела представлены мегалозаврами. Еще более крупные тираннозавриды известны только из верхнего мела.

Прозавроподы — одни из самых примитивных динозавров. Эти растительноядные рептилии были обычны и широко распространены в позднем триасе и ранней юре. Возможно, их примитивные представители стали предками завропод, самых крупных из всех динозавров, достигавших массы 80 т. Шесть семейств завропод обычны в юре и мелу.

Птицетазовые образуют четко очерченную монофилетическую группу, характеризующуюся предзубной костью и направленной назад лобковой. Все формы — растительноядные с зубами (кроме самых ранних родов), сдвинутыми внутрь от края челюстей, что свидетельствует о наличии мясистых щек.

Самый древний птицетазовый род — *Pisanosaurus* из верхнего траса Южной Америки. Фаброзавриды и гетеродонтозавриды появляются в ранней юре; и те и другие — мелкие, облигатно бипедальные формы. Фаброзавриды, гипсилофодонтиды, игуанодонтиды и гадрозавры образуют монофилетический подотряд Ornithopoda, выделяемый по наличию обтураторного отростка на седалищной кости. У многих гадрозавров носовые проходы сильно усложнены развитием возвышающихся над черепом гребней. Возможно, они служили опознавательными признаками вида и были важны при половом отборе.

Пахицефалозавриды, цератопсы и панцирные динозавры дивергировали независимо от основания ствола птицетазовых. Пахицефалозавры — бипедальные формы с утолщенной лобнотеменной областью мозговой коробки, возможно использовавшейся во время внутривидовых схваток.

Цератопсы представлены тремя меловыми семействами — бипедальными пситтакозавридами и рогатыми квадрупедальными протоцератопсидами и цератопсидами. Стегозавры и анкилозавры относятся к панцирным динозаврам. Первые несли двойной ряд чередующихся дермальных костных пластин, расположенных вертикально вдоль спины, а также шипы на хвосте. Эта группа известна преимущественно из юры. У анкилозавров, живших в основном в меловом периоде, почти непрерывный панцирь покрывает все туловище, а в одном семействе на конце хвоста находится костная булава.

Недавно описанные сегнозавры из верхнего мела Азии представляют собой отдельную эволюционную линию, сочетающую признаки примитивных верхнетриасовых динозавров с особенностями зубной системы и таза птицетазовых.

Литература

Барсболд Р. (1976). Новые данные о терезинозавре (Therezinosauiridae, Theropoda). В кн. Н. Н. Крамаренко и др., Совместная советско-монгольская палеонтологическая экспедиция. Труды, № 3, стр. 76-92.

Курзанов С. М. (1976). Новый позднемеловой карнозавр из Ногон-Цава, Монголия. В кн. Н. Н. Крамаренко (ред.). Палеонтология и биостратиграфия Монголии. Совместная советско-монгольская палеонтологическая экспедиция. Труды, № 3, стр. 93-104.

Bakker R. T., Galton P. M. (1974). Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. Nature, **248**, 168—172.

Barsbold R. (1983). Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. Joint Soviet—Mongolian Expeditions, Transactions, **19**, 1—116.

Barsbold R., Perle A. (1980). Segnosauria, a new infraorder of carnivorous dinosaurs. Acta Palaeontologica Polonica, **25** (2), 187—195.

Berman D. S., McIntosh J. S. (1978). Skull and relationships of the Upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia). Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., **8**, 1—35.

Bock W. J. (1964). Kinetics of the avian skull. J. Morphol., **114**, 1—42.

Bonaparte J. F. (1971). Los tetrapodos del sector superior de la formaction Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triasico Superior). Opera Lilloana, **22**, 1—83.

Bonaparte J. F. (1976). *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. J. Paleont., **50** (5), 808—820.

Bonaparte J. F. (1978). El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapodos. Opera Lilloana, **26**, 1—596.

Bonaparte J. F. (1982). Faunal replacement in the Triassic of South America. J. Vert. Paleont., **2** (3), 362—371.

Bonaparte J. F. (1986). History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. IV Con. Argent. Paleont. Y Bioestat. Mendoza, Argentina, Vol. 2, pp. 63—95.

Bonaparte J. F. (1986). Les dinosaures (Carnosaures, allosaurides, sauropodes, cetiosaurides) due Jurassique moyen de cerro condor (Chubut, Argentine). Annales de Paleontologie, **72**, 325—386.

Brinkman D. B., Sues H.-D. (1987). A staurikosaurid dinosaur from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. Paleontology, **30**, 493—503.

Carpenter K. (1982). Skeletal and dermal armor reconstruction of *Euoplocephalus tutus* (Ornithischia: Ankylosauridae) from the Late Cretaceous Oldman Formation of Alberta. Can J. Earth Sci., **19** (4), 689—697.

Charig A. J. (1972). The evolution of the archosaur pelvis and handlimb: An explanation in functional terms. In: K. A. Joysey and T. S. Kemp (eds.), Studies in Vertebrate Evolution, pp. 121—155. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Charig A. J. (1976). "Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates": A critical review. In: A. d'A. Belaris and C. B. Cox (eds.), Morphology and Biology of Reptilies. Linn. Soc. Symp. Ser., **3**, 65—104.

Charig A. J. 1979. A New Look at the Dinosaurs. Heinemann (in association with the British Museum of Natural History), London.

Charig A. J., Crompton A. W. (1974). The alleged synonymy of *Lycorhinus* and *Heterodontosaurus*. Ann. S. Afr. Mus., **64**, 167—189.

Chatterjee S. (1978). *Indosuchus* and *Indosaurus*, Cretaceous carnosaurs from India. J. Paleont., **52** (3), 570—580.

Chatterjee S. (1985). *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **309**, 395—460.

Colbert E. H. (1962). The weights of dinosaurs. Amer. Mus. Novitates, **2076**, 1—16.

Colbert E. H. (1972). Vertebrates from the Chinle Formation. In: S. Carol and W. J. Breed (eds.), Investigations in the Triassic Chinle Formation. Mus. Northern Arizona, Bull., **47**, 1—11.

Colbert E. H. (1981). A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. Mus. Northern Arizona Press., Bull. Series, **53**, 1—61.

Colbert E. H. (1983). Dinosaurs. An Illustrated History. Hammond, New York.

Coombs W. P. (1975). Sauropod habitas and habitats. Paleogeography, Paleoclimatology. Paleoecology, **17**, 1—33.

Coombs W. P. (1978). The families of the ornithischian dinosaur order Ankylosauria. Paleontology, **21**, 143—170.

Coombs W. P. (1979). Osteology and myology of the hindlimb in the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). J. Paleont., **53**, (3), 666—684.

Cooper M. R. (1984). A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. Paleont. afr., **25**, 203—231.

Dodson P. (1975). Taxonomic implications of relative growth in lambeosaurine hadrosaurs. Syst. Zool., **24**, 37—54.

Dodson P., Behrensmayer A. K., Bakker R. T., McIntosh J. S. (1980). Taphonomy and paleoecology of the dinosaur beds of the Jurassic Morrison Formation. Paleobiology, **6** (2), 208—232.

Dong Z., Zhou S., Zhang Y. (1983). The dinosaurian remains from Sichuan Basin, China. Paleontologia Sinica, **162**, ser. C, (23), 1—145.

Dong Z., Tang Z. (1984). Note on a Mid—Jurassic sauropod (*Datousaurus bashanensis* gen, et sp. nov.) from Sichuan Basin, China. Vertebrata Palasiatica, **22**, 69—75.

Farlow J. O., Dodson P. (1975). The behavioral significance of frill and born morphology in ceratopsian dinosaurs. Evolution, **29**(2), 353—361.

Farlow J. O., Thompson C. V., Rosner D. E. (1976). Plates of the dinosaur *Stegosaurus*: Forced convection heat loss fins? Science, **192**, 1123—1125.

Galton P. M. (1969). The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia). Postilla, Yale Peabody Mus., **131**, 1—64.

Galton P. M. (1970a). The posture of hadrosaurian dinosaurs. J. Paleont., **44**, 464—473.

Galton P. M. (1970b). Pachycephalosaurids—Dinosaurian battering rams. Discovery, **6**, 23—32.

Galton P. M. (1971). The prosauropod *Ammosaurus*, the crocodile *Protosuchus*, and their bearing on the age of the Navajo sandstone of northeastern Arizona. J. Paleont., **45**, 781—795.

Galton P. M. (1973). The cheeks of ornithischian dinosaurs. Lethaia, **6**, 67—89.

Galton P. M. (1974). The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., **25**, 1—152.

Galton P. M. (1976). Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurisc-

hia) of North America. Postilla, Yale Peabody Mus., **169**, 1—98.

Galton P. M. (1977). On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. Paleont. Z., **51**, 234—245.

Galton P. M. (1978). Fabrosauridae, the basal family of ornithischian dinosaurs (Reptilia: Ornithopoda). Paeont. Z., **52**, 138—159.

Galton P. M. (1980a). Partial skeleton of *Dracopelta zbyszewskii* n. gen. and n. sp., an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. Geobios, **13** (3), 451—457.

Galton P. M. (1980b). Armored dinosaurs (Ornithischia: Ankylosauria) from the Middle and Upper Jurassic of England. Geobios, **13** (6), 825—837.

Galton P. M. (1981). *Craterosaurus pottonensis* Seeley, a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of England, and a review of Cretaceous stegosaurs. Neues Jahrb. Geol. Paleont. Abh., **161**, 28—46.

Galton P. M. (1982a). *Elaphrosaurus*, an ornithomimid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and Africa. Paleont. Z., **56**, 265—275.

Galton P. M. (1982b). *The postcranial anatomy of the stegosaurian dinosaur Kentrosaurus* from the Upper Jurassic of Tanzania. East Africa. Geologica et Palcontologica, **15**, 139—160.

Galton P. M. (1985). Notes on the Melanorosauridae, a family of large prosauropod dinosaurs (Saurischia: Sauropodomorpha). Geobios, **18**, 671—676.

Galton P. M., Brun R., Rioult M. (1980). Skeleton of the stegosaurian dinosaur *Lexovisaurus* from the lower part of Middle Callovian (Middle Jurassic) of Argences (Calvados), Noramndy. Bull. trim. Soc. geol. Normandie et Amis Museum du Havre, **67** (4), 39—53.

Gilmore C. W. (1914). Osteology of the armored Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genus *Stegosaurus*. Bull. U. S. Natl. Mus., **89**, 1—143.

Gilmore C. W. (1920). Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* [*Allosaurus*] and *Ceratosaurus*. Bull. U. S. Natl. Mus., **110**, 1—154.

Gow C. E. (1981). Taxonomy of the Fabrosauridae (Reptilia, Ornithischia) and the *Lesothosaurus* myth. S. Afr. J. Sci., **77**, 1—43.

Hatcher J. B. (1901). *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. Mem. Carnegie Mus., **1** (1), 1—64.

Heerden J. van, 1979. The morphology and taxonomy of *Euskelosaurus* (Reptilia: Saurischia; Late Triassic) from South Africa. Navorsinge van die Nazionale Museum, **4**, 21—84.

Hopson J. A. (1975). The evolution of cranial display structures in hadrosaurian dinosaurs. Paleobiology, **1** (1), 21—43.

Horner J. R. (1984). The nesting behavior of dinosaurs. Scientific American, **250** (4), 130—137.

von Huene F. (1926). The carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formations principally in Europe. Rev. Mus. La Plata, **29**, 35—167.

von Huene F. (1929). Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretaceo Argentino. An. Mus. La Plata, ser. 2, **3**, 1—196.

Jain S. L., Kutty T. S., Roychowdhry T., Chatterjee S. (1977). Some characteristics of *Barapasaurus tagorei*, s sauropod dinosaur from the Lower Jurassic of Deccan, India. Fourth International Gondwana Symposium, pp. 204—216.

Lapparent A.-F. de, Lavocat R. (1955). Dinosauriens. In: J. Piveteau (ed.), Traitè de Palèontologie, **5**, 785—962.

Madsen J. H. (1976). *Allosaurus fragilis*: A revised osteology. Utah Geol. and Mineral. Survey, Bull., **109**, 1—163.

Maryanska T., Osmolska H. (1974). Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs. Paleontologia Polonica, **30**, 45—102.

Milner A. R., Norman D. B. (1984). The biogeography of advanced ornithopod dinosaurs (Archosauria: Ornithischia)—A cladistic—vicariance model. In: W. E. Reif and F. Westphal (eds.), Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers, pp. 145—150. ATTEMPTO Verlag, Tübingen.

Norman D. B. (1980). On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bermissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). Inst. R. Sci. Natl. Belg., Mem., **178**, 1—103.

Osborn H. F. (1916). Skeletal adaptations of *Ornitholestes, Struthimimus, Tyrannosaurus*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **35**, 733—771.

Osborn H. F. (1924). *Psittacosaurus* and *Protiguanodon*: Two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. Amer. Mus. Novitates, **127**, 1—16.

Osborn H. F., Mook C. C. (1921). *Camarasaurus, Amphicoelias* and other sauropods of Cope. Mem. Am. Mus. Nat. Hist., N. S., **3** (3), 245—387.

Osmolska H., Roniewicz E. (1970). Deinocheiridae, a new family of theropod dinosaurs. In: Z. Kielan—Jaworowska (ed.), Results of the Polish—Mongolian Palaeontological Expeditions. Part II. Palaeontologia Polonica, **21**, 5—19.

Ostrom J. H. (1961). Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **122**, 33—186.

Ostrom J. H. (1964a). A reconsideration of the paleoecology of hadrosaurian dinosaurs. Am. J. Sci., **262**, 975—997.

Ostrom J. H. (1964b). A functional analysis of jaw mechanics in the dinosaur *Triceratops*. Postilla, Yale Peabody Mus., **88**, 1—35.

Ostrom J. H. (1966). Functional morphology and evolution of the ceratopsian dinosaurs. Evolution, **20**, 290—308.

Ostrom J. H. (1969). Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. (Yale Univ.), **30**, 1—165.

Ostrom J. H. (1974). The pectoral girdle and forelimb function of *Deinonychus* (Reptilia: Saurischia): A correction, Postilla, Yale Peabody Mus., **165**, 1—11.

Ostrom J. H. (1976). On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. Breviora, **439**, 1—21.

Ostrom J. H. (1978). The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. Zitteliana, **4**, 73—118.

Ostrom J. H., McIntosh J. S. (1966). Marsh's Dinosaurs. The Collections from Como Bluff. Yale University Press, New Haven and London.

Padian K. (ed.). (1986). The Beginning of the Age of Dinosaurs. Cambridge University Press, Cambridge.

Paul G. S. (1984). The segnosaurian dinosaurs: Relics of the prosauropod-ornithischian transition? Vert. Paleont., **4** (4), 507—515.

Raath M. A. (1969). A new coelurosaurian dinosaur from the forest sandstone of Rhodesia. Arnoldia, **4** (28), 1—25.

Raath M. A. (1972). Fossil vertebrate studies in Rhodesia: A new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Trias-Jurassic Boundary. Arnoldia, **5** (30), 1—37.

Romer A. S. (1956). Osteology of the Reptilies. University of Chicago Press, Chicago.

Romer A. S. (1966). Vertebrate Paleontology (3d ed.). University of Chicago Press, Chicago.

Rowe T., Colbert E. H., Nations J. D. (1983). The occurence of *Pentaceratops* with a discription of its frill. In: S. G. Lucas, J. K. Rigby, Jr., and B. S. Kues (eds.), Advances in San Juan Basin Paleontology. University of New Mexico Press, Albuquerque.

Russell D. A. (1969). A new specimen of *Stenonychosaurus* from the Oldman Formation (Cretaceous) of Alberta. Can. J. Earh. Sci., **6**, 595—612.

Russell D. A. (1970a). *Tyrannosaurus* from the Late Cretaceous of Western Canada. Natl. Mus. Nat. Sci., Publ. Palaeont., **1**, 1—30.

Russell D. A. (1970b). A skeletal reconstruction of *Leptoceratops gracilis* from the Upper Edmonton Formation (Cretyceous) of Alberta. Can. J. Earth. Sci., **7**, 181—184.

Russell D. A. (1972). Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of Western Canada. Can. J. Earth. Sci., **9** (4), 375—402.

Russell D. A., Seguin R. (1982). Reconstruction of the small Cretaceous theropod *Stenonychosaurus inequalis* and a hypothetical dinosauroid. Syllogeus, **37**, 1—43.

Santa Luca A. P. (1980). The postcranial of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. Ann. S. Afr. Mus., **79** (7), 159—211.

Seeley H. G. (1888). The classification of the Dinosauria. Rep. Br. Ass. Admit. Sci., 57th Meeting at Manchester, 1887, 698—699.

Sereno P. C. (1986). Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). National Geographic Research, **2**, 234—256.

Stromer E. (1915). Ergebnisse der Forschungen Prof. E. Stramersin den Wuestern Aegyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen. spec., Abh. Bayer. Akad. Wiss., **28** (3), 1—32.

Sues H.-D. (1980). A pachycephalosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous of Madagascar and its paleobiogeographical implications. J. Paleont., **54** (5), 954—962.

Sues H.-D., Galton P. M. (1982). The systematic position of *Stenopelix valdensis* (Reptilia: Ornithischia) from the Wealdern of North-Western Germany. Palaeontographica Abt. A, **178**, 183—190.

Sues H.-D., Galton P. M. (1987). Anatomy and classification of the North American Pachycephalosauria (Dinosauria: Ornithischia). Palaentographica (A).

Taquet P. (1975). Remarques sur l'evolution des iguanodontides et l'origine des hadrosaurides. Coll. Internatl. C. N. R. S., Probleèms Actuels des Palèontologie — Evolution des Vertèbres, **218**, 503—511.

Thulborn R. A. (1970). The skull of *Fabrosaurus australis*, a Triassic ornithischian dinosaur. Palaeontology, **13**, 414—432.

Thulborn R. A. (1971). Tooth wear and jaw action in the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus*. J. Zool., Lond., **164**, 165—179.

Thulborn R. A. (1972). The postcranial skeleton of the Triassic ornithian dinosaur *Fabrosaurus australis*. Palaeontology, **15**, 29—60.

Walker A. D. (1977). Evolution of the pelvis in birds and dinosaurs. In: S. M. Andrews, R. S. Miles, and A. D. Walker (eds.), Problems in Vertebrate Evolution. Linn. Soc. Symp. Ser., **4**, 319—358.

Weishampel D. B. (1981). Acoustic analysis of potential vocalization in lambeosaurine dinosaurs (Reptilia: Ornithischia). Paleobiology, **7** (2), 252—261.

Weishampel D. B. (1983). Hadrosaurid jaw mechanics. Acta Palaeontologica Polonica, **28**, 271—280.

Welles S. P. (1984). *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda), osteology and comparison. Palaeontographica, Abt. A, **185**, 85—180.

Глава 15

Биология и вымирание динозавров

Динозавры были доминирующими позвоночными с позднего триаса до конца мела. В это время они занимали широкий спектр адаптивных зон, напоминая этим крупных растительноядных и хищных млекопитающих третичного периода. Несмотря на длительный период доминирования, динозавры очень быстро вымерли в конце мезозоя, еще находясь вблизи пика своего разнообразия и будучи распространены по всему свету. При этом очевидных конкурентов у них не было.

Каким же образом они достигли безусловного доминирования и почему так внезапно вымерли, освободив место потомкам мезозойских млекопитающих, с которыми они сосуществовали с конца триаса?

Были ли динозавры сметены с лица земли в конце мела каким-то катастрофическим событием, чудесным образом пощадившим большинство других групп наземных позвоночных, или же обладали особой физиологией, прекрасно соответствовавшей условиям юры и мела, но не достаточно гибкой, чтобы приспособиться к климатическим изменениям, которые привели к успеху третичных млекопитающих?

Чтобы ответить на эти вопросы, следует прежде всего рассмотреть все данные о возможных физиологических специализациях динозавров, а затем оценить обстоятельства их вымирания в конце мезозоя.

Биология

Вскоре после открытия динозавров в начале XIX в. было установлено, что из ныне существующих животных к ним ближе всего по строению скелета ящерицы и крокодилы. Так как у этих современных рептилий низкая интенсивность метаболизма и ограниченные возможности для поддержания мышечной активности, долгое время динозавров также считали малоподвижными существами. Однако за последние 16 лет получены многочисленные данные о том, что по физиологии они существенно отличались от ныне живущих рептилий и, возможно, были ближе к современным млекопитающим и птицам. Исчерпывающим образом этот вопрос обсуждается в работе "A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs" (Thomas, Olson, 1980). О более активном, чем у любых современных рептилий, образе жизни динозавров свидетельствует несколько категорий данных.

Положение тела и походка

У всех динозавров положение тела было более приподнятым над землей, чем у любой из современных рептилий. Об этом говорят строение конечностей и их поясов, а также узкие следовые дорожки, как у бегающих млекопитающих и птиц. Конечности современных рептилий обычно широко расставлены в стороны. Тело может приподниматься на них при быстром движении, но бóльшую часть времени эти животные проводят лежа животом на земле.

Отсутствие специализаций скелета, облегчающих полное распрямление конечностей у всех рептилий, за исключением динозавров, возможно, связано с ограниченными возможностями метаболизма. У современных пресмыкающихся энергию для мышечных сокращений дает преимущественно гликолиз, приводящий к быстрому накоплению молочной кислоты; напряженная работа мышц может поддерживаться в течение лишь нескольких минут, после чего необходим длительный период восстановления сил. Ни одна из современных рептилий не способна долго бежать в отличие от большинства млекопитающих, у которых энергию для регулярных сокращений мышц дает главным образом аэробный метаболизм (Bennett, Dawson, 1976; Bennett, 1982).

Отбор, вероятно, никогда не приводил бы к развитию конечностей и их поясов, соответствующих габитуальному поддержанию тела высоко над землей, если бы животные обладали физиологией, типичной для современных рептилий. Поэтому положение тела динозавров свидетельствует об их способности к более устойчивой активности. Кумбз (Coombs, 1978) считает, что пропорции конечностей некоторых динозавров очень близки к таковым у бегающих млекопитающих.

Можно, впрочем, предположить, что для боль-

шинства динозавров выпрямление конечностей было необходимо из-за того, что только в таком положении их кости были способны выдерживать огромный вес тела этих животных, а мускулы не смогли бы приподнимать или поддерживать его в случае «раскоряченной», как у ящериц и крокодилов, позы. Однако этот аргумент неприменим ко многим мелким динозаврам типа ранних птицетазовых и многих целурозавров. У этих форм задние конечности были полностью выпрямленными, а их облигатная бипедальность свидетельствует об устойчивой мышечной активности, поддерживающей равновесие и обеспечивающей локомоцию. Представляется особенно важным, что самые ранние из известных динозавров и их вероятные предки из числа лагозухидовых текодонтов были сравнительно мелкими и в то же время отличались вертикальным положением конечностей. Это подкрепляет гипотезу о связи происхождения динозавров с активизацией обмена веществ, дающей возможность в течение длительного времени активно передвигаться, тогда как наиболее примитивные амниоты были к этому неспособны.

Длительная работа мышц требовала перехода к преимущественно аэробному метаболизму и постоянного поступления кислорода и питательных веществ к тканям тела. Эти изменения в свою очередь должны были привести к преобразованиям систем питания, кровообращения и дыхания и приближению плана их строения к характерному для млекопитающих и птиц. К сожалению, в палеонтологической летописи сохранилось мало свидетельств об этих изменениях.

Хотя строение конечностей и их поясов у всех динозавров продвинуто по сравнению с другими рептилиями, все же они не достигли такого же уровня развития, как у млекопитающих. Хоттон (Hotton, 1980) отмечал, что большое количество хряща в суставах динозавров препятствовало быстрому ускорению, характерному для бегающих млекопитающих, а форма их суставных поверхностей свидетельствует о ходьбе с короткой длиной шага, а не о стремительности газели или ягуара. Тем не менее вертикальное положение конечностей всех динозавров ближе к характерному для крупных млекопитающих, чем для более типичных рептилий.

Труднее установить, были ли они действительно близки к млекопитающим и птицам по характеру своего метаболизма или лишь незначительно отклонялись в этом смысле от других пресмыкающихся.

Эктотермия и эндотермия

Метаболизм современных млекопитающих и птиц отличается от типичного для большинства рыб, амфибий и рептилий возможностью продолжительной и напряженной мышечной работы, уровнем обмена веществ в состоянии покоя, метаболической амплитудой (т. е. разницей между интенсивностями обмена в покое и при напряженной работе), степенью контроля температуры тела и главным источником тепла для организма.

Интенсивность обмена веществ измеряется количеством кислорода, использованного на грамм массы тела в единицу времени (рис. 15-1). На эту величину статистически значимо влияет общий вес животного. У млекопитающих, которые изучены наиболее подробно, такая связь выражается формулой $M_{std} = 17(W)^{-0,25}$, где M_{std} — интенсивность обмена в состоянии покоя, а W — масса животного.

При одинаковой массе тела интенсивность обмена веществ в покое у млекопитающих примерно в 10 раз выше, чем у современных рептилий. Во время напряженной работы она может возрастать у рептилий в 6—15 раз, а у млекопитающих — в 20—30, т. е. метаболическая амплитуда у последних примерно вдвое шире, но эта разница значительно меньше, чем между уровнями обмена в покое.

За исключением состояний спячки и оцепенения, все млекопитающие и птицы поддерживают постоянную температуру тела, которая обычно значительно выше, чем у окружающей среды. Из-за постоянства температуры тела их называют **гомойотермными**. Еще около 40 лет назад полагали, что температура тела всех современных рептилий изменяется непосредственно вслед за температурой внешней среды, поэтому их называли **пойкилотермными**. Сейчас признается способность очень многих рептилий контролировать температуру своего тела за счет изменений поведения и поддерживать ее в периоды максимальной активности почти постоянной и близкой к таковой у птиц и млекопитающих.

Гораздо более важный признак, отличающий большинство рептилий от птиц и млекопитающих,— источник тепла для организма. Рептилии, поддерживающие постоянную температуру тела выше, чем у окружающей среды, используют для этого в основном поглощаемое солнечное излучение. Так как этот источник внешний по отношению к телу, они называются **эктотермными** животными. И напротив, высокая температура тела птиц и млекопитающих обеспечивается главным образом интенсивным обменом веществ. Так как этот источник тепла внутренний, их называют **эндотермными** формами.

Могла ли более высокая активность динозавров сочетаться с большей, чем у современных рептилий, интенсивностью их метаболизма? Возможно, положительный ответ на этот вопрос связан с гистологическим строением их костей.

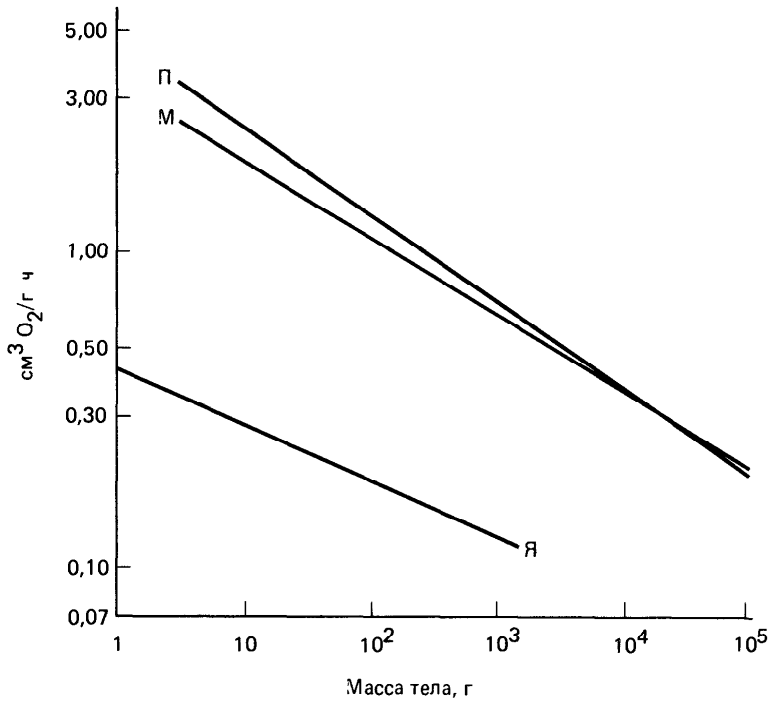


Рис. 15-1. Сравнение отношения удельной интенсивности метаболизма к массе тела у ящериц (Я) в состоянии покоя при 37° С с отношением интенсивности основного обмена к массе тела у птиц (П) и млекопитающих (М) (Bennctt, Dawson, 1976)

Гистология костей

В своем обширном обзоре гистологии скелетной ткани позвоночных Энлоу и Браун (Enlow, Brown, 1958) отмечали, что у некоторых динозавров она больше похожа на таковую у крупных млекопитающих, чем у других рептилий или амфибий. Риклес (Ricqlés, 1969, 1978, 1980) использовал эти данные как аргумент в пользу более высокой интенсивности обмена веществ у динозавров по сравнению с типичной для пресмыкающихся [1].

Существуют два главных различия между костями динозавров и крупных млекопитающих, с одной стороны, и прочих рептилий, с другой. В первых двух случаях редко заметны отчетливые линии нарастания, обычные для типичных рептилий. Отсутствие их свидетельствуст о более постоянной внутренней среде, свойственной теплокровным животным. У динозавров и млекопитающих также намного выше доля заново образованной вторичной костной ткани, связанной с многочисленными гаверсовыми каналами, в которых расположены крупные кровеносные сосуды. Эти признаки свидетельствуют о более интенсивных метаболических процессах, включающих быстрый непрерывный рост, высокую температуру тела и быстрый круговорот минеральных веществ между костями и тканевыми жидкостями.

Все эти факторы указывают на более активный, чем у типичных рептилий, метаболизм, но еще не позволяют установить, насколько близок его уровень к свойственному млекопитающим, а также выяснить, связана ли гистология кости с высокой или постоянной температурой тела или всего лишь с быстрым обменом веществ.

Ланьон (Lanyon, 1981) считает, что непрерывное и широкомасштабное преобразование костной ткани особенно важно для животных с большим весом тела (вне зависимости от скорости метаболизма). Динозавры, наиболее сходные с млекопитающими по гистологии костей,— это гигантские завроподы, в других отношениях, по-видимому, очень далекие от млекопитающих по своей физиологии. С другой стороны, у относительно мелкого образца рода *Allosaurus* в гистологии кости гораздо больше общего с типичными рептилиями, хотя, судя по анатомии скелета и размерам мозга, физиология некоторых теропод приближалась к уровню млекопитающих (Madsen, 1976). Тритилодонты, бывшие весьма продвинутыми зверообразными рептилиями и почти наверняка близкими по интенсивности метаболизма

[1] Риклес не только использовал данные Энлоу и Брауна, но и исследовал костную ткань у наибольшего числа видов ископаемых рептилий.— *Прим. ред.*

к примитивным млекопитающим, также сохраняют свойственную типичным рептилиям гистологию кости (Sues, 1985).

Гистологические данные в пользу эндотермии динозавров не согласуются и с тем фактом, что некоторые кости крокодилов сильно перестраиваются по мере роста, хотя это типично эктотермные животные.

Структура сообществ

Чтобы показать, что по уровню метаболизма динозавры приближались к млекопитающим, Баккер (Bakker, 1971, 1972, 1975, 1980) попытался использовать экологические аргументы. Если динозаврам, как и млекопитающим, требовалось по меньшей мере в 10 раз больше пищи, чем эктотермным животным такого же размера, это, возможно, отражается в относительном числе остатков хищных видов и их жертв. В сообществах эктотермных позвоночных, например палеозойских амфибий и рептилий, биомасса хищников и жертв примерно равна. Однако среди современных млекопитающих у хищников она составляет всего около 3% биомассы их жертв. Баккер обнаружил примерно такое же, как у млекопитающих, соотношение в нескольких сообществах динозавров, что подтверждает близкую у двух этих групп степень эндотермии [1]. Если исходить из этих данных, обилие хищных динозавров было ограничено пищей.

Однако в связи с этим выводом возникают некоторые проблемы. Во-первых, он применим только к хищникам и ничего не говорит о метаболизме их жертв. Во-вторых, доскональные исследования гигантской индонезийской ящерицы комодского варана показали, что биомасса этого вида составляет не более 3% от биомассы его жертв, хотя эта рептилия, безусловно, эктотермна (Hotton, 1980). Сходные соотношения обнаружены в сообществах, где верховным хищником является подвязочная змея.

Сами по себе отношения биомасс хищников и жертв не могут служить доказательством такой же степени эндотермности динозавров, как у млекопитающих, хотя не описано ни одного сообщества динозавров, в котором эти отношения были такими, как их следовало бы ожидать в случае эктотермных видов-хищников.

Размер мозга

Хопсон (Hopson, 1977, 1980) считает, что размеры мозга динозавров могут в целом соответствовать уровню их метаболизма. Животные, у которых этот уровень близок к свойственному млекопитающим, должны, по всей вероятности, располагать столь же эффективным сенсорным аппаратом, требующим высокой степени интеграции между сенсорными и двигательными системами.

Как и в гистологии костей, у ныне живущих позвоночных не наблюдается полной и простой корреляции между размерами мозга и уровнем метаболизма, но общие тенденции все же прослеживаются. В целом размеры мозга у млекопитающих примерно в 10 раз больше, чем у современных рептилий с аналогичным весом тела (рис. 15-2).

Традиционно считалось, что у динозавров отношение размера мозга к весу тела чрезвычайно мало. Как и в случае их метаболических потребностей, это непосредственно связано с их крупными абсолютными размерами. У млекопитающих, по которым собрано больше всего данных, размер мозга приблизительно пропорционален размеру тела в степени 2/3. В таких группах, как современные хищные или парнокопытные, размеры мозга определяются выражением $E = KP^{2/3}$, где E — размер мозга, P — размер тела, а K — постоянная, равная E, когда P = 1 (Jerison, 1973). Для млекопитающих в целом K = 0,12. Из этого уравнения следует, что у всех крупных позвоночных мозг относительно мелкий. Так как фактически все динозавры — крупные животные, неудивительно, что мозг кажется очень маленьким. Бошо (Bauchot, 1978) продемонстрировал еще большее уменьшение относительного размера мозга у самых крупных представителей таких групп, как киты и копытные. Учитывая это, следует ожидать, что у наиболее крупных динозавров размер мозга составит приблизительно половину объема, рассчитанного по формуле $E = KP^{2/3}$.

Джерисон (Jerison, 1973) разработал метод сравнения относительных размеров мозга у разных видов. Он использовал термин **коэффициент энцефализации** (EQ), означающий отношение измеренного размера мозга к ожидаемому в пределах определенной группы: $EQ = E_i/E_e$. Ожидаемый размер (с поправкой на размеры тела) определяется эмпирически как средний для всех известных представителей данной группы. Если для млекопитающих EQ равен 1, то у высших человекообразных обезьян он соответствует 4, а у человека — 7. У современных рептилий в целом EQ по сравнению с млекопитающими равен 0,12.

Хопсон воспользовался работой Джерисона и Бошо для переоценки относительных размеров мозга у представителей всех основных групп динозавров. Если EQ современных крокодилов принять за 1, то для динозавров разброс составляет от 0,17 до 5,8, а среднее значение также близко к 1. Самый

[1] На территории Монголии известны местонахождения верхнемеловых динозавров с резким преобладанием остатков хищных форм.— *Прим. ред.*

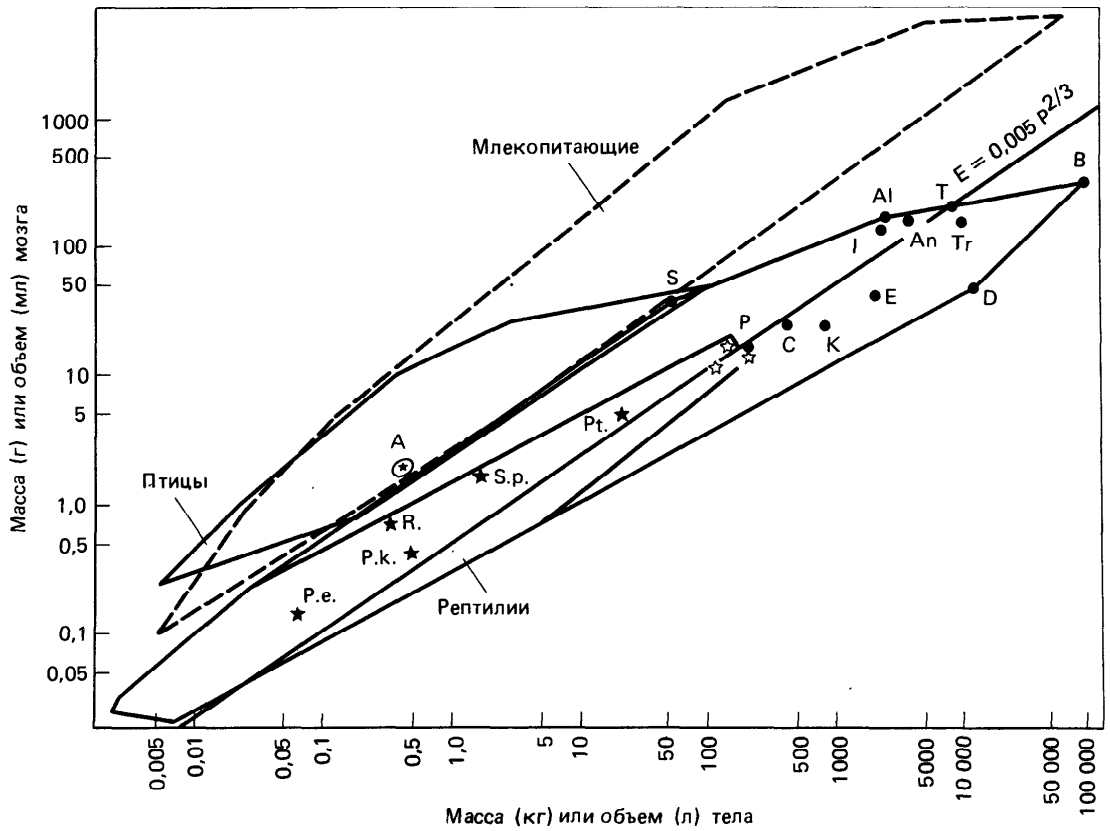


Рис. 15-2. Отношения размеров мозга и тела у динозавров, птерозавров и юрской птицы *Archaeopteryx*, наложенные на минимальные выпуклые многоугольники, соответствующие таким отношениям у современных рептилий, птиц и млекопитающих. Двойная логарифмическая шкала. Линия с наклоном 2/3 проходит через приблизительный центр точек для современных крокодилов (светлые звездочки). Новые данные по отливкам полости черепа *Brachiosaurus* показывают, что точка, соответствующая этому роду, должна лежать на том же расстоянии ниже линии с наклоном 2/3, что и для рода *Diplodocus*. Сокращения: птерозавры (черные звездочки): P.e.— *Pterodactylus elegans*; P.k.— *Pterodactylus kochi*; Pt— *Pteranodon* sp.; R — *Rhamphorhynchus*; S.p.— *"Scaphognathus" purdoni*; птица (звездочка в кружке): A — *Archaeopteryx*; динозавры: Al — *Allosaurus*; An — *Anatosaurus*; B — *Brachiosaurus*; C — *Camtosaurus*; D — *Diplodocus*; E — *Euoplocephalus*; I — *Iguanodon*; K — *Kentrosaurus*; P — *Protoceratops*; S — *Stenonychosaurus*; Tr — *Triceratops*, T — *Tyrannosaurus* (Hopson, 1980)

низкий показатель у завропод, у анкилозавров и стегозавров он равен 0,55—0,60, а у цератопсов — от 0,65 до 0,90. Только у орнитопод и теропод EQ существенно выше, чем у крокодилов. Самый высокий, достигающий уровня птиц и млекопитающих (рис. 15-3), EQ у «целурозавра» *Stenonychosaurus*.

Сходный диапазон значений EQ свойствен и современным млекопитающим: от 0,2 у некоторых сумчатых и насекомоядных до 7 у людей. (Не будем забывать, что эти животные сравниваются со стандартом для млекопитающих, который примерно в 10 раз выше уровня у крокодилов, использовавшегося при анализе динозавров.) В пределах группы млекопитающих нет четкой корреляции между EQ и уровнем метаболизма, но во всех случаях оба параметра высоки по сравнению с известными для всех современных амфибий и рептилий, что указывает в целом на хорошую корреляцию между двумя этими показателями.

Естественно, близкие средние значения EQ динозавров и современных рептилий не означают, что все динозавры были эндотермными. С другой стороны, это вполне допускает метаболическую близость обладавших очень крупным мозгом «целурозавров» к птицам и млекопитающим. Такое предположение подтверждает и существование, по всей вероятности, близкого родства между «целурозаврами» и птицами (см. гл. 16). Хопсон делает вывод, что уровень обмена веществ динозавров в целом мог быть выше, чем у современных рептилий, но истинная эндотермия достигалась только у нескольких родов.

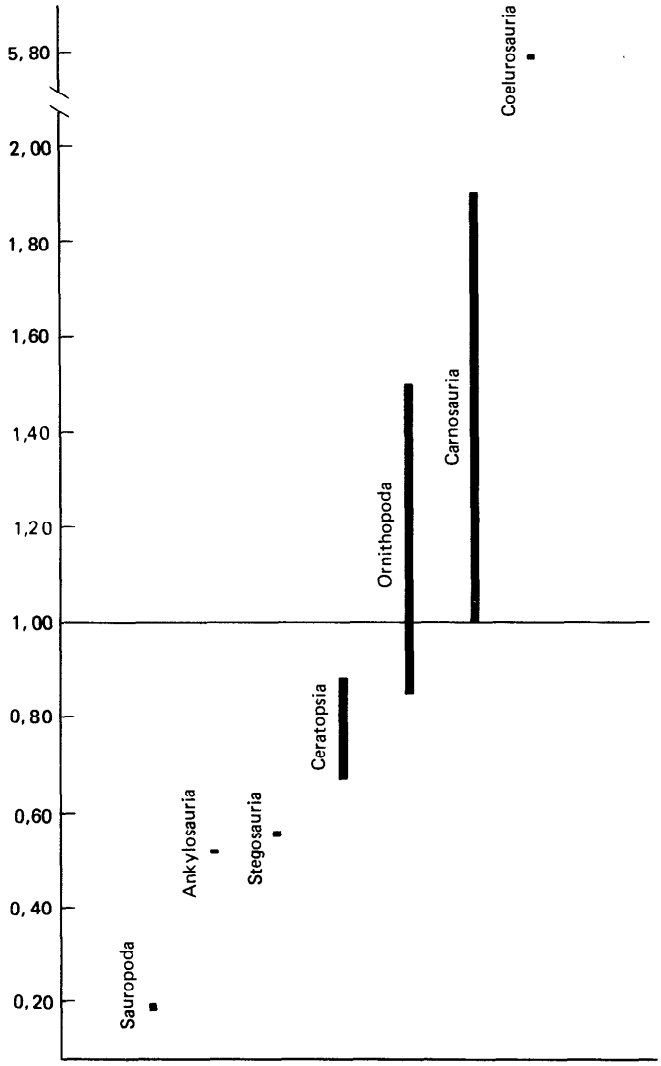


Рис. 15-3. Коэффициенты энцефализации (EQ) для подотрядов динозавров и инфраотрядов Carnosauria и Coelurosauria в подотряде Theropoda, рассчитанные относительно линии с уравнением $E = 0{,}005\ P^{2/3}$ на рис. 15-2. У современных крокодилов коэффициент цефализации принят за 1,00. Обратите внимание на разрыв шкалы между 2,00 и 5,80 (Hopson, 1980)

Уникальные особенности физиологии динозавров

Современные исследования наводят на мысль о том, что по метаболическому режиму динозавры занимали не просто промежуточное положение между эктотермными и эндотермными животными, но отличались от них принципиально (Regal, Gans, 1980; Spotila, 1980).

Наиболее своеобразной чертой динозавров был их гигантский размер. Лишь несколько видов весили менее 5 кг, а масса многих достигала тонны и больше. Почти все птицы, млекопитающие и современные рептилии намного мельче. Одна из наиболее важных корреляций связывает размер тела с получением и потерей тепла. Из-за большого отношения поверхности тела к его объему и отсутствия теплоизолирующих покровов большинство современных эктотермов, включая амфибий, ящериц и змей, легко теряют тепло. Быстрая теплопередача делает их эффективными эктотермами, но затрудняет приобретение эндотермии.

И напротив, крупные животные типа гигантских сухопутных черепах, взрослых крокодилов и комодского варана получают от внешних источников тепло быстрее, чем его теряют; даже ночью их температура остается выше, чем у окружающей среды. Спотила и его сотрудники (Spotila, 1980) показали, что в субтропическом климате у рептилии с диаметром тела 1 м будет поддерживаться средняя температура тела приблизительно 34° С с суточными колебаниями менее ± 1° С. Это обеспечивается исключительно за счет поступления тепла извне, без всякого участия собственного метаболизма. Животные такого размера с уровнем метаболизма, типичным для млекопитающих, нуждаются в специальных структурах или поведенческих механизмах для рассеивания избыточного тепла. Примером могут служить слоны.

Животные с размерами, свойственными большинству динозавров, могут достигать такой же степени температурного контроля, как и млекопитающие, сохраняя типично рептилийный уровень метаболизма. Такое явление называется **инерциальной гомойотермией** (Hotton, 1980). Столь высокая и постоянная температура тела дает многие преимущества эндотермии млекопитающих, не требуя больших затрат.

Около 90% пищи, потребляемой мелкими млекопитающими, используется только для поддержания постоянной высокой температуры тела. Эндотермия позволяет млекопитающим осваивать среды обитания, недоступные рептилиям (в том числе такие, где все время холодно или темно), а также иметь гораздо меньшие размеры, чем у любого из динозавров. Однако эти преимущества уравновешиваются у мелких эндотермов необходимостью потреблять по меньшей мере в 10 раз больше пищи, чем требуется эктотермам со сходным весом тела.

Если для поддержания продолжительной работы мышц динозавры использовали преимущественно аэробный метаболизм, уровень потребления кислорода у них почти наверняка был выше, чем у любой из современных рептилий, но и он, и потребность в пище не обязательно были такими же высокими, как в случае контроля температуры по способу млекопитающих.

У крупных динозавров уровень метаболизма мог быть гораздо ниже, чем у большинства млекопитающих, но достаточным для поддержания активности значительно выше уровня типичных рептилий в средах, где значительных скачков температуры ни вверх, ни вниз не было. Такой характер метаболизма согласуется с нашими представлениями о климатических условиях мезозоя. Соотношение изотопов кислорода в морских карбонатах свидетельствует об относительно высокой и постоянной температуре на протяжении большей части этой геологической эры, что было обусловлено низменным рельефом большинства материков и обширными эпиконтинентальными морями, которые обеспечивали на большей части планеты морской, а не континентальный климат. В таких условиях динозаврам не надо было приспосабливаться к экстремальным значениям или быстрым перепадам температуры. Хоттон (Hotton, 1980) считает, что они могли совершать крупные миграции, следуя за наиболее благоприятными климатическими условиями. Этим можно объяснить находки их костей в Арктике, выше 70° с. ш., где бóльшую часть года было темно, даже если температура не опускалась ниже точки замерзания [1].

Крупный размер, по-видимому, оказался простым способом поддержания высокой и постоянной температуры тела при низких метаболических затратах, но это сделало динозавров крайне чувствительными к малейшим климатическим изменениям. Значительные скачки температуры в ту или иную сторону делали их выживание невозможным, если происходили на большой площади или длились продолжительное время.

Мелкие динозавры и неполовозрелые особи всех видов не могли быть инерциальными гомойотермами. Они быстро теряли тепло и не сохраняли высокую температуру тела без внешнего нагревания, если только не отличались относительно высоким уровнем метаболизма или хорошей теплоизоляцией. Для некоторых динозавров известны отпечатки кожи без каких-либо признаков теплоизоляционных тканей, хотя по большинству видов таких данных нет. Детеныши динозавров, по-видимому, были эктотермами, но быстро достигали размеров, при которых могли поддерживать высокую температуру тела за счет его крупного объема.

[1] По палеогеографическим данным северное побережье Аляски в конце мела располагалось еще ближе к полюсу — выше 80° с. ш. Динозавровые местонахождения в Квинсленде (Австралия) в верхнем мелу были расположены у Южного полярного круга. Совместно с квинслендскими динозаврами найдены остатки многих других животных, в частности двоякодышащих рыб. Это указывает на значительно более теплый меловой климат, чем это возможно ныне у Полярного круга.— *Прим. ред.*

Физиология динозавров: выводы

Сделать окончательные выводы о физиологии динозавров непросто, так как близких к ним ныне живущих форм нет. В современной фауне позвоночных между эктотермами и эндотермами существуют четкие различия. Кроме млекопитающих, других позвоночных, размеры которых были бы сопоставимы с размерами крупных динозавров, нет, поэтому нет и прямых возможностей для изучения инерциально гомойотермных животных.

Преобладание форм массой более 5 кг выделяет динозавров как уникальную группу среди всех прочих позвоночных и четко противопоставляет их птицам и млекопитающим. Такие крупные размеры, несомненно, оказывали сильное влияние на их метаболические процессы. Хотя по интенсивности метаболизма некоторые мелкие динозавры, возможно, достигали уровня млекопитающих, непосредственных данных, что это было обычным явлением для группы в целом, нет. Размеры мозга, а также строение и степень окостенения конечностей и их поясов позволяют предполагать, что динозавры в общем отличались как от типичных эктотермов, так и от типичных эндотермов, а интенсивность их метаболизма, возможно, соответствовала промежуточному уровню, приближающемуся к уровню птиц и млекопитающих, но не обязательно достигающему его.

Рождение и рост

Яйца, заключающие в себе эмбрионы или находящиеся вблизи от недавно вылупившихся детенышей, известны для завропод, птицетазовых и цератопсов. Недавние открытия, описанные Хорнером (Horner, 1984), показывают, что различные таксономические группы характеризуются особым гнездовым поведением, причем некоторые гадрозавры, по-видимому, заботились о потомстве, находящемся в течение некоторого времени после вылупления в гнезде. Масса яиц динозавров достигала 5—7 кг, что мало по сравнению с двадцатитонными взрослыми завроподами и, возможно, отражает механические ограничения, связанные с наличием яичной скорлупы, и необходимость в относительно высоком отношении поверхности к объему для обмена дыхательных газов.

В отличие от птиц и млекопитающих рост динозавров не был детерминированным, и они продолжали хотя бы медленно увеличиваться в размерах на протяжении всей своей жизни. На костях конечностей нет признаков отдельных эпифизных окостенений, и сочленовные поверхности в связи с сохранением толстого слоя хряща оформлены не так четко, как у млекопитающих и птиц.

По аналогии с современными крокодилами и хищными ящерицами можно предположить, что по мере роста динозавров состав их добычи изменялся. Этими факторами, возможно, объясняется относительная редкость мелких взрослых динозавров (Callison, Quimby, 1984). Не исключено, что адаптивные зоны взрослых млекопитающих мелких размеров занимались молодью крупных видов динозавров.

Вымирание в конце мезозоя

Динозавры появились в середине триаса и к началу юры стали доминировать в наземной биоте. Их адаптивная радиация продолжалась на протяжении поздней юры и мела. Палеонтологическая летопись слишком неполна, чтобы судить о последовательных изменениях разнообразия динозавров в эти периоды, но в позднем мелу, т. е. приблизительно 70 млн. лет назад, число их родов было, по-видимому, близко к максимуму и обитали они на всех континентах, кроме Антарктиды, доходя до Северного полярного круга. Затем, в конце мезозоя, т. е. приблизительно 65 млн. лет назад, динозавры вымерли, и вопрос о том, обнаруживаются ли их остатки в отложениях кайнозойского возраста, еще не решен (но см. Sloan, Rigby, van Valen, Gabriel, 1986). Исчезновение динозавров — лишь одна из деталей этого периода вымирания, затронувшего почти все группы организмов.

В самом конце мезозоя среди рептилий вымерли также птерозавры, плезиозавры и мозазавры. Еще более впечатляющим было вымирание морских растений и беспозвоночных, а самое резкое наблюдалось среди одноклеточных планктонных организмов. Похоже, что выжил единственный вид известковых планктонных фораминифер, давший начало радиации этой группы в следующем третичном периоде. Почти так же пострадали кокколитофоры (одноклеточные водоросли с известковыми панцирями). Значительно снизилась встречаемость диатомей, силикофлагеллат и радиолярий с кремнеземными, а не известковыми скелетами. В то же время меловые виды обычны и разнообразны вплоть до последнего миллиметра отложений перед мезозойско-кайнозойской границей.

Характер вымирания многоклеточных беспозвоночных неодинаков. Белемниты и аммониты исчезли у границы между двумя эрами. Число и разнообразие аммонитов снижалось в позднем мелу, но девять родов просуществовали до самого конца мезозоя (Alvarez, Kauffman, Surlyk, Alvarez, Asaro, Michel, 1984). Рудисты и тригониидовые двустворчатые, известковый нанопланктон и герматипические склерактиниевые кораллы вымерли вблизи пика своей радиации (Archibald, Clemens, 1982). В целом планктонные организмы и бентосные морские фильтраторы, включая морских лилий и мшанок, сильно сократили встречаемость, а придонные морские хищники и детритофаги пострадали меньше (van Valen, 1984).

Резкие изменения планетарной биоты в конце мезозоя были известны уже в XVIII в., но вероятные причины этого особенно интенсивно обсуждались на протяжении последнего десятилетия.

Время

Для определения причин вымирания организмов в конце мезозоя необходимо установить продолжительность временно́го интервала, в течение которого оно происходило, а также степень его синхронности в различных средах на поверхности Земли. На этом периоде вымирания отчасти основано проведение границы между мелом и третичным периодом (сокращенно — граница К-Т). Ее называют также маастрихт-датской границей по последнему меловому и первому третичному ярусам соответственно.

Эта граница определяется в глобальном масштабе по первому появлению видов растений и животных, типичных для третичного периода. Однако такие биологические критерии пригодны не для всех местностей. Хорошую корреляцию можно установить для широко распространенных морских последовательностей, но провести ее между морскими, пресноводными и наземными биотами трудно. Из-за физических различий и географической отдаленности различных местообитаний биологические критерии вряд ли применимы при определении четких хронологических границ. Основой для датировки, используемой для проверки синхронности вымирания в конце мезозоя, могут служить только небиологические факторы.

Для событий, происходивших примерно на рубеже К-Т, точность радиометрической датировки около миллиона лет. Несколько точнее методики с использованием последовательности инверсий магнитного поля Земли. Его полярность периодически изменяется таким образом, что магнитный полюс оказывается не на севере, а на юге. Направление полярности как бы записывается в железосодержащих минералах осадочных и магматических пород. Причины таких инверсий неизвестны; они происходят с крайне нерегулярными интервалами, так что периоды нормальной и обращенной полярности сильно различаются по продолжительности. Синхронные временны́е периоды в различных частях света можно выделить на основе сходства в относительной длительности интервалов нормальной и обращенной полярностей по аналогии с датировкой воз-

раста дерева по годичным кольцам. Время наибольших изменений в составе фауны в конце мезозоя соответствует периоду обращенной полярности (интервал 39). Считается, что он длился немногим менее 500 000 лет (Hsü, 1982).

Наиболее точные датировки границы К-Т основаны на присутствии необычно высокой концентрации иридия, металла из платиновой группы. Впервые она была обнаружена в тонком слое глины, соответствующем фаунистической границе между мелом и третичным периодом, около Губбио в Италии (Alvarez, Alvarez, Asaro, Michel, 1980). Иридий крайне редок в большинстве пород земной коры, где его содержание составляет всего 0,3 млрд.$^{-1}$. В Губбио эта концентрация приближается к 6,3 млрд.$^{-1}$, т. е. более чем в 20 раз выше фонового уровня, а в сходных глинах в Дании — выше в 160 раз. Такие «аномалии», или «пики», иридия обнаружены еще примерно в 50 местах по всему земному шару (Alvarez, 1983). Большинство этих определений сделано на буровых кернах океанического дна, где осадконакопление в области границы К-Т шло почти непрерывно. Часть образцов получена и в нескольких пунктах на западе Северной Америки, где в это же время почти непрерывно накапливались континентальные отложения.

Почти во всех исследованных местах обнаружены четкие пики иридия. Они всегда отмечаются в том горизонте, который ранее считался К-Т-границей на основе палеонтологических данных или в непосредственной близости от него. Эта иридиевая аномалия, по-видимому, является наиболее синхронным из всех известных геологических маркеров планетарного масштаба. Отложения с высоким содержанием иридия, если судить по их мощности, накапливались в течение очень короткого периода времени. Точно оценить, насколько мал этот период, с помощью каких-либо иных способов затруднительно, но, по всей видимости, он длился не более нескольких тысяч лет.

Гипотеза вымирания, предложенная Альваресом

Иридиевая аномалия позволяет не только очень точно определить время массового вымирания в конце мела, но и строить предположения о его причине. Считается, что иридий в Солнечной системе в целом гораздо более обилен, чем в земной коре. Он растворим в железе, и большинство иридия при образовании Земли, по всей вероятности, было захвачено железом в ядре планеты. Данные об относительно высокой концентрации иридия в Солнечной системе основаны на изучении метеоритов; в некоторых их типах содержание иридия достигает 0,5 млн.$^{-1}$. Поскольку трудно представить какие-либо геологические факторы, приведшие к повышению концентрации иридия на границе мела и третичного периода в масштабах всей планеты, Альварес (Alvarez, 1983) предположил, что это следствие удара о Землю крупного метеорита или астероида, вещество которого рассеялось по всей ее поверхности. Чтобы дать наблюдаемое количество иридия, требуется тело внеземной природы диаметром приблизительно 10 км и массой 10^{10} т. При его падении образовалась бы воронка диаметром около 100 км.

Альварес и его коллеги предположили, что при ударе такого крупного объекта в атмосферу был выброшен мелкодисперсный материал, масса которого превышала собственную массу космического тела в 60 раз. В течение нескольких лет эта пыль обращалась вокруг Земли, прежде чем выпасть обратно на ее поверхность. Такое количество крошечных частиц, вероятно, составляло плотное облако, сквозь которое проникало очень мало солнечного света. Из-за темноты мог ослабиться фотосинтез, что привело к гибели сначала растений, а затем и питающихся ими животных. Такая катастрофа, безусловно, достаточна для массового вымирания организмов в конце мезозоя.

В дальнейших работах (Alvarez, Alvarez, Asaro, Michel, 1982; Alvarez, 1983) были обсуждены некоторые дополнительные эффекты падения космического тела. Затрудненное поступление солнечного света должно было привести к быстрому охлаждению Земли, так как инфракрасные лучи способны покидать ее поверхность через пылевое облако. При сильно ослабленном фотосинтезе в атмосфере и в морской воде накапливается CO_2. Увеличение содержания двуокиси углерода в воде приводит к повышению ее кислотности и растворению раковин секретирующих карбонаты организмов, что, возможно, объясняет отсутствие в некоторых морских разрезах около границы К-Т известковых ископаемых. Накопление CO_2 в атмосфере ведет к парниковому эффекту уже после осаждения пылевого облака. Планетарное охлаждение предполагалось на границе К-Т уже давно, но интервал времени, охваченный им и последующим повышением температуры, предсказываемый моделью Альвареса, по-видимому, был слишком коротким для обнаружения его применяющимися ныне методами анализа температур морской воды по относительному содержанию изотопов кислорода и углерода.

Гипотеза Альвареса привлекла большое внимание к проблеме вымирания организмов в конце мезозоя. Этому вопросу были посвящены многочисленные статьи и несколько крупных симпозиумов. Наиболее исчерпывающая публикация принадлежит Силверу и Шульцу (Silver, Schultz, 1982). Эта и другие важные работы пересмотрены в кратком обзоре ван Валена (van Valen, 1984). Серия статей по дан-

ной проблеме напечатана также в апрельском выпуске журнала "Nature" за 1984 г.

Ученые-физики, признавая основные выводы Альвареса, оспаривают некоторые детали. Специалисты по ископаемым остаткам обычно настроены очень критически. Оффисер и Дрейк (Officer, Drake, 1983) приводят данные о том, что период массового вымирания морских организмов был не кратковременным, а продолжался по меньшей мере 10 000, а возможно, даже 100 000 лет. Последовательность исчезновения различных морских микроорганизмов в разных местах неодинакова, а пики вымирания могут расходиться со временем иридиевой аномалии на десятки тысяч лет.

Исследование поведения твердых частиц в высоких слоях атмосферы показало, что пылевое облако должно было осесть на землю не через несколько лет, а через несколько месяцев (Toon, Pollack, Ackerman, Turco, McCay, Liv, 1982). Более длительный период темноты, предполагавшийся Альваресом, по всей вероятности, погубил бы всю растительность, оставив землю покрытой толстым нетающим слоем снега и льда.

Херц (Hörz, 1982) поднял другую физическую проблему. Он отметил, что большинство выбросов из оставленных ударами воронок на Земле и Луне оседает на территории с поперечником в несколько диаметров воронки и лишь небольшое количество материала разносится на более крупные расстояния. Силвер и Шульц в своей книге обсуждают ряд моделей, объясняющих, каким образом огромные массы пыли могли попасть в верхние слои атмосферы.

Еще не выявлено крупной воронки, совпадающей по возрасту с иридиевой аномалией, но, возможно, ее трудно обнаружить из-за того, что она находится на дне океана. Труднее объяснить отсутствие массовых вымираний в другие эпохи, для которых известно образование воронок диаметром 100 км и более (Shoemaker, 1983).

Иридиевые аномалии отмечены в горизонтах, не связанных с массовыми вымираниями, но отсутствуют в других, например на пермско-триасовой границе, характеризующихся такими вымираниями. Локально высокие концентрации иридия связаны с восстановительными средами и присутствием железного колчедана. В этих случаях накопление иридия, вероятно, обусловлено его поступлением из обычных земных источников.

С другой стороны, несомненно, что иридиевая аномалия конца мезозоя имеет синхронизированное глобальное распространение. Так как она характеризует и наземные, и морские осадки, очень трудно представить какой-либо единый путь концентрирования иридия из отложений земной коры. Маклейн (McLean, 1982) предположил вулканическое происхождение этого иридия, но маловероятно, чтобы период настолько мощной вулканической активности был таким непродолжительным.

Хотя внеземное происхождение иридия на границе К-Т невозможно доказать, на сегодняшний день это наиболее приемлемая гипотеза. Трудно также опровергнуть вывод, что синхронность иридиевого пика и массового вымирания морских организмов не случайна.

Однако, как это ни удивительно, палеонтологическая летопись континентальной биоты этой гипотезы не подтверждает, а говорит об ином, по-видимому постепенном, характере вымирания.

Континентальная биота

Несмотря на сложившееся представление о резком исчезновении динозавров в конце мезозоя, нынешние сведения по этой группе дают мало информации о природе такого вымирания. Одна из наиболее серьезных проблем — очень небольшое число мест с непрерывной последовательностью континентальных отложений, пересекающей границу К-Т. Единственная область, где сухопутная фауна хорошо изучена до самого конца маастрихта, — запад Северной Америки у подножия древних Скалистых гор. Богатые фауны динозавров известны из раннего мела Центральной Азии, Китая и Южной Америки, но ни одна из них не прослеживается до самого конца мезозоя, так что конкретная информация о последнем периоде существования этой группы ограничена североамериканскими находками.

Другая проблема состоит в обращении разными авторами основного внимания на различные таксоны. Часто утверждают, что к концу мезозоя вымерли пять отрядов рептилий — ящеротазовые, птицетазовые, птерозавры, ихтиозавры и плезиозавры. На первый взгляд это означает очень резкие изменения в составе фауны, однако на самом деле они затрагивают относительно небольшое число родов. Фактически в позднем мелу ихтиозавры неизвестны. Их предположительно маастрихтские остатки оказались неправильно определенным фрагментом плечевого пояса. В верхнем мелу определено 22 рода плезиозавров, но только четыре из них дожили до конца маастрихта (Welles, 1952). В конце мела известны только три рода птерозавров, хотя *Pteranodon* обычен и широко распространен. Лишь около дюжины родов динозавров просуществовали до конца маастрихта (Padian, Clemens, 1985). Некоторые данные говорят о том, что они снижали свою встречаемость на протяжении всего этого отрезка времени, постепенно уменьшаясь в числе в направлении с севера на юг, хотя это явление и документировано не полностью (Sloan, 1976; van Valen, Sloan, 1977; Archibald,

Clemens, 1982; Clemens, 1984; Padian, Clemens, 1985; Sloan, Rigby, van Valen, Gabriel, 1986).

Чтобы оценить значение отдельных эпизодов вымирания, следует сравнить их с нормальными, или средними, скоростями исчезновения таксонов в пределах этой группы на протяжении всей ее истории (Raup, Sepkoski, 1982). В случае мезозойских тетрапод границы почти всех периодов и ярусов отмечены крупномасштабными вымираниями. Об этом можно судить по редкости родов, переживающих переход от одного хронологического подразделения к другому. Лишь несколько родов динозавров отмечены более чем в одной формации или литологической единице. На протяжении всего мезозоя новые роды продолжали возникать по крайней мере с такой же скоростью, с какой другие вымирали. Уникальность границы К-Т не в числе вымерших таксонов, а в том, что им на смену не пришли новые. Мезозойская палеонтологическая летопись настолько неполна, что остатки какого-либо рода из одного периода, который был предковым для родов в следующем, если и встречаются, то крайне редко. Нельзя также установить с какой-либо долей точности процент общего числа родов данного яруса или периода, вымерших к началу следующего. Накопленные данные позволяют предполагать, что эта доля всегда была довольно высокой (по всей вероятности, более 50%, а возможно, и около 90%). То, что она достигла в конце мела 100%, не оставив выживших линий, говорит о значительных изменениях условий существования на Земле. При этом вымирание в пределах 50—90% на протяжении определенного яруса или периода можно считать нормальным и связанным только с постепенными эволюционными изменениями, конкуренцией и хищничеством.

Во многих местах остатки последних динозавров встречаются примерно на 3 м ниже иридиевой аномалии, т. е. не совпадают с ней. Судя по североамериканским данным, их окончательное вымирание можно связать с постепенными изменениями климата (Sloan, 1976). К сожалению, для большей части земной поверхности неизвестны ископаемые остатки, которые могли бы подтвердить этот вывод.

У живших одновременно с динозаврами рептилий — черепах и ящериц — граница К-Т не связана с массовым вымиранием. Другими важными выжившими группами оказались крокодилы и хампсозавры, такие же крупные, как и многие динозавры, и, возможно, обладавшие сходной физиологией. Однако по своей экологии они были преимущественно водными формами.

Характер вымирания и выживания млекопитающих на границе К-Т также довольно неоднородный. В Северной Америке конец мела пережил только один из 13 описанных видов сумчатых. Клеменс (Clemens, 1984) отмечает, что это вымирание было не резким, а происходило постепенно в течение приблизительно 200 000 лет параллельно вымиранию динозавров. Судя по их последующей радиации в Южной Америке и Австралии, на южных континентах сумчатые пострадали не столь значительно.

Плацентарные млекопитающие, по всей видимости, перешли границу К-Т без существенного уменьшения числа видов. Главная радиация этой группы, приведшая к ее доминированию в раннем третичном периоде, началась уже в позднем мелу. Арчибалд (Archibald, 1982) описал постепенную эволюцию сообществ млекопитающих от современников динозавров в позднем маастрихте до их потомков в раннем палеоцене.

Хотя в предполагаемых условиях длительной темноты можно было бы ожидать такого же массового вымирания сухопутных растений, что и в случае фитопланктона, данные по этому вопросу неоднозначны. Революция в истории сосудистых растений датируется ранним мелом и связана с появлением и быстрой радиацией покрытосеменных, ставших задолго до конца этого периода доминантами наземной флоры (Doyle, 1977). Самый крупный эпизод вымирания растений вблизи границы К-Т соответствует слоям, лежащим на 3—6 м выше иридиевой аномалии, т. е. на 50 000—90 000 лет моложе ее (Hickey, 1981).

В разных флористических провинциях к раннему третичному периоду вымерло от 50 до 75% меловых видов. Эта цифра может показаться очень высокой, но она не больше известной для границы палеоцена и эоцена, которая никогда не считалась временем массового вымирания растений. Хики полагает, что северные виды были скорее всего устойчивее к катастрофическому вымиранию, чем тропические, так как, по всей вероятности, уже приобрели способность впадать с состояние покоя на часть года и более высокую холодостойкость. Однако наблюдаемый характер вымирания как раз обратный — оно сильнее на севере, а не на юге. Имеются также заметные региональные различия в масштабах вымирания, что не вполне соответствует представлению о глобальном характере катастрофы.

Лишь одно существенное кратковременное изменение подтверждает по крайней мере локальный характер катастрофы на границе К-Т. Оно выражается во внезапно наступившем преобладании спор папоротников над пыльцой покрытосеменных в бассейне Ратон, шт. Нью-Мексико (Orth, Gilmore, Knight, Pillmore, Tschudy, Fassett, 1982). Такие изменения бывают в результате лесных пожаров, наводнений и других локальных катастроф. Однако в других местах сходных флористических скачков не отмечено.

Гипотеза постепенных изменений

Долгое время изменения в наземных сообществах связывали с постепенным ухудшением климата, достигшем кульминации в конце мела и в раннем третичном периоде. Было отмечено, что на конец мела приходится крупная регрессия океана. Во всем мире существенно упал его уровень, в результате чего высохли многие обширные эпиконтинентальные моря. Большие площади последних на протяжении мела обусловливали преобладание на огромных территориях морского, а не континентального климата и отсутствие четкой сезонности.

В течение значительной части мезозоя рельеф суши был мягким, без высоких горных цепей, что также способствовало выравниванию глобального климата. К концу мезозоя в результате движения огромных океанических и континентальных плит начали формироваться современные горные области. Эта тектоническая активность разрушила существующий тип глобальной циркуляции атмосферы, приведя к региональным различиям климата и усилив его сезонный характер. Это совпало во времени, а возможно, и причинно связано с позднемеловой регрессией океана (Hallam, 1984). Все вместе вызвало сильное ухудшение климата, продолжавшееся в кайнозое. Климатические изменения непосредственно отразились на флоре; данные по ее составу говорят о снижении среднегодовой температуры на западе Северной Америки при переходе от мела к раннему палеоцену почти на 10 °С (Hickey, 1981). Это постепенное похолодание и особенно установление сезонных перепадов температур, по-видимому, достаточны для объяснения наблюдаемых флористических и фаунистических изменений в северной умеренной зоне. Исходя из предполагаемой физиологии динозавров, уже обсуждавшейся в этой главе, они были гораздо уязвимее для климатических стрессов, чем плацентарные млекопитающие. Согласно одной из гипотез (van Valen, Sloan, 1977), в третичное время динозавры могли сохраниться в тропиках, но из этих областей известно слишком мало ископаемых остатков.

По-видимому, процессами постепенных геологических изменений вполне можно объяснить известные события в эволюции наземных позвоночных на границе К-Т. Изменения фауны не говорят о необходимости или даже вероятности глобальной катастрофы, однако следует помнить, что пока изучена лишь малая доля областей, которые в самом конце мезозоя могли быть населены динозаврами и ранними млекопитающими.

С другой стороны, внезапное вымирание морских организмов, особенно планктонных микроорганизмов, проще всего объяснить каким-то катастрофическим событием. Хотя это вымирание было не совсем «моментальным» и синхронным, по числу исчезнувших видов и эволюционных линий и по скорости протекания его вполне можно считать катастрофическим. Оно целиком укладывается в интервал 39 шкалы магнитных инверсий, продолжительность которого менее 0,5 млн. лет.

Одновременное появление иридиевой аномалии на всей площади планеты свидетельствует о глобальном катастрофическом событии. Представляется логичным его связь с массовым вымиранием, хотя спорным остается вопрос о характере этой связи. Гипотезе Альвареса о длительно сохранявшемся пылевом облаке, препятствовавшем фотосинтезу, противоречит различный характер вымирания морских и наземных растений. Хсю (Hsü, 1982) перечисляет физические и химические факторы, которые могли бы привести в морской среде к более быстрым и широкомасштабным изменениям, чем на суше. Его гипотеза по крайней мере частично объясняет кажущееся несоответствие в характере вымирания организмов на суше и в океане.

Альварес с соавторами (1984) считает, что существующие противоречия, связанные с вымиранием на границе К-Т, могут быть разрешены путем признания двух различных его причин — кратковременной (катастрофической) и долговременной. Многие изменения в наземных сообществах и среди морских позвоночных, вероятно, были результатом давно установленных геологами постепенных изменений в очертаниях континентов и морей в конце мезозоя. На это мог наложиться эффект столкновения с внеземным объектом, которое привело к мгновенной гибели многих групп, но по географическим и экологическим причинам меньше сказалось на других.

Вероятно, будет получено еще много новых данных по хронологическому распределению наземных позвоночных в окрестностях границы К-Т не только из Северной Америки, но и из других областей. Не исключено, что эти материалы позволят принять окончательное решение о роли земных и внеземных факторов в массовом вымирании конца мела.

Литература

Alvarez L. W. (1983). Experimental evidence that an asteroid impact led to the extinction of many species 65 million years ago. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., **80**, 627—642.

Alvarez L. W., Alvarez W., Asaro F., Michel H. V. (1980). Extraterrestrial cause of the Cretaceous-Tertiary extinction. Science, **208**, 1095—1108.

Alvarez W., Alvarez L. W., Asaro F., Michel H. V. (1982). Current status of the impact theory for the terminal Cretaceous extinction. In: L. T. Silver and P. H. Schultz (eds.), Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on Earth. Geol. Soc. America, Special Paper, **190**, 305—315.

Alvarez W., Kauffman E. G., Surlyk F., Alvarez L. W., Asa-

ro F., Michel H. V. (1984). Impact theory of mass extinction and the invertebrate fossil record. Science, **223**, 1135—1141.
Archibald J. D. (1982). A study of Mammalia and geology across the Cretaceous-Tertiary boundary in Garfield Country, Montana. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **122**, 1—286.
Archibald J. D., Clements W. A. (1982). Late Cretaceous extinction. American Scientist, **70**(4), 377—385.
Bakker R. T. (1971). Dinosaur physiology and the origin of mammals. Evolution, **25**, 636—658.
Bakker R. T. (1972). Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. Nature, **238**, 81—85.
Bakker R. T. (1975). Dinosaur renaissance. Scientific American, **232**(4), 58—78.
Bakker R. T. (1980). Dinosaur heresy — Dinosaur renaissance. Why we need endothermic archosaurs for a comprehensive theory of bioenergetic evolution. In: R.D.K. Thomas and E. C. Olson (eds.), A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs, AAAS Selected Symposium, **28**, 351—462.
Bauchot R. (1978). Encephalization in vertebrates: A new mode of calculation of allometry coefficients and isoponderal indices. Brain Behav. Evol., **15**, 1—8.
Bennett A. F. (1982). The energetics of reptilian activity. In: C. Gans (ed.), Biology of the Reptilia. Vol. 13, pp. 155—199. Academic Press, London and New York.
Bennett A. F., Dawson W. R. (1976). Metabolism. In: C. Gans (ed.), Biology of the Reptilia. Vol. 5, pp. 127—223. Academic Press, London and New York.
Callison G., Quimby H. M. (1984). Tiny dinosaurs: Are they fully grown. J. Vert. Paleont., **3**, 200—209.
Clemens W. A. (1984). Evolution of marsupials during the Cretaceous-Tertiary transition. In: W. E. Reif and F. Westphal (eds.), Third Symposium on Mesozoic Terestrial Ecosystems, pp. 47—53. ATTEMPTO Verlag, Tübingen.
Coombs W. P. (1978). Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. Quart. Rev. Biol., **53**, 393—418.
Doyle J. A. (1977). Patterns of evolution in early angiosperms. In: A. Hallam (ed.), Patterns of Evolution, as Illustrated by the Fossil Record, pp. 501—546. Elsevier, Amsterdam.
Enlow D. H., Brown S. O. (1958). A comparative histological study of fossil and Recent bone tissues. Part III. Texas J. Sci., **10**, 187—230.
Hallam A. (1984). Pre-Quarternary sea-leved changes. Ann. Rev. Earth Planet. Sci., **12**, 205—243.
Hickey L. J. (1981). Land plant evidence compatible with gradual, not catastrophic change at the end of the Cretaceous. Nature, **292**, 529—531.
Hopson J. A. (1977). Relative brain size and behaviour in archosaurian reptiles. Ann. Rev. Ecol. Syst., **8**, 429—448.
Hopson J. A. (1980). Relative brain size in dinosaurs. Implications for dinosaurian endothermy. In: R.D.K. Thomas and E. C. Olson (eds.), A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs, AAAS Selected Symposium, **28**, 287—310.
Horner J. R. (1984). The nesting behaviour of dinosaurs. Scientific American, **250**, 130—137.
Hörz F. (1982). Ejecta of the Ries Crater, Germany. In: L. T. Silver and P. H. Schulz (eds.), Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth. Geol. Soc. America Special Paper, **190**, 39—56.
Hotton N., III (1980). An alternative to dinosaur endothermy: The happy wanderers. In: R.D.K. Thomas and E. C. Olson (eds.), A Cold Look at the Worm-Blooded Dinosaurs. AAAS Selected Symposium, **28**, 311—350.
Hsü K. J. (1982). Evolutionary and environmental consequences of a terminal Cretaceous event. In: D. A. Russell and G. Ricc (eds.), Extinctions and Possible Terrestrial and Extraterrestrial Causes. Syllogeus, **39**, 140—142.
Jerison H. J. (1973). Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New York.
Lanyon L. E. (1981). Locomotor loading and functional adaptation in limb bones. In: M. H. Day (ed.), Vertebrate Locomotion. Symp. Zool. Soc. London, **48**, 305—329.
Madsen J. H., Jr. (1976). Allosaurs fragiles: A revised osteology, Utah Geol, Min. Surv, Bull., **109**, 1—163.
McLean D. M. (1982). Deccan volcanism and the Cretaceous-Tertiary Transition. In: D. A. Russell and G. Rice (eds.), Cretaceous-Tertialy Extinction and Possible Terrestrial Extraterrestrial Causes. Syllogeus, **39**, 143—144.
Officer C. B., Drake C. L. (1983). The Cretaceous-Tertialy Transition. Science, **219**, 1383—1390.
Orth C. J., Gilmore J. S., Knight J. D., Pillmore C. L., Tschudy R. H., Fassett J. E. (1982). Iridium abundance measurements across the Cretaceous-Tetriary boundary in the San Juan and Raton Basins of northern New Mexico. In: L. T. Silver and P. H. Schulz (eds.), Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth. Geol. Soc. America, Special Paper, **190**, 423—433.
Padian K., Clemens W. A. (1985). Terrestrial Vertebrate Diversity: Episodes and insights. In: J. W. Valentine (ed.), Phanerozoic Diversity Patterns, pp. 41—96. Princeton University Press, Princeton.
Raup D. M., Sepkoski J. J. (1982). Mass extinctions in the marine fossil record. Science, **215**, 1501—1503.
Regal J., Gans C. (1980). The revolution in thermal physiology. Implications for dinosaurs. In: R.D.K. Thomas and E. C. Olson (eds.), A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs. AAAS Selected Symposium, **28**, 167—188.
Ricqlés A.J. (1969). L'histologie osseuse envisagèe comme indicateur de la physiologie thermique chez les tètrapodes fossiles. C. R. Hebod. Sèans. Acad. Sci. Paris, D., **268**, 782—785.
Ricqlès A. J. (1978). Recherches palèohistologiques sur les os longs de tètrapodes. VII. Idem. Troisième partie: èvolution (fin.). Ann. Palèont. (Vetèbrès), **64**, 153—176.
Ricqlès A. J. (1980). Tissue structures of dinosaur bone. Functional significance and possible relation to dinosaur physiology. In: R.D.K. Thomas and E. C. Olson (eds.), A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs. AAAS Selected Symposium, **28**, 103—139.
Shoemaker E. M. (1983). Asteroid and comet bombardment of the earth. Ann. Rev. Earth Planet. Sci., **11**, 461—494.
Silver L. T., Schultz P. H., eds. (1982). Geological Implications of Large Asteroid and Comets on the Earth. Geological Society of America, Special Peper, 190.
Sloan R. E. (1976). The ecology of dinosaur extinction. In: C.S. Churcher (ed.), Athlon-Essay on Paleontology in Honour of Loris Shano Russell. Roy. Ont. Mus. Life Sci. Misc. Rubl., pp. 134—153.
Sloan R. E., Rigby J. R., Jr., van Valen L. M., Cabriel D. (1986). Gradual dinosaur extinction and simultaneous ungulate radiation in the Hell Creek Formation. Science. **232**, 629—633.
Spotila J. R. (1980). Constraints of body size and environment on the temperature regulation of dinosaurs. In: R.D.K. Tho-

mas and E. C. Olson (eds.), A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs. AAAS Selected Symposium, **28**, 233—252.

Sues H. D. (1985). Personal communication.

Thomas R.D.K., Olson E. C., ed. (1980). A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs, AAAS Selected Symposium, **28**, Westview Press, Colorado.

Toon O. B., Pollack J. B., Ackerman T. P., Turco R. P., McCay C. P., Liv M. S. (1982). Evolution of an impact-generated dust cloud and its effects on the atmosphere. In: L. T. Silver and P. H. Schultz (eds.), Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth. Geol. Soc. America, Special Paper, **190**, 187—200.

Van Valen L. M., Sloan R. E. (1977). Ecology and the extinction of the dinisaurs. Evol. Theory, **2**, 37—64.

Van Valen L. M. (1984). Catastrophes, expectations, and the edivence. Review of L. T. Silver and P. H. Schultz (eds.), Geological Implications of Large Asteroids and Comets on the Earth. Paleobiology, **10**, 121—137.

Welles S. P. (1952). A review of the North American Cretaceous ealsmosaurs. Univ. Calif. Publ., Geol. Sci. Bull., **29**, 47—143.

Глава 16

Полет

Активный полет возникал среди позвоночных трижды: у рукокрылых (млекопитающие), предков птиц и птерозавров. Две последние группы произошли от ранних архозавров. Птерозавры впервые появляются среди ископаемых позднего триаса; древнейшие птицы известны из поздней юры. Эти группы обладают многими общими скелетными признаками, но способность к полету, очевидно, приобретена ими независимо.

Pterosauria

Птерозавры характеризуются наличием перепончатых крыльев, поддерживаемых только одним сильно удлиненным четвертым пальцем. Выделяют два их подотряда. Примитивные Rhamphorhynchoidea появляются в позднем триасе и обычны в течение всей юры (рис. 16-1). Они сохраняют длинный хвост, короткие шею и морду. Некоторые по размерам были с воробья. У Pterodactyloidea, появившихся в поздней юре, укорочешный хвост при удлиненных метакарпалиях, шее и черепе. Они достигали наибольших среди летающих позвоночных размеров; считается, что у позднемелового *Quetzalcoatlus* размах крыльев составлял 11—12 м[1] (Langston, 1981). Вельнхофер (Wellnhofer, 1978) опубликовал наиболее современный обзор птерозавров.

Ранние птерозавры

Древнейшие птерозавры встречаются в верхнем триасе (норий) северной Италии (Wild, 1978). Отсюда известен почти полный скелет рода *Eudimorphodon*. Он очень похож на более поздних рамфоринхоидов и дает отличную основу для характеристики анатомии всех прочих птерозавров. Современный ему

[1] По некоторым оценкам, размах крыльев у этого рода достигал 15,5 м (Lawson, 1975).— *Прим. ред.*

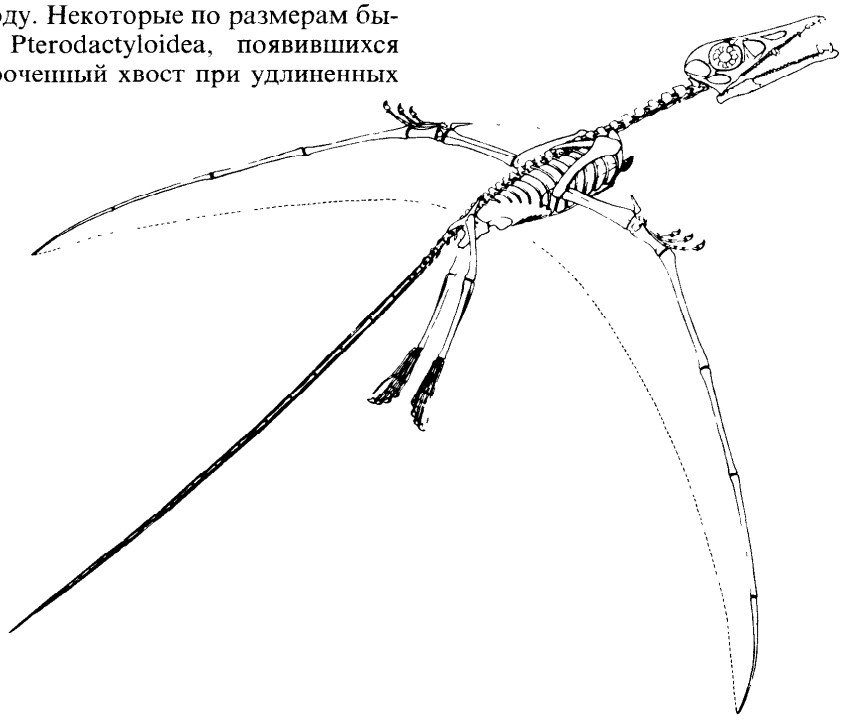


Рис. 16-1. *Eudimorphodon*, × 1/5. Скелет позднетриасового рамфоринхоида (Wild, 1978)

род *Peteinosaurus* более примитивен: длина его крыльев составляет примерно две трети их длины у других сходных по размеру видов. Третий норийский род, *Preondactylus* (Wild, 1984), известен только по неполным остаткам; по-видимому, это наиболее примитивный из всех птерозавров.

У рептилий этого отряда череп по сравнению с общими размерами тела очень крупный, образованный каркасом из узких перегородок между крупными глазницами, предглазничными и височными отверстиями. Черепные кости склонны к срастанию, и определить положение швов трудно, но их общая организация похожа на характерную для примитивных архозавров. Квадратная кость стрептостилическая. Зубная система *Eudimorphodon* явно диморфичная: длинные стержневидные зубы на предчелюстной кости и переднем конце зубной и два клыковидных зуба на верхнечелюстной кости; остальные зубы — более короткие и многобугорчатые [1], внешне сходные с зубами примитивных мезозойских млекопитающих (см. гл. 18).

У *Eudimorphodon* 8 шейных, 12 грудных, 2 поясничных, 4 сросшихся крестцовых позвонка и около 35 хвостовых; у *Peteinosaurus* только 3 крестцовых позвонка, которые остаются несросшимися. Шейные позвонки *Eudimorphodon* четко процельные, а туловищные, как и у других архозавров, несут длинные поперечные отростки. Как и у других рамфоринхоидов, хвостовые позвонки поддерживаются пучками окостеневающих сухожилий, которые развиваются как сильно удлиненные отростки пре- и постзигапофизов и гемапофизов, примерно как у тероподового динозавра *Deinonychus*.

Плечевой пояс сильно изменен и приближается по строению к характерному для продвинутых птиц, что увеличивает поверхность отхождения летательных мускулов и сопротивление силам, создаваемым их сокращениями (рис. 16-2). Наиболее заметный его элемент — широкая грудина, несущая низкий киль. По ее латеральному краю находятся вырезки для причленения грудных ребер. У лепидозавров также есть грудина, но не сочлененная с коракоидами, как у птерозавров, и почти наверняка развившаяся независимо.

Никаких дермальных элементов плечевого пояса птерозавров неизвестно. Отсутствие ключиц существенно отличает их от птиц. Лопатка и коракоид срастаются в простую L-образную структуру. Коракоид удлиненный и крепится концом к переднему краю грудины. Гленоидное (плечевое) сочленение сильно смещено дорсально, а узкая лопасть лопатки простирается над спиной.

Плечевая кость по сравнению с локтевой и лучевой короткая. Ее проксимальная головка несет очень крупный пекторальный гребень для прикрепления мускулов, опускающих переднюю конечность. Сочленовная поверхность с гленоидной впадиной седловидной формы, что вызывает вращение вперед (пронацию) передней конечности при ее опускании. Между дистальным концом плечевой кости и длинными узкими локтевой и лучевой костями сочленение шарнироподобное.

У примитивных птерозавров пять или шесть кар-

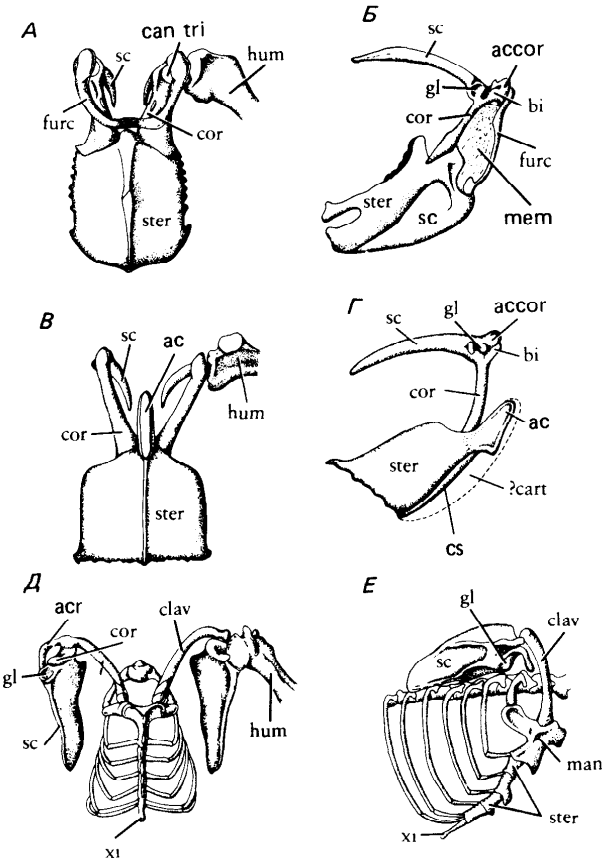


Рис. 16-2. Плечевые пояса летающих позвоночных с вентральной и латеральной сторон: *А, Б* — птица; *В, Г* — птерозавр; *Д, Е* — летучая мышь. Сокращения: ac — вершина киля (apex carinae); accor — акрокоракоидный отросток (processus acrocoracoideus); acr — акромиальный отросток (processus acromialis); bi — бугорок бицепса (tuberculum bicipitalis); can tri — трехкостный канал (canalis triosseus; образован сочленением ключицы, коракоида и лопатки); ? cart — предположительно хрящевая надставка киля; clav — ключица (clavicula); cor — коракоид (coracoideum); cs — киль грудины (carina sterni); furc — вилочка (furcula); gl — гленоидная ямка (fossa glenoidalis); hum — плечевая кость (humerus); man — рукоятка грудины (manubrium sterni); mem — мембрана, соединяющая грудину, коракоид и ключицу (membrana sternocoracoclavicularis); sc — лопатка (scapula); ster — грудина (sternum); xi — мечевидный отросток (processus xiphoideus). Без соблюдения масштаба (Padian, 1983b)

[1] Обычно трех- или четырехбугорчатые.— *Прим. ред.*

палий, но у более поздних родов они срастаются в один проксимальный и один дистальный элементы, образующие простой шарнирный сустав между локтевой и лучевой костями, с одной стороны, и остальной частью конечности, с другой [1]. Три первые метакарпалии и соответствующие пальцы сравнимы по пропорциям с известными для других ранних архозавров; пальцы кончаются острыми загнутыми когтями. Четвертая метакарпалия сильно увеличена и создает опору для пальца, к которому прикрепляется летательная перепонка. За ней следуют четыре удлиненные и утоньшенные по пропорциям фаланги. Следов пятого пальца нет. Медиальнее переднего края кисти находится уникальная для птерозавров кость — птероид. У поздних их форм с сохранившимися отпечатками мягких тканей она служит дистальным элементом для прикрепления узкой перепонки, тянущейся от основания шеи.

Тазовый пояс *Eudimorphodon* имеет необычное для архозавров строение, но типичен для более поздних птерозавров. Неперфорированная вертлужная

[1] Это обеспечивало отведение и приведение летного пальца (Unwin, Bakhurina, 1990).– *Прим. ред.*

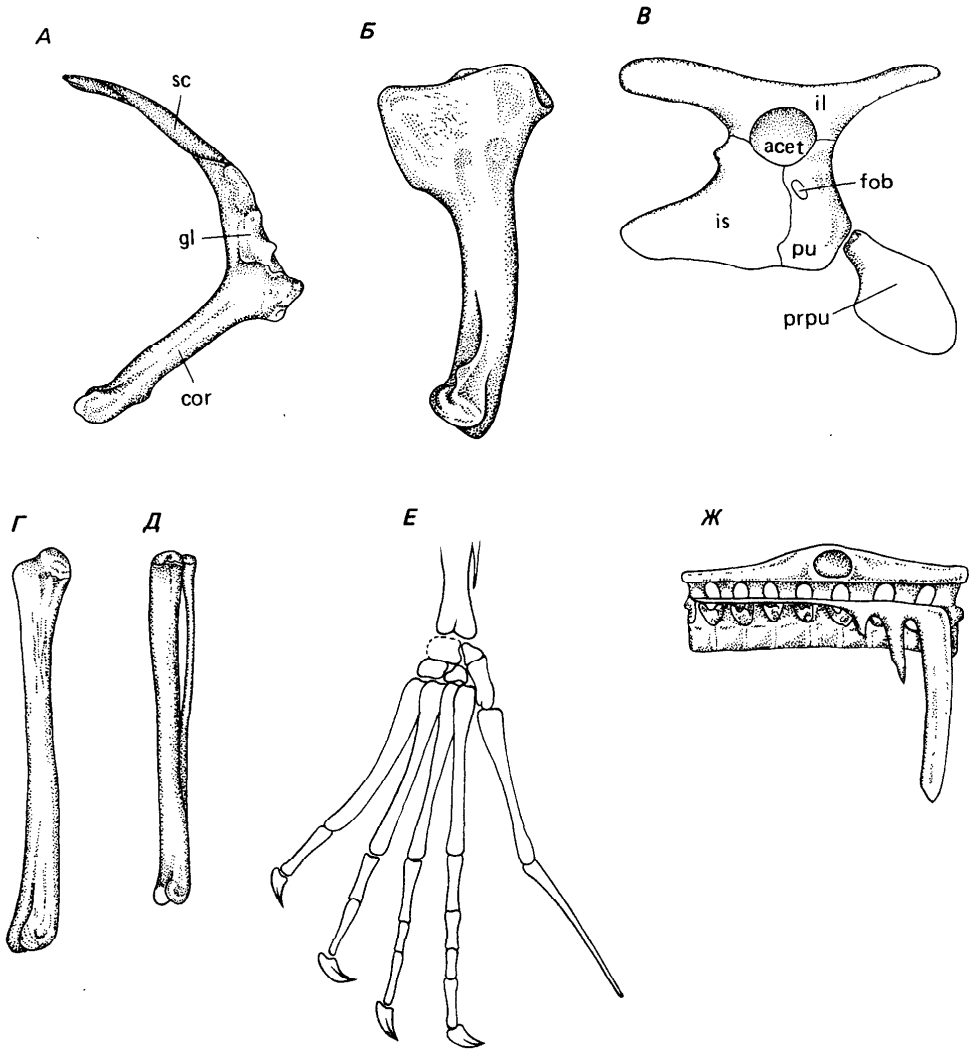


Рис. 16-3. Элементы конечностей и их поясов у птерозавров. *А*. Сросшиеся лопатка и коракоид *Eudimorphodon*, × 1/2. *Б*. Плечевая кость *Eudimorphodon*, × 1/2. *В*. Таз *Eudimorphodon*, × 1. *Г*. Бедренная кость *Eudimorphodon*, × 3/4. *Д*. Большая и малая берцовые кости *Peteinosaurus*, × 1/2. *Е*. Стопа *Peteinosaurus*, × 3/4. Видно сохранение четырех тарсалий. *Ж*. Спинная кость (notarium) *Pteranodon*; сильно уменьшено (краниальный конец — слева). Сокращения: ac — вертлужная впадина (acetabulum); fob — запирательное отверстие (foramen obturatorium); il — подвздошная кость (ilium); is — седалищная кость (ischium); prpu — предлобковая кость (prepubis); pu — лобковая кость (pubis). Остальные сокращения см. рис. 16-2 (*А — Е*: Wild, 1978; *Ж*: Wellnhofer, 1978)

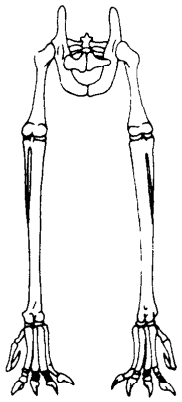


Рис. 16-4. Задние конечности рамфоринхоида, вид спереди. Видно, что они расположены вертикально в парасагиттальной плоскости (Padian, 1983 b)

впадина сильно смещена дорсально и расположена над широкой лобково-седалищной пластиной (рис. 16-3). Крупные парные предлобковые кости (prepubis) имеют у птерозавров своеобразную форму [1] и сочленяются с передним краем коротких лобковых костей.

Долгое время считалось, что задние конечности птерозавров были широко расставлены, но Падиан (Padian, 1983 a, b) считает более вероятным их вертикальное положение. Он постулировал, что лобковые и седалищные кости сходятся по средней линии, как и у других диапсид, т. е. вертлужная впадина направлена вентролатерально, а не дорсолатерально, как предполагают предшествующие реконструкции. У всех птерозавров головка бедренной кости загнута медиально, как у динозавров и птиц, а диафиз ориентирован парасагиттально (рис. 16-4 и 16-5). Сочленение с большой берцовой костью похоже на характерное для птиц, у которых бедренная кость направлена вперед. Большая берцовая кость заметно длиннее бедренной, а малая берцовая сильно редуцирована до стерженька, срастающегося с большой берцовой проксимально и не доходящего до ее конца дистально.

[1] См. рис. 14-28, где изображена предлобковая кость птицетазовых динозавров.— *Прим. ред.*

У *Peteinosaurus* и нескольких более поздних рамфоринхоидов четыре тарсалии; наиболее проксимальные из них можно сопоставить с таранной и пяточной костями других рептилий. У *Eudimorphodon* и большинства других птерозавров голеностопный сустав образован ясно обозначенным двойным мыщелком конца большой берцовой кости и двумя тарсальными элементами, функционально входящими в состав стопы. Таранная и пяточная кости прирастают к концу голени, как у птиц и многих динозавров, поэтому между ними и дистальными тарсалиями (рис. 16-4) образуется простой мезотарсальный сустав.

В отличие от птиц дистальные тарсалии птерозавров остаются независимыми центрами окостенения и не прирастают к метатарсалиям, которых сохраняется все пять, как и у текодонтов. Первые четыре из них плотно прижаты друг к другу, но не срастаются между собой, как вторая — четвертая метатарсалии птиц. Первый — четвертый пальцы сохраняют общую структуру, свойственную примитивным диапсидам, т. е. с типично рептилийным числом фаланг и хорошо развитыми когтями. Характерно пальцехождение.

У всех птерозавров пятая метатарсалия — короткий отведенный в сторону элемент, внешне сходный с крючковидной пятой метатарсалией примитивных архозавров и чешуйчатых (см. рис. 16-3, *E*). Пятый палец рамфоринхоидов сохраняет две длинные фаланги, утрачиваемые птеродактилоидами. Функция этого пальца вызывает споры. Внешне он сходен со шпорой летучих мышей, поддерживающей летательную перепонку между задними конечностями, но находится на латеральной, а не на медиальной поверхности стопы. Предполагалось прикрепление к нему задней части основной крыловой перепонки, но Падиан (Padian, 1983 a, b) показал, что она не распространялась на поверхность задней конечно-



Рис. 16-5. Бипедальная локомоция раннеюрского птерозавра *Dimorphodon*. Длина черепа 20 см (Padian, 1983b)

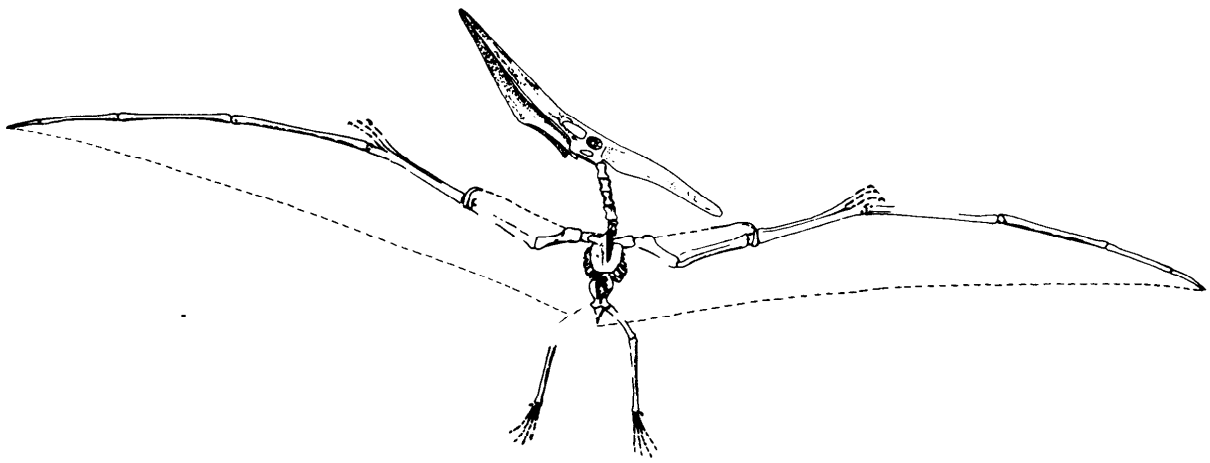


Рис. 16-6. Меловой птерозавр *Pteranodon*. На реконструкции показаны границы крыловой перепонки (Padian, 1983b)

сти. Возможно, перед нами элемент, сохранившийся от ранней стадии развития полета, когда в этом положении прикреплялась отдельная перепонка.

Летный аппарат

Первые птерозавры были обнаружены в мелкозернистом литографском известняке позднеюрского возраста в районе Золенхофена на юге Германии. Речь идет об отпечатках перепончатых крыльев, поддерживаемых сильно удлиненным четвертым пальцем передней конечности. Сначала предполагалось родство этих форм летучим мышам, и в ранних реконструкциях летная мембрана охватывала задние конечности и хвост, как у современных рукокрылых (Soemmering, 1817).

Основываясь на подробных исследованиях *Rhamphorhynchus* и *Pterodactylus* из Золенхофена, Падиан (Padian, 1983 b) показал, что перепонка крыла прикреплялась сзади к туловищу, не достигая задних конечностей. Ни у одного из родов не обнаружено также признаков перепонки между этими конечностями. Падиан реконструирует крыло как узкую структуру, сходную с крылом чайки (рис. 16-6).

Отдельная перепонка находится спереди от проксимальной части передней конечности: она идет от основания птероида к основанию шеи. В полете сухожилие на ее крае должно было растягиваться конечностью. У некоторых родов перепонки известны между пальцами задних конечностей, которые могли использоваться для плавания. У рода *Rhamphorhynchus* был короткий треугольный или ромбовидный руль высоты на конце длинного хвоста.

Крыло образовано непрерывной перепонкой. Микроскопическое исследование показывает наличие плотно расположенных тонких волокон, расходящихся назад и создающих внутренний каркас, сравнимый по ориентации с дополнительными пальцами, поддерживающими крылья летучих мышей, и с перьями птиц. Предполагается, что эти несущие волокна были хрящевыми или коллагеновыми и способствовали формированию аэродинамического профиля крыла.

У вида *Sordes pilosus* (Шаров, 1971) описан «шерстной» покров тела, однако у очень хорошо сохранившихся птерозавров из Золенхофена такой покров незаметен, и Федучча (Feduccia, 1985) сомневается, что исследованный материал представляет собой естественную поверхность тела *Sordes*[1]. У этого рамфоринхоида размером с голубя, по-видимому, была летательная перепонка между задними конечностями в отличие от видов, изучавшихся Падианом.

В результате признания птерозавров рептилиями, родственными крокодилам и динозаврам, в течение долгого времени предполагалось, что интенсивность их метаболизма была гораздо ниже, чем у птиц и летучих мышей, а при наборе высоты они в основном использовали ветер, а не активные взмахи крыльев. Обычно их описывали как пассивных планеров, а не активных летунов (см., например, Romer, 1966; Stahl, 1985).

Падиан (Padian, 1985) показал, что скелет даже древнейших птерозавров приспособлен к активному полету почти так же, как у продвинутых птиц, и гораздо сильнее, чем у *Archaeopteryx*. Их грудина и направленная вперед вершина киля должны были обе-

[1] Шерстной покров описывался у различных золенхофенских птерозавров (*Rhamphorhynchus, Pterodactylus, Dorygnathus*) еще Бройли (Broili, 1927, 1938, 1939, 1941). Недавнее переизучение шерстного покрова *Sordes* показало, что у этой формы отпечатки волосков совершенно бесструктурны и их природа остается проблематичной (Бахурина, 1990).— *Прим. ред.*

спечивать обширную поверхность отхождения грудной мышцы (m. pectoralis), крупнейшему мускулу тела птиц и летучих мышей, ответственному прежде всего за толчковые взмахи крыльев в полете. Акромиальный отросток скапулокоракоида, как и у продвинутых птиц, предположительно служил блоком, через который проходило сухожилие надкоракоидной мышцы (m. supracoracoideus), поднимающей крыло. Как и у птиц, и летучих мышей, дельтопекторальный гребень плечевой кости птерозавров сильно увеличен и образует обширную область прикрепления летательных мускулов. Грудина крепко охватывается коракоидами.

Как и у птиц, кости птерозавров полые и тонкостенные. Они также несут перфорации, сравнимые с пневматическими отверстиями, ведущими у птиц к воздушным мешкам внутри костей. Это наводит на мысль, что дыхательная система птерозавров могла быть видоизменена аналогичным с птицами способом, а значит, интенсивность их метаболизма была очень высока.

Отливки полости черепа птерозавров показывают, что строение их мозга было также продвинутым и сравнимо с характерным для птиц. Даже у раннеюрского рода *Parapsicephalus* (рис. 16-7) относительный его размер больше, чем у большинства сходных по размерам рептилий, и приближается к таковому у птиц. Зрительные доли мозга очень крупные, а обонятельные сильно уменьшены, как и у птиц, глаза которых — главный источник сенсорной информации, а обоняние ослаблено. Мозжечок сильно развит; его боковые доли (flocculi) даже крупнее, чем у птиц, т. е. можно предполагать высокую степень воздушной маневренности птерозавров.

Маловероятно развитие всех этих особенностей, общих с эволюционно продвинутыми птицами, у животных, неспособных к активному машущему полету.

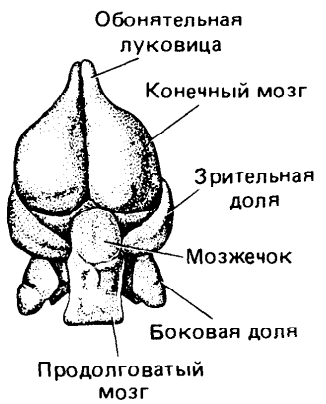


Рис. 16-7. *Parapsicephalus*. Реконструкция внутреннего слепка мозговой полости нижнеюрского птерозавра (Wellnhofer, 1978)

Происхождение птерозавров

У недавно описанного представителя верхнетриасовой фауны птерозавров *Preondactylus* наблюдается ряд наиболее примитивных черт данной группы (Wild, 1984 b). Плечевая кость короче бедренной, птероид короткий, лопатка и коракоид несросшиеся. Полная длина задней конечности больше, чем у любого птерозавра, а передней — меньше. Пропорции несущего пальца крыла указывают на то, что его удлинение в ходе эволюции происходило последовательно от дистальных к проксимальным элементам.

Тем не менее уже все триасовые птерозавры высоко специализированы для полета и очень сходны по большинству признаков с более поздними рамфоринхоидами. Они не дают существенной информации о своем конкретном происхождении и никаких данных по ранним стадиям становления полета. Наличие предглазничного отверстия длительное время использовалось для обоснования их родственных связей с архозаврами. Строение и возможное положение задних конечностей предполагает близкое родство с лагозухидами и непосредственными предками двух отрядов динозавров. В своем описании древнейших известных птерозавров Вильд (Wild, 1978, 1984 a) высказывается в пользу их родства с эозухиями. Относительно немногие черты сходства между этими группами — прежде всего примитивные признаки, не противоречащие существованию родственных связей с архозаврами. Основной аргумент Вильда заключается в том, что между появлением относительно продвинутых текодонтов в среднем триасе и птерозавров в позднем триасе прошло слишком мало времени для возникновения полета. Ранние птерозавры, бесспорно, гораздо более продвинуты по многим скелетным признакам, чем позднетриасовые динозавры. С другой стороны, для эволюции от текодонтов лагозухидового уровня до ранних птерозавров могло оставаться 10—20 млн. лет, что сравнимо со сроком, понадобившимся для появления летучих мышей (см. гл. 20).

Падиан (Padian, 1984) приводит многочисленные производные признаки скелета, особенно черепа и задних конечностей, объединяющие птерозавров, лагозухид и динозавров, но отделяющие их от эозухий. Он делает вывод, что данных для решения вопроса о взаимоотношениях этих трех групп недостаточно. Один признак — сохранение крючковидной пятой метатарсалии — представляется более примитивным, чем уровень лагозухид и динозавров. Если это не новоприобретение ранних птерозавров, связанное с наличием крупного пятого пальца, его присутствие наводит на мысль об их дивергенции от текодонтового ствола раньше лагозухид и динозавров. Тем не менее продвинутое строение задних конечностей указывает на более близкое родство с ла-

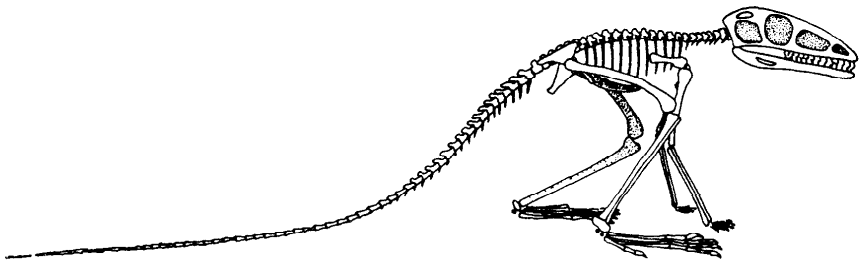


Рис. 16-8. *Scleromochlus*, Этот мелкий верхнетриасовый архозавр, возможно, родствен предкам птерозавров. Длина черепа примерно 30 мм (Padian, 1984)

гозухидами, чем с любой другой хорошо известной группой текодонтов.

Падиан не исключает, что к птерозаврам ближе всего *Scleromochlus*, небольшая форма из верхнего триаса Шотландии (рис. 16-8). Как и у ранних птерозавров, у этой рептилии очень крупный череп с обширными окнами, а положение задних конечностей предполагает их движение в парасагиттальной плоскости. Плоская лопатка и коракоид удлиненные. Малая берцовая кость и тарсалии редуцированы, пятая метатарсалия гораздо короче остальных. К сожалению, это животное очень плохо сохранилось. Кости представлены только естественными слепками в грубом песчанике, и точно установлены лишь немногие детали строения. *Scleromochlus* существовал одновременно с ранними птерозаврами и мог быть потомком того же предкового ствола, хотя его передние конечности гораздо короче задних и не специализированы для полета.

Падиан (Padian, 1985) предполагает, что полет развивался непосредственно у наземных предков птерозавров, лишенных скелетных признаков обитания на деревьях и бывших типично бипедальными формами. Он особенно указывает на черты скелетной специализации, общие у всех птерозавров с активно летающими птицами, а не с планирующими позвоночными. Парение было, вероятно, важным компонентом полета крупных меловых рептилий, как и у крупнейших современных птиц, но в результате уменьшения роли машущего полета, гораздо более важного для более мелких ранних видов. В противоположность этому Вильд (Wild, 1984b) выводит птерозавров от лазающих предков.

Разнообразие птерозавров

В верхнем триасе представлены три семейства рамфоринхоидов. Наиболее хорошо известный род *Eudimorphodon* выделяют в монотипическое семейство, но Вильд полагает, что он может быть родствен верхнетриасовому роду *Campylognathoides*. *Peteinosaurus*, возможно, близок к предкам хорошо известного нижнеюрского рода *Dimorphodon*. *Preondactylus* похож на юрских представителей семейства Rhamphorhynchidae по пропорциям фаланг пальца, поддерживающего летательную перепонку. Несмотря на отнесение к разным семействам, все три триасовых рода в основном сходны друг с другом. Рамфоринхоиды продолжали радиировать в течение всей юры и достигли наибольшего разнообразия в конце этого периода (Wellnhofer, 1975). Лучше всего известен позднеюрский род *Rhamphorhynchus*. Стержневидные зубы мелкой короткомордой формы *Anurognathus* предположительно свидетельствуют о питании насекомыми [1]. Длинная морда и заостренные зубы *Rhamphorhynchus*, а также находки остатков рыб в зобу и желудке этого и других родов наводят на мысль, что многие птерозавры были рыбоядными. Прямые указания на особенности размножения птерозавров отсутствуют. Рамфоринхоидов, доживших до мелового периода, неизвестно.

Птеродактилоиды были многочисленны и разнообразны уже в верхней юре, о чем говорят ископаемые находки из Золенхофена (Wellnhofer, 1970). Эти остатки включают некоторых самых мелких птерозавров и предков крупнейших летающих позвоночных. Промежуточные между рамфоринхоидами и птеродактилоидами формы неизвестны [2], хотя все особенности скелета указывают на их близкое родство.

Различия в пропорциях тела между двумя этими подотрядами, особенно сильная редукция хвоста у птеродактилоидов, вероятно, существенно влияли на особенности их полета (см. рис. 16-6). Наличие хвоста позади центра приложения подъемной силы способствует остойчивости. При этом, если скорость полета уменьшается, передняя часть тела автоматически поднимается и увеличивает угол атаки,

[1] Долгое время близким к анурогнату считался *Batrachognathus* из верхней юры Казахстана, однако новейшие исследования (Бахурина, 1991) показали существенные различия в строении черепа этих форм.— *Прим. ред.*

[2] Раньше иногда предполагали, что промежуточное положение между этими подотрядами занимает короткохвостый *Anurognathus*, но теперь считается, что у этой формы хвост редуцировался независимо от предков птеродактилоидов.— *Прим. ред.*

что способствует возрастанию подъемной силы. У самолетов остойчивость ведет к автоматической компенсации изменений направления и высоты, повышающей надежность полета, но снижающей маневренность. У истребителей остойчивость, насколько это возможно, снижают, чтобы они могли быстро менять направление движения. Среди птерозавров изменения пропорций тела, возможно, объясняются отбором на увеличение маневренности. Птеродактилоиды больше напоминают современных птиц укороченным скелетом хвоста. Однако подъемная сила, обеспечиваемая его перьями, здесь отсутствует, поэтому область плечевого пояса усилена за счет срастания передних туловищных позвонков в спинную кость (notarium), с которой сочленяется конец лопатки (см. рис. 16-3).

Зубная система у птеродактилоидов сильно варьирует. Например, у *Pterodaustro* сотни узких длинных зубов нижней челюсти образуют структуру, подобную китовому усу, и, возможно, использовались для отцеживания водных беспозвоночных (рис. 16-9). Обычный меловой род *Pteranodon* полностью утратил зубы.

К позднемеловым птерозаврам относятся самые крупные среди всех летающих позвоночных. Так, *Pteranodon* с размахом крыльев около 7 м весил примерно 17 кг. Разрозненные остатки, относимые к роду *Quetzalcoatlus*, позволяют предполагать размах крыльев 11—12 м и массу около 65 кг (Padian, 1984). Крупные птерозавры, как и крупные летающие птицы современной фауны, должны были для сохранения высоты полагаться в основном на ветер, а не на непрерывный машущий полет (Brower, 1983). Янг (Joung, 1981) указывает, что у форм с последним типом полета предельная масса тела составляет 12—16 кг. *Pteranodon* приблизительно соответствовал этой норме, но *Quetzalcoatlus* намного тяжелее. К сожалению, отпечатки летательной перепонки у крупных видов неизвестны.

Палеонтологическая летопись птерозавров, включающая около 90 видов, охватывает приблизительно 150 млн. лет. Они найдены на всех континентах, исключая Антарктику. Большинство известны из мелководных морских отложений, но *Quetzalcoatlus* обнаружен в осадках, образовавшихся на суше в 400 км от морского берега. Большинство родов существовало недолго и в небольших географических областях.

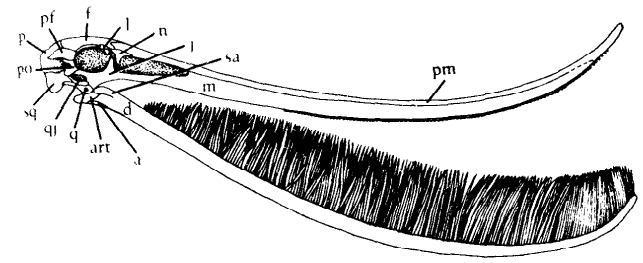


Рис. 16-9. Череп птеродактилоида *Pterodaustro* из верхнего мела Аргентины. Тонкие, но крайне многочисленные зубы нижней челюсти, вероятно, подобно китовому усу служили для отцеживания из воды мелких беспозвоночных. Длина 23 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Wellnhofer, 1978)

Можно сказать, что птерозавры вымерли в конце мела одновременно с динозаврами, поскольку они известны в маастрихте, но отсутствуют в третичном периоде. Однако это сравнение неудачно, поскольку в позднем мелу обычны только *Pteranodon* и *Nyctosaurus*, дополняемые немногими остатками *Quetzalcoatlus*. Конец мезозоя свидетельствует не о катастрофическом исчезновении этой разнообразной группы, а лишь о вымирании трех представителей отряда, постепенно снижавшего свое разнообразие на протяжении всего мелового периода.

Крупные размеры *Pteranodon* и *Quetzalcoatlus*, вероятно, ограничивали их распространение областями, где бóльшую часть года дули постоянные слабые ветры (Bramwell, Whitfield, 1974). Тектоническая активность в конце мела почти наверняка сократила их ареалы, что могло непосредственно привести к вымиранию этих форм.

Более резкими изменениями отмечен конец юры, когда оборвались все эволюционные линии рамфоринхоидов. Это совпадает с появлением птиц, ископаемые находки которых, впрочем, слишком плохо известны для выводов о конкуренции между двумя данными группами.

Возможно, своим успехом птицы во многом обязаны особенностям физиологии и анатомии мягких тканей, неизвестным у птерозавров, поэтому трудно определить, почему последние вымирают, а первые продолжают радиировать в позднем мезозое и кайнозое. Бóльшая адаптивная изменчивость птичьих крыльев и способность к замещению перьев, вероятно, обеспечивают более эффективный летный механизм. Своим перепончатым крылом рукокрылые напоминают птерозавров, но почти полностью избегают конкуренции с птицами за счет своего ночного образа жизни.

Мезозойские птицы

Во многих отношениях птицы могут считаться наиболее продвинутыми позвоночными. В связи с необходимостью большого количества энергии для длительного активного полета температура их тела и интенсивность метаболизма даже выше, чем у наиболее прогрессивных млекопитающих, а строение и функция дыхательной системы уникальны среди хордовых. Число современных видов птиц (около 9000) больше, чем во всех прочих классах позво-

ночных, кроме высших костистых рыб. Физические и метаболические условия полета привели к единообразной в принципе анатомии, сохраняющейся и у вторично нелетающих родов.

Федучча (Feduccia, 1980) недавно ревизовал эволюционную историю птиц, а в работе Олсона (Olson, 1985) приведено более специальное обсуждение их ископаемых остатков. Радиация современных пернатых, по-видимому, началась в позднем мезозое, а большинство их основных линий дифференцировалось в раннем кайнозое. Мезозойская эволюция птиц остается очень плохо известной.

Archaeopteryx и происхождение птиц

В отличие от птерозавров ископаемый материал по птицам дает представление о решающей стадии их ранней эволюции. *Archaeopteryx* из верхней юры (портланд) района Золенхофена на юге Германии остается ярким примером рода, занявшего место «выпавшего звена» между двумя крупными группами позвоночных. Описаны три почти полных скелета, два частичных скелета и одно изолированное перо археоптерикса [1]. Представлены все кости тела, а один образец включает естественный слепок мозговой полости. Наиболее важная особенность этого материала — сохранение летного оперения на крыле и вдоль хвоста в своем почти естественном положении. Наиболее эффектно оно выглядит у берлинского экземпляра (рис. 16-10).

Не будь этих перьев, археоптерикса не признавали бы птицей, о чем говорит тот факт, что один почти полный скелет, на котором они не обнаружены, был сначала определен как принадлежащий динозавру. Фактически уникально «птичьих» остеологических признаков у археоптерикса нет. Все они описаны у родов, относимых к динозаврам.

Если бы все элементы скелета признавались при классификации равнозначными, археоптерикса можно было бы без всякой натяжки считать оперенным динозавром. Большинство палеонтологов относят

[1] Шестой хорошо сохранившийся экземпляр обнаружен в частной коллекции в Золенхофене в 1987 г.— *Прим. ред.*

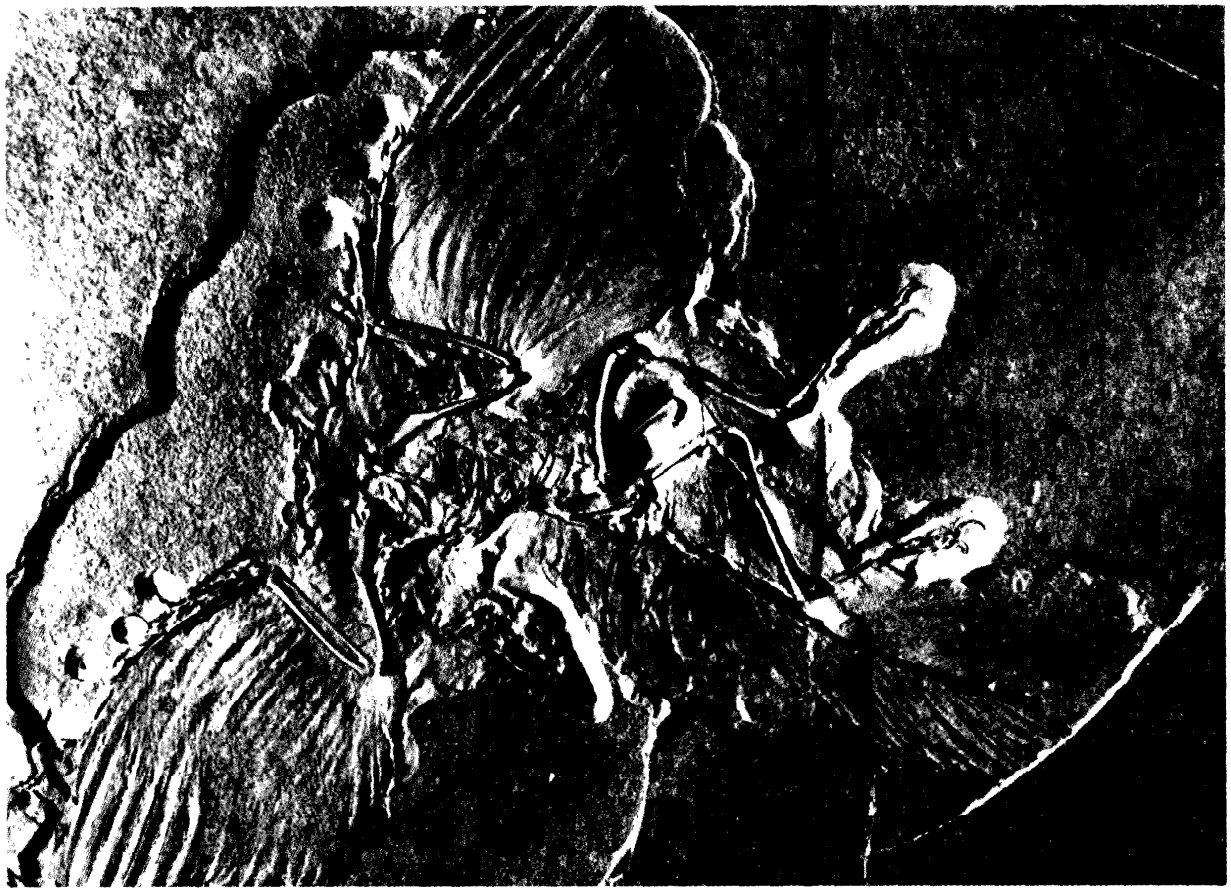


Рис. 16-10. Скелет *Archaeopteryx*. Музей Гумбольдта, Берлин (фото любезно предоставил д-р Hermann Jaeger)

его к птицам только из-за наличия перьев — единственной особенности, общей у него с птицами. Строению и распределению перьев придается при классификации такое важное значение, поскольку они почти наверняка свидетельствуют о способности к активному полету.

Остром (Ostrom, 1974, 1975a, b, 1976a, b) подробно рассмотрел анатомию и филогенетическое положение археоптерикса. Он считает, что этот род является одновременно наиболее примитивным среди известных птиц и лучшим доступным указанием на происхождение всей этой группы и возникновение в ней полета. Действительно, других достаточно хорошо описанных родов, занимающих такое же центральное положение в основании одной из крупнейших эволюционных линий, нет. Однако вполне возможно, что дополнительное изучение мелких тероподовых динозавров и других позднеюрских и раннемеловых птиц продемонстрирует более сложный филогенетический переход между рептилиями и пернатыми (Thulborn, 1984).

Реконструкция скелета археоптерикса (рис. 16-11 и 16-12) говорит о типе строения, очень близком к свойственному мелким целурозавровым динозаврам типа *Compsognathus* (см. рис. 14-6). Археоптерикс был размером примерно с голубя, но заметно более примитивным по многим важным признакам, чем современные птицы. Ни у одного из экземпляров нет следов грудины, т. е. основного места отхождения у ныне живущих форм главных летательных мышц. Область, которую она могла занимать, как и у примитивных рептилий, в основном покрыта шевронным узором дермальных чешуй, указывающим на то, что грудные мускулы (mm. pectorales) были ненамного массивнее, чем у динозавров. Кости толстостенные, без пневматических каналов, обычных для большинства современных птиц и птерозавров. В отличие от всех прочих птиц у археоптерикса длинный хвостовой скелет, что характерно также для примитивных птерозавров.

Несмотря на наличие перьев, передняя конечность археоптерикса лишена специфических птичьих черт (рис. 16-13). Как и у динозавров, сохраняются три полностью развитых пальца, подвижное запястье и немодифицированные локтевая и лучевая кости. Примитивность заключается в сохранении зубов и ограниченном срастании костей.

Ранее предполагалось, что конфигурация таза и наличие вилочки (сросшихся ключиц) являются уникальными птичьими чертами скелета археоптерикса, но оба этих признака были описаны и у динозавров. Известно несколько теропод с медиально сросшимися в вилочкоподобную структуру ключицами, а у ряда азиатских родов из этой группы лобковая кость обращена назад, как у птиц. Точная ориентация этой кости у археоптерикса еще обсуждается.

Наиболее близка к современному птичьему типу задняя конечность (рис. 16-14). Головка бедренной кости загнута внутрь; коленный и голеностопный суставы — простые шарнирные, что указывает на движения конечности в парасагиттальной плоскости; малая берцовая кость редуцирована. Проксимальные тарсалии сливаются с концом большой берцовой кости, а дистальные прирастают к метатарсалиям. Последние удлинены и частично срастаются друг с другом. Три пальца направлены вперед, а первый — назад. Эти особенности очень близки к плану

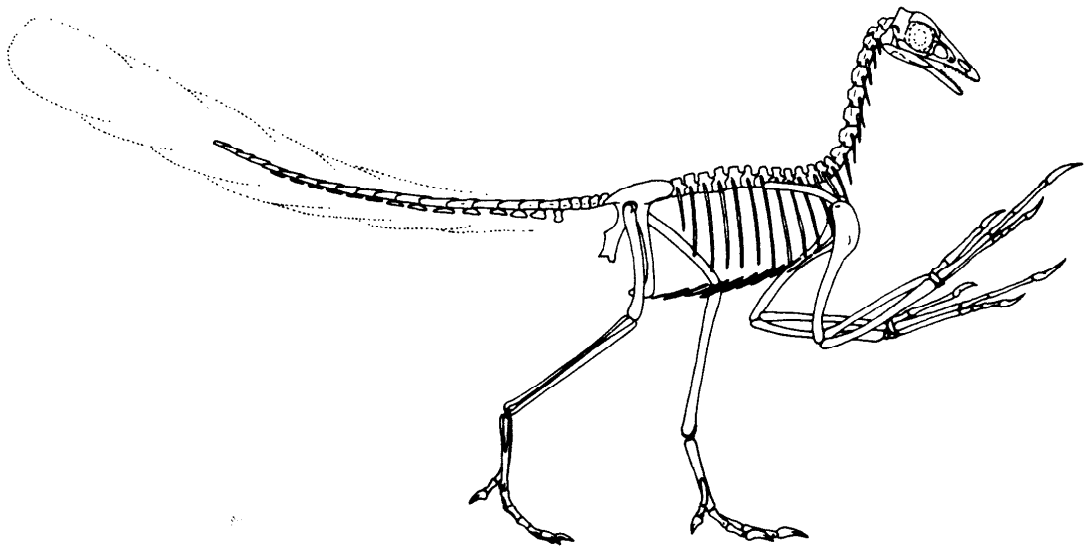


Рис. 16-11. *Archaeopteryx*. Реконструкция скелета верхнеюрской птицы (Ostrom, 1976a). С разрешения "Biological Journal of the Linnean Society". Copyright 1976 by the Linnean Society of London

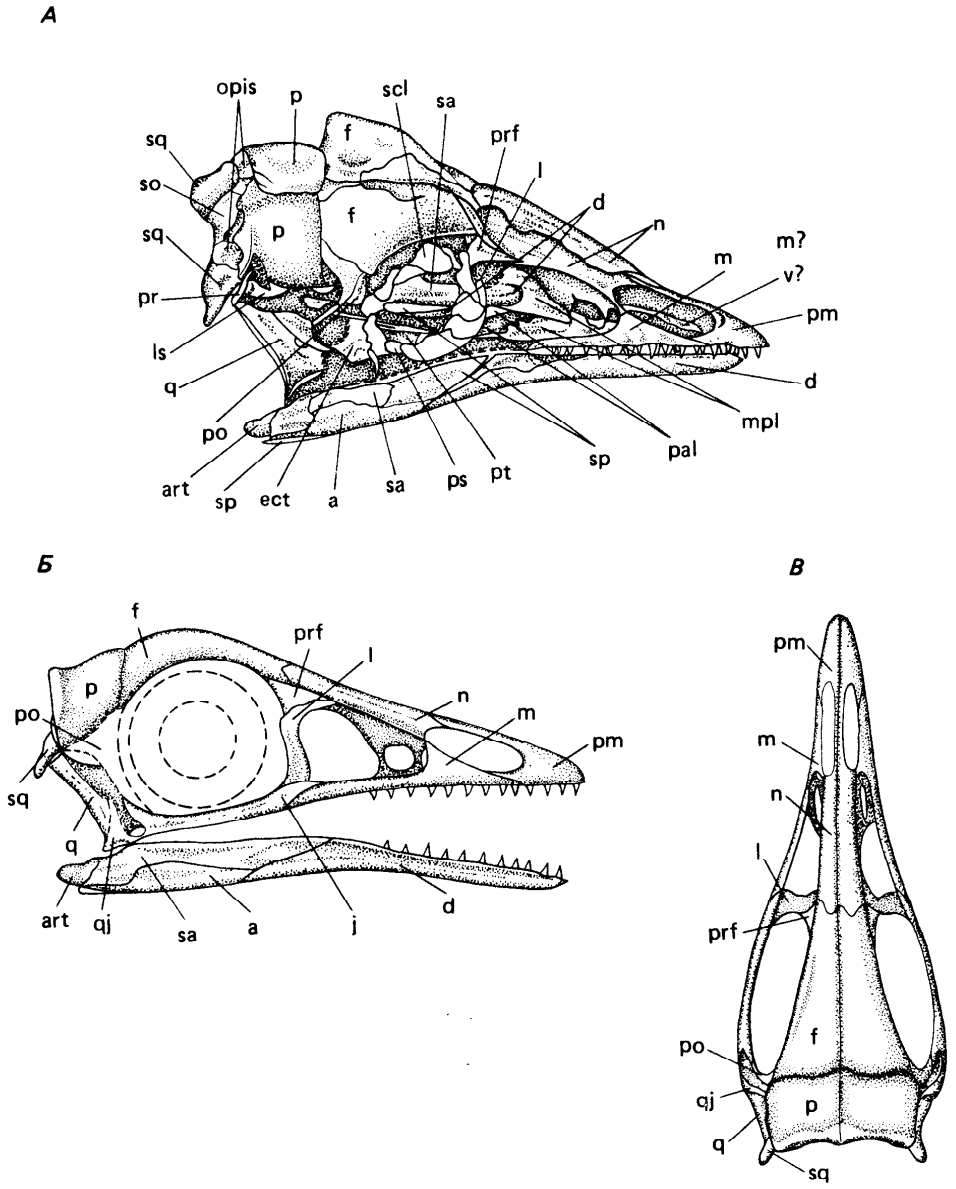


Рис. 16-12. Череп *Archaeopteryx*. *А*. Рисунок айхштеттского экземпляра. *Б, В*. Реконструкция латеральной и дорсальной сторон. Сокращения см. рис. 8-3, а также: ls — боковая клиновидная кость (laterosphenoideum); ppl — небный отросток верхнечелюстной кости (processus palatinus); pr — переднеушная кость (prooticum); sc — склеральное кольцо (circulus sclerae) (Wellnhofer, 1974)

строения современных птиц, а также мелких тероподовых динозавров, поэтому должны рассматриваться как общие унаследованные признаки динозавров и птиц.

Остром считает, что установить происхождение археоптерикса — значит установить происхождение птиц. У этого рода самое примитивное строение, какое только можно предполагать для их непосредственных предков, и лишь несколько признаков скелета специализированы сильнее, чем у более поздних птиц (Martin, 1984).

Когда археоптерикс был впервые описан, предполагалось его близкое родство с динозаврами, но дальнейшее изучение последних показало, что все они слишком специализированы и не подходят на роль непосредственных предков птиц. В своей имевшей большое влияние книге Хайльман (Heilmann, 1926) предполагал происхождение археоптерикса от

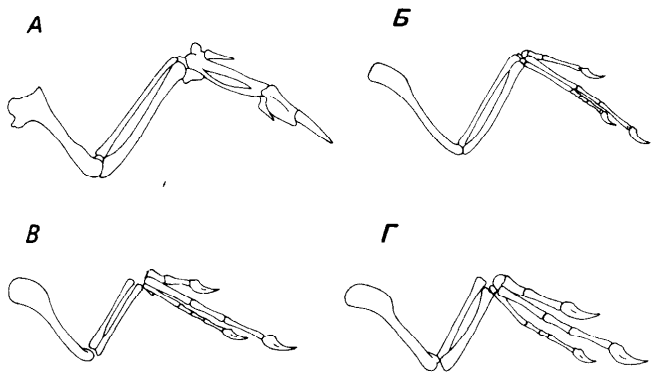


Рис. 16-13. Передние конечности птиц и тероподовых динозавров: *А* — голубь; *Б* — *Archaeopteryx*; *В* — *Ornitholestes*; *Г* — *Deinonychus* (Ostrom, 1975a)

более примитивных архозавров — триасовых текодонтов. У примитивных текодонтов нет признаков, исключающих их из числа непосредственных предков одновременно динозавров и птиц, но ни для одного текодонта не доказано специфического родства именно с птицами. Все общие для этих двух групп признаки являются примитивными для архозавров в целом. Показано (Walker, 1972; Martin, Stewart, Whetstone, 1980; Martin, 1983) наличие ряда общих признаков для птиц и крокодилов, но нет никаких свидетельств их присутствия только у общего предка этих групп. Высокая степень специализации всего черепа ранних крокодилов снижает вероятность того, что сходство с птицами в отдельных чертах строения квадратной кости и среднего

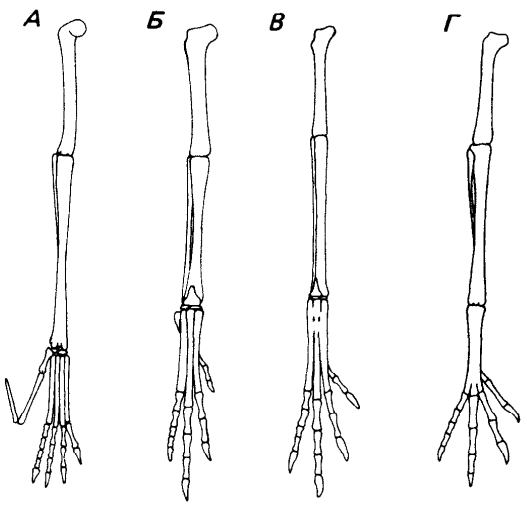


Рис. 16-14. Задние конечности: *А* — птерозавр *Dimorphodon*; *Б* — тероподовый динозавр *Compsognathus*; *В* — *Archaeopteryx*; *Г* — голубь. Большинство признаков строения конечности *Archaeopteryx*, свойственных птицам, наблюдается уже у динозавров (Padian, 1983b)

уха — результат происхождения от непосредственного общего предка [1].

Остром (Ostrom, 1975) показал, что многие специализированные признаки скелета археоптерикса — общие у него только с мелкими тероподами и ни с какой больше группой архозавров. Речь идет о строении передних и задних конечностей, плечевого пояса и черепа. Наблюдается существенное общее сходство с *Compsognathus*, но этот род жил слишком поздно (современник археоптерикса) и был слишком специализированным по морфологии (число пальцев кисти редуцировано до двух). Никакие другие достаточно известные тероподы на роль предков археоптерикса не подходят.

Дивергенция линии, ведущей к нему от примитивных тероподов, по-видимому, произошла в течение позднего триаса или ранней юры. Более определенно ограничить время, в течение которого развивались уникальные летные адаптации этой группы, невозможно.

Перья и возникновение полета

Способность археоптерикса к полету связывают с единственным его признаком, поддающимся фоссилизации,— перьями. Сохранность их (точнее, их отпечатков) — редкое явление. Они стали известны только потому, что остатки этого рода захоронены в мелкозернистом литографском известняке. Динозавров с перьями неизвестно. Некоторые из них, включая гадрозавров и цератопсов, сохранились в виде мумий, поверхность которых говорит об отсутствии перьевого покрова. Хотя он мог быть у других групп динозавров, свидетельств этого не обнаружено. Более существенно то, что перья не связаны ни с одним из очень хорошо сохранившихся скелетов *Compsognathus* из Золенхофена (Ostrom, 1978).

По типу развития перья и чешуи рептилий являются гомологичными структурами. В отличие от волос, чисто эпидермальных по происхождению, они включают и мезодермальную ткань. На определенных участках кожи могут развиваться либо перья, либо чешуи, но они никогда не возникают совместно. Это легко наблюдать на ногах домашней птицы, где относительное развитие двух типов покровов значительно варьирует.

Способность птиц к полету зависит от наличия крупных маховых перьев, но оперение жизненно ва-

[1] Тщательные исследования морфологии черепа примитивного позднетриасового (или раннеюрского) крокодила *Sphenosuchus* вновь подтвердили наличие у него некоторых птичьих черт в строении слуховой капсулы и пневматизации черепа (Walker, 1990).— *Прим. ред.*

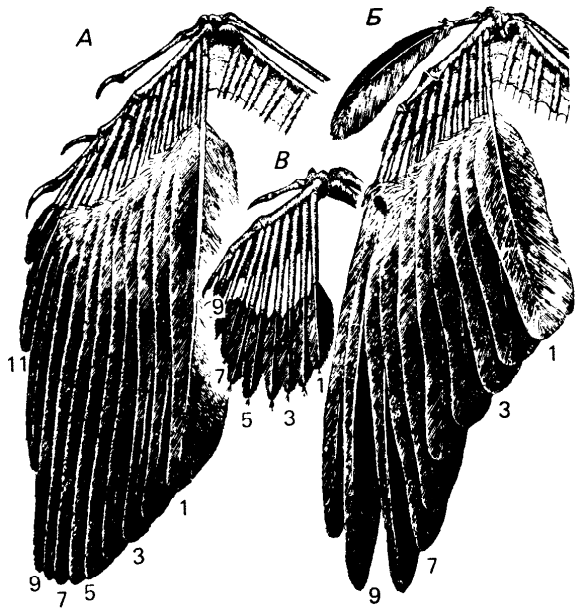


Рис. 16-15. Расположение маховых перьев: *А* — *Archaeopteryx*; *Б* — современная птица; *В* — крыло птенца гоацина с когтями на первом и втором пальцах. Рудимент первого пальца современных птиц поддерживает крылышко (alula). Число и расположение первостепенных маховых перьев *Archaeopteryx* почти такое, как у современных птиц. Стержень пера находится ближе к его переднему краю, поэтому каждое перо действует как аэродинамический профиль (Heilmann 1926)

жно также для теплоизоляции. Трудно представить, каким образом отбор напрямую мог привести к появлению крупных структур, необходимых для полета. С другой стороны, относительно небольшие изменения в размерах и строении чешуй рептилий были бы достаточны для обеспечения теплоизоляции тела, которая, по-видимому, важна для любого эндотермного животного, близкого к археоптериксу по размерам. В противоположность этому Федучча (Feduccia, 1985) считает, что перья изначально возникли как приспособление для полета, а не для теплоизоляции.

Первостепенные и второстепенные маховые перья археоптерикса расположены так же, как у современных летающих птиц (рис. 16-15). Практически невозможно связать отбор на такое их распространение с каким-либо иным фактором, кроме полета. Более того, каждое перо имеет свойства аэродинамического профиля благодаря асимметричному положению стержня (Feduccia, Tordoff, 1979). Отсутствие уникальных птичьих черт в строении плечевого и тазового поясов позволяет предположить, что археоптерикс был слабым летуном, но природа перьев доказывает способность к полету. Пропорции внутреннего слепка его мозговой коробки значительно более продвинуты по сравнению с типичными рептилиями и приближаются к птичьему состоянию (Whetstone, 1983).

Последовательность эволюционных событий, ведущая к возникновению полета у птиц, остается спорной (Hecht, Ostrom, Viohl, Wellnhofer, 1985). Выдвинуты две главные гипотезы. Хайльман (Heilmann, 1926) и многие другие авторы считали, что непосредственные предки археоптерикса были древесными формами. Перья развились у них для обеспечения планирования между ветвями и с деревьев на землю. Согласно этой гипотезе, активный машущий полет возник вторично (Bock, 1985). Остром (Ostrom, 1985 и цитируемые им авторы), напротив, полагает, что машущий полет развивался у бегающих наземных предков. По его мнению, он возник из способа ловли добычи, включающего «аппладирующие» движения передних конечностей [1].

Многие авторы (Caple, Balda, Willis, 1983; Ostrom, 1985; Padian, 1985) указывают на противоположный характер специализации при планирующем и машущем полетах, в связи с чем планирующие предки типа летяги или шерстокрылов (см. гл. 20) для птиц и птерозавров весьма маловероятны. У планирующих форм перепонка крыла прикреплена к туловищу и натягивается между передними и задними конечностями, причем более удлинены проксимальные, а не дистальные элементы последних. Перепонки летяг и шерстокрылов лишены внутреннего скелета. У птерозавров и птиц дистальные элементы конечностей, более эффективно обеспечивающие машущий полет, удлинены, а проксимальные — нет; задние конечности не участвуют в поддержании летной поверхности.

Строение задних конечностей археоптерикса и более поздних птиц ясно указывает на адаптацию к быстрой наземной локомоции. Признаки древесной специализации в них отсутствуют, хотя строение когтей не препятствует лазанью по деревьям. Большая длина дистальных элементов передней конечности указывает на важность для археоптерикса машущего полета; у планирующих животных с перепонкой вдоль всего туловища конечности были бы короче.

Капл, Бальда и Уиллис (Caple, Balda, Willis, 1983) убедительно показали, что «приземление» на тонкие ветви требует крайне высоко развитой способности к полету и маневренности, свойственных только наиболее продвинутым группам ныне живущих птиц, а значит, первые птицы вели преимущественно на-

[1] По Острому предки птиц сбивали зачаточными крыльями взлетающих насекомых. Развивающиеся перья увеличивали поверхность «ловчих» передних конечностей.— *Прим. ред.*

земный образ жизни. По мнению этих авторов, непосредственными предками птиц были быстро бегающие наземные хищники, ловившие насекомых своей пастью. Эти «протоптицы» использовали передние конечности для сохранения боковой устойчивости во время прыжков за добычей. Балансирование ими в расправленном состоянии было при этом наиболее эффективным механизмом. Если их концы обеспечивали даже небольшую по величине подъемную силу, устойчивость могла заметно возрастать. Движения передних конечностей, предположительно используемые мелкими прыгающими динозаврами для обеспечения равновесия, сравнимы с совершаемыми птицами при машущем полете. Это позволяет говорить о непрерывном функциональном переходе между двумя группами без промежуточной древесной стадии [1].

Возникновение продвинутых птичьих черт

За исключением перьев, все уникальные признаки скелета современных птиц сформировались у форм более высокого, чем археоптерикс, эволюционного уровня. Наиболее заметными остеологическими изменениями стали редукция хвоста в короткий пигостиль и развитие крупной грудины с килем. Коракоид сильно удлинен и связан с грудиной суставом. В месте сочленения коракоида, ключицы и лопатки образуется хорошо заметный трехкостный канал (canalis triosseus), служащий у современных птиц для прохождения сухожилия надкоракоидной мышцы (m. supracoracoideus), тянущегося от нее в дорсальном направлении, проходящего через этот канал (действующий как блок) и прикрепляющегося к дорсальной поверхности проксимального конца плечевой кости (рис. 16-16). Хотя сам мускул сохраняет по отношению к последней свое исходное вентральное положение, он не опускает переднюю конечность, а поднимает ее. У современных птиц это крупнейшая поднимающая крыло мышца, действующая как важный антагонист грудной мышцы (m. pectoralis). Вместе они обеспечивают машущий полет.

Конфигурация коракоида археоптерикса указывает на то, что надкоракоидная мышца сохраняла свою примитивную функцию, обычную для других тетрапод, и должна была тянуть плечо в антеровентральном направлении. Остром (Ostrom, 1976b) проследил изменения направления обеспечиваемой ей силы через ряд гипотетических промежуточных стадий к состоянию современных птиц (рис. 16-17). Он

[1] Л. П. Татаринов (1981) считает отдаленных предков птиц бегающими наземными животными, вторично перешедшими к древесной жизни. Несов и Ярков (1989) предполагают, что наземные предки птиц вспрыгивали на деревья, спасаясь от врагов.— *Прим. ред.*

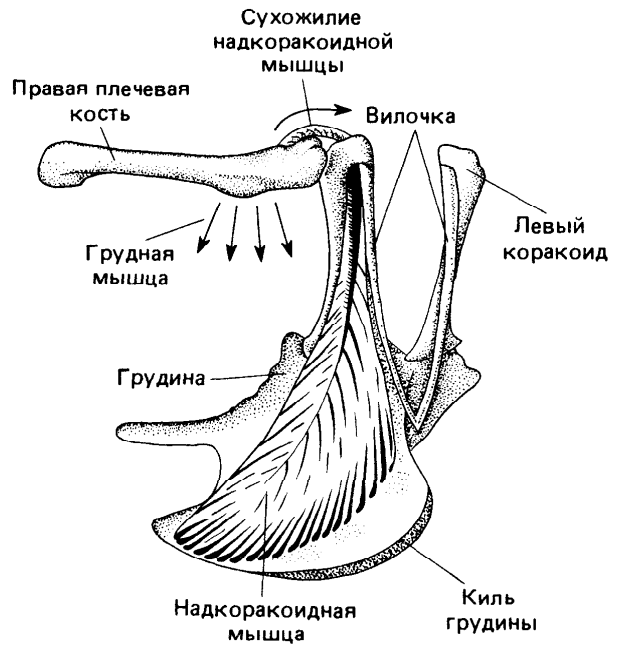


Рис. 16-16. Переднебоковой вид плечевого пояса и грудины голубя. Рисунок поясняет действие надкоракоидной мышцы. Верхняя стрелка показывает прохождение и направление действия сухожилия надкоракоидной мышцы от места его прикрепления к трехкостному каналу. Нижние стрелки обозначают местонахождение отсутствующей на рисунке грудной мышцы (Ostrom, 1976b).

считает, что сохранение исходной функции надкоракоидной мышцы у археоптерикса вместе с отсутствием у него грудины свидетельствует о неспособности этого рода летать. Федучча (Feduccia, 1980) и другие отмечали, что летучие мыши также сохранили примитивное расположение надкоракоидной мышцы, а переднюю конечность у них поднимают, как и у других тетрапод, дельтовидная (m. deltoideus) и коракоидно-плечевая (m. coracobrachialis) мышцы. Такая система могла действовать и у археоптерикса. Изменение функции надкоракоидной мышцы способствовало совершенствованию полета, но не было необходимостью.

По сравнению с археоптериксом строение передней конечности современных птиц также существенно изменено: проксимальные карпалии срослись друг с другом, образовав простой шарнирный сустав, а дистальные — с метакарпалиями, в результате чего развились суставные поверхности, облегчающие сгибание крыла (рис. 16-18).

В противоположность близкому скелетному сходству между археоптериксом и его тероподовыми предками очень значительный морфологический разрыв отделяет этот род от всех других известных птиц. На этом основании его помещают в отдельный

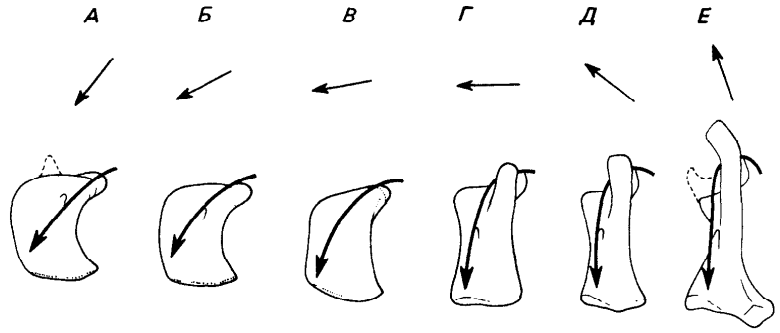


Рис. 16-17. Гипотетические стадии эволюции коракоида птиц — от *Archaeopteryx* (*А*) до современного американского грифа *Cathartes* (*Е*). Жирные стрелки показывают предположительное прохождение волокон надкоракоидной мышцы и ее постепенное изгибание по мере разрастания вверх акрокоракоидного отростка (processus acrocoracoideus). Верхние стрелки указывают направление действия надкоракоидной мышцы на каждой стадии. Пунктирной линией показаны акромиальный отросток и прилегающая часть лопатки. Все рисунки соответствуют виду спереди левого коракоида (Ostrom, 1976b)

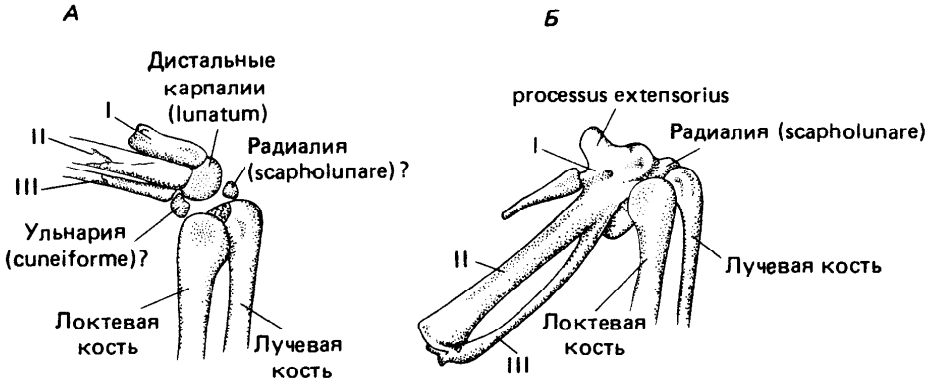


Рис. 16-18. Сравнение запястной области *Archaeopteryx* (*А*) и современного американского грифа *Cathartes* (*Б*), показывающее предполагаемую гомологию элементов. У *Archaeopteryx* сохранились все признаки целурозавровых динозавров. Обозначения: I, II, III — метакарпалии (metacarpalia) (Ostrom, 1976b)

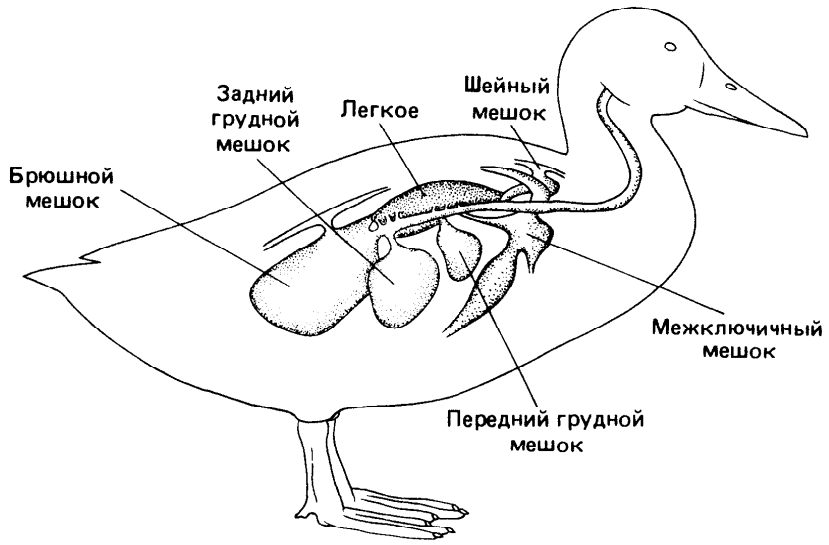


Рис. 16-19. Дыхательная система птиц (на примере кряквы). Один из уникальных признаков пернатых — наличие многочисленных воздушных мешков, соединенных с бронхами и легкими. Дополнительные воздушные мешки, заходящие внутрь костей, не показаны. Бóльшая часть вдыхаемого воздуха попадает непосредственно в задние мешки. Затем в ходе дыхательного цикла он пропускается через легкие в передние мешки. Этот механизм обеспечивает непрерывный поток воздуха через легкие. У всех прочих тетрапод он нагнетается в их замкнутое пространство, а затем выталкивается оттуда наружу (Schmidt-Nielsen, 1971)

подкласс Archaeornithes, а всех других птиц выделяют в подкласс Neornithes [1].

Меловые птицы

Кроме археоптерикса, никаких достоверных остатков птиц из юры не определено, хотя Йенсен (Jensen, 1981) считает, что элементы позвоночника, таза и пояса передних конечностей из верхней юры Юты (США) принадлежат более продвинутым их формам (Ostrom, 1986).

Все меловые птицы гораздо более продвинуты, чем археоптерикс, и уже дивергировали по нескольким различным адаптивным направлениям. Можно предположить, что появление и исходная радиация Neornithes происходили в верхней юре среди форм, современных археоптериксу. Принимая во внимание крайнюю неполноту палеонтологической летописи птиц в позднем мезозое, вполне возможно существование в поздней юре их нескольких эволюционных линий, остатки которых не обнаружены. Животное, очень похожее на археоптерикса, могло быть их непосредственным предком [2].

Известны два весьма различных типа нижнемеловых птиц. У *Ambiortus* (Курочкин, 1982) из неокома Центральной Азии грудина с килем, удлиненные коракоиды и сросшиеся карпометакарпалии сходны с характерными для современных летающих птиц, но в отличие от последних у него сохраняется третья фаланга большого пальца крыла. Данная форма выделена в особый отряд Ambiortiformes. И напротив, *Enaliornis* из нижнего мела Англии является ранним

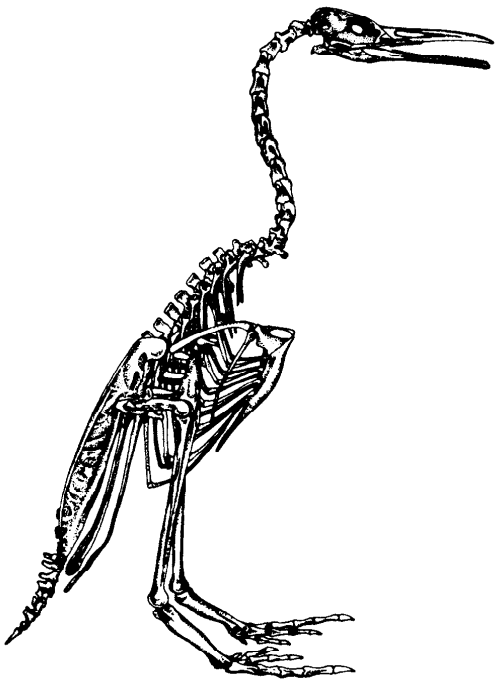


Рис. 16-20. Скелет верхнемеловой ныряющей птицы *Hesperornis*, достигавшей более 1 м в высоту. Передняя конечность редуцирована, грудина без киля (Marsh, 1880)

представителем высокоспециализированной группы нелетающих ныряющих птиц отряда Hesperornithiformes. Дополнительные данные о распространении нижнемеловых птиц дает открытие перьев в Австралии [1] (Rich, 1976) и следов птичьих лап в западной Канаде (Currie, 1981).

Hesperornithiformes относятся к числу наиболее обычных и хорошо известных птиц верхнего мела не только всей Северной, но и Южной Америки (Martin, 1984). Их остатки обычно обнаруживаются в прибрежных морских отложениях. У всех представителей этой группы грудина без киля, а передние конечности сильно редуцированы. Однако ноги были крупные, как у гагар и поганок, и, вероятно, служили для гребли при нырянии. Примитивность этих птиц проявляется в сохранении зубов и амфицельности позвонков. Непневматичность костей конечностей могла быть специализацией, увеличивающей удельный вес для более эффективного ныряния. Высота крупнейших представителей рода *Hesperornis* была более метра (рис. 16-20 и 16-21). У менее крупного *Baptornis* передние конечности редуцированы несколько слабее (Martin, Tate, 1976).

[1] Из верхнего триаса Колорадо недавно был описан род *Protoavis*, отличающийся крупной мозговой коробкой, бипедализмом, слиянием обоих височных окон, стрептостилией, прокинетизмом, пневматизацией ушной области черепа, сравнительно удлиненными передними конечностями и наличием на постаксиальном крае плечевой и локтевой костей маленьких ямочек, возможно связанных с прикреплением перьев. По мнению Чаттерджи (Chatterjee, 1991), эта форма может быть прямым предком птиц, тогда как археоптерикс относится к их более боковому ответвлению.— *Прим. ред.*

[2] Из верхней юры Каратау (Казахстан) известно перо птицы (Раутиан, 1981). Недавно в нижнем мелу (валанжин) Китая (Ляонин) обнаружен скелет небольшой птицы размером с воробья с типичным для птиц хвостовым скелетом (пигостиль), слитным карпометакарпусом («пряжкой»), но с несросшимися метатарсалиями и самостоятельными брюшными ребрами (Rao, 1990). В верхнем мелу (кампан) Аргентины обнаружен скелет небольшой птицы (размером с цыпленка) с коротким хвостом из самостоятельных позвонков. Грудина без киля; ключицы, по-видимому, отсутствуют (Chiapple, 1990). Мы не исключаем принадлежность этого животного к мелким птицеподобным тероподовым динозаврам типа *Avimimus*.— *Прим. ред.*

[1] Перья птиц найдены также в нижнемеловых отложениях Испании, Ливана, Монголии и России (Забайкалье).— *Прим. перев.*

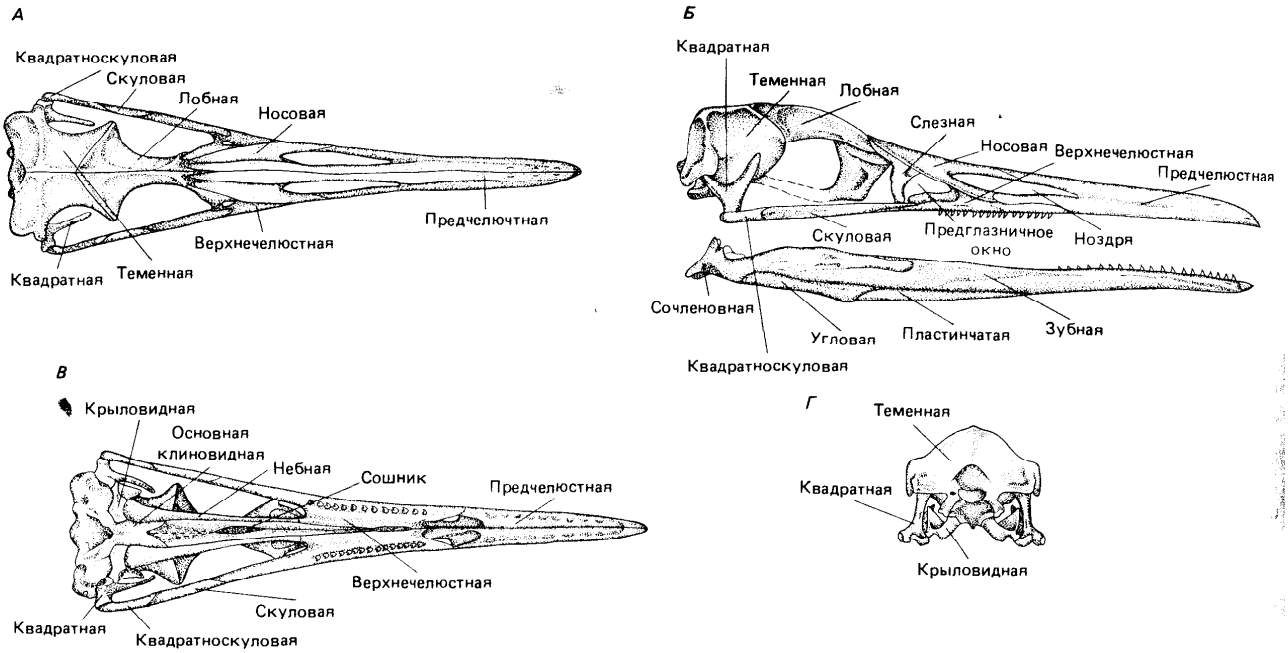


Рис. 16-21. Реконструкция черепа и нижней челюсти *Hesperornis*. Вид: *А* — сверху; *Б* — с латеральной стороны; *В* — с неба; *Г* — сзади. Зубы сохраняются на верхнечелюстной и зубной костях, но отсутствуют на предчелюстной, как и у продвинутых птиц. Небо сохраняет примитивные черты, обычные для целурозавровых динозавров, включая подвижное базикраниальное сочленение и крупный сошник (любезно предоставил Larry Martin)

Второй отряд меловых зубастых птиц, Ichthyornithiformes, также хорошо представлен в мелководных морских отложениях Северной Америки. Грудина с сильно развитым килем свидетельствует о том, что это были искусные летуны. По пропорциям и, возможно, по образу жизни *Ichthyornis* (рис. 16-22) напоминал чаек, но его не относят ни к одному из современных отрядов. Оба отряда зубастых птиц вымерли к концу мела.

К другим, менее известным позднемеловым птицам относятся *Enantiornis* из Аргентины, чьи плечевой пояс и элементы крыла указывают на хорошо развитые летные способности, и *Gobipteryx* из Монголии (Walker, 1981; Elzanowski, 1981). Ни тот ни другой не имеют близкого сходства с другими меловыми или какими-либо кайнозойскими птицами. *Alexornis*, описанный Бродкорбом (Brodkorb, 1976) из Нижней Калифорнии, первоначально считался родственным ракшеобразным (Coraciiformes) и дятлообразным (Piciformes), но Олсон (Olson, 1985) полагает теперь, что он может быть близок к Enantiornithiformes [1].

В верхнем мелу в настоящее время установлены только два современных отряда (Olson, 1985). Остат-

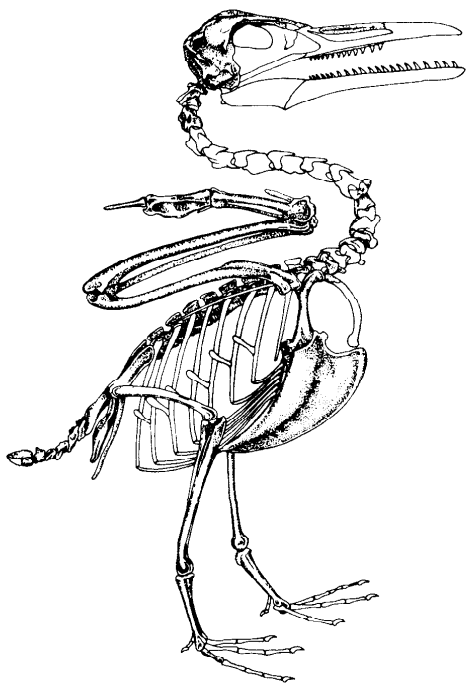


Рис. 16-22. Скелет верхнемеловой птицы *Ichthyornis*. На грудине хорошо развит киль. Наличие зубов у этого рода было под вопросом, но сейчас точно установлено (Marsh, 1880)

[1] Относящийся к этому отряду род *Nanantius* описан из нижнего мела (альб) Квинсленда (Австралия) (Molnar, 1986).— *Прим. перев.*

ки из Нью-Джерси и Вайоминга, по-видимому, относятся к буревестникообразным (Procellariiformes), представленным в современной фауне альбатросами и буревестниками, и ржанкообразным (Charadriiformes), включающим из ныне живущих групп куликов, чаек и чистиков. Эти ископаемые находки показывают, что дивергенция современных отрядов началась еще до кайнозоя, но мало говорят об их взаимоотношениях [1].

Кайнозойские птицы

Все птицы, известные нам из кайнозоя, по-видимому, имеют общего предка выше уровня зубастых Hesperornithiformes и Ichthyornithiformes. Ископаемые находки показали, что обособление по крайней мере некоторых из современных отрядов произошло еще в мезозое, но их остатки такие неполные, что определить общий скелетный тип, от которого они развивались, или установить их взаимоотношения невозможно.

Птицы — наиболее полно изученный класс современных позвоночных, если не считать млекопитающих. Их таксономия на видовом уровне разработана очень хорошо; Уэлти (Welty, 1982) считает, что неописанными осталось не более 2% ныне живущих видов. Паркс (Parkes, 1975) перечисляет приблизительно 8900 современных видов, объединяемых в 166 семейств и примерно 27 отрядов. В противоположность нашим знаниям на уровне видов и семейств данных для обоснования взаимоотношений многих отрядов мало.

Виды, роды и семейства современных птиц по большей части легко распознаются и различаются по оперению, строению мягких тканей и поведению. Все эти особенности связаны с особенностями образа жизни представителей традиционно выделяемых отрядов. С другой стороны, определены очень немногие специализированные (или производные) признаки, демонстрирующие специфические сестринско-групповые отношения между любыми из этих отрядов. Почти все учебники располагают современные отряды в линейной последовательности, основанной на сформулированных в прошлом веке представлениях о том, какие признаки ныне живущих птиц считать примитивными и продвинутыми (табл. 16-1) [2].

ТАБЛИЦА 16-1. Классификация птиц, встречающаяся в большинстве современных изданий

Класс Aves
- Подкласс Archaeornithes
  - Archaeopterygiformes
- Подкласс Neornithes
  - Надотряд Odontognathae
    - Hesperornithiformes
    - Ichthyornithiformes
  - Надотряд Neognathae
    - Struthioniformes
    - Rheiformes
    - Casuariiformes
    - Aepyornithiformes
    - Dinornithiformes
    - Apterygiformes
    - Tinamiformes
    - Sphenisciformes
    - Gaviiformes
    - Podicipediformes
    - Procellariiformes
    - Pelecaniformes
    - Ciconiiformes
    - Anseriformes
    - Falconiformes
    - Galliformes
    - Gruiformes
    - Charadriiformes
    - Columbiformes
    - Psittaciformes
    - Cuculiformes
    - Strigiformes
    - Caprimulgiformes
    - Apodiformes
    - Coliiformes
    - Trogoniformes
    - Coraciiformes
    - Piciformes
    - Passeriformes

По современным критериям некоторые детали этой последовательности выглядят совершенно произвольными; например, место в системе пингвинов, по сути дела означающее их отнесение к наиболее примитивным кайнозойским птицам, и положение соколообразных, или дневных хищников (Falconiformes), между гусеобразными (Anseriformes) и курообразными (Galliformes).

Почти по всем существующим отрядам имеются некоторые палеонтологические данные, но этого пока мало для понимания их взаимоотношений (рис. 16-23). Есть несколько объяснений этой ситуации. Только немногие кости или части костей птиц одновременно достаточно прочны, чтобы сохраниться, и достаточно диагностичны для идентификации. К тому же энергичный полет предопределяет морфо-

[1] За последние годы Л. А. Несовым обнаружены в верхнем мелу Кызылкума (Узбекистан) многочисленные фрагментарные остатки птиц, среди которых им определены ихтиорнисы, энантиорнисы и ржанкообразные (Несов, 1986; Несов и Ярков, 1989).— *Прим. ред.*

[2] Приведенная в таблице последовательность отрядов основана на системе Уэтмора (Wetmore, 1955), упразднившего традиционное разделение современных птиц на палеогнат и неогнат. В последние годы большинство орнитологов вновь признают оправданным выделение палеогнат, принимаемое в данной книге.— *Прим. ред.*

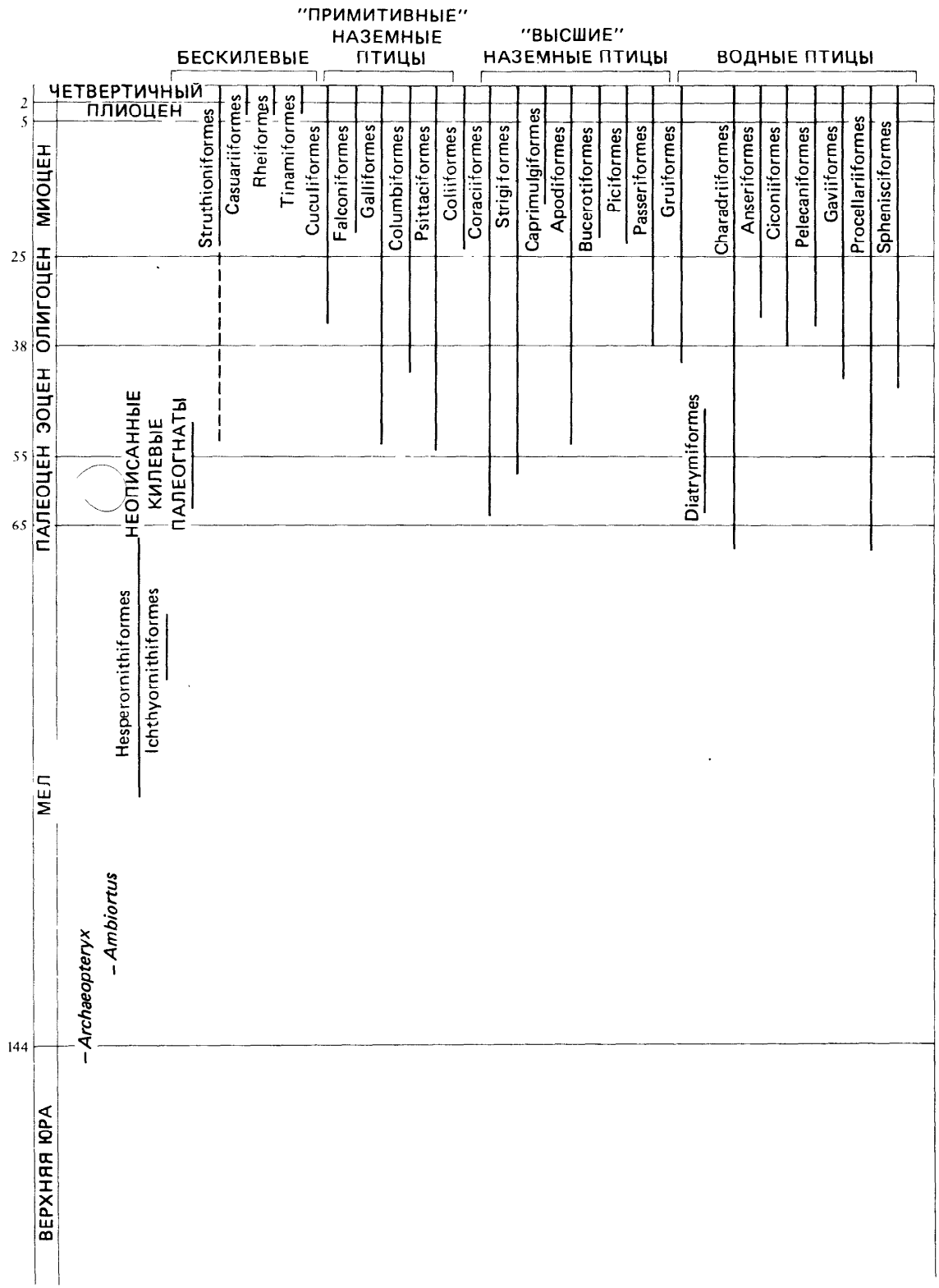


Рис. 16-23. Хронологическое распределение отрядов птиц. Отряды, неизвестные в ископаемом состоянии, не указаны

логическое соответствие большинства элементов скелета определенной модели, так что потенциал изменчивости очень ограничен. Семейства, приспособленные к близким условиям существования, могут выглядеть крайне сходными между собой, даже если происходят от различных предков. Среди дневных хищников, древесных, ныряющих и крупных парящих птиц часто наблюдаются очень сходные скелетные специализации, хотя это не обязательно указывает на близкое родство представителей каждой группы.

В большинстве отрядов современные роды известны со среднего или позднего миоцена, что документировано их немногочисленными остатками. Многие ныне живущие семейства можно проследить по изолированным скелетным элементам до позднего эоцена или олигоцена. Более ранние находки обычно так сильно отличаются от современных родов, что установить, к какому семейству они принадлежат, трудно. Многие образцы различные авторы относят к разным отрядам, поскольку сходства в форме отдельных костей между родами одного отряда может быть меньше, чем между представителями разных отрядов.

Тем не менее некоторые ископаемые находки из раннего кайнозоя явно свидетельствуют о родственных взаимоотношениях между современными отрядами, причем проводимые исследования анатомии и биохимии ныне живущих птиц позволяют предположить совершенно иную их систематическую последовательность, чем та, что приводится в большинстве учебников. Федучча (Feduccia, 1980) и Олсон (Olson, 1985), использовав эти данные, предложили новую линейную классификацию кайнозойских отрядов. Многие из их предложений учтены в этой главе.

Однако нерешенной остается одна очень серьезная проблема — классификация крупной группировки нелетающих птиц, называемых бескилевыми, или бегающими (Ratitae).

Палеогнатические птицы

Хотя наиболее важной характеристикой птиц является их способность к полету, нелетающие формы возникали во многих линиях их ископаемых и современных групп. В основном это может объясняться условиями, в которых отбор благоприятствовал приобретению настолько крупных размеров тела, что они оказались несовместимыми с полетом. Потеря способности к нему может также происходить у птиц на изолированных океанических островах, где в отсутствие наземных хищников исчезает необходимость спасаться от опасности в воздухе.

Происхождение многих нелетающих птиц может быть прослежено до хорошо известных отрядов летающих. Недавно вымершие додо с острова Маврикий и дронт-отшельник с острова Реюньон близкородственны голубям. Многие другие примеры среди ископаемых форм включают гигантских нелетающих гусей с Гавайских островов (Olson, Wetmore, 1976), бескрылую гагарку Северной Атлантики и гигантских аналогов пингвинов, родственных бакланам и олушам, живших по окраинам северной части Тихого океана.

Другие нелетающие птицы настолько отличаются от всех отрядов летающих, что их родственные связи пока не установлены. Одной из наиболее запутанных филогенетических проблем является положение нескольких их отрядов, включающих киви, страусов, нанду, казуаров и эму. Они объединяются в группу бескилевых (Ratitae) в связи с наличием плоской «плотовидной» грудины, лишенной киля. Их передние конечности и маховые перья в различной степени редуцированы.

Поскольку полет утрачен и некоторыми представителями других отрядов птиц, возможно, что у бескилевых нет общего предка, а их отличительные признаки приобретены конвергентно в ходе эволюции от различных групп в результате аналогичного давления отбора при сходном образе жизни. С другой стороны, наличие общих признаков не исключает и общности происхождения.

Еще Гексли (Huxley, 1867) установил отличительные черты неба всех бескилевых, указывающие, по его мнению, на наличие у них общего предка (рис. 16-24). Эти признаки включают крупный сошник, крепко прирастающий к крыловидным костям, отсутствие сустава между крыловидными и небными костями и наличие подвижного сочленения между крыловидными костями и основанием мозговой коробки. Гексли считал эти особенности примитивными, поэтому назвал небо бескилевых **палеогнатическим** [1].

Небо большинства летающих птиц (называемое **неогнатическим**) стало гораздо более подвижным. Базиптеригоидное сочленение утрачено [2], между

[1] Это не совсем так. Гексли назвал небо страусов и других Ratitae дромеогнатическим. Термин «палеогнаты» (древненебные) был предложен Пайкрафтом (Pycraft, 1901), объединившим в одну группу Ratitae и тинамуобразных и противопоставившим палеогнат всем прочим «неогнатическим» (новонебным) птицам.— *Прим. ред.*

[2] Среди неогнатических птиц функционирующее базиптеригоидное сочленение сохраняется во взрослом состоянии у некоторых буревестникообразных, пластинчатоклювых (включая паламедей), грифов Нового Света, трехперсток, якан, некоторых куликов, куриных, рябков, голубей, сов, некоторых козодоеобразных и трогонов.— *Прим. перев.*

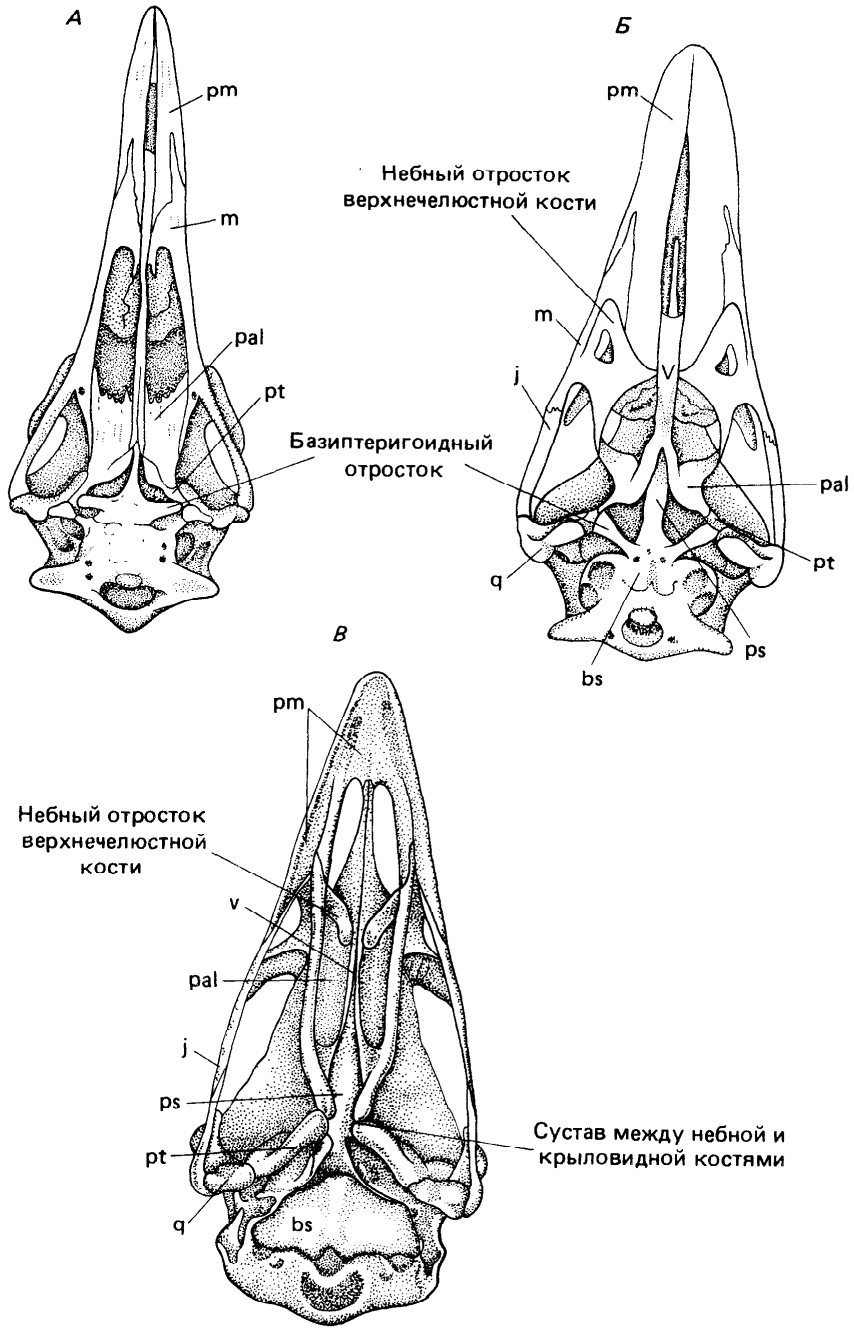


Рис. 16-24. Палеогнатический (*А, Б*) и неогнатический (*В*) типы неба. *А, Б.* Казуар и нанду (Feduccia, 1980. С разрешения Harvard University Press). *В.* Индейка (Lucas, Stettenheim, 1972). Сокращения см. рис. 8-3

крыловидными и небными костями имеется сустав, сошник редуцирован и не достигает крыловидных костей или полностью утрачивается.

Теперь считается, что наличие примитивных признаков недостаточно для обоснования монофилетического происхождения группы (Hennig, 1966; Wiley, 1981). Если строение неба у бескилевых действительно примитивно, это только указывает на их дивергенцию от основного ствола, давшего начало другим кайнозойским птицам, еще до возникновения современных отрядов с неогнатическим небом. Однако возможность наличия у бескилевых общего предка *не исключается.*

Одна из групп раннекайнозойских птиц, описан-

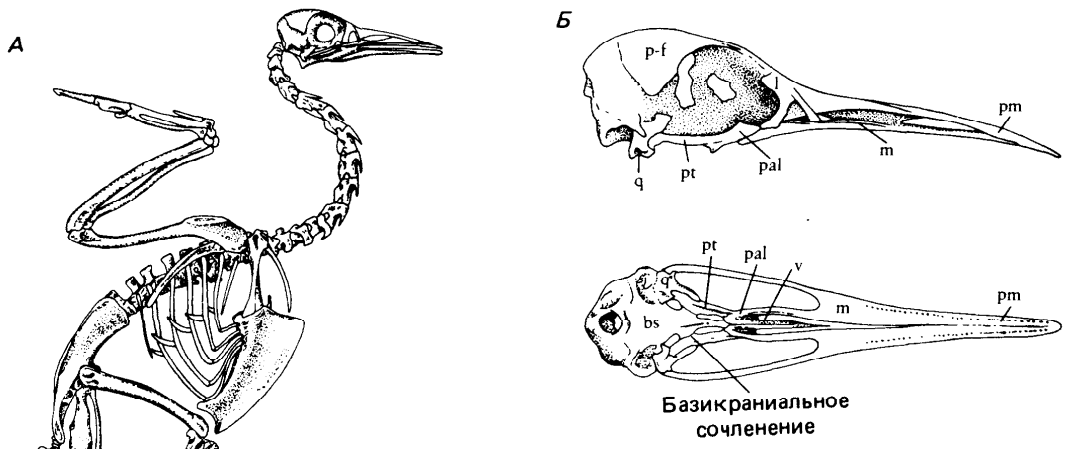


Рис. 16-25. *А*. Реконструкция скелета неописанного рода из палеоцена Монтаны, имеющего грудину с развитым килем, но палеогнатическое небо. Хвост, как и у бескилевых, очень короткий. Высота примерно 40 см (любезно предоставил Peter Houde). *Б*. Череп с латеральной и вентральной сторон. Сокращения см. рис. 8-3 (Houde, Olson, 1981. *С* разрешения журнала "Science". Copyright 1981 by The American Association for the Advancement of Science)

ная (Houde, Olson, 1981), но оставшаяся неназванной, демонстрирует сочетание палеогнатического неба с телом типичных летающих птиц, имеющих грудину с развитым килем (рис. 16-25). Возможно, от нее произошли один или более отрядов бескилевых, хотя специфические признаки, указывающие на такое родство, отсутствуют.

Возможно также, что палеогнатические признаки неба бескилевых не в строгом смысле примитивные, а появились в результате неотении путем усиления предковых особенностей строения, проявляющихся на ранних стадиях онтогенеза неогнат (Feduccia, 1980; Olson, 1985). Утрату киля на грудине и редукцию крыла можно объяснить задержкой развития, вследствие которой взрослая стадия сохраняет по существу эмбриональное состояние. Онтогенетические изменения, затронувшие плечевой пояс и передние конечности, вероятно, повлияли и на череп, хотя преобразование неба могло иметь и селективные преимущества. Явных причин формирования палеогнатического неба именно у бескилевых, а не у других современных нелетающих птиц неизвестно; нет и никаких палеонтологических доказательств предполагаемой реверсии развития.

Ископаемые свидетельства, сближающие какой-либо отряд бескилевых (исключая, возможно, страусов) с другими отрядами, отсутствуют. Хотя нет серьезных оснований предполагать наличие у них общего предка, не исключено, все же, что они более близки между собой, чем с любым из современных отрядов летающих птиц.

Палеогнатическое небо есть также у тинамуобразных (отряд Tinamiformes), обычных представителей современной фауны Южной и Центральной Америки. Внешне они сходны с перепелами и куропатками, хотя не близкородственны им. Все тинамуобразные разыскивают пищу на земле, но способны к энергичному полету на короткие расстояния и имеют грудину с сильно развитым килем. Такой наземный образ жизни можно предполагать и у предков бескилевых птиц, поэтому тинамуобразных часто сближают с предками нанду и, возможно, других Ratitae (Cracraft, 1974). Этот отряд известен только с позднего плиоцена, и ископаемые находки не позволяют судить о его родственных связях.

Ratitae

Все другие позднекайнозойские формы с палеогнатическим небом нелетающие. Редукция передних конечностей и утрата киля — безусловно, специализации по сравнению с состоянием примитивных летающих птиц. Бескилевые сходны между собой также по наличию обширной неокостеневшей области, ограниченной подвздошной и седалищной костями,— подвздошно-седалищного окна. Эта черта, несомненно, примитивна, поскольку свойственна и мезозойским птицам.

Современные области распространения киви,

нанду, казуаров, эму и страусов, как и вымерших теперь моа и эпиорнисов, ограничены Южным полушарием. Кракрафт (Cracraft, 1976) использовал их ареалы как аргумент в пользу наличия общего предка среди форм типа тинамуобразных, обитавших только в Гондванской области. Однако ископаемые находки страусов показывают, что в позднетретичное время они были обычны в Евразии.

Эпиорнисы и моа

Две вымершие группы, обычно сближаемые с ныне живущими бескилевыми,—это мадагаскарские эпиорнисообразные (отряд Aepyornithiformes) и новозеландские моа, или динорнисообразные (отряд Dinornithiformes). Обе группы известны в ископаемом состоянии только с плейстоцена и исчезли после появления на этих островах человека. Полагают, что они питались побегами деревьев; такой образ жизни был возможен благодаря отсутствию крупных растительноядных млекопитающих. В отличие от страусов, нанду и казуаров, которые должны быстро бегать для спасения от наземных хищников, у моа и эпиорнисов были короткие толстые цевки (сросшиеся метатарсалии) и гравипортальное положение тела. Кракрафт (Cracraft, 1976) выделял 5 родов и 13 видов динорнисообразных от форм размером с индейку до *Dinornis*, достигавшего 3 м в высоту.

Эпиорнисообразные не были такими высокими, как моа, но *Aepyornis maximus* (один из семи видов) мог достигать массы около 500 кг. Они сохраняли рудименты крыльев, полностью утраченные у моа.

Поскольку ископаемые находки эпиорнисов и моа вне Мадагаскара и Новой Зеландии отсутствуют, возможно, что их предки прилетели на эти острова, а затем стали нелетающими. Надежных данных, позволяющих сближать их с какой-либо группой летающих птиц, нет.

Нанду

Ареал представителей отряда нандуобразных (Rheiformes) на протяжении всей их известной истории ограничен Южной Америкой. Единственный третичный род, относимый в настоящее время к семейству нандовых (Rheidae),—*Heterorhea* из позднего плиоцена Аргентины, описанный по дистальной части тарсометатарсуса (Olson, 1985). Кости ноги и крыла из позднего палеоцена Бразилии указывают на более раннее появление других нелетающих птиц в Южной Америке, но эти остатки невозможно отнести к какому-либо определенному отряду.

Казуары и эму

Казуарообразные (Casuariiformes) распространены в Австралии, на Новой Гвинее и прилегающих к ним островах. Их единственная третичная находка—эму (*Dromaius*) из нижнего плиоцена Южной Австралии. Казуарообразных отличает наличие крупного костного нароста, возвышающегося над передней частью головы подобно шлему. В отличие от других крупных бескилевых они населяют леса, а не открытые пространства.

Киви

Кивиобразные (Apterygiformes)—самые мелкие бескилевые, по размеру близкие к курице. Они распространены в густых, болотистых лесах Новой Зеландии. Длинный и тонкий клюв используется ими для ловли земляных червей, чему способствует необычно острое для птиц обоняние. Киви гнездятся в подземных норах и откладывают яйца длиной более 15 см. Их ископаемые находки, ограниченные плейстоценом, не проливают свет на происхождение группы. Исключая строение неба и особенности морфологии, обычно сопутствующие утрате летных качеств, у киви мало общих признаков с другими бескилевыми.

Страусы

Страусообразные (Struthioniformes)—крупнейшие среди ныне живущих птиц. Подобно другим крупным бескилевым, они питаются преимущественно растениями, но поедают также насекомых и других мелких животных. Последние страусы в Аравии были убиты во время второй мировой войны. Распространение этой группы в наше время ограничено преимущественно Центральной и Южной Африкой.

Страусообразные—единственная группа бескилевых, ископаемые находки которой значительно способствуют реконструкции ее предшествующей истории. Остатки современного монотипичного рода страус (*Struthio*) известны из верхнего миоцена Турции (Sauer, 1979). Курочкин и Лунгу (1970) отнесли большинство плиоценовых и плейстоценовых образцов, встречающихся от Греции до Китая, к виду *S. asiaticus*. Они предполагают, что это прямой предок ныне живущего вида.

Остатки страусов легко идентифицировать, поскольку это единственные среди современных птиц только с двумя пальцами (рис. 16-26). На этом основании в отряд страусообразных включены многие ископаемые формы, встречающиеся вплоть до эоцена (Olson, 1985). Их объединяли в несколько се-

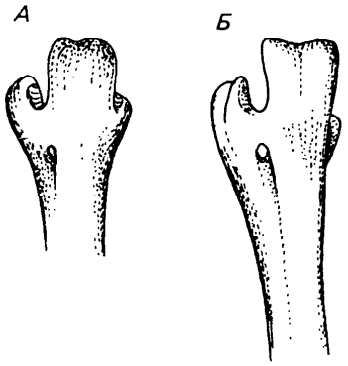


Рис. 16-26. Дистальные концы левых тарсометатарсусов: *Proergilornis* (*А*) с началом редукции внутреннего блока и *Struthio* (*Б*), у которого этот блок почти исчез, а внутренний палец полностью утрачен (Feduccia, 1980. С разрешения Harvard University Press)

мейств, которые, вероятно, могут быть синонимизированы со страусовыми (Struthionidae). Семейство Geranoididae, объединяющее ряд поверхностно сходных с журавлями птиц из раннего и среднего эоцена Северной Америки, известно преимущественно по фрагментам тибиотарсусов и тарсометатарсусов. Eogruidae, выделенные по сходному материалу, встречаются в позднем эоцене и раннем олигоцене Центральной Азии. Ergilornithidae известны из нижнего олигоцена Азии и Европы (Курочкин, 1981).

На основании этих ископаемых находок, демонстрирующих постепенную редукцию внутреннего пальца среди крупных журавлеподобных птиц, Олсон предполагает, что страусы должны включаться в отряд журавлеобразных (Gruiformes), к которому относятся современные журавли и пастушки. Такое сближение допускает, что палеогнатическое небо страусов возникло независимо от других бескилевых посредством неотении из неогнатического неба журавлеобразных [1].

Примитивные наземные птицы

Неогнатическое небо, безусловно, является специализацией по сравнению с небом мезозойских птиц, указывающей на происхождение всех отрядов, у которых оно присутствует, от общего предка.

В большинстве современных классификаций за бескилевыми следует несколько водных групп, затем хищные птицы и, наконец, ряд наземных отрядов, завершаемый воробьинообразными. Такая линейная последовательность является отчасти пережитком линнеевской системы классификации, а отчасти отражением нашего общего незнания действительных взаимоотношений большинства отрядов.

Ископаемые находки показывают, что большинство современных семейств существовало уже к концу эоцена, а, значит, быстрая радиация птиц шла в позднем мезозое и самом начале кайнозоя. Возможно, многие отряды возникли от общего анцестрального ствола, хотя четко определимых родственных связей между сестринскими группами выделено мало.

Федучча (Feduccia, 1980) и Олсон (Olson, 1985) указывают на главную дихотомию между двумя крупными группами: водными птицами, с одной стороны, и наземными — с другой. По мнению Олсона, предки этих крупных группировок были очень близки, а каждая из них может быть разделена на примитивных и продвинутых представителей.

Олсон (Olson, 1985) относит к примитивным наземным птицам следующие отряды:

Cuculiformes — кукушкообразные (гоацины, кукушки);
Falconiformes — соколообразные (дневные хищники, за исключением Vulturidae);
Galliformes — курообразные;
Columbiformes — голубеобразные (голуби, дронты);
Psittaciformes — попугаеобразные.

Из всех этих групп наиболее примитивны, по-видимому, кукушкообразные. Олсон помещает гоациновых (семейство Opisthocomidae) у основания ствола всех наземных птиц. Вылупившиеся птенцы гоацина (*Opisthocomus*) характеризуются наличием когтей на пальцах крыла (см. рис. 16-15). Эта особенность напоминает строение передней конечности у археоптерикса, но почти наверняка не является результатом прямого происхождения от него, поскольку крыло взрослого гоацина такое же, как и у других современных птиц. У гоациновых нет уникальных производных признаков, общих с какими-либо более продвинутыми отрядами наземных птиц; возможно, они представляют анцестральную группу. Однако современный род специализирован к строгой растительноядности и имеет огромный зоб, способствующий перевариванию листьев аронника, основного компонента его пищевого рациона.

Кукушкообразные широко распространены во всех тропических и умеренных областях мира, что предполагает их раннетретичную радиацию. Специализация стопы заключается в обращении наружного пальца назад для лучшего охватывания вет-

[1] Более вероятно, что редукция третьего пальца, являющаяся адаптацией к скоростному бегу, происходила у нелетающих журавлеобразных и у страусов независимо. Особенно скептически к гипотезе Олсона заставляет относиться то обстоятельство, что из эоцена Германии стал известен архаичный трехпалый страус (Houde, Haubolt, 1987).— *Прим. перев.*

вей. Такое строение называется **зигодактилией**.

Курообразные включают куропаток, перепелов, фазанов, домашних кур, цесарок, индеек, павлинов и некоторые менее обычные семейства типа австралийских сорных кур и южноамериканских древесных кур, или гокко. В ископаемом состоянии они известны с нижнего эоцена. Большинство признаков их скелета примитивны. Это в основном наземные птицы, но вполне способные перелетать на короткие расстояния. Некоторые авторы относят гоацина к курообразным из-за его крупного зоба. Олсон полагает, что этот отряд может иметь общее происхождение с кукушкообразными.

Голубеобразные, представленные в современной фауне рябками, голубями и горлицами, известны в ископаемом состоянии с позднего эоцена. Додо и дронты-отшельники, населявшие острова Маврикий, Родригес и Реюньон до своего исчезновения в XVII и XVIII вв., обычно выделяются в отдельное семейство в связи с утратой способности к полету, но Олсон включает их вместе с голубями в состав голубиных (Columbidae).

Попугаеобразные известны с нижнего миоцена. Их специализация проявляется в зигодактилии, но в некоторых других отношениях они сходны с голубеобразными и могут иметь с ними общих предков.

Грифы, ястребы, орлы и соколы долгое время объединялись в один отряд из-за сходных адаптаций к хищничеству. У всех этих птиц острый загнутый вниз клюв, покрытый в основании утолщенной кожей (восковицей), через которую проходят ноздри, и сильные лапы с длинными когтями и направленным назад большим пальцем. Однако Джолли (Jollie, 1976, 1977) считает, что эта группа не монофилетическая. Ископаемые находки соколиных (Falconidae) известны начиная с нижнего миоцена Южной Америки. Олсон (Olson, 1985) предполагает, что они могли возникнуть на этом континенте в ходе первоначальной радиации наземных птиц.

В настоящее время нет надежных гипотез относительно конкретных родственных связей семейства ястребиных (Accipitridae), включающего ястребов и орлов, несмотря на их длинную палеонтологическую летопись. Бродкорб (Brodkorb, 1964) выделяет 62 ископаемых вида, среди которых самый древний происходит из позднего эоцена или раннего олигоцена Франции. Современные формы известны со среднего миоцена. Черепом они напоминают птицу-секретаря (семейство Sagittariidae), крупного хищника, обычно относимого к соколообразным. В это семейство входит единственный ныне живущий вид, распространенный в Африке, но его ископаемые представители известны из среднего — верхнего олигоцена и нижнего миоцена Франции. К ястребиным относят подсемейство грифов (Aegypiinae), ограниченное теперь в своем распространении Старым Светом. Эта группа была обычной в Северной Америке в третичное время и вымерла там только в четвертичном периоде (Rich, 1980). Ископаемые находки скопиных (Pandionidae) известны в Старом Свете начиная с олигоцена, но природа отношений этой группы с другими представителями соколообразных неясна.

Высшие наземные птицы

По мнению Олсона (Olson, 1985), продвинутые наземные птицы принадлежат к монофилетической группировке, включающей отряды ракшеобразных (Coraciiformes), среди которых наиболее известны ракши и зимородки, совообразных (Strigiformes), козодоеобразных (Caprimulgiformes) (гуахаро, лягушкороты, козодои), стрижеобразных (Apodiformes) (стрижи и колибри), дятлообразных (Piciformes) и воробьинообразных (Passeriformes), насчитывающих около 5000 видов певчих птиц. Эта совокупность отрядов соответствует группе Anomalogonatae, образованной Беддардом (Beddard, 1898). Она характеризуется стойким отсутствием обводящей мышцы (m. ambiens), обычной почти во всех семействах других групп птиц.

У большинства высших наземных птиц специализированное сочленение тарсометатарсуса и оснований пальцев позволяет лучше охватывать тонкие ветви. Однако особенности этого сочленения в разных семействах неодинаковы, причем сходная структура могла развиваться в различных отрядах независимо.

Олсон предполагает, что птицы-мыши (Coliiformes) могут представлять связующее звено между Anomalogonatae и примитивными наземными птицами. К этим пернатым, называемым так из-за их манеры рыскать в листве наподобие грызунов, относятся всего два современных рода из Африки. Их особенность заключается в способности разворачивать наружный и задний пальцы так, что два, три или все четыре пальца могут быть направлены вперед. Бальман (Ballmann, 1969) описал из верхнего эоцена и миоцена Европы представителей этой группы, некоторые из которых, возможно, принадлежат к современным родам.

Coraciiformes

Наиболее примитивными представителями высших наземных птиц являются ракшеобразные (Coraciiformes), среди которых ракши (называемые по-английски rollers, т. е. «вертуны», за свои акробатические кувыркания на ветвях) могут считаться анцестральной группой. Олсон (Olson, 1985) определил,

что прекрасно сохранившийся образец из раннего эоцена Северной Америки очень сходен с широкоротами (*Eurystomus*); этот материал самая древняя по возрасту находка современных родов птиц. Ракши и зимородки характеризуются частичным сращением двух направленных вперед пальцев (III и IV). Ископаемые остатки современных семейств ракшеобразных известны из эоцена и олигоцена Европы и Северной Америки.

Олсон выводит удодовых (Upupidae) и птицносорогов (Bucerotidae) из ракшеобразных и помещает их ближе к линии, включающей дятлов и воробьиных. С другой стороны, он использует наличие общих специализированных признаков слуховой косточки (столбика = стремени), описанных Федучча (1975), для включения в ракшеобразных семейства трогоновых (Trogonidae), сближаемых с зимородками. Трогоновые — ярко окрашенные птицы, обычные в тропиках Нового и Старого Света, уникальные тем, что в их лапе назад обращены не наружный, а I и II пальцы (**гетеродактилия**).

Олсон (Olson, 1985) включает в ракшеобразных также подотряд якамар (Galbulae). Данная группа, объединяющая бормотушек и пуховок, обычно считается близкой к дятлам из-за зигодактильной лапы, хотя ее конфигурация в этих двух группах совершенно различна. Якамары — птицы с переливчатым оперением, в настоящее время населяющие тропики Нового Света.

Ракшеобразные в том виде, в каком они определяются Олсоном, доминировали среди древесных птиц Северной Америки и Европы в начале третичного периода. Он предполагает, что ранние представители этой группы могли входить в стволовой комплекс, давший начало нескольким более продвинутым отрядам. От древних ракшеобразных могли произойти совообразные и козодоеобразные, а последние в свою очередь, возможно, дали начало семействам стрижей (Apodidae) и колибри (Trochilidae).

Strigiformes и Caprimulgiformes

Рич и Бохаска (Rich, Bohaska, 1981) описали древнейшую известную сову *Ogygoptynx* на основе тарсометатарсуса из палеоцена Колорадо. По-видимому, она принадлежит к группе, которая могла включать предков обоих ныне живущих семейств совообразных. Несколько других раннетретичных видов выделены в отдельное семейство Protostrigidae (Mourer-Chauviré, 1981). Полные скелеты сов известны из олигоцена. Современные роды появляются в миоцене. Крупнейшая сова происходит из плейстоцена Кубы (Kurochkin, Mayo, 1973). Ее конечности сравнительно мелкие, а грудина редуцирована, но Олсон сомневается, что она была нелетающей.

Отряд козодоеобразных охватывает разнообразную группу семейств, включающую эхолоцирующих гуахаро, лягушкоротов, козодоев. Это главным образом ночные птицы с клювом, приспособленным для ловли насекомых. Все они известны из позднего эоцена или олигоцена Франции (Mourer-Chauviré, 1982), а совиные козодои (Aegothelidae) — из среднего миоцена Австралии (Rich, McEvey, 1977).

Apodiformes и Trogoniformes

Примитивные стрижеподобные птицы известны уже из нижнего эоцена Англии и Северной Америки. Род *Primapus*, выделенный по двум плечевым костям, помещают в вымершее семейство Aegialornithidae. Ранние стрижи очень сходны с козодоеобразными, и Олсон полагает, что эти две группы можно объединить в один отряд. Древнейшие настоящие стрижи (Apodidae) появляются в раннем миоцене Франции [1]. Третичные находки колибри (Trochilidae) отсутствуют. Обычно их помещают в один отряд со стрижами, но это объединение недостаточно обосновано. Кон (Cohn, 1968) предполагала, что колибри могут быть более близки к воробьинообразным.

Bucerotiformes

Олсон считает, что среди высших наземных птиц можно выделить две линии: основу одной составляют ракшеобразные, а вторая включает воробьинообразных и дятлообразных. Три семейства — удодовые (Upupidae), древесные удоды (Phoeniculidae) и птицы-носороги (Bucerotidae),— обычно включаемые в ракшеобразных, выглядят более близкими к дятлово-воробьиной линии. Птицы-носороги впервые представлены в среднем миоцене Марокко очень характерным тарсометатарсусом. Среди удодовых и древесных удодов только у последних обнаружены третичные ископаемые представители из раннего миоцена Европы (Ballmann, 1969).

Piciformes

Дятловые, бородатковые и тукановые характеризуются зигодактильным строением лапы с развернутым назад наружным пальцем, расположенным параллельно большому. Эта специализация сочетается с особыми изменениями мускулатуры и сухожилий задней конечности. Ископаемые находки тукановых, отличающихся своим огромным клювом, отсутствуют. Бородатковые известны с раннего миоцена.

[1] Древнейший настоящий стриж (*Scaniacypselus*) известен из среднего эоцена Дании (Harrison, 1984).— *Прим. перев.*

Дятловые (Picidae), специфически приспособленные к питанию на стволах деревьев, появляются в среднем миоцене.

Passeriformes

Воробьинообразные включают более 5000 видов и являются доминирующими элементами орнитофауны всех континентов, исключая Антарктику. Однако их палеонтологическая летопись очень фрагментарна. С учетом существующего видового разнообразия выделяют от пятидесяти до семидесяти семейств, но остеологически они могут отличаться друг от друга меньше, чем роды других отрядов птиц.

По строению нижней гортани и форме слуховой косточки (столбика) различают две крупные группы воробьинообразных. Четыре пятых современных видов объединяют в подотряд певчих птиц (Oscines, или Passeres), характеризующийся сложной нижней гортанью с более чем тремя парами ее собственных мускулов. Эймз (Ames, 1971) полагал, что специализация этой структуры свидетельствует об общем происхождении всех представителей этой гигантской группировки.

Воробьинообразные из группировки Suboscines доминируют сейчас среди представителей этого отряда в Южной Америке, где общее число их видов приближается к тысяче. У них разнообразное, но более примитивное, чем у певчих, строение нижней гортани. Согласно Федучча (Feduccia, 1980), их можно рассматривать как монофилетическую группу на основе строения слуховой косточки (столбика), характеризующейся крупной луковицеобразной базальной пластинкой.

Известна только одна третичная находка Suboscines — неопределенный вид семейства рогоклювовых (Eurylaimidae) из раннего миоцена Европы (Ballmann, 1969). Это семейство включает ярко окрашенных птиц тропиков Старого Света.

Древнейшие известные воробьинообразные происходят из позднеолигоценовых отложений Франции. В Северной Америке ископаемых остатков этого отряда не обнаружено до миоцена, несмотря на сравнительно полную палеонтологическую летопись других групп птиц. Это позволяет предполагать, что воробьинообразные стали важным элементом орнитофауны Северного полушария только в позднетретичное время, вытеснив доминировавших до этого ракшеобразных. Причем уже в раннемиоценовых отложениях Винтерсхоф-Веста (Бавария) воробьинообразные численно превосходят всех прочих птиц вместе взятых (Ballmann, 1969).

Певчие воробьинообразные, по-видимому, возникли в тропиках Старого Света и проникли в Северную Америку в среднем — позднем миоцене. В Южной Америке они, вероятно, появляются в позднетретичное время. Suboscines распространились на север с появлением Панамского перешейка в позднем миоцене и теперь представлены в Северной Америке тиранновыми (Tyrannidae), многие виды которых мигрируют между Северной и Южной Америкой.

Федучча (Feduccia, 1980) опубликовал обзор основных групп воробьинообразных. Сибли (Sibley, 1970) и Рейкоу (Raikow, 1978) предложили более детальные классификации.

Водные птицы

Gruiformes

Согласно Олсону (Olson, 1985), всех остальных пернатых можно включить в единую группировку, отделившуюся в позднем мезозое от основания филогенетического древа наземных птиц. Большинство их специализировано к жизни на воде. Наиболее примитивный современный отряд этой группировки – журавлеобразные (Gruiformes) — включает, в частности, журавлей, арамовых журавлей (Aramidae) и пастушковых. Большинство этих птиц населяют водные или болотистые биотопы, но некоторые живут в сухих местах или даже в пустынях. В одних родах летные качества хорошо развиты, в других способность к полету ограничена или полностью отсутствует. У многих семейств журавлеобразных разорванные ареалы и более высокий процент недавно вымерших родов, чем в любом другом крупном отряде птиц. Обе эти особенности предполагают значительную древность группы.

Олсон считает кариамовых (Cariamidae) наиболее примитивными ныне живущими журавлеобразными, связанными раннетретичными ископаемыми формами с основанием группировки наземных птиц. Это семейство включает относительно крупных бегающих хищников и некрофагов, распространенных сейчас в Южной Америке. Они способны к полету, но летуны плохие, а строением скелета больше всего напоминают гоациновых, вероятно близких к основанию наземной группировки. Хотя ископаемые находки кариамовых не древнее позднего плиоцена, их современные представители соответствуют по строению скелета группе, которая могла дать начало разнообразным формам водных птиц. Из нижнетретичных отложений Северной Америки и Европы известны близкородственные кариамовым роды, помещаемые в семейства Bathornithidae и Idiornithidae. Кариамовых выделяют в подотряд Cariamae, включающий также одну или более групп гигантских раннетретичных хищных птиц.

В начале кайнозоя существовало сравнительно

мало крупных млекопитающих-хищников. В это время Южная Америка была изолирована от других континентов, а среди населявших ее сумчатых бегающие хищники отсутствовали до позднего кайнозоя. Их роль играли крупные птицы семейства фороракових (Phorusrhacidae, обычно называемые Phororhacidae), известные здесь с раннего олигоцена до позднего плиоцена. Все они нелетающие. Среди примерно дюжины их видов некоторые достигали в высоту около 3 м. Их огромные черепа (до 48 см длиной), вероятно, говорят о высокоэффективном хищном образе жизни (рис. 16-27). Длительное время полагали, что эта группа была ограничена в своем распространении Южной Америкой, но Бродкорб (Brodkorb, 1963) описал самостоятельный род из плиоцена Флориды; вероятно, он проник в Северную Америку по Панамскому перешейку в позднем плиоцене. Еще более удивительно открытие фороракових в раннем олигоцене Франции (Mourer-Chauviré, 1981).



Рис. 16-27. *Phorusrhacus* (*Phorhoracos*). Гигантская нелетающая хищная птица из третичных отложений Южной Америки; высота приблизительно 1,5 м (Andrews, 1901)

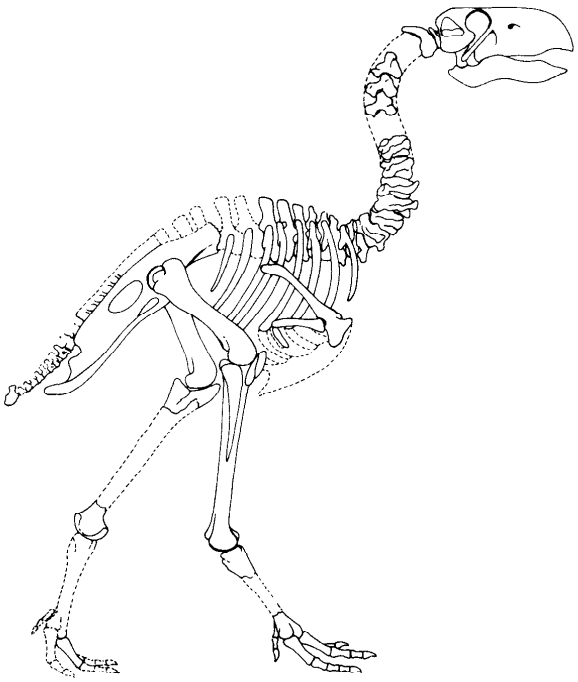


Рис. 16-28. Скелет гигантской хищной птицы *Diatryma* из семейства, обычного в Азии, Северной Америке и Европе в начале третичного периода. Виды этого рода достигали в высоту более 2 м (Matthew, Granger, 1917)

Второе семейство крупных нелетающих хищных птиц известно из раннетретичных отложений северных континентов. Диатримовых (Diatrymidae) часто объединяют с журавлеобразными, хотя Олсон (Olson, 1985) считает, что лучше помещать их в отдельный отряд Diatrymiformes. Их находки ограничены палеоценом и эоценом, но описаны из Северной Америки, Европы и Китая. Диатримовые достигали в высоту более 2 м, имели, подобно фороракovым, гигантские черепа (рис. 16-28), но их ноги были короче и массивнее, с крупными когтями.

Среди современных семейств журавлеобразных, представленных в ископаемом состоянии, пастушковые (Rallidae) известны из позднего олигоцена. К ним относится большое число нелетающих видов, многие из которых обитают на небольших океанических островах. Некоторые виды включают одновременно летающие и нелетающие расы, что предполагает возможность очень быстрой утраты способности к полету. К сожалению, ископаемые находки мало говорят о происхождении семейства (Olson, 1977a).

Журавлиные (Gruidae) известны с позднего эоцена по коракоиду с характерной крупной пневматической ямой на дорсальной поверхности грудинного конца (Cracraft, 1973). Почти полные скелеты журавлей известны из раннего олигоцена Северной Америки.

Цапли и выпи обычно включаются в отряд аистообразных (Ciconiiformes), но Олсон считает, что это мнение не подтверждается имеющимися в настоящее время данными и сближает цаплевых с журавлеобразными. Их ископаемые находки известны начиная с раннего олигоцена.

Олсон сближает с журавлеобразными также поганковых (обычно выделяемых в особый отряд Podicipediformes). Это хорошо плавающие, в том числе под водой (с помощью ног), птицы. Близость к журавлеобразным предполагается в связи с их сходством в строении шейной мускулатуры (Zusi, Storer, 1969) и черепа с пастушковыми. Ископаемые находки, известные с позднего миоцена, не способствуют установлению родственных связей поганковых. Некоторые из них могут хорошо летать, в то время как другие совершенно не способны к полету.

Charadriiformes

Ржанкообразные (Charadriiformes) — разнообразная группа с приблизительно двадцатью современными семействами, включающими различных куликов, т. е. ржанок, зуйков, шилоклювок, плавунчиков, бекасов, а также чаек, крачек и чистиков. Олсон приводит данные в пользу того, что фламинговые (Phoenicopteridae), первоначально сближавшиеся с аистообразными, а также австралийские странники (Pedionomidae) и дрофиные (Otididae), обычно относимые к журавлеобразным, также должны быть помещены в этот отряд.

В состав ржанкообразных входит сложный комплекс позднемеловых ископаемых форм, включаемых в семейство Graculavidae. Эти длинноногие болотные птицы — связующее звено между журавлеобразными и более продвинутыми ржанкообразными. Внутри этой примитивной группы раннетретичная околоводная птица *Presbyornis*, возможно, близка к предкам гусеобразных (Anseriformes). Как и более поздние ржанкообразные, гракулавиды отличаются присутствием четырех вырезок по каудальному краю грудины.

Олсон (Olson, 1979) предполагал, что ибисовые (Plataleidae) дивергировали от основания группировки ржанкообразных и не близки к аистам. Древнейшие несомненные представители этого семейства известны из среднего эоцена (Peters, 1983). Нелетающие ибисовые описаны из четвертичных отложений Гавайских островов и Ямайки.

Только шесть современных семейств ржанкообразных не представлены ископаемыми находками. Обычно они известны с середины третичного периода, но эти материалы мало что дают для установления конкретного родства. Фламинговые составляют исключение. У их среднеэоценовых остатков много общих черт с ходулочниками, что указывает на близкое родство с шилоклювковыми (Recurvirostridae) (Olson, Feduccia, 1980a).

Чистиковые (Alcidae) представляют особый интерес в связи с обилием их средне- и позднетретичных находок (Olson, 1985). Эти птицы Северного полушария плавают под водой с помощью крыльев, в чем сходны с пингвинами Южного полушария. Чистиковые известны с позднего эоцена восточной Пацифики, а впоследствии радиировали в Северной Атлантике. Симпсон (Simpson, 1974) описывает гибель в 1844 г. последней бескрылой гагарки (*Pinguinus impennis*) из этого семейства.

Anseriformes

Происхождение гусеобразных, или пластинчатоклювых, почти точно связано с позднемеловыми и раннетретичными семействами Graculavidae и Presbyornithidae (Olson, Feduccia, 1980) [1]. Род *Presbyornis* демонстрирует мозаику посткраниальных черт, указывающих на происхождение от околоводных птиц, и производных черепных признаков, уникальных для гусеобразных. Это была птица с ярко выраженным колониальным поведением, ее кости находят в крайне плотных скоплениях, что подтверждает сходство в образе жизни с современными фламинго. Известен почти весь скелет, хотя его полное описание не опубликовано (рис. 16-29 и 16-30). Как череп, так и гиоидные структуры несомненно сходны с утиными и представляют собой уникально специализированный поршневой фильтрующий аппарат для добычи корма, характерный для пластинчатоклювых. Однако тело с очень длинными ногами говорит о происхождении от птиц типа куликов.

Олсон (Olson, 1985) не включил семейство Presbyornithidae в состав гусеобразных и считает, что настоящих уток до олигоцена не было. Раннеолигоценовые роды *Romainvillia* и *Cygnopterus* достигали размеров гуся, но их связь с современными семействами не ясна. К среднему миоцену появилось большинство существующих в настоящее время родов, ставших доминирующими элементами пресноводной орнитофауны только в плиоцене (Howard, 1973).

[1] Излагаемые представления о родственных связях гусеобразных с ржанкообразными спорны. Так, данные по морфологии челюстного аппарата (Дзержинский, 1982) и гибридизации ДНК (Sibley, Ahlquist, Monroe, 1988) свидетельствуют о близости первых к курообразным.— *Прим. перев.*

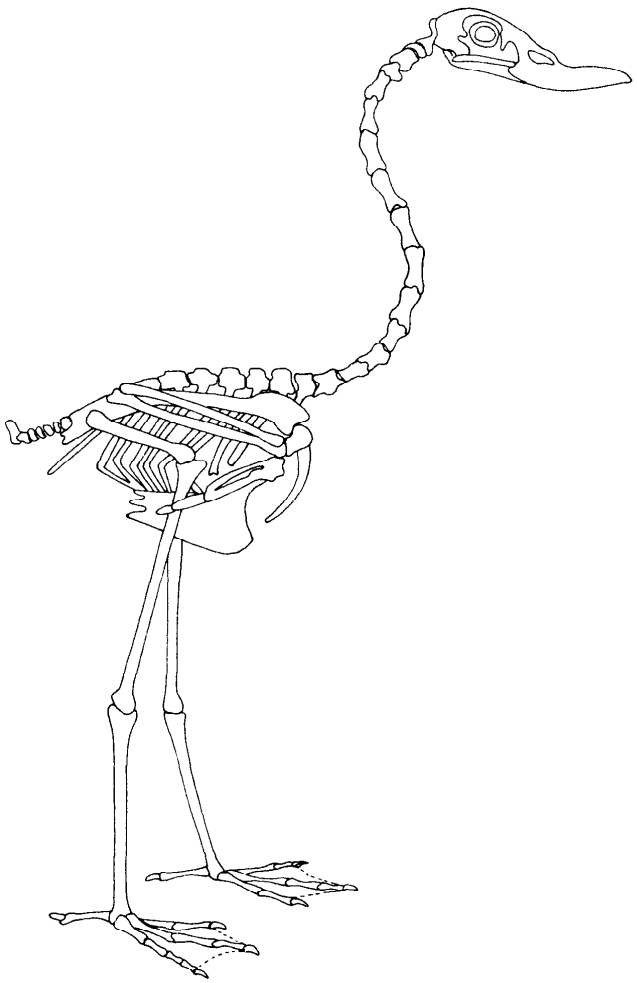


Рис. 16-29. Предварительная реконструкция скелета палеоценово-эоценовой околоводной птицы *Presbyornis* (Olson, Feduccia, 1980b)

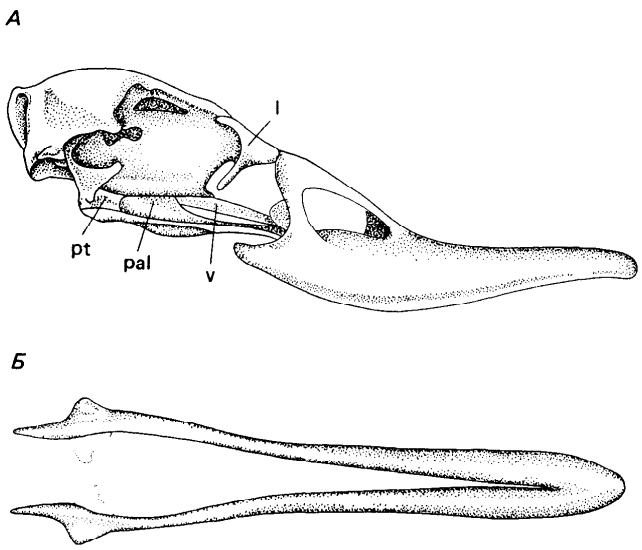


Рис. 16-30. Вид (*А*) с латеральной стороны черепа и (*Б*) снизу нижней челюсти *Presbyornis*. Строение почти такое же, как у современных примитивных уток. Сокращения см. рис. 8-3 (Olson, Feduccia, 1980b)

Ciconiiformes

После исключения фламинговых, ибисовых и цаплевых из состава аистообразных (Ciconiiformes) из семейств, обычно объединяемых в этот отряд, остаются только аистовые (Ciconiidae), китоглавовые (Balaenicipitidae) и молотоглавовые (Scopidae). Их ископаемые находки известны начиная с раннего олигоцена Египта. Олсон (Olson, 1985) относит к аистообразным еще два семейства — Teratornithidae и Vulturidae.

Представители Vulturidae, или американских грифов, ограниченные сейчас в своем распространении Новым Светом, внешне сходны с грифами Старого Света, связанными близким родством с ястребами и орлами. Давно признано, что американские грифы в действительности близки к аистам. Их пальцы лишены крепких хватательных когтей, причем задний несколько приподнят над уровнем остальных, снабженных рудиментарной перепонкой. Vulturidae называются «американскими» грифами, но их ископаемые находки в Северной Америке не древнее плиоцена. До этого в третичное время они были гораздо более обычны в Старом Свете. Из раннего олигоцена Франции определены их роды *Plesiocathartes* и *Diatropornis* (Mourer-Chauviré, 1982). Американские грифы — самые совершенные парящие птицы сухопутной орнитофауны. Размах крыльев кондора достигает 3 м, являясь максимальным среди современных наземных птиц. Однако он еще больше в родственном вымершем семействе Teratornithidae.

Последнее включает крупнейших известных летающих птиц. У гигантского грифоподобного вида *Argentavis magnificens* из позднего миоцена Аргентины размах крыльев составлял 7—7,6 м, а его масса оценивается примерно в 120 кг (Campbell, Tonni, 1983). Оба показателя значительно больше величин, считавшихся возможными для летающих птиц. Это семейство известно в Северной Америке вплоть до позднего плейстоцена. Несращение в симфизе ветвей нижней челюсти, вероятно позволявшее заглатывать очень крупную добычу, наводит на мысль о том, что тераторнитиды были скорее хищниками, чем некрофагами.

Pelecaniformes

Остальные группы птиц более приспособлены к водному образу жизни. Среди них пеликанообразные (Pelecaniformes) отличаются наибольшим разнообразием: помимо шести ныне живущих семейств три известны только в ископаемом состоянии. Все это относительно крупные птицы, питающиеся рыбой. Группе свойственна необычно обширная плавательная перепонка на лапах. Первый палец частично развернут вперед и соединен ею с внутренним передним пальцем. Эти птицы хорошие летуны, но плохо передвигаются по земле. У всех длинные клювы и горловые мешки. Ноздри у большинства мелкие или их наружные отверстия полностью отсутствуют. Солевые железы расположены внутри глазниц (у других морских птиц, включая трубконосых, они находятся в углублениях крыши черепа).

Среди ныне живущих семейств ископаемые находки фрегатовых (Fregatidae) — самые древние, известные еще с нижнего эоцена (рис. 16-31). Олушевые (Sulidae) и баклановые (Phalacrocoracidae) впервые появляются в раннем олигоцене, пеликановые (Pelecanidae) и змеешейковые (Anhingidae) — в нижнем миоцене. Несмотря на некоторую примитивность, даже древнейших представителей этой группы легко отнести к соответствующим семействам.

Обитающие в тропиках фаэтоновые (Phaethontidae) известны со среднего миоцена и, возможно, связаны с вымершим семейством Prophaethontidae. Их примитивность проявляется в сохранении длинных открытых ноздрей, но солевые железы находятся внутри глазниц, как и у других пеликанообразных.

Наиболее своеобразными среди вымерших представителей этого отряда были, конечно, Pelagornithidae, включающие гигантских птиц-парителей с размахом крыльев 5—6 м. Хотя их кости были крайне тонкими и легкими, у некоторых видов известна бо́льшая часть скелета. Длинные клювы отличаются наличием многочисленных заостренных, зубоподобных костных выростов. Подвижность плечевого сустава была ограничена так, что крыло не могло подниматься выше горизонтального положения. Это делало пелагорнитид почти неспособными к длительному машущему полету. Вероятно, для создания необходимой подъемной силы они использовали в основном ветер.

Ископаемые остатки пелагорнитид известны с раннего эоцена по крайней мере до конца миоцена; их ареал охватывал Европу, Северную и Южную Америку, Антарктику, Новую Зеландию и Японию (Olson, 1985).

Некоторые признаки пелагорнитид встречаются и у трубконосых (Procellariiformes), но положение солевых желез внутри глазниц четко указывает на родство с пеликанообразными. Дальнейшее изучение данного семейства, возможно, будет способствовать выяснению взаимоотношений этих двух отрядов.

Близкое родство связывает олушевых и змеешейковых с сильно специализированным семейством крупных нелетающих ныряющих птиц Plotopteridae, описанным Олсоном и Хасегавой (Olson, Hasegawa, 1979). Оно известно по позднеолигоценовым — среднемиоценовым находкам на североамериканском и японском побережье Тихого океана. Олсон (Olson, 1980) особо отмечал его сходство с бескрылыми гагарками и пингвинами по характеру преобразования передней конечности в ластообразный плавник (рис. 16-32). Самый крупный из пяти известных видов намного превосходил по размерам современных пингвинов; его длина оценивается примерно в 2 м. Олсон предполагает, что вымирание этих птиц связано с радиацией тюленей и дельфинов. Несмотря на сходство по некоторым признакам крыла с пингвинами и чистиками, грудина плотоптерид типичного для пеликанообразных строения, а элементы задней конечности указывают на родство со змеешейковыми.

Procellariiformes

Отряд буревестникообразных, или трубконосых, включает альбатросовых, буревестниковых, качур-

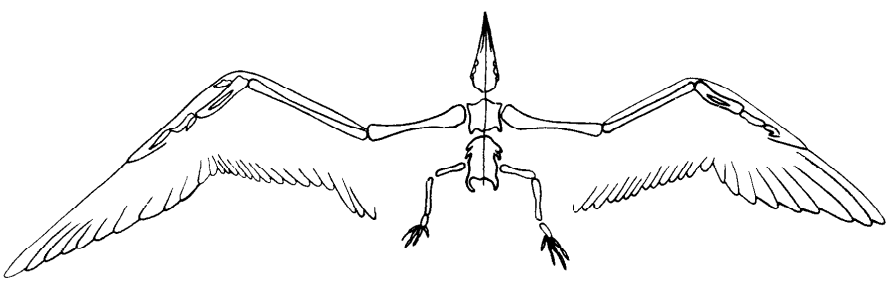


Рис. 16-31. Сравнение общих пропорций скелета современного и ископаемого фрегатовых: *Fregata* — слева, нижнеэоценовый *Limnofregata* — справа. Размеры тела двух видов практически одинаковые, что заметно по длине грудины и таза (Olson, 1977b. С разрешения Smithsonian Institution Press, Smithsonian Institution, Washington, D. C., 1977)

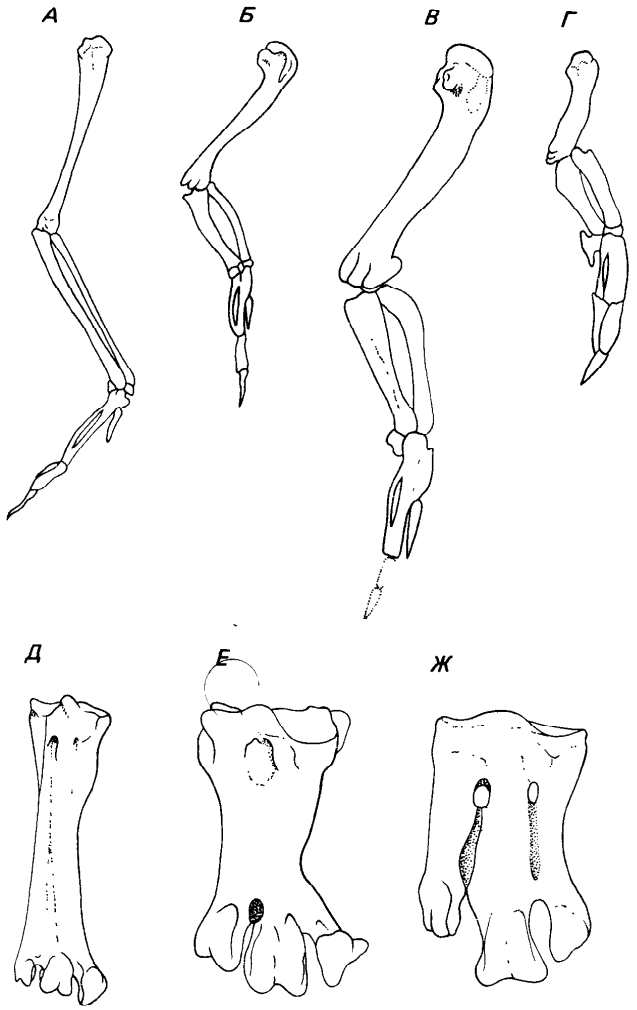


Рис. 16-32. Вид сверху скелета правого крыла морских птиц: *А* — *Anhinga* (пеликанообразные); *Б* — бескрылая гагарка (ржанкообразные); *В* — Plotopteridae (пеликанообразные); *Г* — пингвин. Вид спереди правого тарсометатарсуса: *Д* — *Anhinga*; *Е* — Plotopteridae; *Ж* — пингвин (Olson, Hasegawa, 1979. С разрешения журнала "Science". Copyright 1979 by The American Association for the Advancement of Science)

ковых и ныряющих буревестников, т.е. семейства Diomedeidae, Procellariidae, Hydrobatidae (или Oceanitidae) и Pelecanoididae соответственно. Они узнаются по ноздрям, продолжающимся на клюве короткими трубочками. Эти птицы проводят бóльшую часть своей жизни над открытым океаном, а на суше только гнездятся. Альбатросы — чемпионы в планирующем полете, но они почти совершенно беспомощны в отсутствие сильного ветра. Размах крыльев странствующего альбатроса превышает 3,5 м и является наибольшим среди всех ныне живущих птиц.

Ныряющие буревестники известны с раннего плиоцена. Один из современных родов качурковых — с позднего плиоцена, буревестниковые — с раннего олигоцена. Строение ныне живущих представителей последнего семейства показывает, что они очень слабо изменились за последние 15 млн. лет. Древнейшие альбатросовые известны из верхнего олигоцена Южной Каролины. Они остаются обычными в Северной Атлантике в позднем кайнозое, но исчезают здесь в четвертичное время.

Gaviiformes

Гагарообразные (Gaviiformes) занимают особое, филогенетически изолированное положение. Они напоминают поганковых (Podicipedidae) плаванием под водой с помощью ног. Эти птицы почти бесхвостые, с ногами, отнесенными далеко назад, что делает их практически беспомощными на земле. Туловищные мышцы проходят по задней конечности до мезотарсального сустава. Перепонка на лапах гагарообразных сплошная в отличие от поганкообразных, каждый палец которых снабжен своей гребной лопастью. Внешне гагарообразные напоминают Hesperornithiformes, но сохраняют хорошо развитую способность к полету. Крылья могут использоваться ими и для подводного плавания.

Многие исследователи придерживаются взгляда о родстве гагарообразных с трубконосыми и пингвинообразными, хотя Сторер (Storer, 1956) предполагал их близость к ржанкообразным. Подобно пингвинообразным и трубконосым, гагарообразные характеризуются двумя последовательно сменяющимися пуховыми нарядами, предшествующими ювенильному оперению. Древнейший представитель отряда — *Colymboides anglicus* — известен из позднего эоцена Англии, а единственный современный род гагара (*Gavia*) с нижнего миоцена.

Sphenisciformes

Пингвинообразных (Sphenisciformes) обычно помещают в начало классификации килевых птиц, подчеркивая тем самым их филогенетическую примитивность. Однако на самом деле пингвины относятся к наиболее специализированным пернатым в связи с полной утратой способности к настоящему полету и ярко выраженной адаптацией к подводной локомоции. Они отличаются от всех бескилевых и других нелетающих наземных птиц наличием крупного киля на грудине и массивной летательной мускулатуры. Основные черты строения и функции летающих птиц у пингвинов сохранились, но их «полет» происходит под водой, а не в воздухе. В отличие от других отрядов подъем крыла в таких условиях

требует столько же сил, сколько и его опускание, вследствие высокой плотности среды и плавучести тела. Поверхность прикрепления мускулов, поднимающих крыло, на лопатке гораздо обширнее, чем у воздушных летунов. Кости совершенно утратили пневматичность. В передней конечности они уплощены; в локтевом суставе сгибания не происходит. Задние конечности короткие и настолько смещены назад, что на суше туловище пингвинов располагается вертикально, как у высших гоминоидов.

Конкретные родственные связи пингвинов не установлены, но большинство данных указывает на их близость к гагарообразным и трубконосым. Крыловидная кость ранних пингвинов значительно примитивнее, чем у современных родов, и сильно напоминает соответствующий элемент трубконосых. Электрофоретический анализ белков (Sibley, Ahlquist, 1972) указывает на ближайшее сходство с буревестниковыми. Клюв одного из эоценовых пингвинов *?Paleoeudyptes* длинный и заостренный, как у гагарообразных, что может указывать на близость к этому отряду (Olson, 1985).

Пингвины, вероятно, произошли от летающих предков типа чистиков и ныряющих буревестников, использовавших свои крылья как для воздушного полета, так и для подводного плавания. Считается (Stonehouse, 1975), что эти функции совместимы только при массе тела, не превышающей 1 кг. Увеличение размеров до уровня, соответствующего бескрылой гагарке и большинству пингвинов, облегчает продолжительное пребывание под водой и позволяет расширить круг объектов подводной охоты, но ведет к чрезмерной нагрузке на крылья и утрате маневренности полета.

Обзор ископаемых находок пингвинообразных проведен Симпсоном (Simpson, 1975, 1979), выпустившим также очень интересное популярное описание ископаемых и ныне живущих родов (1974). Распространение этой группы на протяжении всей ее истории ограничивалось Южным полушарием, хотя ареал некоторых современных родов достигает на севере экватора. Даже древнейшие известные ископаемые формы из верхнего эоцена острова Симор (Антарктика) высоко специализированы к подводному «полету» и не несут следов происхождения от примитивных летающих предков.

Хотя полных скелетов ископаемых родов не описано, массивность и отличительные черты отдельных костей позволяют уверенно говорить об их принадлежности пингвинам и даже выделять различные роды. Всего описано 17 ископаемых родов, встречающихся от верхнего эоцена до плиоцена. Современных родов всего шесть. Все они, по-видимому, представляют недавнюю радиацию, так как их ископаемые находки не древнее плиоцена. Предполагают (Zusi, 1975), что уплощенный клюв современных родов более пригоден для питания как планктоном, так и рыбой, чем узкий клюв по крайней мере некоторых древних пингвинов.

Ископаемые находки свидетельсвуют о большем разнообразии этой группы в третичном периоде. Крупнейший из всех пингвинов, достигавший в высоту приблизительно 1,5 м, известен из олигоцена и раннего миоцена. Исчезновение таких крупных форм, как и вымирание крупных гребущих крыльями ныряльщиков Северной Пацифики — Plotopteridae,— возможно, связаны с распространением в миоцене ластоногих и мелких китообразных.

Заключение

Птерозавры были первыми позвоночными, овладевшими активным полетом. Они таксономичсски разнообразны уже при первом появлении в палеонтологической летописи в позднем триасе. Наличие предглазничного окна, парасагиттальное положение задних конечностей и мезотарсальный сустав указывают на их близкое родство с продвинутыми текодонтами типа *Lagosuchus*. Сохранение крючковидной пятой метатарсалии и длинного пятого пальца предполагает их дивергенцию от текодонтов еще до появления динозавров.

Древнейшие известные птерозавры были уже хорошо приспособлены к активному полету, что проявляется в наличии крупной грудины с килем и удлиненного коракоида, сросшегося с лопаткой. Функционально плечевой пояс и плечевая кость сравнимы с таковыми у современных летающих птиц.

Птерозавры резко отличаются от птиц наличием перепончатого крыла, внешне сходного с крылом летучих мышей, поддерживаемого сильно удлиненным четвертым пальцем. Однако в отличие от рукокрылых основная перепонка не прикрепляется к задней конечности и сравнительно узкая. Она усиливалась радиальными лучами из коллагеновых или хрящевых волокон.

Птерозавров делят на два подотряда. Рамфоринхоиды появляются в позднем триасе и доминируют в юре. Птеродактилоиды, возникшие в поздней юре, просуществовали до конца мела. Последние отличаются очень короткими хвостами и более длинными шеей и метакарпалиями. Позднемеловой птеродактилоид *Quetzalcoatlus* — крупнейшее из известных летавших позвоночных с размахом крыльев, оцениваемым в 11—12 м.

Древнейшая известная ископаемая птица — *Archaeopteryx* из верхней юры Германии. Ее маховые перья крайне сходны с характерными для современных птиц по строению и расположению, но скелет почти идентичен таковому у мелких тероподовых

динозавров типа *Compsognathus*. Птицы произошли от мелких бипедальных насекомоядных динозавров[1]. Возможно, перья исходно развились для теплоизоляции. Оперенные дистальные концы передних конечностей первоначально могли служить несущей поверхностью, обеспечивающей устойчивость и подъемную силу у бегающих животных, которые ловили насекомых подпрыгивая. Свидетельства происхождения птиц от древесных планирующих форм отсутствуют.

Из юры известна только одна птица — археоптерикс. Все позднейшие представители этого класса гораздо более продвинуты, что проявляется в редукции хвоста, развитии снабженной килем грудины, длинного коракоида и трехкостного канала для прохождения сухожилия надкоракоидной мышцы. Меловые находки включают зубастых птиц из отрядов Hesperornithiformes и Ichthyornithiformes и фрагментарные остатки, относимые к двум современным отрядам.

Группа бескилевых, объединяющая ныне живущих киви, страусов, нанду, казуаров и эму, а также вымерших моа и эпиорнисов, возможно, радиировала от общего предка из ранних килевых форм, сохранивших палеогнатическое небо. У всех прочих кайнозойских птиц небо неогнатическое[2]; они образуют отдельную монофилетическую группу.

Неогнат можно разделить на две крупные группировки: сухопутные и габитуально водные. Олсон относит кукушкообразных, соколообразных, курообразных, голубеобразных и попугаеобразных к примитивным наземным птицам. При этом ракшеобразные, совообразные, козодоеобразные, стрижеобразные, дятлообразные и воробьинообразные составляют группировку высших наземных птиц.

К водным формам относят журавлеобразных, образующих базальный ствол, от которого могли произойти ржанкообразные, пластинчатоклювые и аистообразные. Пеликанообразные, трубконосые, гагарообразные и пингвинообразные составляют ряд все усиливающейся специализации к водному образу жизни.

Многие из ныне существующих отрядов птиц представлены в ископаемом состоянии современными родами начиная с миоцена, а современные семейства известны с позднего эоцена или раннего олигоцена. Древнейшие остатки воробьинообразных обнаружены в позднем олигоцене, но этот отряд становится доминантным в Европе и Северной Америке только в миоцене.

[1] Не исключено их происхождение и от более примитивных, еще мало известных бипедальных текодонтов.— *Прим. ред.*

[2] Среди кайнозойских птиц палеогнатическое небо есть также у тинамуобразных (Tinamiformes) и неописанной формы из палеоцена Монтаны (Houde, Olson, 1981), о чем уже говорилось выше.— *Прим. перев.*

Литература

Курочкин Е. Н. (1981). Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии. Труды Совместной советско-монгольской палеонтолог. экспедиции. Вып. 15, стр. 59—85.

Курочкин Е. Н. (1982). Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии. Докл. АН СССР, **262**(2), стр. 452—455.

Курочкин Е. Н., Лунгу А. Н. (1970). Новый страус из среднего сармата Молдавии. Палеонтол. журн., **1**, 118—126.

Шаров А. Г. (1971). Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии. Труды Палеонт. инст. АН СССР, **130**, 104—113.

Ames P. L. (1971). The morphology of the syrinx in passerine birds. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ., **37**, 1—194.

Andrews C. W. (1901). On the extinct birds of Patagonia. **I**. The skull and skeleton of *Phororhacos inflatus* Ameghino. Trans. Zool. Soc. Lond., **15**, 55 86.

Ballmann P. (1969). Die Vögel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. Zitteliana, **1**, 5—60.

Beddard F. E. (1898). The Structure and Classification of Birds. Longmans, London.

Bock W. (1985). The arboreal theory of the origin of birds. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl and P. Wellnhofer (eds.), The Beginning of Birds, pp. 199—207. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Willibaldsburg, Eichstätt.

Bramwell C. D., Whitfield G. R. (1974). Biomechanics of *Pteranodon*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **267**, 503—581.

Brodkorb P. (1963). A giant flightless bird from the Pleistocene of Florida. Auk, **80**, 111—115.

Brodkorb P. (1964). Catalogue of fossil birds. Part 2 (Anseriformes through Galliformes). Bull. Florida State Mus., Biol. Sci., **8**, 195—335.

Brodkorb P. (1976). Discovery of a Cretaceous bird apparently ancestral to the Orders Coraciiformes and Piciformes. In: S. L. Olson (ed.), Collected Papers in Avian Paleontology Honoring the 90th Birhday of Alexander Wetmore. Smithsonian Contrib. Paleobiol., **27**, 67—73.

Brower J. C. (1983). The aerodynamics of *Pteranodon* and *Nyctosaurus*, two large pterosaurs from the Upper Cretaceous of Kansas. J. Vert, Paleont., **3** (2), 84—124.

Campbell K. E., Tonni E. P. (1983). Size and locomotion in teratorns (Aves: Teratornithidae). Auk, **100**, 390—403.

Caple G. R., Balda R. T., Willis W. R. (1983). The physics of leaping animals and the evolution of pre-flight. Am. Nat., **121**, 455—467.

Cohn J. M. W. (1968). The Convergent Flight Mechanism of Swifts (Apodi) and Hummingbirds (Trochili) (Aves). Ph. D. dissertation, University of Michigan.

Cracraft J. (1973). Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the Suborder Grues. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **151**, 1—127.

Cracraft J. (1974). Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. J. Zool., **169**, 455—545.

Cracraft J. (1976). The species of moas (Aves: Dinornithidae). Smithsonian Contr. Paleobiol., **27**, 189—205.

Currie P. J. (1981). Birds footprints from the Gething Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of northeastern British Columbia, Canada. J. Vert. Paleont., **1** (3—4), 257—264.

Elzanowski A. (1981). Results of the Polish-Mongolian palaeontological expedition. Part IX. Embryonic bird skeletons from the late Cretaceous of Mongolia. Palaeontologia Polonica, **42**, 147—179.

Feduccia A. (1975). Morphology of the bony stapes (columella) in the Passeriformes and related groups: Evolutionary implications. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ., **63**, 1—34.

Feduccia A. (1980). The Age of Birds. Harvard University Press, Cambridge.

Feduccia A. (1985). On why the dinosaurs lacked feathers. In: M. K. Hecht, J. N. Ostrom, G. Viohl, P. Wellnhofer (eds.), The Beginning of Birds, pp. 75—79. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Willibaldsburg, Eichstätt.

Feduccia A., Tordoff H. B. (1979). Feathers of *Archaeopteryx*: Asymmetric vanes indicate aerodynamic function. Science, **203**, 1021—1022.

Gingerich P. D. (1971). Skull of *Hesperornis* and early evolution of birds. Nature, **243**, 70—73.

Hecht M. K., Ostrom J. H., Viohl G., Wellnhofer P. (eds.) (1985). The Beginning of Birds. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Willibaldsburg, Eichstätt.

Heilmann G. (1926). The Origin of Birds. Appleton, New York.

Hennig W. (1966). Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Entomol., **10**, 97—116.

Houde P., Olson S. L. (1981). Paleognathous carinate birds from the Early Tertiary of North America. Science, **214**, 1236—1237.

Howard H. (1973). Fossil Anseriformes, corrections and additions. In: J. Delacour, Waterfowl of the World (2d ed.), vol. 4, pp. 371—378. Country Life, London.

Huxley T. H. (1867). On the classification of birds and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. Proc. Zool. Soc. Lond., 1867, 415—472.

Jensen J. A. (1981). Another look at *Archaeopteryx* as the "oldest" bird. Encyclia, **58**, 109—128.

Jollie M. (1976—1977). A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. Evol. Theory, **1**, 285—298; **2**, 285—300; **3**, 1—141.

Kurochkin E. N., Mayo N. (1973). Las lechuzas gigantes Pleistoceno Superior de Cuba. (The giant owls of the Upper Pleistocene of Cuba.) Acad. Cienc. Cuba, Inst. Geol., Actas, **3**, 56—60.

Langston W. (1981). Pterosaurs. Sci. Amer., **244** (2), 122—136.

Lucas A. M., Stettenheim P. R. (1972). Avian Anatomy. Integument. Part 1. U.S. Dept. Agriculture, Handbook, **362**, 1—340.

Marsh O. C. (1880). Odonthornithes: A Monograph on the Extinct Toothed Birds of North America. United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel. Clarence King, geologist-in-charge. Government Printing Office, Washington.

Martin L. D. (1983). The origin and early radiation of birds. In: A. H. Brush and G. A. Clark, Jr. (eds.), Perspectives in Ornithology, pp. 291—338. Cambridge University Press, Cambridge.

Martin L. D. (1984). A new hesperornithid and the relationships of the Mesozoic birds. Trans. Kansas Acad. Sci., **87**, 141—150.

Martin L. D., Tate J., Jr. (1976). The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes). In: S. L. Olson (ed.), Collected Papers in Avian Paleontology Honoring the 90th Birthday of Alexander Wetmore. Smithsonian Contrib. Paleobiol., **27**, 35—66.

Martin L. D., Stewart J. D., Whetstone K. N. (1980). The origin of birds: Structure of the tarsus and teeth. Auk, **97**, 86—93.

Matthew W. D., Granger W. (1917). The skeleton of *Diatryma*, a gigantic bird from the Lower Eocene of Wyoming. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **37**, 307—326.

Mourer-Chauviré C. (1981). Première indication de a présence de phorusracidés, famille d'oiseaux géants d'Amerique du Sud, dans le Tertiaire Européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. Géobios, **14**, 637—647.

Mourer-Chauviré C. (1982). Les oiseaux fossiles des Phosphorites du Quercy (Eocène Supérieur a Oligocène Supérieur): Implications paléobiogeographiques. Géobios, Mem. Spec., **6**, 413—426.

Olson S. L. (1977a). A synopsis of the fossil Rallidae. In: S. D. Ripley Rails of the World: A Monograph of the Family Rallidae, pp. 509—525. David R. Godine, Boston.

Olson S. L. (1977b). A Lower Eocene frigatbird from the Green River Formation of Wyoming (Pelecaniformes: Fregatidae). Smithsonian Contrib. Paleobiol., **35**, 1—33.

Olson S. L. (1979). Multiple origins of the Ciconiiformes. Proc. Colonial Waterbird Group, **1978**, 165—170.

Olson S. L. (1980). A new genus of penguin-like pelecaniform bird from the Oligocene of Washington (Pelecaniformes: Plotopteridae). Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contr. Sci., **330**, 51—57.

Olson S. L. (1982). A critique of Cracraft's classification of birds. Auk, **99** (4), 733—739.

Olson S. L. (1985). The fossil record of birds. In: D. Farner, J. King, K. Parkes (eds.), Avian Biology, vol. 8, pp. 79—238. Academic Press, Orlando. Reviewed by Hoffman, Auk, **104** (4), 1986.

Olson S. L., Feduccia A. (1980a). Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae). Smithsonian Contrib. Zool., **316**, 1—73.

Olson S. L., Feduccia A. (1980b). *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadrimorphae). Smithsonian Contrib. Zool., **323**, 1—24.

Olson S. L., Hasegawa Y. (1979). Fossil counterparts of giant penguins from the North Pacific. Science, **206**, 688—689.

Olson S. L., Wetmore A. (1976). Preliminary diagnoses of two extraordinary new genera of birds from Pleistocene deposits in the Hawaiian Islands. Proc. Biol. Soc. Wash., **89**, 247—258.

Ostrom J. H. (1974). *Archaeopteryx* and the origin of flight. Quart. Rev. Biol., **49**, 27—47.

Ostrom J. H. (1975a). The origin of birds. Ann. Rev. Earth Planet. Sci., **3**, 55—77.

Ostrom J. H. (1975b). On the origin of *Archaeopteryx* and the ancestry of birds. Coll. Int. C. N.R.S., **218**, 519—532.

Ostrom J. H. (1976a). *Archaeopteryx* and the origin of birds. Biol. J. Linn. Soc., **8**, 91—182.

Ostrom J. H. (1976b). Some hypothetical anatomical stages in

the elolution of avian flight. In: S. L. Olson (ed.), Collected Papers in Avian Paleontology Honoring the 90th Birthday of Alexander Wetmore. Smithsonian Contrib. Paleobiol., **27**, 1—21.

Ostrom J. H. (1978). The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. Zitteliana, Abh. Bayer. Staatss. Paläont. und hist. Geol., **4**, 73—118.

Ostrom J. H. (1985). The meaning of *Archaeopteryx*. In: M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl, P. Wellnhofer (eds.), The Beginning of Birds, pp. 161—176. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Willibaldsburg, Eichstätt.

Ostrom J. H. (1986). The Jurassic "bird" *Laopteryx priscus* re-examined. In: K. M. Flanagan, J. A. Lillegraven (eds.), Vertebrates, Phylogeny, and Philosophy. Contrib. Geol. Univ. Wyo. Spec. Pap., 3, Laramie.

Padian K. (1983a). Description and reconsruction of new material of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Ramphorhynchoidea) in the Yale Peabody Museum. Postilla, Yale Peabody Museum, **189**, 1—44.

Padian K. (1983b). A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. Paleobiology, **9** (3), 218—239.

Padian K. (1984). The origin of pterosaurs. In: W.-E. Reif, F. Westphal (eds.), Third Symposium on Terrestrial Mesozoic Ecosystems Proceedings, pp. 163—168. Attempto Verlag, Tübingen.

Padian K. (1985). The origins and aerodynamics of flight in extinct vertebrates. Palaeontology, **28** (3), 413—433.

Parkes K. C. (1975). Special review. Auk, **92**, 818—830.

Peters D. S. (1983). Die "Schnepfenralle" *Rynchaeites messelensis* Wittich 1898 ist ein Ibis. J. Ornithol., **124**, 1—27.

Raikow R. J. (1978). Appendicular myology and relationships of the New World nine-primaried oscines (Aves: Passeriformes). Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., **7**. 1—52.

Rich P. V. (1976). The history of birds on the island continent Australia. Proc. 16th Intern. Ornithol. Congr., 53—65.

Rich P. V. (1980). "New World vultures" with Old World affinities? Contr. Vert. Evol., **5**, 1—115.

Rich P. V., Bohaska D. J. (1981). The Ogygoptyngidae, a new family of owls from the Paleocene of North America. Alcheringa, **5**, 95—102.

Rich P. V., McEvey A. R. (1977), A new owlet-nightjar from the early to mid-Miocene of eastern New South Wales. Mem. National Mus. Victoria, **38**, 247—253.

Romer A. S. (1966). Vertebrate Paleontology (3d. ed.). University of Chicago Press, Chicago.

Sauer E. G. F. (1979). A Miocene ostrich from Anatolia. Ibis, **121**, 494—501.

Schmidt-Nielsen K. (1971). How birds breathe. Sci. Am., **225** (6), 72—79.

Sibley C. G. (1970). A comparative study of the egg-white proteins of passerine birds. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., **32**, 1—131B.

Sibley C. G., Ahlquist J. E. (1972). A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., **39**, 1—276.

Simpson G. G. (1974). Penguins, Past and Present, Here and There. Yale University Press, New Haven.

Simpson G. G. (1975). Fossil penguins. In: B. Stonehouse (ed.), The Biology of Penguins, pp. 19—41. Macmillan, London.

Simpson G. G. (1979). Tertiary penguins from the Duinefontein site, Cape Province, South Africa. Ann. S. Afr. Mus., **79**, 1—7.

Soemmering S. T. von (1817). Über einen *Ornithocephalus brevirostris* der Vorwelt. Denkschrift Kgl. Bayer, Akad. Wiss., math.-phys. Cl., **6**, 89—104.

Stahl B. J. (1985). Vertebrate History. Problems in Evolution. Dover. New York.

Stonehouse B. (1975). Introduction: The Spheniscidae. In: B. Stonehouse (ed.), The Biology of Penguins, pp. 1—15. Macmillan, London.

Storer R. W. (1956). The fossil loon, *Columboides minutus*. Condor, **58**, 413—426.

Thulborn R. A. (1984). The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds. Zool. J. Linn. Soc., **82**, 119 158.

Walker A. D. (1972). New light on the origin of birds and crocodiles. Nature, **237**, 257—263.

Walker C. A. (1981). New subclass of birds from the Cretaceous of South America. Nature (London), **292**, 51—53.

Wellnhofer P. (1970). Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Klasse, N. F., **141**, 1—133.

Wellnhofer P. (1974). Das fünfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx*. Palaeontographica, Abt. A, **147**, 169—216.

Wellnhofer P. (1975). Die Rhamphorynchoidea der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. Palaeontographica, Abt. A, **148**, 1—33, 132—186; **149**, 1—30.

Wellnhofer P. (1978). Pterosauria. In: P. Wellnhofer (ed.), Handbuch der Paläoherpetologie. Part 19; pp. 1—82. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Welty J. C. (1982). The Life of Birds. Saunders, Philadelphia.

Whetstone K. N. (1983). Braincase of Mesozoic birds. **1**. New preparation of the "London" *Archaeopteryx*. J. Vert. Paleont., **2**, 439—452.

Wild R. (1978). Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. Boll. Soc. Pal. Ital., **17**, 176—256.

Wild R. (1984a). Flugsaurier aus der Obertrias von Italien. Naturwissenschaften, **71**, 1—11.

Wild R. (1984b). A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. Gortania-Atti Museo Fruilano di Storia Naturale, **5**, 45—62.

Wiley E. O. (1981). Phylogenetics. Wiley, New York.

Young J. Z. (1981). The Life of Vertebrates (3d. ed.). Clarendon Press, Oxford.

Zusi R. L. (1975). An interpretation of skull structure in penguins. In: B. Stonehouse (ed.), The Biology of Penguins, pp. 59—84. Macmillan, London.

Zusi R. L., Storer R. W. (1969). Osteology and myology of the head and neck of the Pied-billed grebes (*Podilymbus*). Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, **139**, 1—49.

Глава 17

Происхождение млекопитающих

Млекопитающие стали господствующими наземными позвоночными в последние 65 млн. лет. Однако их история гораздо длиннее. Примитивные млекопитающие существовали уже в позднем триассе, т. е. более 200 млн. лет назад, а их предки различимы среди других амниот уже в карбоне.

Предки млекопитающих определены из того же места и горизонта, что и древнейшая, условно признаваемая рептилия *Hylonomus*, т. е. из раннего пенсильвания Джоггинса, Новая Шотландия (Carroll, 1964). Последовательность форм между ранними амниотами и ранними млекопитающими — наиболее полно документированный крупный эволюционный переход в истории позвоночных. Преобразования охватили скелет в целом, анатомию мягких тканей, поведение и физиологию вплоть до уровня клеточного метаболизма. Многие из этих изменений прямо или косвенно прослеживаются на ископаемых остатках.

Переход от рептилий к млекопитающим начался с животных, которые в общих чертах напоминали современных ящериц по скелетной анатомии и, повидимому, обладали типично рептилийной физиологией. Можно проследить продолжавшееся 150 млн. лет превращение мелких холоднокровных, чешуйчатых рептилий в крошечных теплокровных, покрытых мехом млекопитающих.

Их предков обычно включают в подкласс Synapsida класса Reptilia. Однако эти ранние роды можно отнести к той же монофилетической группе, что и современных млекопитающих. Такое родство формализуется включением синапсид в класс Mammalia (млекопитающие) или объединением и тех и других в единую более крупную таксономическую группу. Здесь мы не следовали этому подходу, поскольку он затушевал бы важнейшие структурные и физиологические особенности, отличающие млекопитающих в привычном смысле от их предков, сохраняющих признаки, традиционно рассматриваемые как типично рептилийные.

Синапсид объединяют в два последовательно существовавших отряда: Pelycosauria (с начала пенсильвания до верхней перми) и Therapsida, появившихся в средней перми и известных до средней юры. Пеликозавры и терапсиды представляют собой два этапа радиации, каждый из которых начинается от одного предкового ствола (рис. 17-1). Первые сохраняют множество скелетных признаков примитивных рептилий и демонстрируют мало характерных для млекопитающих черт. Большинство таких особенностей развилось уже у терапсид.

Pelycosauria

Анатомия ранних зверообразных рептилий

Фрагментарные остатки пеликозавров известны уже с нижнего пенсильвания (Reisz, 1972). К верхнему пенсильванию они составляют примерно половину описанных родов рептилий. *Archaeothyris* из среднего пенсильвания (рис. 17-2) — первая форма, дающая представление о форме черепа пеликозавров и в некоторой степени о пропорциях их тела и деталях строения позвоночника и конечностей.

Внешне ранние пеликозавры, вероятно, напоминали крупных ныне живущих ящериц типа игуан или варанов, но с относительно более короткими конечностями. Пеликозавры среднего пенсильвания были по меньшей мере в два раза длиннее современных им проторотирид и постепенно увеличивались в размерах в ранней перми.

Первоначальная дивергенция пеликозавров от примитивных амниот могла быть результатом адаптации к питанию крупной добычей. Значительно крупнее становится не только все тело, но непропорционально увеличиваются и размеры черепа. Разрастаются клыки, заметные и у самых примитивных амниот, остальные зубы по сравнению с несекомоядными проторотиридами также усиливаются. В связи с питанием более крупной добычей заглазничная область черепа короче, но выше, чем у других примитивных амниот. Зона прикрепления аддукторов нижней челюсти укорачивается, но отдельные мышечные волокна удлиняются. Оба этих признака позволяют шире раскрывать пасть и быстро, хотя не так мощно, захлопывать челюсти. Пеликозавры бы-

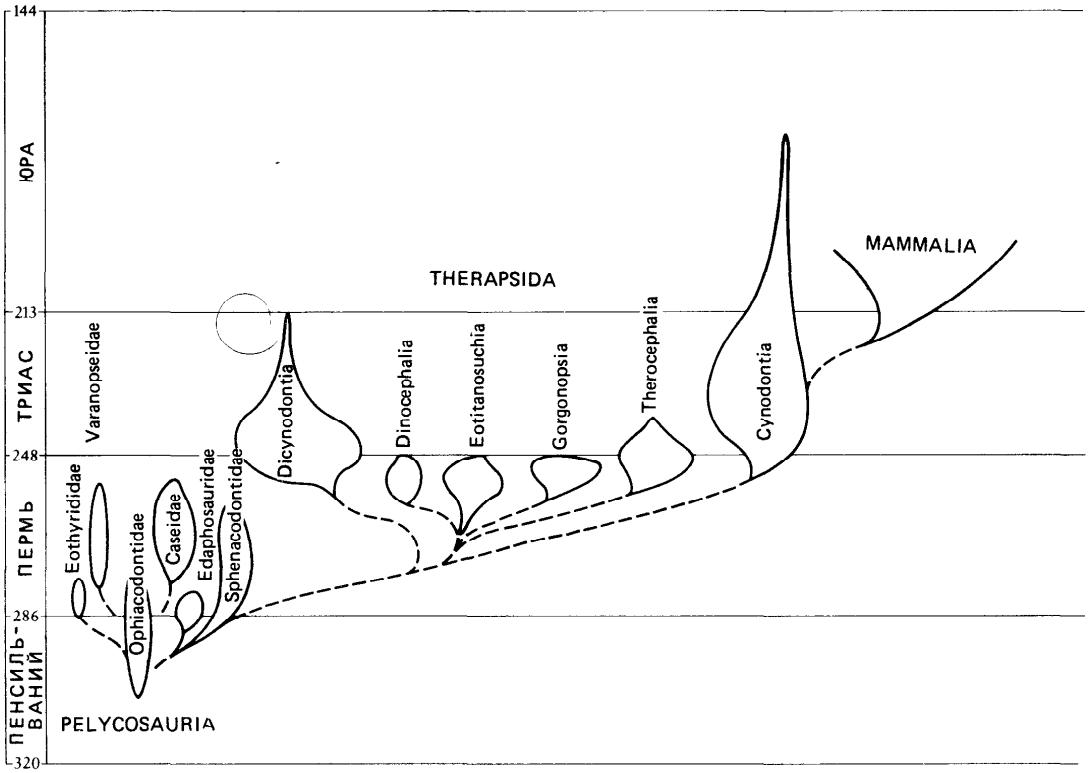


Рис. 17-1. Стратиграфическое распространение основных групп зверообразных рептилий

ли первыми хищными (не насекомоядными) амниотами.

По-видимому, они стали первой крупной группой, дивергировавшей от ствола примитивных амниот. Это заметно по сохранению нескольких примитивных признаков, утраченных всеми другими группами ранних рептилий. К ним относятся наличие не одной, а двух венечных костей в нижней челюсти и крупный размер медиальной централии предплюсны.

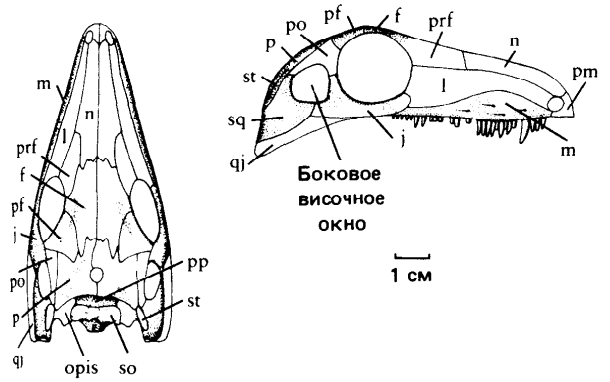


Рис. 17-2. *Archaeothyris*, древнейший из известных пеликозавров, у которого можно реконструировать череп (средний пенсильваний): *А* — вид сверху; *Б* — вид сбоку, × 1/2. Череп этой зверообразной рептилии отличается от черепов других ранних амниот наличием бокового височного окна, ограниченного снизу чешуйчатой и скуловой костями. Незаштрихованные области реконструированы. Сокращения см. рис. 8-3 (Reisz, 1972)

С другой стороны, даже древнейшие пеликозавры продвинуты по ряду краниальных особенностей, характерных для более поздних синапсид и лежащих в основе анатомии черепа, свойственной млекопитающим. Наиболее важный из этих признаков — боковое височное отверстие на месте соединения заглазничной, чешуйчатой и скуловой костей ранних анапсид. В отличие от древнейших диапсид у примитивных пеликозавров квадратноскуловая кость не образует вентрального края этого отверстия. В отличие от проторотирид и ранних диапсид верхневисочная и заглазничная кости соединяются над ним, разделяя с поверхности чешуйчатую и теменную кости. Общее расположение костей несколько похоже на свойственное антракозавровым лабиринтодонтам, которые, возможно, близки к предкам рептилий. Оно могло бы представлять примитивное для амниот состояние, однако сильное вытягивание заглазничной кости назад можно интерпретировать и как специализированный признак, развившийся

для усиления черепа в ходе формирования височного отверстия. Все кости черепа, наблюдаемые у других ранних амниот, сохраняются, лишь заднетеменные сливаются по средней линии, образуя единый срединный элемент.

Череп ранних пеликозавров своеобразен и по форме затылка. У других групп ранних амниот он расположен в основном вертикально, а у пеликозавров наклонен назад от крыши черепа до области челюстного сустава. Как и у проторотирид, мозговая коробка рыхло связана с покровными костями, окружающими затылок. Среднепенсильванский род *Archaeothyris* сохраняет самостоятельную верхнезатылочную кость, не соединенную швом с крышей черепа или прочно связанную либо с таблитчатой костью, либо со слуховой капсулой. Последняя мала и не соприкасается со щечной областью. Такая же структура сохраняется и у примитивного нижнепермского рода *Ophiacodon* (см. рис. 10-3). У других пеликозавров кости затылка объединены в пластиновидную структуру, включающую верхнезатылочную кость, широкие парокципитальные отростки и краевые дермальные кости черепа (рис. 17-3). Стремя, по-видимому поддерживавшее мозговую коробку у ранних пеликозавров, остается крупным элементом у всей этой группы, хотя после упрочнения затылка уже не играет структурной роли.

Посткраниально примитивные пеликозавры отличаются от ранних проторотирид в первую очередь признаками, которые можно связать с увеличением веса тела. Кости конечностей более массивны, с крупными и сложнее устроенными участками прикрепления мышц, метаподиальные элементы и фаланги относительно короче (Carroll, 1986).

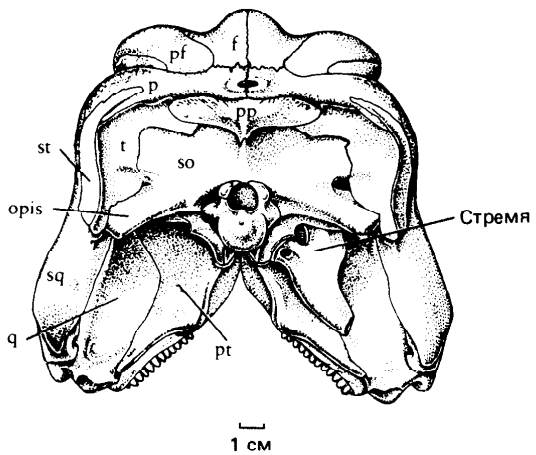


Рис. 17-3. Затылок нижнепермского пеликозавра *Dimetrodon*. У этого рода пластиновидная верхнезатылочная кость, слившаяся с заднеушной и соединенная швом с таблитчатой. Стремя массивное. Сокращения см. рис. 8-3 (Romer, Price, 1940)

Как и проторотириды, пеликозавры сохраняют узкие невральные дуги с зигапофизами, расположенными вблизи средней линии. У примитивных видов остистые отростки низкие и треугольные, но в некоторых семействах они сильно вытягиваются (рис. 17-4), причем поперечные отростки тоже удлиняются. Эти изменения, возможно, связаны с ранней стадией реорганизации туловищной мускулатуры. У млекопитающих развитие осевой мускулатуры над и под поперечными отростками помогает ограничивать боковые волнообразные движения туловища и поддерживать позвоночный ствол в виде дуги над поясами конечностей. Боковая ундуляция позвоночника остается важным элементом локомоции у большинства синапсид, но удлинение поперечных отростков, возможно, означает его более активную опору на пояса конечностей, чем у других ранних амниот. Число туловищных позвонков варьирует от 24 до 27.

У пеликозавров можно различить три центра окостенения в скапулокоракоиде: паредний и задний коракоиды и лопатку (рис. 17-4, *Г*). У взрослых проторотирид скапулокоракоид окостеневает без следов такого подразделения, но у молодых особей некоторых пенсильванских родов наблюдаются три его самостоятельных элемента. Поскольку швы между ними хорошо заметны у более взрослых пеликозавров, соокостенение в этой группе, по-видимому, постепенно замедлялось.

У примитивных пеликозавров две пары крестцовых ребер, а пластина подвздошной кости узкая и направленная назад. У некоторых групп продвинутых пеликозавров наблюдаются одна или две дополнительные пары крестцовых ребер и широкая пластина подвздошной кости для поддержания более тяжелого тела.

Форма сочленовных поверхностей поясов и конечностей свидетельствует о «растопыренном» положении последних, как у большинства примитивных тетрапод, обсуждавшихся в гл. 9.

Разнообразие пеликозавров

К ранней перми пеликозавры составляли до 70% известных родов амниот и радиировали на ряд различных семейств. К сожалению, еще плохо известны ископаемые остатки из карбона, когда происходила первоначальная дифференциация этих групп, поэтому их конкрстные взаимосвязи продолжают оставаться спорными.

Ромер и Прайс (Romer, Price, 1940) предложили наиболее исчерпывающий анатомический и таксономический обзор пеликозавров. Они различали три подотряда: Ophiacodontia включает примитивные предковые формы и крупные рыбоядные роды из нижней перми; к Sphenacodontia относятся крупные

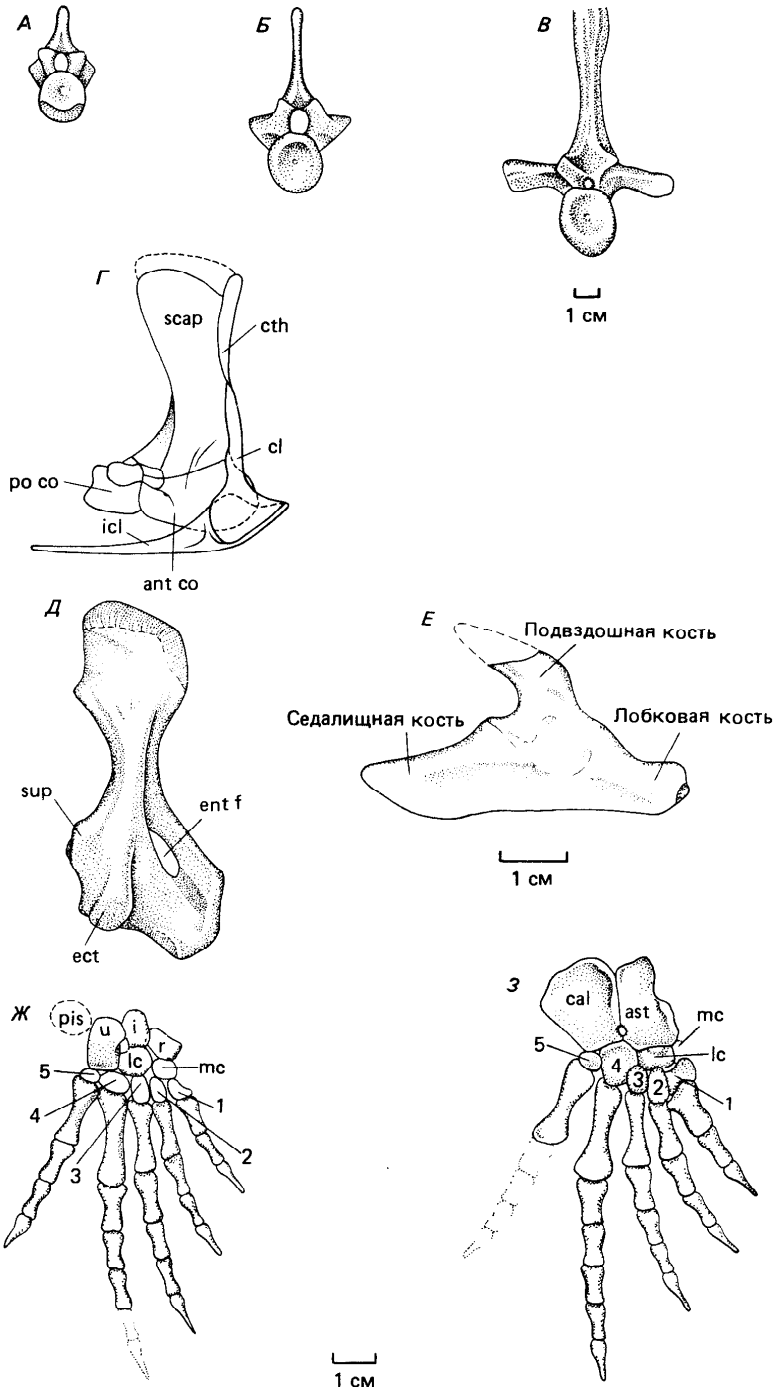


Рис. 17-4. Посткраниальные элементы пеликозавров. Вид спереди туловищных позвонков: *А* — *Protoclepsydrops*; *Б* — *Archaeothyris*; *В* — *Dimetrodon*. Видно увеличение длины поперечных отростков с раннего пенсильвания до ранней перми (*А*: Reisz, 1972; *Б*: Carroll et al., 1972; *В* — Romer, Price, 1940). *Г*. Плечевой пояс нижнепермского пеликозавра *Dimetrodon*, демонстрирующий тройное разделение скапулокоракоида (Romer, Price, 1940). *Д*. Плечевая кость *Archaeothyris*. Наличие выступающего супинаторного отростка и эктэпикондилярного гребня типично для примитивных пеликозавров. Как и у всех ранних рептилий, имеется крупное энтэпикондилярное отверстие. У некоторых пеликозавров супинаторный отросток распространяется дистально, окружая энтэпикондилярное отверстие. *Е*. Таз *Archaeothyris* (Reisz, 1972). *Ж*. Кисть и (*З*) стопа сфенакодонтового пеликозавра *Haptodus* (Currie, 1977). Сокращения: ant co — передний коракоид; ast — таранная кость; cal — пяточная кость; cl — ключица; cth — клейтрум; ect — эктэпикондилярный гребень; ent f — энтэпикондилярное отверстие; i — промежуточная кость; icl — межключица; lc — латеральная централия; mc — медиальная централия; pis — гороховидная кость; ро со — задний коракоид; r — радиалия; scap — лопатка; sup — супинаторный отросток; u — ульнария; 1—5 — дистальные карпалии и тарсалии

хищные роды; Edaphosauria объединяет две растительноядные группы. Недавно Рейс (Reisz, 1980, 1986), Бринкман и Эберт (Brinkman, Eberth, 1983) поставили под сомнение валидность этих подотрядов, признав, однако, большинство семейств, описанных Ромером и Прайсом.

Ophiacodontidae

К офиакодонтидам относят самых первых среди известных и наиболее примитивных пеликозавров. Кроме примитивных признаков это семейство отличается длинной узкой мордой и относительно низкой крышей черепа. Оно представлено несколькими родами в пенсильвании и остается обычным в нижней перми. Самый крупный и наиболее известный род *Ophiacodon* длиной более 4 м. Слабое окостенение элементов его запястья и предплюсны дало Ромеру и Прайсу основание предполагать полуводный образ жизни группы, когда вытянутая и узкая морда служит адаптацией к питанию рыбой.

Sphenacodontidae

Филогенетически важнейшую роль среди семейств пеликозавров играют сфенакодонты. Они появляются в среднем или позднем пенсильвании и доминируют как наземные хищники в нижней перми, дав на какой-то стадии своей эволюции начало терапсидам. К наиболее известным сфенакодонтам относятся роды *Dimetrodon* (рис. 17-5) и *Sphenacodon* длиной более 3 м. Для них типичны более высокий, чем у офиакодонтов, череп и сильно увеличенные клыки. Чтобы обеспечить опору зубному ряду, верхнечелюстная кость разрастается далеко вверх в передней части черепа и отделяет слезную кость от наружных ноздрей.

Челюстной сустав находится намного ниже

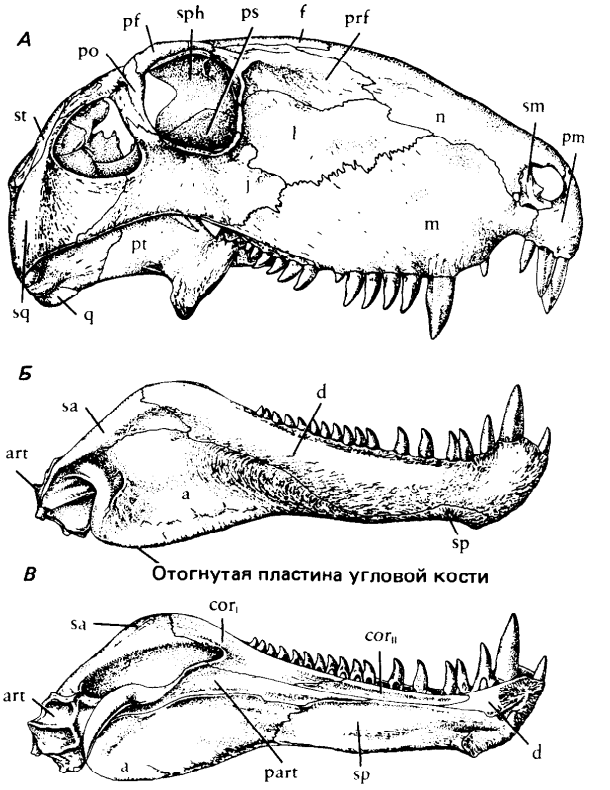


Рис. 17-6. *А*. Череп *Dimetrodon*, вид сбоку. *Б*. Латеральный и (*В*) медиальный вид нижней челюсти, × 1/4. Сокращения см. рис. 8-3 (Romer, Price, 1940)

уровня зубного ряда, сочленовная кость сильно увеличена, а ее сочленовная поверхность простирается по медиальной стороне нижней челюсти далеко вниз. Уникальный признак сфенакодонтов — наличие на угловой кости (рис. 17-6) отогнутой пластинки (lamina reflexa), связанной с развитием среднего уха у поздних синапсид и млекопитающих.

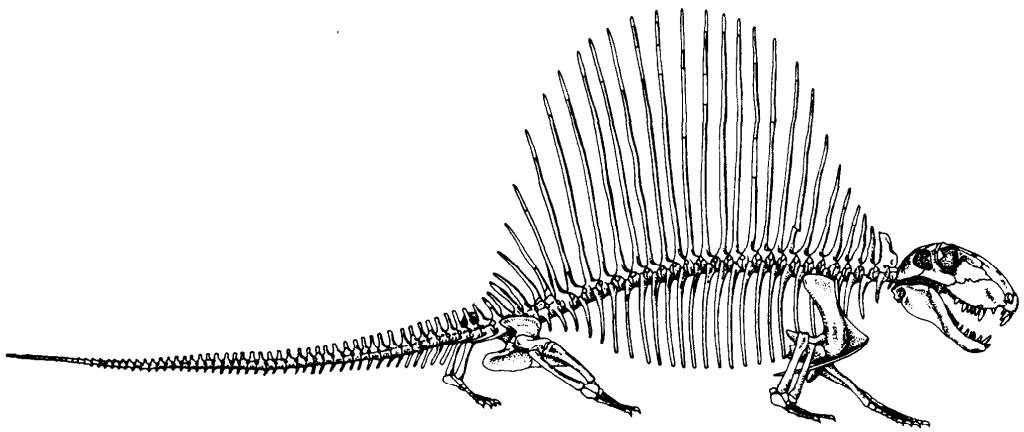


Рис. 17-5. *Dimetrodon*. Скелет хищного пеликозавра из нижней перми Техаса, длина 3 м. Длинные остистые отростки поддерживали перепонку, которая, по-видимому, ускоряла теплообмен с окружающей средой (Romer, Price, 1940)

Из-за близости к предкам терапсид ротовой аппарат сфенакодонтов вызывает повышенный интерес. Как и у ранних диапсид, наличие височного отверстия, по-видимому, не сильно сказывалось на расположении челюстных мышц пеликозавров, хотя у терапсид оно имеет большое значение. Возможно, появление этого отверстия в щечной области улучшило распределение механических напряжений в задней части черепа.

При сравнении с другими ранними амниотами изменения в конфигурации аддукторной камеры наводят на мысль об иной ориентации челюстных мышц. Вместо вертикального простирания от крыши черепа до дорсального края нижней челюсти они отклонялись вперед (рис. 17-7). Считают (Barghusen, 1973), что это могло обеспечить лучшее сопротивление вырывающейся добыче, способной сместить нижнюю челюсть вперед. Сходная по направлению сила, вероятно, возникала и при отрывании пеликозаврами кусков мяса от крупной добычи.

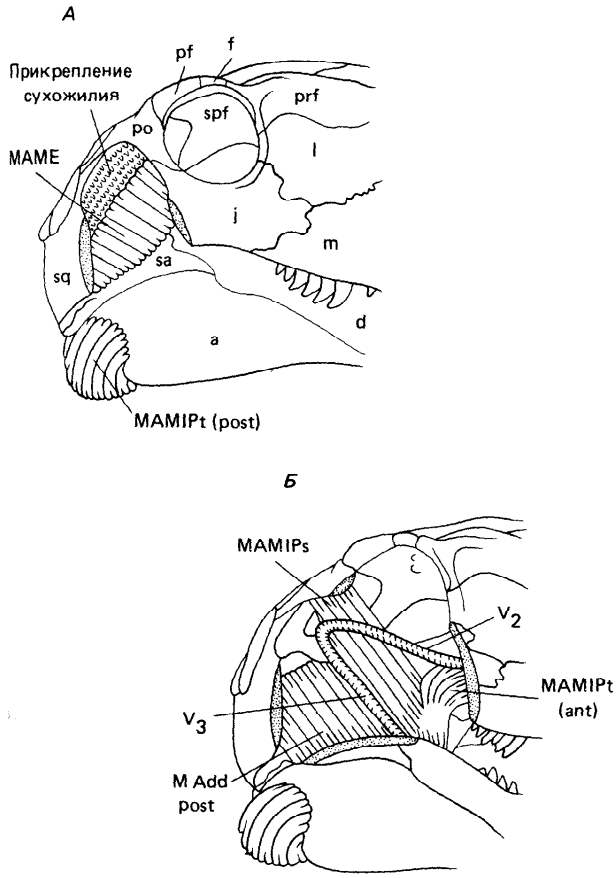


Рис. 17-7. Реконструкция челюстной мускулатуры хищного пеликозавра *Dimetrodon*: *А* — поверхностные; *Б* — глубинные слои. Антеровентральная ориентация основных мускулов-аддукторов, возможно, противодействовала направленным вперед силам, генерируемым бьющейся добычей. Сокращения см. рис. 8-3, а также: M Add post — задний аддуктор нижней челюсти, MAME — наружный аддуктор нижней челюсти, MEMIPs — внутренний аддуктор нижней челюсти, ложновисочная мышца; MAMIPt (ant) — внутренний аддуктор нижней челюсти, крыловидная (передняя) мышца; MAMIPt (post) — внутренний аддуктор нижней челюсти, крыловидная (задняя) мышца; V_2 — верхнечелюстная ветвь V нерва; V_3 — нижнечелюстная ветвь V нерва (Barghusen, 1973)

Челюстной сустав лежит явно ниже уровня зубного ряда, так что челюстные мышцы прикреплялись к наклонному дорсальному краю нижней челюсти, поднимающемуся с образованием выступающего венечного отростка. Разрастание этого отростка позволяет удлинить плечо рычага для смыкания челюстей, положение которого становится почти перпендикулярным к волокнам аддукторов.

Среди крупных пеликозавров у сфенакодонтов наиболее «стройные» конечности. У всех этих рептилий высокие остистые отростки, но особенно сильно они удлинены у рода *Dimetrodon*. Их функция будет рассматриваться при обсуждении биологии пеликозавров.

У рода *Haptodus* (рис. 17-8) из позднего пенсильвания и ранней перми закладываются структурные признаки, развившиеся у более поздних сфенакодонтов, но одновременно сохраняются многие примитивные черты ранних офиакодонтов.

Edaphosauridae

Один из самых поразительных пеликозавров — *Edaphosaurus*, известный с позднего пенсильвания до ранней перми (рис. 17-9). Как и у диметродона, у него сильно вытянутые остистые отростки, характеризующиеся, кроме того, наличием коротких поперечных выростов. Череп в отличие от сфенакодонтов очень короткий и широкий. Зубы представлены не длинными колюще-режущими образованиями, а короткими колышками почти одинакового размера. Небо и внутренняя сторона нижней челюсти покрыты дополнительными зубами сходной длины, формирующими обширную кусательную поверхность. Тот факт, что отдельные зубы не увеличены и не специализированы каким-либо другим способом для перетирания твердой пищи, дал Ромеру и Прайсу основание говорить об их адаптации к питанию относительно мягким растительным материалом. Конечности короче, чем у сфенакодонтов, а грудная клетка длинная и расширенная в стороны, как и можно было бы ожидать у растительноядного животного.

У недавно описанного из верхнего пенсильвания эдафозавра *Ianthosaurus* (рис. 17-10) утрачены зубные пластинки на небе и нижней челюсти, а краевые зубы напоминают известные для примитивных сфенакодонтов. Рейс и Берман (Reisz, Berman, 1986) считают,

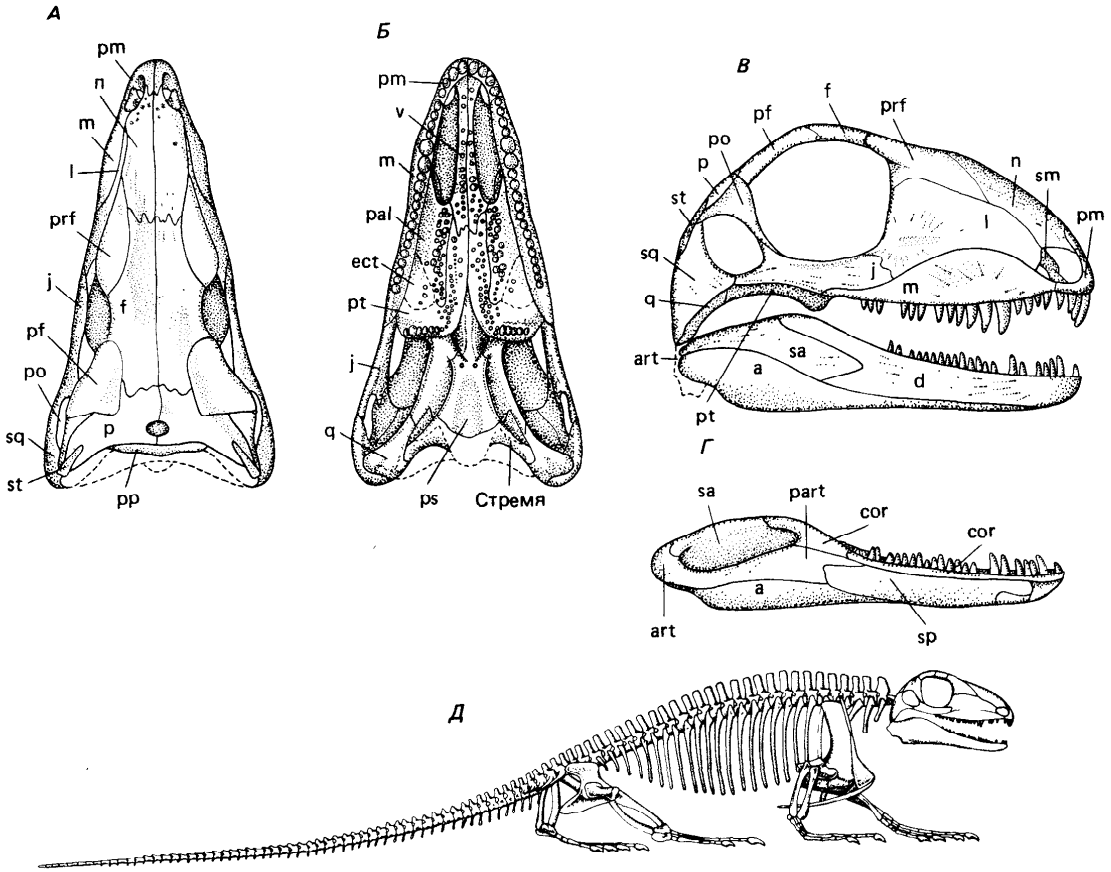


Рис. 17-8. *Haptodus*. Этот сфенакодонтовый пеликозавр известен от верхнего пенсильвания до нижней перми. Виды черепа: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально. *Г*. Нижняя челюсть, медиальный вид (*А* — *Г*: Currie, 1979). *Д*. Скелет, длина 2 м (Currie, 1977). Сокращения см. рис. 8-3

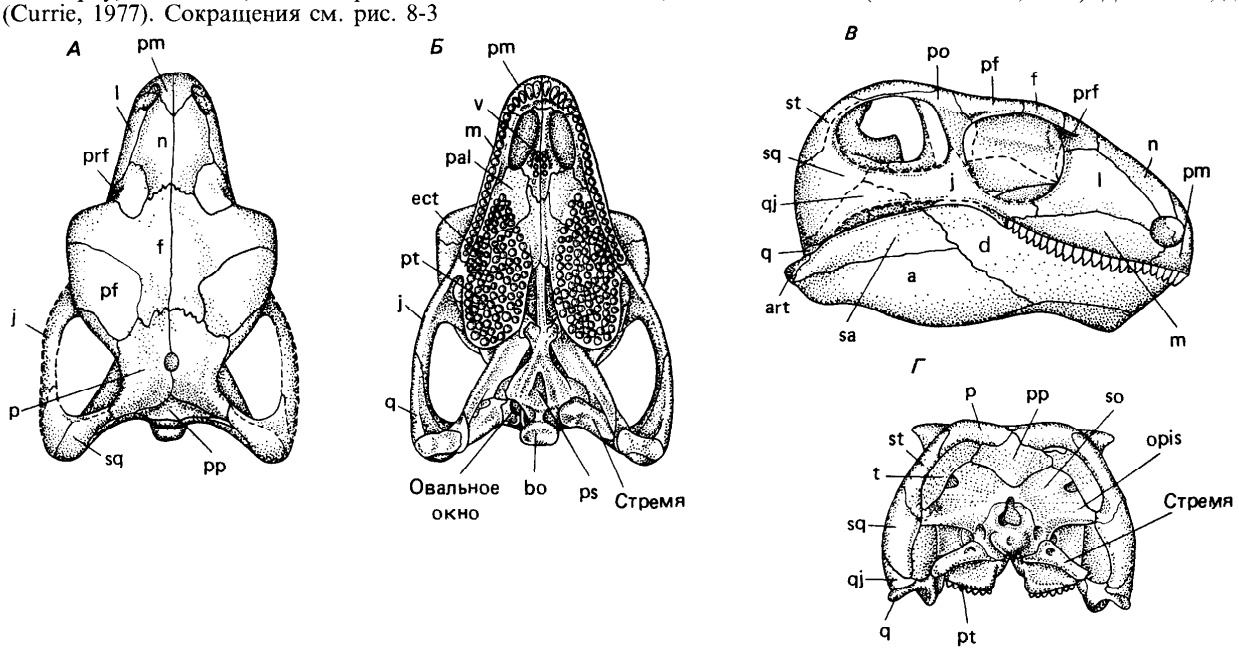


Рис. 17-9. *Edaphosaurus*. Растительноядный пеликозавр из позднего пенсильвания и ранней перми. Виды черепа: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально; *Г* — сзади. Сокращения см. рис. 8-3

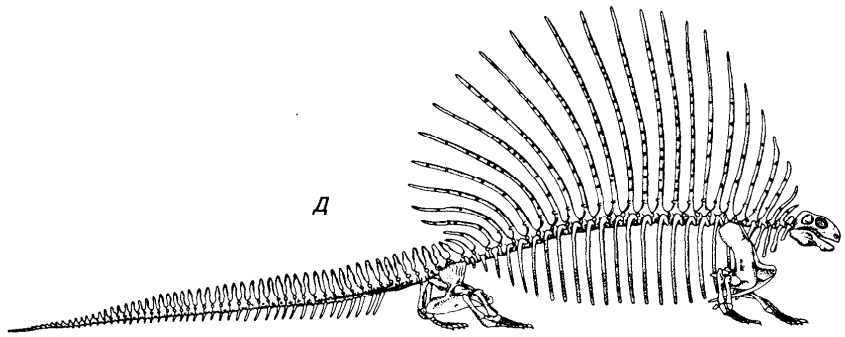


Рис. 17-9. *Д. Edaphosaurus*. Скелет, длина 3 м. В отличие от скелета *Dimetrodon* остистые отростки несут поперечные выросты (Romer, Price, 1940)

что *Ianthosaurus* может служить связующим звеном между этими семействами. Их разделение должно было произойти до возникновения отличительной для сфенакодонтов отогнутой пластины угловой кости, отсутствующей у эдафозавров.

Eothyridae и Varanopseidae

Филогенетическое положение двух семейств более мелких пеликозавров — эотирид и варанопсеид — остается спорным. Их черепа кажутся примитивнее, чем у других пеликозавров, поскольку предглазничная область короткая, а слезная кость доходит до ноздри (рис. 17-11). Зубной ряд горизонтальный и находится на том же уровне, что и челюстной сустав. Продвинутым признаком выглядит крупное височное отверстие, ограниченное вентрально узкой дугой, включающей длинную квадратноскуловую кость, соединенную с верхнечелюстной и отделяющую скуловую кость от края черепа. Затылок образован крупной пластиновидной верхнезатылочной костью, слитой с увеличенными парокципитальными отростками. Такое строение заметно отличается от свойственного ранним пеликозаврам и роду *Ophiacodon*. Ни одного представителя этих семейств ранее нижней перми неизвестно. Ромер и Прайс относили эотирид к наиболее примитивным пеликозаврам, но объединяли варанопсеид со сфенакодонтидами. Сведений о посткраниальном скелете эотирид нет. Варанопсеиды (Langston, Reisz, 1981) обычно около 1 м длиной — одни из наиболее подвижных пеликозавров нижней перми, возможно дожившие до верхней перми в Южной Африке. Внутри этой группы челюстной сустав сдвинулся назад, оказавшись явно позади затылочного мыщелка.

Caseidae

Казеиды были наиболее разнообразными и широко распространенными растительноядными пели-

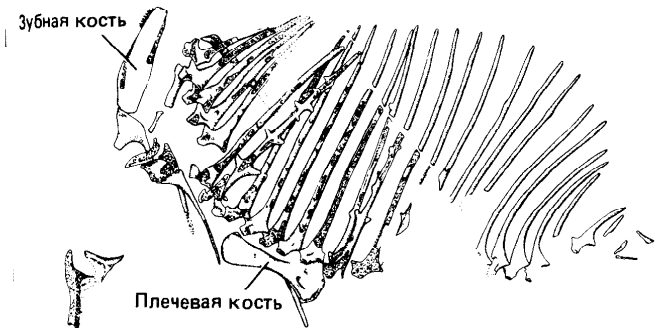


Рис. 17-10. Неполный скелет *Ianthosaurus* (× 1/3), примитивного эдафозавра из верхнего пенсильвания. Зубной системой он напоминает ранних хищных пеликозавров (Reisz, Berman, 1986)

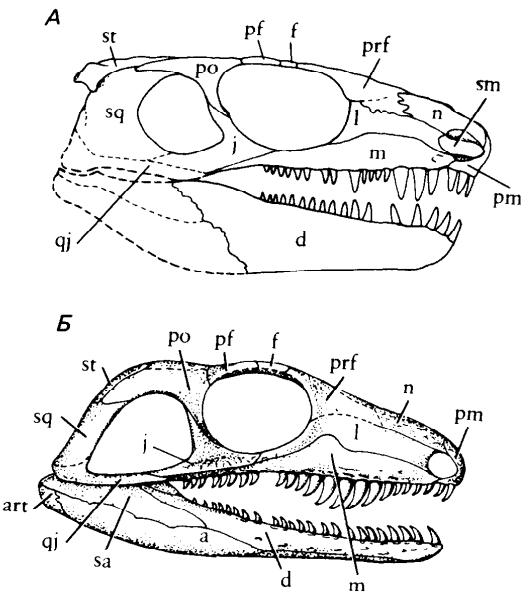


Рис. 17-11. Черепа примитивных хищных пеликозавров: *А* — эотирида *Oedaleops* (Zangston, 1956); *Б* — варанопсеида *Aerosaurus* (Zangston, 1981). Длина обоих 10 см. Сокращения см. рис. 8-3

козаврами. Они появились в верхней части нижней перми, т. е. в конце периода обилия эдафозавра. У них нет длинных остистых отростков и очень характерный тип зубной системы. Небные зубчики гораздо мельче краевых зубов, зубные пластинки на нижней челюсти отсутствуют. Краевые зубы со сжатыми латерально, более или менее лопатообразными зазубренными по краю коронками, что придает им общее сходство с зубами современных растительноядных ящериц, парейазавров и платеозавров.

Череп отличается крупным височным отверстием и огромными наружными ноздрями (рис. 17-12). Его поверхность скульптирована россыпью округлых ямок. Длина древнейшего известного рода *Casea* чуть более 1 м, но *Cotylorhynchus* достигал в длину 3 м и весил по меньшей мере 600 кг. У большинства родов череп по сравнению с длиной позвоночника крайне мал, а грудная клетка крайне широка, чтобы вмещать огромную массу перевариваемой пищи (рис. 17-12, *Д*). Число крестцовых ребер внутри группы увеличивается с трех до четырех пар. Как и у эдафозавров, супинаторный отросток разросся дистально, полностью охватывая эктэпикондилярное отверстие. Стопы и кисти короткие и широкие (черта, постепенно усиливающаяся внутри группы). Число фаланг всегда меньше, чем у других пеликозавров, и может сокращаться до 2: 2: 3: 3: 2.

Ромер и Прайс поместили эдафозавров и казеид в один подотряд. Этим группам присущ ряд общих производных признаков, большинство которых можно связать с крупным размером тела, но специализация зубов к растительноядности у них совершенно различна. Если у них и был общий предок, то на уровне примитивного хищного пеликозавра. Рейс (Reisz, 1981) указывал, что эотириды и казеиды уникальны среди пеликозавров вытянутой в переднезаднем направлении наружной ноздрей [1], заостренным ростром и участием верхнечелюстной кости в формировании вентрального края глазницы. У обеих групп также короткий предглазничный отдел и низкий пластиновидный затылок, хотя эти признаки для них и не уникальны.

Как указывал Олсон (Olson, 1968), эотириды далеки от казеид природой зубной системы. Когда казеиды впервые появляются среди ископаемых остат-

[1] Увеличение размеров ноздри у казеид в значительной мере кажущееся, бо́льшая ее часть была перекрыта сзади сверху разросшейся септомаксиллой, редко сохраняющейся на черепе (Татаринов, Еремина, 1975).— *Прим. ред.*

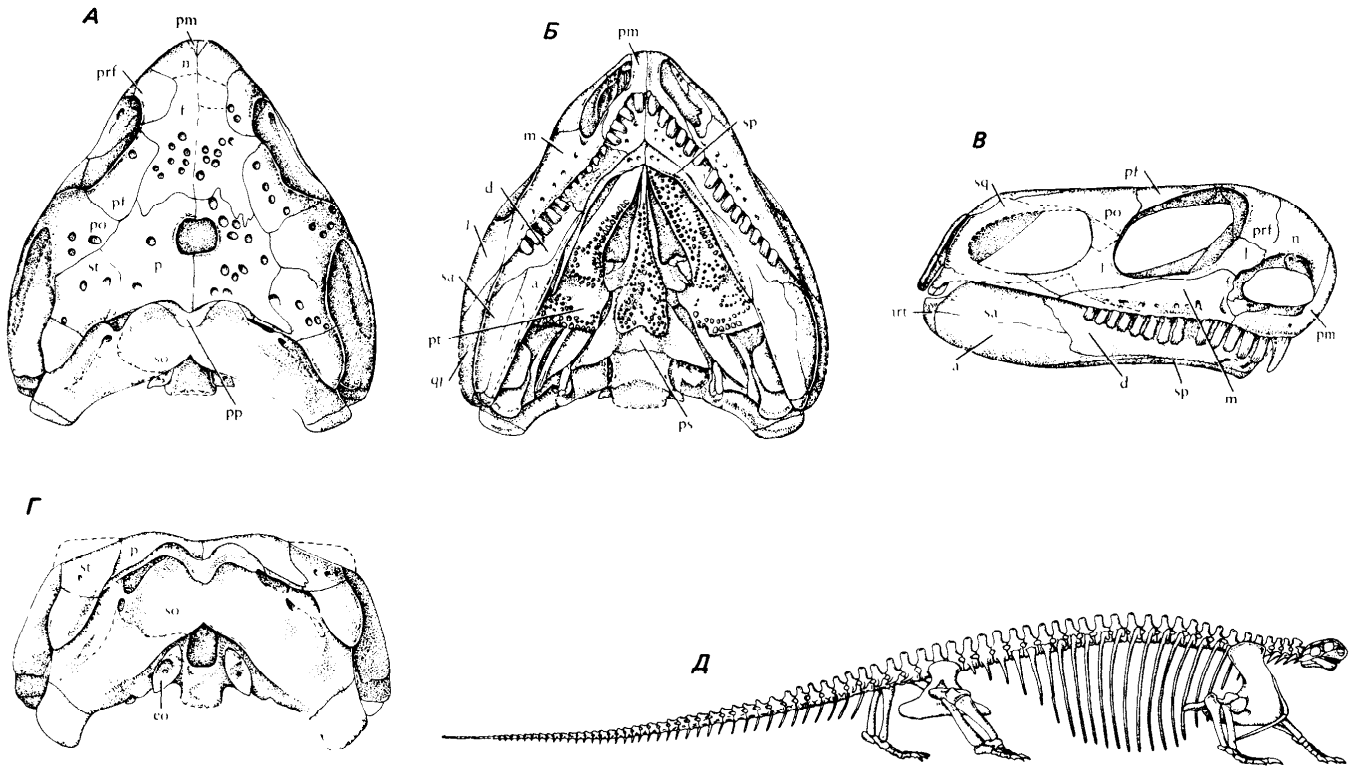


Рис. 17-12. Казеидовые пеликозавры. Череп *Casea* из средней перми Франции: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально; *Г* — сзади. Длина оригинала 11 см. Сокращения см. рис. 8-3 (Sigogneau-Russell, Russell, 1974). *Д*. Скелет *Cotylorhynchus* из нижней перми Северной Америки, длина 3 м (Stovall, Price, Romer, 1966)

ков, они уже очень сильно отличаются от всех других групп пеликозавров. Они не встречаются в обычной пермской фауне Техаса и Оклахомы и, возможно, жили в особых местообитаниях. Казеиды представлены в средней перми Франции и России, но в другие эпохи ограничены Северной Америкой (Sigogneau-Russell, Russell, 1974).

Биология пеликозавров

Только один скелетный признак пеликозавров недвусмысленно указывает на их связь с предками млекопитающих. Это боковое височное отверстие, не известное ни у каких других ранних тетрапод. Нет ни одного признака, предполагающего какую-либо тенденцию к повышению интенсивности метаболизма или формированию иных физиологических характеристик, типичных для млекопитающих. По своей физиологии пеликозавры были, по-видимому, сходны с современными рептилиями типа ящериц, черепах и крокодилов.

Единственный признак наличия температурного контроля — высокие остистые отростки у сфенакодонтов. Хорошая их сочлененность в ископаемом состоянии, даже когда отдельные отростки сломаны, говорит о том, что они были заключены в единую пластину мягкой ткани наподобие паруса. Согласно Ромеру (Romer, 1948), длина остистых отростков у диметродона возрастает аллометрически по сравнению с другими линейными размерами, так что площадь этого паруса увеличивается пропорционально объему тела. В бороздах у основания отростков, по-видимому, проходили кровеносные сосуды. Васкуляризация паруса, возможно, позволяла использовать его для быстрого поглощения или отдачи тепла телом.

Согласно расчетам Бромуэлла и Феллгетта (Bramwell, Fellgett, 1973), особь диметродона массой около 200 кг нагревается с 26 до 32 °С за 205 мин без паруса и за 80 мин с парусом. Вероятно, парус давал возможность активизироваться по утрам значительно раньше других хищников или добычи сравнимого размера. Хотя наличие паруса явно указывает на отбор, благоприятствующий терморегуляции, оно также говорит об эктотермной, а не эндотермной физиологии этих животных.

Therapsida

Происхождение терапсид

Пеликозавры известны в основном из Северной Америки и Европы (несколько более поздних родов — *из Южной Африки и России*). Их наиболее полные ископаемые остатки найдены в нижнепермской последовательности красноцветных слоев юго-запада США. Эти отложения продолжают накапливаться и в верхней перми, но их фауна постепенно обедняется в результате возрастания аридности. Олсон (Olson, 1962, 1974) описал из начала верхней перми ископаемые остатки с некоторыми общими с терапсидами признаками, но они слишком фрагментарны, чтобы дать представление о переходе от одной группы к другой. Верхние красноцветные слои юго-запада США иногда неформально датируют средней пермью, как и слои России, из которых известны самые ранние терапсиды. Однако официальными геологическими подразделениями признаны только нижняя и верхняя пермь.

Древнейшие несомненные терапсиды обнаружены в основании верхней перми Европейской части России. Здесь уже можно различить несколько групп, что говорит о длительном периоде предшествовавшей эволюции. Ранние терапсиды совпадают по времени с последним казеидовым пеликозавром из России (*Ennatosaurus*), но их остатки попадаются в иных местах; по-видимому, эти формы заселяли различные местообитания. В результате анатомических изменений и возможного разделения экологических ниш ранние терапсиды, вероятно, приспособились к иному образу жизни, чем пеликозавры; не исключено, что это связано и с их физиологическими особенностями. Такими различиями можно объяснить быструю радиацию терапсид, которые очень скоро достигли значительно большего разнообразия, чем их предки.

Теснейшее родство связывает терапсид со сфенакодонтовыми пеликозаврами; об этом говорит в первую очередь наличие у тех и у других отогнутой пластинки угловой кости. *Dimetrodon* и другие представители подсемейства Sphenacodontinae, видимо, слишком специализированы (длинные остистые отростки, уменьшенное число премаксиллярных зубов), чтобы быть прямыми предками терапсид. Однако более примитивный род *Haptodus* вполне подходит на эту роль. Линия, ведущая к терапсидам, могла отделиться от животных, сходных с *Haptodus*, в любое время между поздним пенсильванием и средней пермью, на протяжении периода по меньшей мере 25 млн. лет [1].

Когда терапсиды появляются в верхней перми, они уже отчетливо продвинуты по сравнению с пеликозаврами, особенно чертами специализации постраниального скелета.

[1] Лорин и Рейс (Laurin, Reisz, 1990) считают, что наиболее близок к предкам терапсид был *Tetraceratops insignis* из нижней перми Техаса, сохранивший низкую максиллу, но приближавшийся к терапсидам утратой предклыковых зубов на ней, зубов на эктоптеригоидах, уменьшением квадратной кости и расширением височного окна. Обычно тетрацератопса относят к пеликозаврам, но Лорин и Рейс включают его в число терапсид.— *Прим. ред.*

Ранние терапсиды

Eotitanosuchia (Phthinosuchia)

Обычно терапсид объединяют в две крупные группы: хищных териодонтов и растительноядных аномодонтов. Обе они происходят от примитивных терапсид, к которым относятся как хищные, так и растительноядные роды.

Одни из самых ранних и наиболее примитивных терапсид — Biarmosuchidae из основания Русской последовательности верхней перми в Очере (Ежово) (Sigogneau, Chudinov, 1972). *Biarmosuchus* (рис. 17-13) большинством признаков черепа напоминает сфенакодонтов. Височная мускулатура связана в основном с его внутренней поверхностью. Затылок слегка наклонен антеровентрально, т. е. в направлении, обратном по сравнению с пеликозаврами, но имеет сходную пластиновидную форму. Верхневисочная кость утрачена. Клыки сильно выдаются, но передней «ступеньки» верхнечелюстной кости, как у диметродона, нет. Как и у продвинутых сфенакодонтид, она простирается дорсально до носовой кости, отделяя слезную от ноздри. В отличие от всех пеликозавров септомаксилла выглядит с поверхности черепа длинным элементом.

Небо сохраняет большинство примитивных признаков сфенакодонтид, включая наличие зубов на поперечном выступе крыловидной кости, но сошники заглубляются выше уровня внутренних ноздрей и частично сливаются. Небные и передняя часть крыловидных костей выгибаются вверх над средней линией, что наводит на мысль о существовании узкого воздушного прохода над остальным, покрытым зубчиками небом. Стремя представляет собой крупную поперечно ориентированную кость с очень большим стапедиальным отверстием. Отогнутая пластинка угловой кости отчетливо отделена от остальной части этой кости и несет радиальные гребни.

Несмотря на то что реконструкций посткраниального скелета не опубликовано, о нем многое известно. Позвонки примерно такие, как у примитивных сфенакодонтид, без увеличенных остистых отростков, свойственных Sphenacodontinae. Конечности и их пояса говорят о гораздо более продвинутой постановке тела по сравнению с пеликозаврами. Гленоидная и вертлужная впадины ориентированы более вентрально, и бедренная кость могла располагаться почти вертикально, как у умеренно продвинутых текодонтов (рис. 17-14). Пластина лопатки значительно уже, чем у пеликозавров, но ключица и межключица остаются крупными элементами. Очертания таза остаются примитивными из-за наличия пластиновидных лобковой и седалищной костей.

Плечевая кость сохраняет примитивную форму с сильно расширенными концами, но бедренная S-

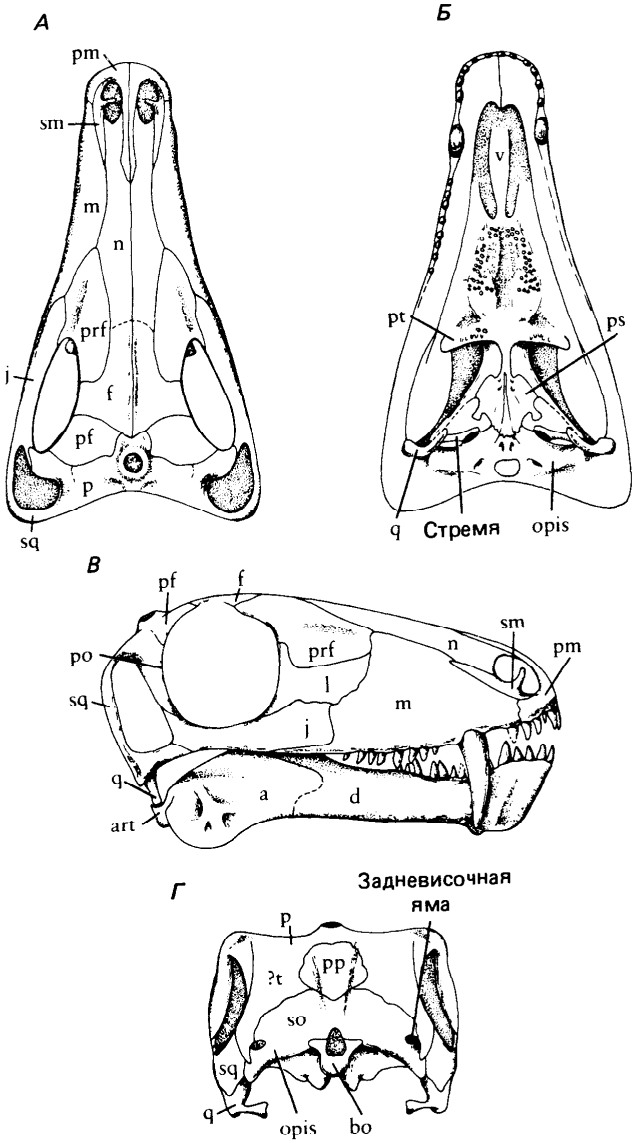


Рис. 17-13. Череп примитивного терапсида *Biarmosuchus*: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально; *Г* — сзади, × 1/3. Сокращения см. рис. 8-3 (Sigogneau, Chudinov, 1972)

образно изогнута и ее головка повернута внутрь, как у крокодила (Kemp, 1982). Стопы и кисти более симметричны, чем у пеликозавров; это свидетельствует о том, что они направлены почти прямо вперед на протяжении всего шага. Длина некоторых фаланг сильно уменьшена, предвосхищая редукцию их числа, типичную для более поздних терапсид и млекопитающих (рис. 17-15).

Dinocephalia

К диноцефалам, современникам примитивных хищных биармозухид, относятся некоторые древ-

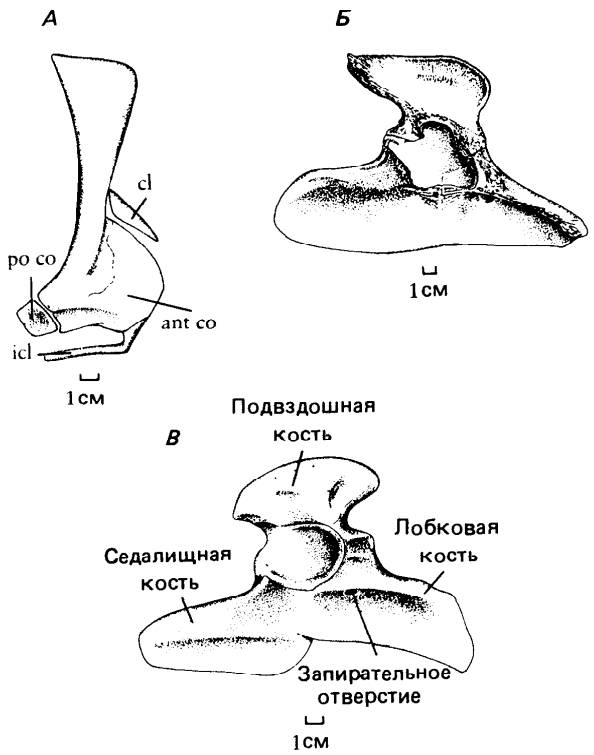


Рис. 17-14. Пояса конечностей пеликозавров и терапсид. *А*. Плечевой пояс терапсида *Biarmosuchus*. Сокращения см. рис. 17-4 (Sigogneau, Chudinov, 1972). *Б*. Таз пеликозавра *Dimetrodon* (Romer, Price, 1940). *В*. Таз терапсида *Biarmosuchus* (Sigogneau, Chudinov, 1972)

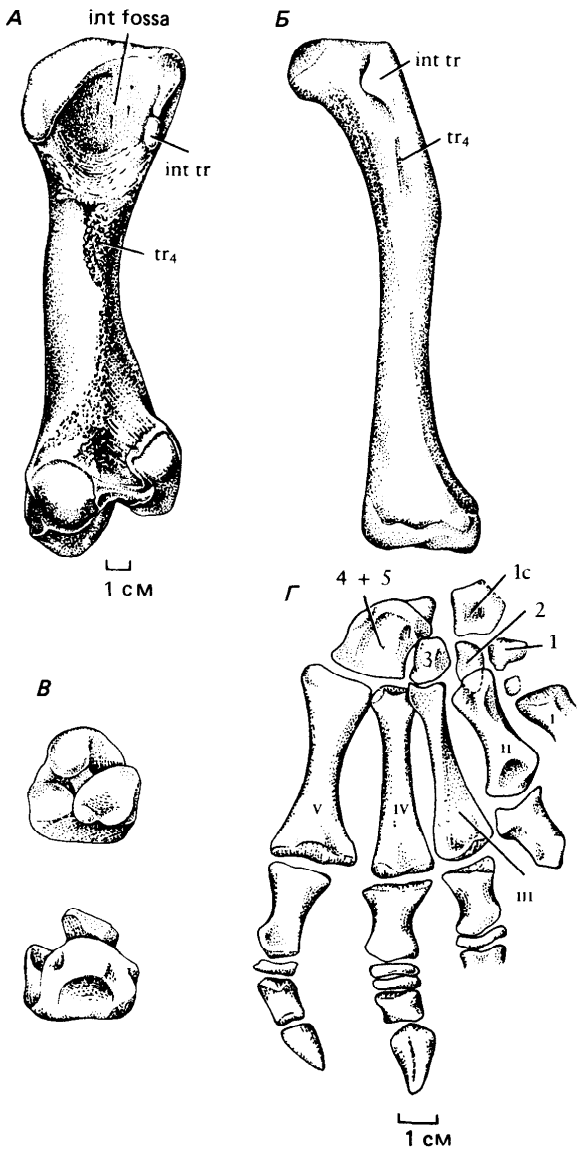


Рис. 17-15. Элементы конечностей пеликозавров и терапсид. Вентральные виды бедренных костей: *А* — диметродона; *Б* — биармозухида. Видна завернутость головки кости внутрь у терапсида. *В*. Медиальный и латеральный виды сложной таранной кости биармозухида. *Г*. Стопа биармозухида. Видна редукция длины фаланг по сравнению с примитивными пеликозаврами. Сокращения: int fossa — межвертельная яма (fossa intertrochanterica); int tr — внутренний вертел (trochanter internus); lc — латеральная централия; tr_4 — четвертый вертел; 1—5 — дистальные тарсалии; I—V — метатарсалии (*А*: Romer, Price, 1940; *Б*—*Г*: Sigogneau, Chudinov, 1972)

нейшие растительноядные терапсиды. Они ограничены верхней пермью, но известны и из Южной Африки, и из России. Продолжения эта линия не имела.

Среди наиболее специализированных диноцефалов — род *Estemmenosuchus* из самых низов верхней перми России (рис. 17-16). Череп крупный и массивный, с роговидными выростами на верхнечелюстных, лобных, теменных и скуловых костях. У Estemmenosuchidae были крупные клыки, но мелкие щечные зубы. Как и у других диноцефалов, резцы крупные и при смыкании челюстей специфически чередуются.

Лучше известны Brithopodidae из Русской зоны II, включая *Titanophoneus* (рис. 17-17). Его конечности расположены более вертикально, но посткраниальный скелет сохраняет общую схему сфенакодонтовых пеликозавров с очень длинным хвостом. Фаланговая формула редуцируется до 2:3:3:4:5 в кисти и 2:3:3:3:3 — в стопе. Височное отверстие по сравнению с биармозухидами сильно увеличено в дорсовентральном направлении. Дорсально около средней линии находятся острые гребни, свидетельствующие о значительном развитии челюстной мускулатуры. Клыки длинные, а колющие щечные зубы наводят на мысль о (в основном) хищном образе жизни бритоподид. Резцы крупные, чередующиеся при закрывании рта; они несут у основания узкий уступ, обеспечивающий плотное смыкание зубов и,

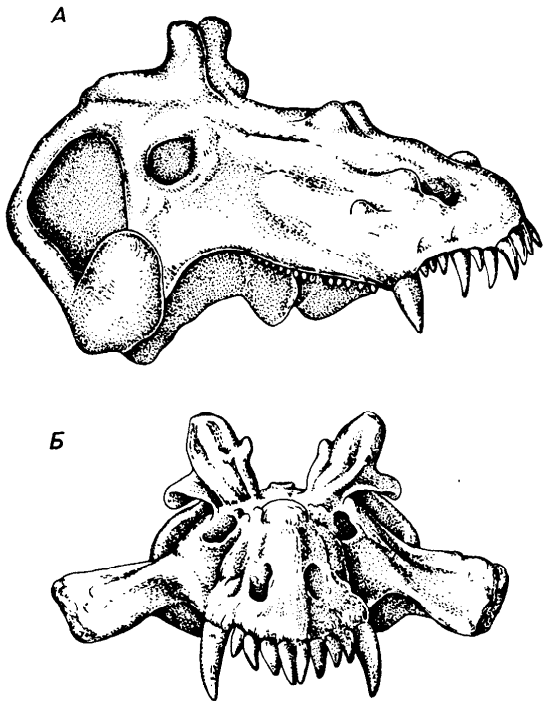


Рис. 17-16. Череп *Estemmenosuchus*. Вид: *А* — сбоку; *Б* — спереди. Это один из самых древних известных терапсид, происходящий из самых низов верхней перми России. Малый размер щечных зубов наводит на мысль о растительноядности. Конкретные родственные связи неизвестны (Chudinov, 1965; с разрешения University of Chicago Press). Длина черепа 80 см

по-видимому, позволяющий «отрезать» куски мяса от добычи.

Более продвинутые диноцефалы известны из Южной Африки. Они включают семейства Titanosuchidae и Tapinocephalidae, у которых щечные зубы уменьшены в размере, но увеличены в числе и приобрели долотовидную форму резцов. Клыки неотличимы от остальных зубов. Эти животные, несомненно, были травоядными. У продвинутых родов морда широкая и низкая.

У титанозухид и особенно у тапиноцефалид кости задней части черепа крайне толстые (до 10 см), пахиостозные. Показано (Barghusen, 1975), что строение черепа и его сочленение с позвоночным

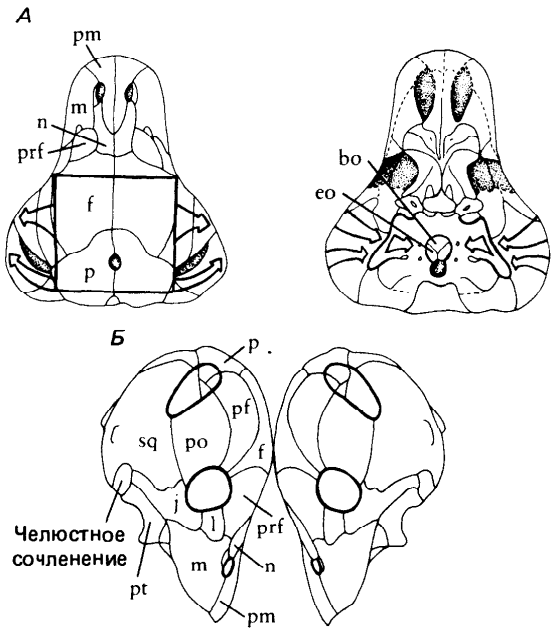


Рис. 17-18. *А*. Череп диноцефала *Moschops*. Заметны области дорсального утолщения и распределение сил, возникающих при бодании головой. *Б*. Ориентация черепов при столкновении. Сокращения см. рис. 8-3 (Barghusen, 1975)

стволом идеально подходят для «бодания», предполагаемого также для пахицефалозаврид и наблюдаемого ныне у баранов и козлов (рис. 17-18). Верхние височные отверстия сильно редуцируются в результате мощного развития окружающих костей. Затылок широкий, сильно наклонен вперед, туда же заметно смещен челюстной сустав. Посткраниальным скелетом тапиноцефалид *Moschops* длиной около 3 м напоминает быка (рис. 17-19). Передние конечности сохраняют «растопыренное» положение, но задние ориентированы почти вертикально. Фаланговая формула редуцируется до свойственной млекопитающим: 2 : 3 : 3 : 3 : 3 [1].

[1] Сводка данных по диноцефалам и другим примитивным терапсидам из верхней перми СССР опубликована недавно Чудиновым (1987).— *Прим. ред.*

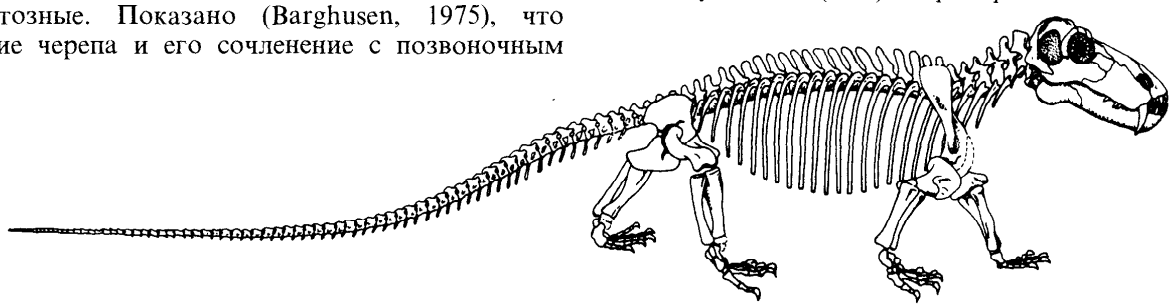


Рис. 17-17. *Titanophoneus*. Скелет примитивного диноцефалового терапсида из России, длина 2 м (Орлов, 1958)

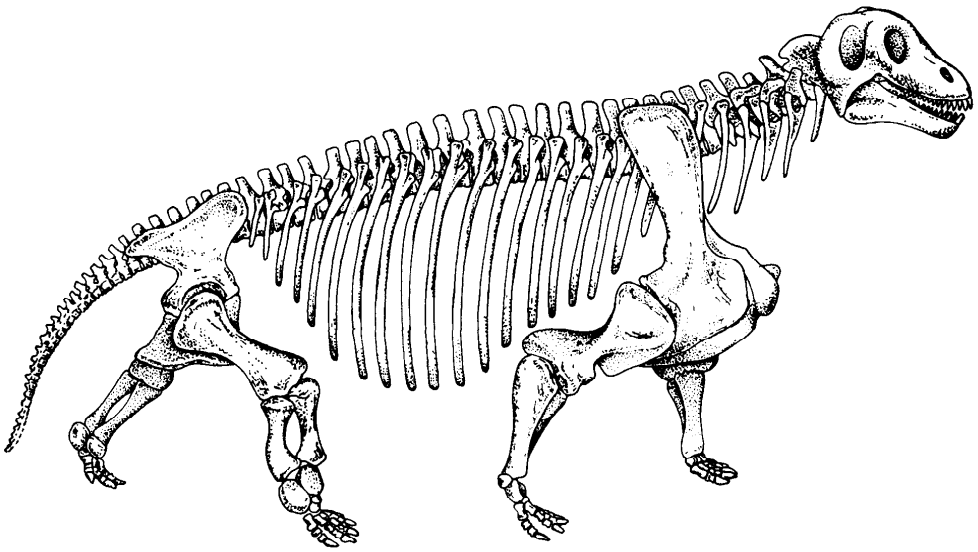


Рис. 17-19. Скелет крупного южноафриканского тапиноцефалида *Moschops*, длина приблизительно 5 м (Gregory, 1957)

Продвинутые растительноядные терапсиды: Anomodontia

Venjukoviamorpha

Диноцефалы не пережили конца перми. Большинство растительноядных терапсид относится к особой группе Anomodontia. Древнейшие ее представители известны из ранних Русских слоев и представлены родами *Otsheria* из Зоны I и *Venjukovia* из Зоны II (рис. 17-20). Мелкими и короткими черепами они внешне напоминают травоядных пеликозавров. Скуловая дуга расположена высоко на щеке и широко открывает аддукторную мускулатуру между щекой и нижней челюстью. Височные отверстия распространяются назад за уровень затылочного мыщелка, но не заходят так далеко дорсально, как у ранних диноцефалов. Клыки редуцированы, щечные зубы короткие и тупые.

Предчелюстные кости образуют широкий костный шельф перед внутренними ноздрями. Небо примитивно в связи с сохранением подвижного базикраниального сочленения и четкого поперечного выступа крыловидной кости, но зубчики, покрывавшие край этого выступа у более примитивных терапсид, утрачены.

Как и у более поздних аномодонтов, в нижней челюсти нет венечной кости и заметно крупное нижнечелюстное отверстие. Зубные кости у *Venjukovia* срастаются в симфизе.

Долгое время считалось, что веньюковиаморфы как растительноядные формы могут быть связующим звеном между примитивными диноцефалами и более поздними аномодонтами. Отмечалась (Barghusen, 1976) примитивность *Venjukovia* по сравнению с самыми ранними известными диноцефалами, выражающаяся в отсутствии аддукторной мускулатуры, заходящей на дорсальную часть черепа позади орбит. В отличие от них у *Venjukovia* начинается распространение латерального слоя наружного аддуктора нижней челюсти (m. adductor mandibulae externus), который начинается на латеральной поверхности чешуйчатой кости и прикрепляется к латеральной поверхности нижней челюсти. Многие приспособления к растительноядности у этих двух групп отчетливо различаются и развивались самостоятельно. Оснований для объединения аномодонтов с любой другой группой примитивных терапсид нет.

Dromasauria

Три рода, представленные четырьмя особями,— единственные обнаруженные представители второй группы аномодонтов, дромазавров, которые известны только из верхней перми Южной Африки [1]. Черепом (рис. 17-21) они внешне напоминают веньюковиаморф: у них высокая и узкая скуловая дуга, узкая заглазничная перегородка и узкая чешуйчатая кость. Череп относительно короткий, неполное вторичное небо образовано предчелюстными костями. Клыки не выделяются, а премаксиллярные зубы внутри группы постепенно утрачиваются. В отличие от веньюковиаморф и дицинодонтов заглазничная кость не тянется назад до чешуйчатой. Аддукторная му-

[1] Недавно дромазавры были обнаружены в низах верхней перми Русской платформы.— *Прим. ред.*

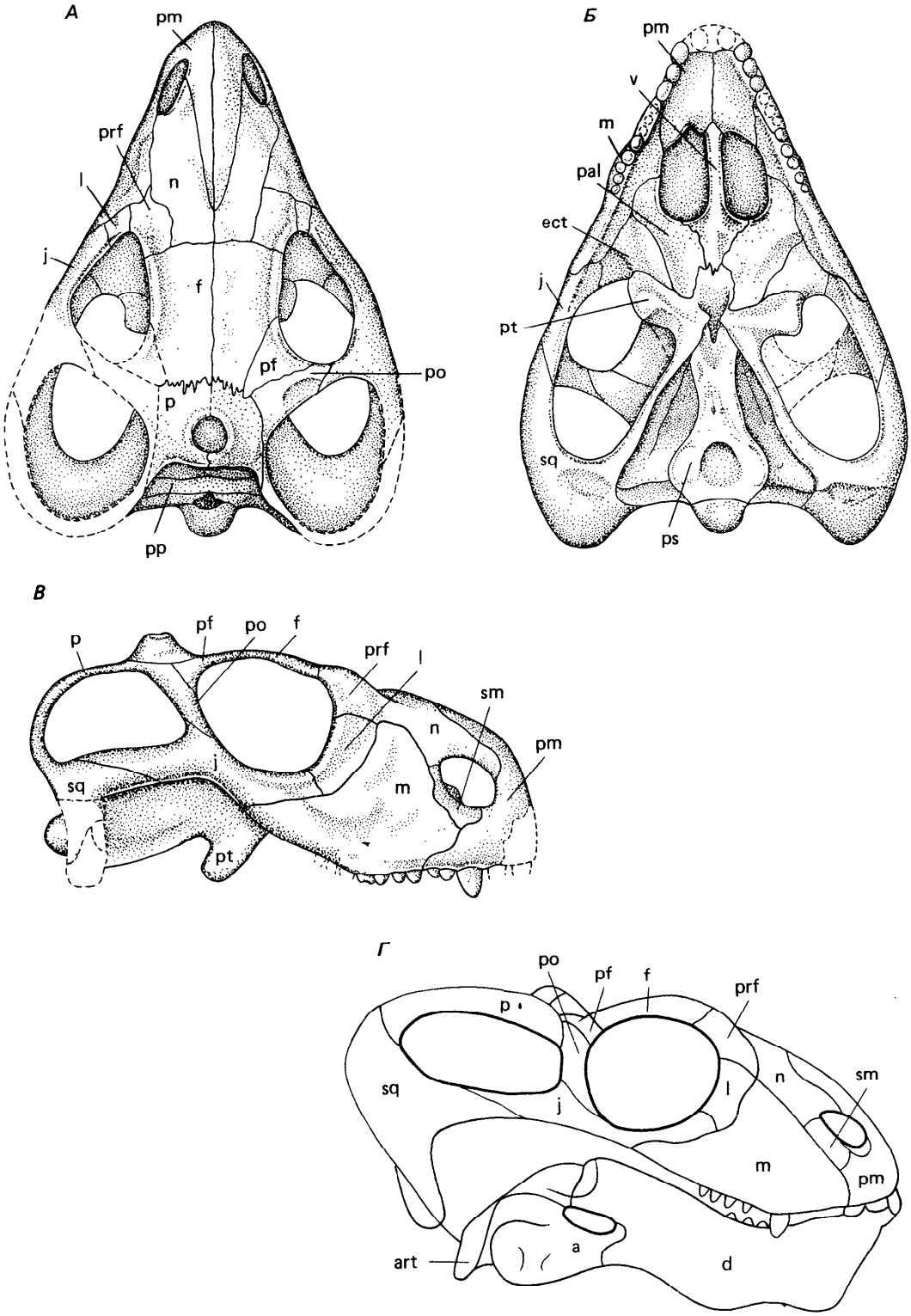


Рис. 17-20. Черепа примитивных верхнепермских аномодонтов. *Otsheria*: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально, × 1/2 (Чудинов, 1960). *Г*. *Venjukovia*, латеральный вид, × 1/2 (Barghusen, 1976). Сокращения см. рис. 8-3

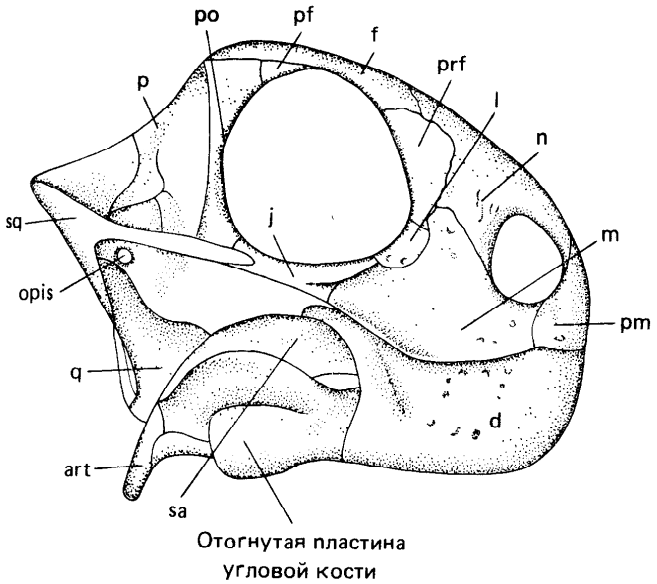


Рис. 17-21. Череп дромазавра *Galeops*. Это мелкое, юркое травоядное родственно дицинодонтам. Натуральная величина. Сокращения см. рис. 8-3 (Brinkman, 1981)

скулатура распространяется из височного отверстия дорсально, а наружная поверхность нижней челюсти имеет борозду, указывающую на место прикрепления поверхностного слоя наружного аддуктора.

В отличие от дицинодонтов конечности дромазавров длинные и тонкие; у них нет ключевых изменений челюстного аппарата, характерных для первой группы.

Dicynodontia

Самыми многочисленными, разнообразными и дольше прочих существовавшими аномодонтами были дицинодонты, появившиеся в самом основании верхнепермской последовательности Южной Африки, повсеместно распространившиеся в нижнем триасе и дожившие до конца этого периода. Это были самые многочисленные наземные позвоночные поздней перми и раннего триаса, пришедшие в упадок к середине триаса, возможно, из-за конкуренции с ринхозаврами и травоядными цинодонтами.

По сравнению с современными им диноцефалами и парейазаврами верхней перми ранние дицинодонты мелкие, но более поздние их роды достигали размеров быка. Тело дицинодонтов короткое и толстое. У крупных родов задние конечности ориентированы вертикально, а передние остро изогнуты в локте. Фаланговая формула у всех редуцирована до 2:3:3:3:3. Посткраниальный скелет зависит от веса тела и образа жизни, который варьировал от полуводного до подземного, но череп удивительно постоянен в пропорциях, что связано с уникальной специализацией ротового аппарата.

У рода *Dicynodon* (рис. 17-22) схема строения черепа типична для всей группы. Дицинодонты отличаются от веньюковиаморф удлинением височной области и значительным развитием чешуйчатой кости, что приводит к образованию широкой костной пластины на латеральной поверхности черепа. Зубы сильно редуцированы, обычно сохраняется только пара клыков, каждый из которых сидит на массивном клыковом выступе в передней части верхнечелюстной кости. Но даже эти зубы у некоторых родов утрачены. Их наличие или отсутствие иногда отражает половой диморфизм.

Предчелюстные и зубные кости срастаются по средней линии у всех форм, кроме самого примитивного рода *Eodicynodon*. Кость в передней части верхней и нижней челюстей покрыта крошечными питающими отверстиями, напоминая поверхность, лежащую под роговым клювом птиц и черепах. Логично допустить, что у дицинодонтов был сходный покров, формирующий клювоподобную структуру.

Небо продвинуто в связи с наличием шовного соединения между мозговой коробкой и крыловидными костями, заменившего подвижное базикраниальное сочленение. Предчелюстные, верхнечелюстные и небные кости образуют длинное вторичное небо с внутренними ноздрями, открывающимися позади средней точки черепа. Височные ямы огромные, что говорит о массивной аддукторной мускулатуре. Область крыловидной кости, служащая для отхождения крыловидной мышцы, разрастается вперед, а не латерально, поэтому поперечные выступы этой кости, бросающиеся в глаза у *Otsheria*, более не заметны.

Форма челюстного сустава значительно отличается от свойственной веньюковиаморфам. Суставная поверхность сочленовной кости почти в два раза длиннее, чем у квадратной. У обеих костей она выпуклая, если смотреть сбоку, но с продольной бороздой, что указывает на поступательное движение суставной поверхности нижней челюсти по краю квадратной кости в отличие от простого шарнирного сустава большинства тетрапод.

Форма челюстей и височной области говорит о том, что основные открывающие и закрывающие рот мышцы были ориентированы почти горизонтально, т. е. имели большое значение передне-задние движения нижней челюсти (рис. 17-23).

У аномодонтов развивается новая крупная мышца. Уже у веньюковиаморф наружный аддуктор нижней челюсти был на большом протяжении открыт снаружи. Обнаружена выемка на латеральной поверхности их нижней челюсти (Barghusen, 1976), в которую заходила поверхностная часть этой мышцы.

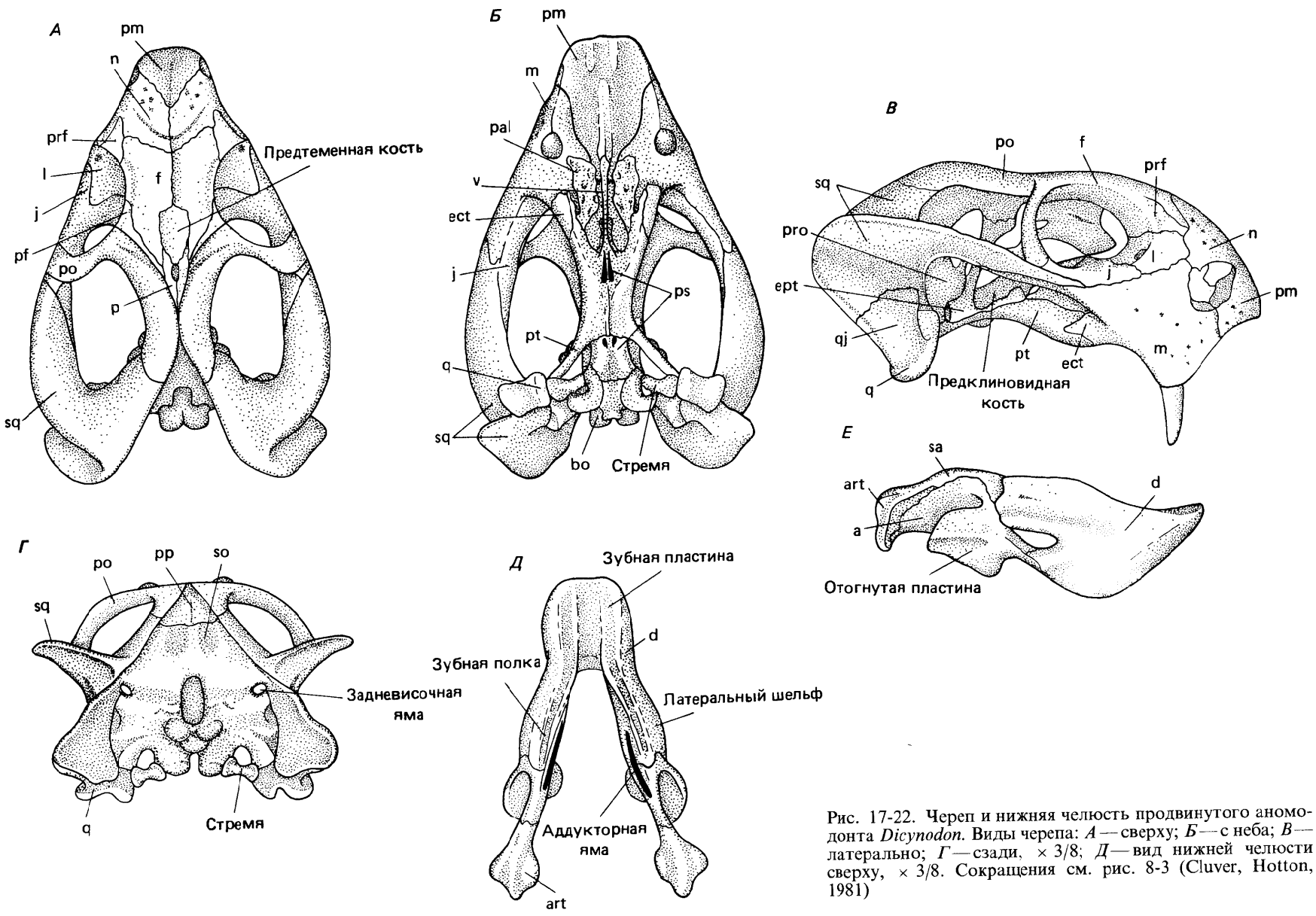


Рис. 17-22. Череп и нижняя челюсть продвинутого аномодонта *Dicynodon*. Виды черепа: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально; *Г* — сзади, × 3/8; *Д* — вид нижней челюсти сверху, × 3/8. Сокращения см. рис. 8-3 (Cluver, Hotton, 1981)

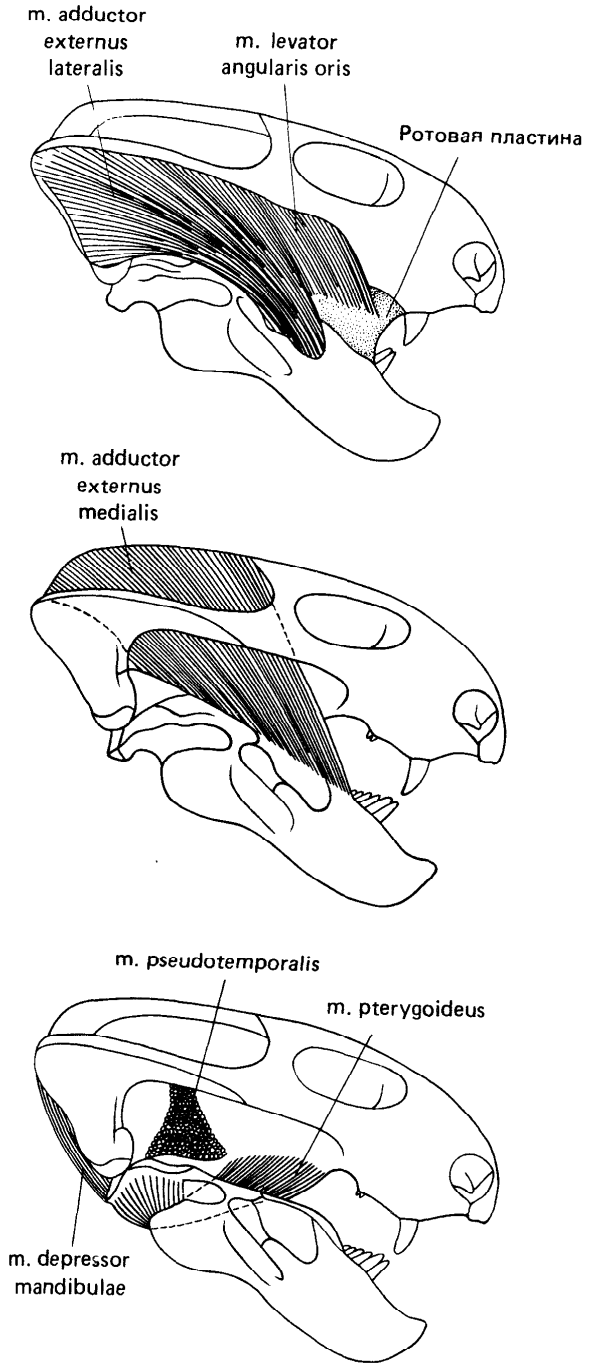


Рис. 17-23. *Emydops*. Реконструкция смыкающих челюсти мускулов у примитивного дицинодонта на все более глубоких уровнях (Crompton, Hotton, 1967)

Место ее отхождения, возможно, находилось в процессе перемещения с медиальной поверхности задней части скуловой дуги на латеральную поверхность чешуйчатой кости. У дицинодонтов чешуйчатая кость сильно разрослась наружу, обеспечив очень большую площадь отхождения увеличившейся мышцы. На латеральной поверхности нижней челюсти развилась специальная зона для ее прикрепления — боковой уступ.

Наличие этой латеральной мышцы, по-видимому, уравновешивало более медиально направленную силу остальных элементов аддукторной мускулатуры. В результате стала возможной редукция поперечного выступа крыловидной кости, который у более примитивных синапсид предупреждает медиальное смещение нижней челюсти. Смена ориентации этого выступа увеличила площадь подвисочного окна и позволила распространяться вперед мускулам-аддукторам.

Кромптон и Хоттон (Crompton, Hotton, 1967) показали, что наибольшая раздавливающая пищу сила возникала при ретракции нижней челюсти, когда рот был почти закрыт (рис. 17-24). Открывался он из ее максимально оттянутого назад положения. В начале смыкания челюстей нижняя подтягивалась вперед крыловидной мышцей. Затем смыкание и оттягивание ее назад шли одновременно под действием аддукторов, отходящих от задней части височной области.

У примитивных дицинодонтов такое движение приводит к разрезанию пищи в двух точках: сзади — между оставшимися щечными зубами нижней челюсти, верхнечелюстной костью и небом, и спереди — между наружным краем нижней челюсти и клыковым выростом верхней. Эти поверхности были покрыты роговым веществом, по-видимому, с острыми режущими кромками. Продвинутые дицинодонты полностью утратили щечные зубы, и разрезание ограничено у них передней областью, площадь поверхности которой увеличивается. Ни перетирания, ни пережевывания пищи в этой группе не происходит; измельчение идет исключительно за счет режущих движений.

Трудно найти группу, настолько различную по посткраниальным признакам и так долго существовавшую, как дицинодонты, которая сохранила бы такой стереотипный способ питания. Предполагают, что все дицинодонты зависели в первую очередь от растительной пищи, однако рацион должен был иметь свои особенности, например у, вероятно, полуводного рода *Lystrosaurus*, огромных наземных животных типа нижнетриасовой формы *Kannemeyeria* (рис. 17-25) и верхнетриасового *Placerias* с пропорциями тела крупных травоядных млекопитающих, мелких форм с клиновидными черепами типа *Cistecephalus* и *Kawingasaurus*, у которых строение конечностей и их поясов говорит о роющем образе жизни (Cox, 1972; Cluver, 1978).

Взаимоотношения между линиями дицинодон-

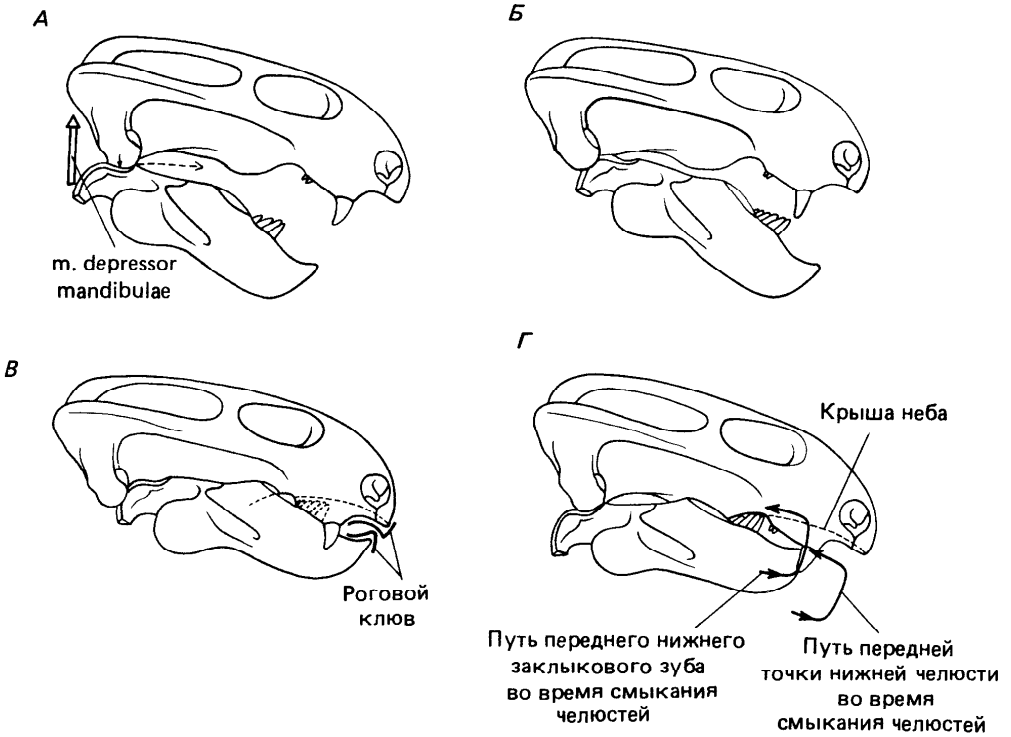


Рис. 17-24. Латеральный вид черепа примитивного дицинодонта *Emydops*. Стадии жевательного цикла. *А*. Опускание и начало выдвигания вперед. Пунктирная стрелка указывает направление движения нижней челюсти. *Б*. Полное выдвигание и начало поднятия. *В*. Укус клювом и начало ретракции. *Г*. Полная ретракция (Crompton, Hotton, 1967)

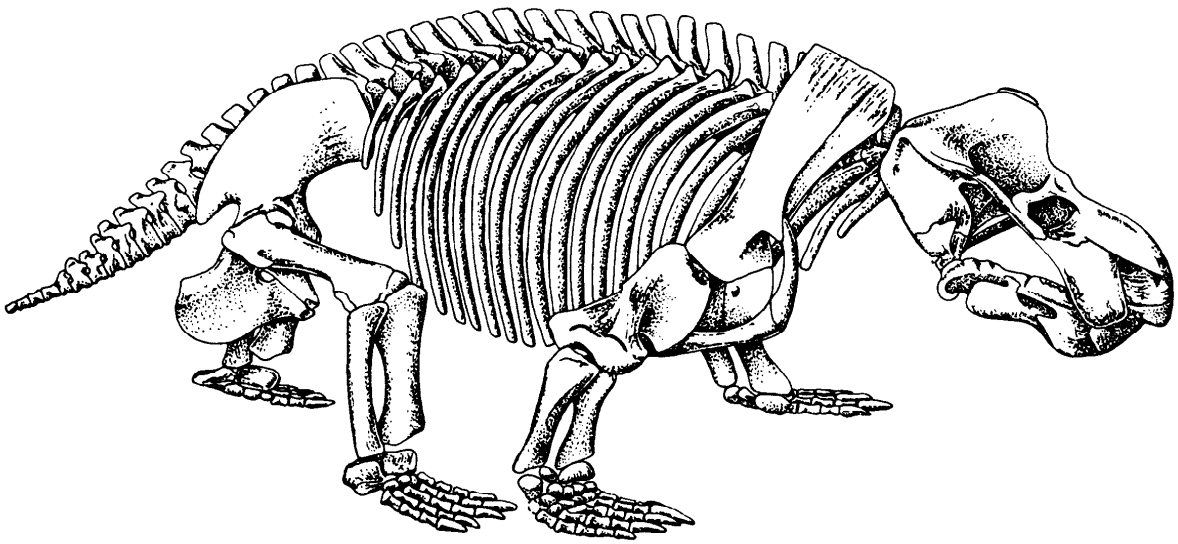


Рис. 17-25. Скелет крупного дицинодонта *Kannemeyeria* из нижнего триаса Южной Африки, длина около 3 м (Pearson, 1924; с разрешения Лондонского зоологического общества)

тов рассмотрены Кемпом (Kemp, 1982), а также Клувером и Кинг (Cluver, King, 1983)[1].

Продвинутые хищные терапсиды: Theriodontia

Gorgonopsia

Хотя происхождение аномодонтов от терапсидовых предков неясно, всех продвинутых хищных терапсид можно вывести от форм, сходных с биармозухидами, которые почти наверняка дали начало горгонопсам, известным с верхней перми Южной Африки. Ictidorhinidae, описанные в первую очередь по остаткам черепов, служат связующим звеном между двумя группами. Черепом они сильно напоминают примитивных хищных терапсид, за исключением выступающих нижних клыков, уменьшения числа щечных зубов и наличия в крыше черепа отдельной срединной кости — предтеменной (preparietale) — между теменной и лобной костями (рис. 17-26). Эта кость имеется в сходном положении и у дицинодонтов, но, по-видимому, развивалась в двух группах самостоятельно.

[1] Обобщающая сводка по дицинодонтам опубликована недавно Кинг (King G., The dicynodonts: a study in palaeobiology. Chapman and Hall, London and New York, 1990).— *Прим ред.*

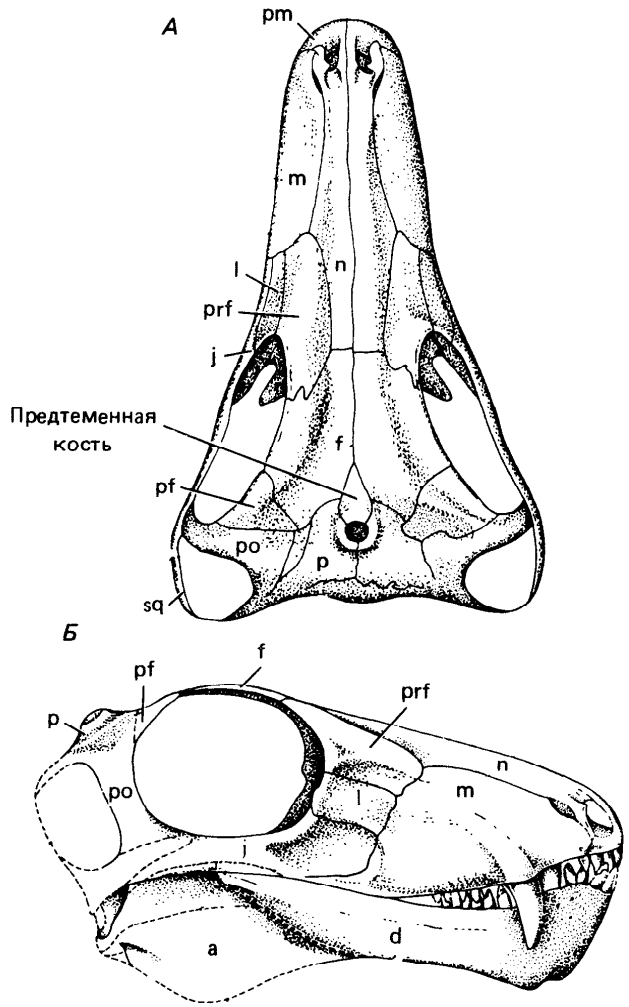


Рис. 17-26. Череп примитивного иктидоринидового горгонопса *Rubidgina* из верхней перми Южной Африки, вид: *А* — сверху; *Б* — латерально. Как и у *Biarmosuchus*, глазница значительно крупнее височного окна в отличие от более продвинутых горгонопсов типа *Lycaenops* (см. рис. 17-27). Длина черепа 10 см. Сокращение см. рис. 8-3 (Sigogneau, 1970)

Gorgonopsidae более продвинуты по сравнению с иктидоринидами в связи с расширением аддукторной камеры и уменьшением относительного размера глазниц. Клыки еще более выражены, а щечная зубная система редуцирована. Череп массивный, у одного из родов достигает длины 45 см. Горгонопсиды известны в первую очередь из Южной Африки, но к концу перми они появляются и в России. Описано 22 рода; это были доминирующие хищники поздней перми, возможно охотившиеся на крупных парейазавров и диноцефалов.

Посткраниальный скелет, хорошо известный у рода *Lycaenops* (рис. 17-27), внешне напоминает характерный для бегающих млекопитающих. Постановка передних конечностей остается примитивной, т. е. плечевая кость ориентирована почти горизонтально. Согласно Кемпу (Kemp, 1982), строение бедренной кости сравнимо с таковым у крокодилов и демонстрирует сходную способность к двум типам локомоции: с «растопыренными» конечностями, как у примитивных амниот, и с бедром, направленным под углом около 45°, что позволяло нижней конечности двигаться в парасагиттальной плоскости. Изменения в строении голеностопного сустава и стопы, отличающие продвинутых териодонтов, слабо заметны у горгонопсид, сохранивших примитивную фаланговую формулу 2:3:4:5:3 лишь со слабым уменьшением длины некоторых фаланг.

Горгонопсиды не пережили перми и не связаны тесным родством ни с какой более продвинутой группой хищных терапсид. Сигоньо (Sigogneau, 1970) опубликовала наиболее современную ревизию этой группы.

Therocephalia

Две гораздо более продвинутые группы хищных терапсид, Therocephalia и Cynodontia, появляются в верхней перми России и Южной Африки. Конкретного происхождения и взаимоотношений этих групп не установлено. Они могли развиться самостоятельно от примитивных хищных терапсид.

Тероцефалы значительно разнообразнее горго-

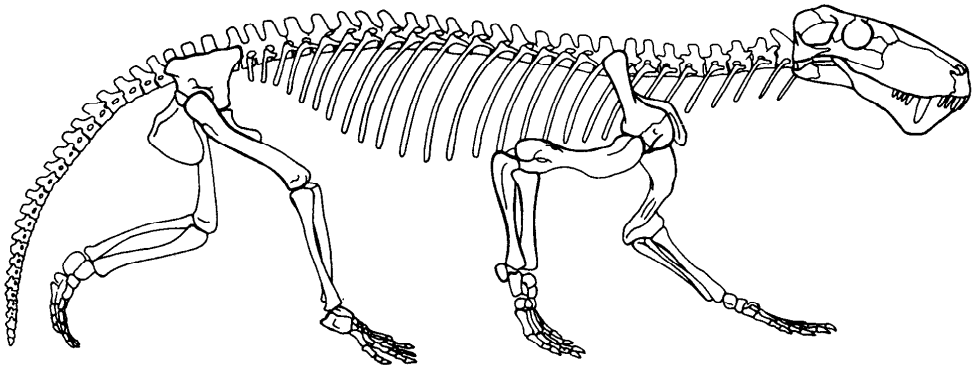


Рис. 17-27. Скелет горгонопсида *Lycaenops*, оригинал длиной 1 м (Colbert, 1948)

нопсов и включали мелких, возможно насекомоядных, животных (Scaloposauridae) (рис. 17-28), крупных хищников (Pristerognathidae) и растительноядных Bauriidae. Они известны с основания верхнепермской последовательности до конца нижнего триаса из Китая, Антарктики, России, Южной и Восточной Африки. Мендрез (Mendrez, 1972, 1974, 1975, 1979) опубликовала подробные описания нескольких родов.

В отличие от горгонопсов челюстная мускулатура ранних тероцефалов распространялась дорсально на мозговую коробку, оставляя лишь узкий сагиттальный гребень между аддукторными камерами. И у тероцефалов, и у цинодонтов развилось вторичное

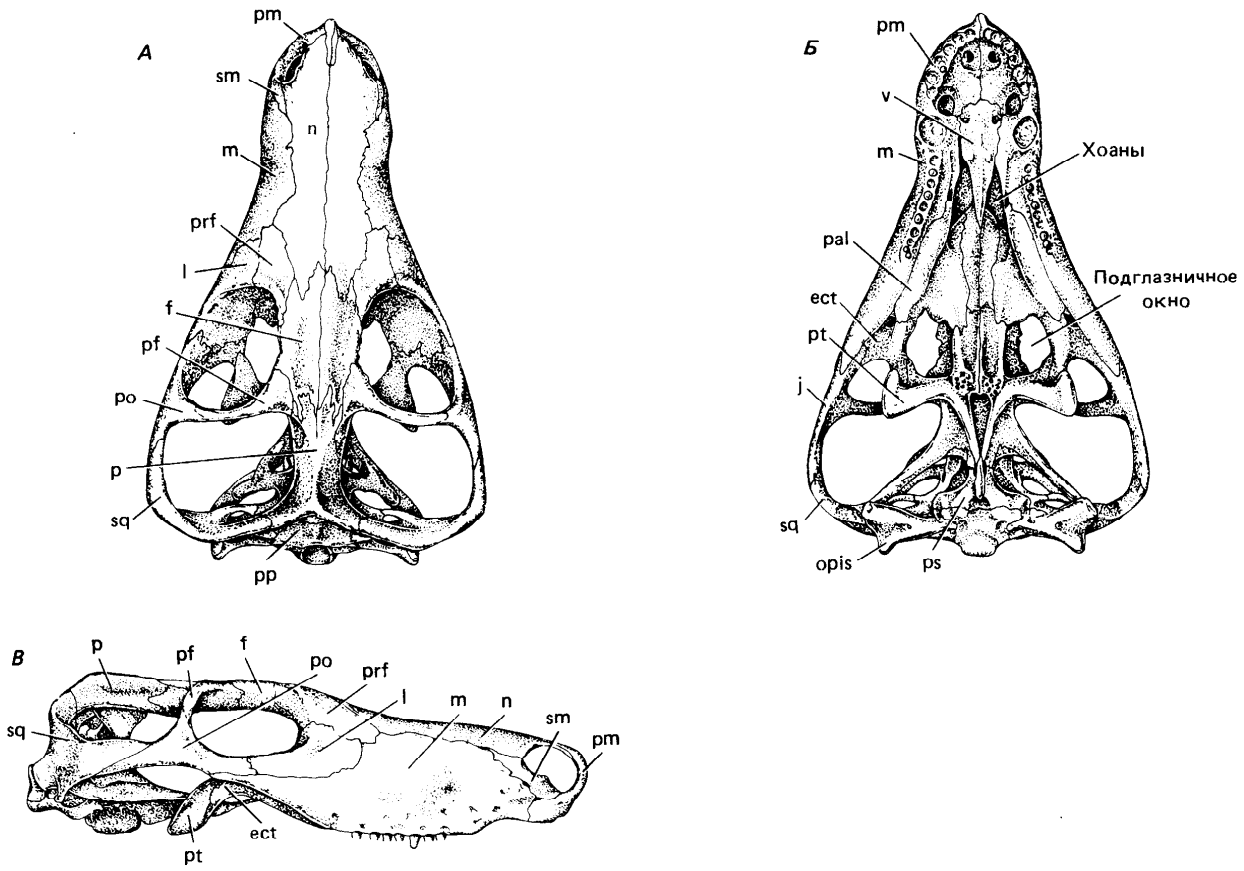


Рис. 17-28. Череп нижнетриасового тероцефала *Regisaurus*, вид: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально, × 2/3. Сокращения см. рис. 8-3 (Mendrez, 1972)

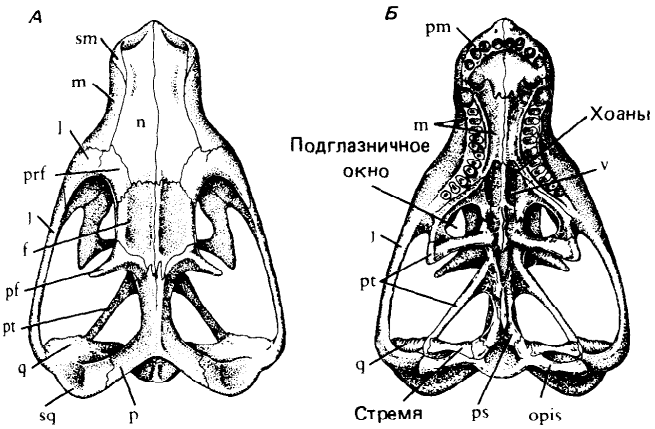


Рис. 17-29. Череп растительноядного тероцефала *Bauria*, вид: *А* — сверху; *Б* — с неба, × 1/2. Сокращения см. рис. 8-3 (на основе набросков Mendrez-Carroll)

небо, но оно появилось в этих группах разными путями. У примитивных тероцефалов (рис. 17-28, *Б*) в его образовании участвуют сошник, предчелюстная и верхнечелюстная кости, а небная остается дорсальнее. У примитивных цинодонтов (см. рис. 17-30, *Б*) сошник сохраняет дорсальное по отношению к вторичному небу положение, а небная кость формирует задний край последнего. В обеих группах надкрыловидная кость простирается в виде костной пластины латеральнее мозговой коробки.

Описание (Kemp, 1986) почти полного скелета мелкого тероцефала показывает, что некоторые представители этой группы пропорциями тела были очень похожи она млекопитающих с относительно длинными конечностями, уменьшенными поясничными ребрами и сильно редуцированным хвостом.

Некоторые тероцефалы конкурировали с горгонопсами как крупные хищники поздней перми. Как и последние, эти ранние тероцефалы обладали мощными клыками и демонстрировали тенденцию к утрате щечных зубов.

Разнообразные мелкие и среднего размера тероцефалы известны из нижнего триаса. Среди них бауриды, сходные по некоторым признакам с млекопитающеподобными цинодонтами (рис. 17-29). У них почти полностью сформировано вторичное небо, а коронки щечных зубов расширены для раздавливания и перетирания пищи. Заглазничная перегородка не полная. Зубная кость увеличена, но остальные кости нижней челюсти уменьшены незначительно. Палеонтологи считали, что тероцефалы, родственные *Bauria*, могли быть близки к предкам по меньшей мере некоторых млекопитающих, однако дальнейшее изучение тероцефалов и цинодонтов показало, что только у последних присутствуют характерные признаки зубной системы, мозговой коробки и нижней челюсти, предполагаемые у предков млекопитающих.

Цинодонты и происхождение млекопитающих

Тероцефалы и горгонопсы были доминирующими хищными рептилиями поздней перми. В раннем триасе они были вытеснены наиболее продвинутыми териодонтами из подотряда Cynodontia. Несмотря на то что ряд признаков, присущих млекопитающим, проявляется и в других группах терапсид, только цинодонты по своей общей морфологии существенно приблизились к схеме их строения. Цинодонты представлены в поздней перми России и Южной Африки семейством Procynosuchidae [1]. Череп *Procynosuchus* (рис. 17-30) продвинут по сравнению с другими ранними терапсидами по комплексу признаков, предвосхищающих его состояние у млекопитающих. Чтобы оценить их значение, необходимо рассмотреть некоторые из основных отличий последних от примитивных рептилий.

Особенно важными чертами современных млекопитающих обычно считаются крупный мозг и живорождение, однако обе они появились в эволюции этой группы относительно поздно. Плацентарный тип живорождения наверняка не существовал до позднего мела, а размер мозга заметно увеличился только в течение третичного периода [2].

Значительно более фундаментальный признак млекопитающих — высокая интенсивность их метаболизма. Современные формы потребляют примерно в десять раз больше пищи и кислорода, чем рептилии такого же размера. Более интенсивный метаболизм позволяет млекопитающим сохранять активность в течение более длительных периодов времени и поддерживать высокую, постоянную температуру тела, независимую от внешней среды. Такая радикальная физиологическая перестройка влияет практически на все системы организма и прямо или косвенно обусловливает почти все различия, наблюдающиеся между рептилиями (и современными, и палеозойскими) и млекопитающими.

---

[1] Северодвинский цинодонт *Dvinia* отличается от процинозухид резко специализированными многобугорчатыми щечными зубами, по-разному дифференцированными в верхней и нижней челюсти, где они резко уплощены и расширены поперечно. Возможно, двиния питалась преимущественно растительной пищей.— *Прим. ред.*

[2] Размеры больших полушарий у триасовых цинодонтов и тероцефалов значительно увеличились по сравнению с более примитивными их представителями из перми, хотя оставались небольшими по сравнению с юрскими и меловыми млекопитающими.— *Прим. ред.*

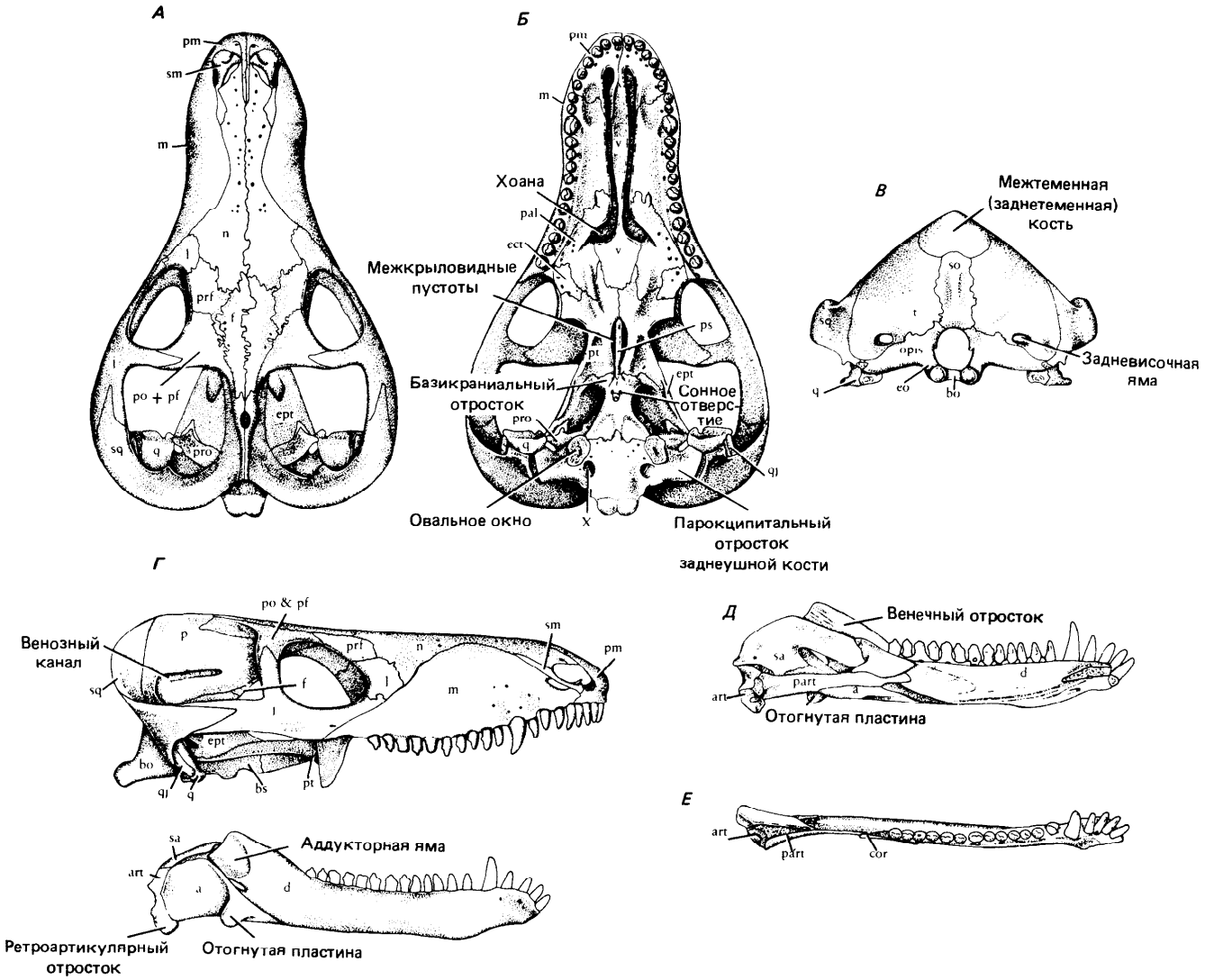


Рис. 17-30. Череп *Procynosuchus* (× 1/2), цинодонта из верхней перми Южной Африки. Вид: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — сзади; *Г* — латерально. *Д, Е.* Нижняя челюсть медиально и со стороны прикуса. Сокращения см. рис. 8-3 (Kemp, 1979)

Изменения могли начаться со сдвига в количественном соотношении анаэробного и аэробного метаболизма произвольной мускулатуры. Для энергоснабжения мышечных сокращений рептилии используют в первую очередь анаэробное разложение глюкозы. Она присутствует в самих мышцах, реакция может происходить сразу и слабо зависит от температуры. За счет анаэробного метаболизма рептилии могут пробегать короткие расстояния так же быстро, как и млекопитающие. Важнейший его недостаток — накопление молочной кислоты, приводящее к мышечной усталости уже через 1—2 мин энергичной работы. После нескольких коротких пробежек ящерица почти неспособна к дальнейшим усилиям. Распад молочной кислоты требует нескольких часов; лишь после этого мышцы вновь готовы активно сокращаться (Bennett, Dawson, 1976).

Млекопитающие также используют анаэробный метаболизм для коротких быстрых «рывков», однако длительная локомоция обеспечивается у них аэробными процессами. Они дают существенно больше энергии с образованием в качестве «отходов» только воды и двуокиси углерода. В результате мышцы могут энергично сокращаться часами без заметной усталости [1].

[1] Существо вопроса излагается не вполне точно. Глюкоза используется в качестве источника мышечной энергии у подавляющего большинства позвоночных, в том числе и у млекопитающих. Каждая мышца, однако, содержит

Более вертикальное положение конечностей и структурные адаптации для их более эффективного движения вперед-назад у терапсид, как и у динозавров, возможно, связаны с повышенной способностью поддерживать продолжительную мышечную активность без утомления. Судя по строению конечностей и их поясов, не исключено, что даже у эотитанозухид интенсивность метаболизма была значительно выше, чем у пеликозавров и других примитивных амниот. Трудно объяснить вертикальное положение конечностей горгонопсов и поздних териодонтов, если не предполагать у них способности к длительной локомоторной активности.

Поскольку мы сами — теплокровные млекопитающие, нам легко оценить преимущества высокой интенсивности метаболизма. Однако ее выгоды обходятся дорогой ценой. Современные рептилии потребляют гораздо меньше пищи и могут обходиться без нее долгое время. Они легче приспосабливаются к заметным сезонным и суточным колебаниям температуры, поскольку температура их тела меняется без отрицательных последствий для организма (Pough, 1980).

Высокая интенсивность метаболизма требует значительного и надежного пищевого снабжения. Все ранние амфибии и рептилии были хищниками. В самой поздней пеликозавровой фауне с доминированием казеид впервые большинство составляют травоядные формы. Травоядные дицинодонты гораздо многочисленнее хищных в поздней перми и раннем триасе. Наличие большого числа первичных консументов, возможно, обеспечило достаточно надежный источник пищи, чтобы послужить основой для достижения хищными терапсидами относительно высокой интенсивности метаболизма.

Это требует также постоянного снабжения кислородом и быстрого удаления углекислого газа, а значит — большей эффективности кровообращения и дыхания, чем у современных рептилий. Можно предположить, что у предков млекопитающих возросла способность к газообмену в легких и произошло полное разделение желудочков сердца, т. е. прекратилось смешивание оксигенированной и неоксигенированной крови. Однако ни одно из этих изменений не отразилось непосредственно на скелете, и можно только догадываться о степени их выраженности у терапсид.

Другие аспекты повышения интенсивности метаболизма проявляются в скелетной анатомии более явно. Постоянное снабжение легких млекопитающих кислородом обеспечивается отделением воздухоносных путей от ротовой полости за счет развития протяженного вторичного неба. Потребность в дополнительной пище удовлетворяется более эффективной кормовой стратегией и ускорением переваривания. Современные рептилии заглатывают пищу целиком или большими кусками, и пищеварение идет медленно. Птицы используют мускульный желудок для измельчения корма, что способствует его более быстрому перевариванию. У продвинутых терапсид и млекопитающих пища размельчается во рту с помощью специализированной зубной системы в ходе продолжительного пережевывания. Сложные зубы, особая челюстная механика и модификация челюстной мускулатуры характерны для ведущей к млекопитающим линии рептилий.

Ни одного из этих изменений не наблюдается у горгонопсов. У некоторых тероцефалов обширное вторичное небо и сложные щечные зубы, но ни у одного из них не заметно изменений в распределении челюстной мускулатуры. Зато они отмечаются уже у древнейших известных цинодонтов. Дополнительные преобразования последовательно происходят в этой группе в течение всего триаса.

Procynosuchidae и происхождение челюстной мускулатуры млекопитающих

Верхнепермские процинозухидовые цинодонты заметно продвинуты в развитии вторичного неба, сложных щечных зубов, а также в строении челюстной и височной областей, свидетельствующем о начале реорганизации челюстной мускулатуры в сторону схемы, свойственной млекопитающим. Вторичное небо у *Procynosuchus* (рис. 17-30) сформировано вентральным и медиальным разрастанием предчелюстных, верхнечелюстных и небных костей. Увеличенные участки не контактируют по средней линии и не продолжаются до конца зубного ряда. Однако отделение воздухоносных путей от ротовой полости, вероятно, завершало вторичное небо из мягких тканей.

Щечные зубы многобугорчатые и внешне напоминают моляры позднетриасовых млекопитающих. Их коронки удлиненные, с рядом линейно расположенных бугров. Верхние и нижние зубы не точно смыкаются друг с другом и постоянно заменяются, как у большинства рептилий.

Огромное височное отверстие указывает на наличие очень крупных мускулов, смыкающих челюсти.

разнородные мышечные волокна, часть их приспособлена к работе в анаэробных условиях, часть — в аэробных. «Анаэробные» волокна, в частности, бедны миоглобином и митохондриями. В мышцах конечностей рептилий «анаэробных» волокон значительно больше, чем у млекопитающих, у ящериц их обычно 50—75%. Преимущественно из «анаэробных» волокон состоят грудные мышцы куриных птиц (так называемое белое мясо), обеспечивающие энергичный взлет. Лимитирующим фактором для работы «аэробных» волокон является обеспечение кислородом.— *Прим. ред.*

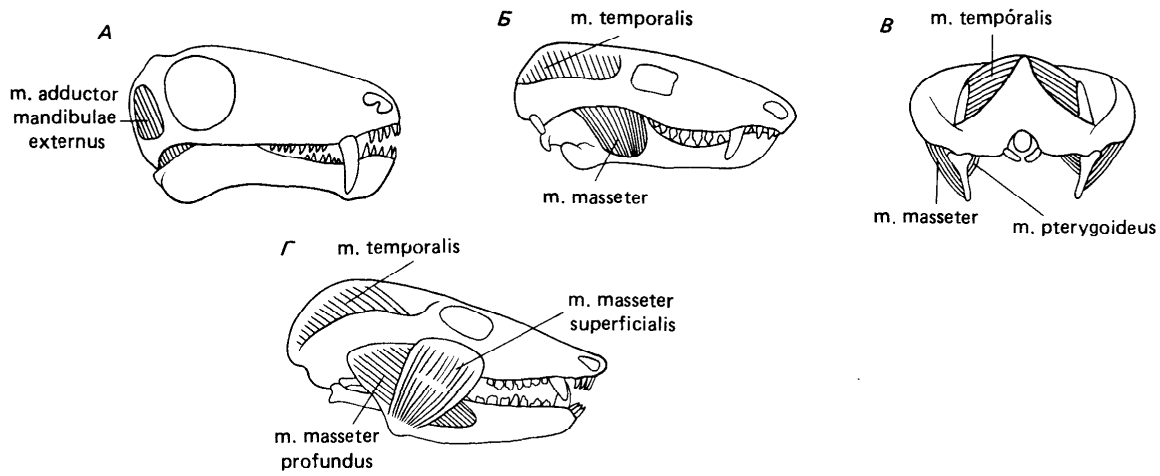


Рис. 17-31. Эволюция челюстной аддукторной мускулатуры млекопитающих. Из трех основных элементов аддукторной мускулатуры примитивных тетрапод, описанных в гл. 9, внутренний и задний аддукторы нижней челюсти подверглись у предков млекопитающих очень сильной редукции. Все крупные мускулы, берущие начало в аддукторной камере млекопитающих, произошли от наружного аддуктора нижней челюсти. У примитивных терапсид типа *Biarmosuchus* (*А*) наружный аддуктор, как и у примитивных амниот, состоит из единственной функциональной единицы, которая полностью помещается внутри аддукторной камеры и прикрепляется к дорсальной и медиальной поверхности задней стороны нижней челюсти. У примитивных цинодонтов типа *Thrinaxodon* (*Б*) скуловые дуги выгнуты наружу и поверхностная часть наружного аддуктора прикрепляется к латеральной поверхности нижней челюсти. Место его отхождения перемещается на внутреннюю поверхность скуловой дуги. С разделением аддуктора нижней челюсти на две функциональные единицы внутренняя его часть, берущая начало на крыше черепа и латеральной поверхности мозговой коробки, теперь называется височной мышцей, а латеральная часть — жевательной. Сзади (*В*) заметно, что сила жевательной мышцы тянет нижнюю челюсть латерально и вверх, уравновешивая таким образом силу височной мышцы, направленную медиально. *Г*. У более продвинутых цинодонтов типа *Probainognathus* жевательная мышца разделяется на две части. Волокна глубокой жевательной мышцы, как и единый мускул у *Thrinaxodon*, ориентированы почти параллельно волокнам височной мышцы, а у новой поверхностной жевательной мышцы они направлены косо вперед

В отличие от других групп терапсид нижняя височная, или скуловая, дуга выступает наружу за уровень зубного ряда. Это позволяет челюстным мускулам прикрепляться к латеральной поверхности зубной кости. Такая же схема свойственна и дицинодонтам, но как результат поднятия скуловой дуги над уровнем зубного ряда, а не ее латерального выпячивания. Зубная кость цинодонтов несет высокий венечный отросток с латеральной выемкой для прикрепления мускула. У млекопитающих он называется глубокой жевательной мышцей (m. masseter profundus), а выемка — ямой жевательной мышцы (fossa masseterica) [1].

В гл. 9 отмечалось, что у примитивных рептилий и амфибий три главных аддуктора нижней челюсти: задний, наружный и внутренний, включающий ложновисочную (m. pseudotemporalis) и крыловидную (m. pterygoideus) мышцы. Судя по очертаниям черепа и нижней челюсти, у пеликозавров и ранних терапсид сохраняется эта примитивная схема. У более поздних синапсид задний аддуктор нижней челюсти и ложновисочная часть внутреннего аддуктора сильно редуцированы. Бóльшая часть челюстной мускулатуры млекопитающих и все мышцы височной области произошли от наружного аддуктора рептилий. У цинодонтов зона прикрепления его наружного слоя смещается на латеральную поверхность зубной кости, и этот слой становится жевательной мышцей. Ее начало переходит на внутреннюю поверхность скуловой дуги. Мышца, сохраняющая свое место прикрепления на медиальной и дорсальной поверхностях венечного отростка и начинающаяся на крыше черепа и латеральной стенке мозговой коробки, называется височной (m. temporalis) (рис. 17-31).

Увеличившийся размер височного отвéрстия у ранних цинодонтов оставляет большее пространство для челюстной мускулатуры, в результате чего усиливается укус. Развитие жевательной мышцы также перераспределяет силы, приложенные к нижней челюсти, позволяя (в отличие от примитивных групп рептилий) управлять ее медиолатеральным движением. Этот контроль становится очень важным при установлении точного смыкания моляров у млекопитающих.

[1] Не исключено, что площадка на вершине венечного отростка у цинодонтов занята преимущественно височной мышцей (Татаринов, 1988).— *Прим. ред.*

Thrinaxodon и ранние стадии развития скелета млекопитающих

Череп

Процинозухид поздней перми сменили в зоне *Lystrosaurus* (основание триаса) Galesauridae, из которых наиболее известен род *Thrinaxodon*. Детальное изучение его черепа и посткраниального скелета дало хорошее представление о терапсидах, близких к предкам млекопитающих (Jenkins, 1971; Fourie, 1974; Crompton, Jenkins, 1979).

Thrinaxodon был активным хищником легкого сложения и длиной примерно 50 см. Туловище длинное с 27 предкрестцовыми позвонками и относительно короткими конечностями, малая длина которых подчеркивалась стопохождением. Внешними пропорциями это животное напоминало куньих.

Череп около 10 см длиной, почти половину ее занимает аддукторная камера (рис. 17-32). Очень узкая черепная коробка несет острый сагиттальный гребень, еще сохраняющий пинеальное отверстие. Чешуйчатая кость широко охватывает сзади аддукторную камеру и образует латеральную поверхность затылка. Как и у *Procynosuchus*, на месте заглазничной и заднелобной костей более примитивных терапсид находится единственное окостенение, встречающееся с предлобной костью над глазницей.

Thrinaxodon продвинут по сравнению с процинозухидами в связи с формированием сплошного вторичного неба с шовным соединением верхнечелюстных и небных костей по средней линии под носовым проходом. У взрослых особей крыловидные кости встречаются на средней линии и закрывают межкрыловидную полость. Зубная система почти такая, как у млекопитающих. С каждой стороны находятся четыре верхних и три нижних резца. Это число сохраняется и у большинства более продвинутых цинодонтов. Клыки присутствуют на верхней и нижней челюстях, хотя они не такие крупные, как у многих примитивных териодонтов. Щечных зубов — от 7 до 9. Коронки латерально сжаты, несут ряд линейно расположенных бугров. Однако в отличие от млекопитающих зубы все еще регулярно сменяются и не демонстрируют специфического прикуса.

Нижняя челюсть состоит в основном из зубной кости с венечным отростком, заходящим дорсально выше скуловой дуги. Яма жевательной мышцы достигает его основания. Постдентальные кости редуцируются не сильно, но, как и у *Procynosuchus*, утрачивают шовное соединение с зубной костью и могут двигаться отдельно от нее. Отогнутая пластина угловой кости по-прежнему остается крупным образованием, латерально выступающим над остальной костной поверхностью. Как у примитивных рептилий, сочленовная кость полностью образует сочленение с черепом. Квадратная и тесно связанная с ней квадратноскуловая кости сильно редуцированы и рыхло закреплены в вырезках у основания чешуйчатой кости.

Первые тенденции к повышению интенсивности метаболизма среди терапсид привели к отбору на более совершенный посткраниальный скелет, облегчающий быструю и маневренную локомоцию. В течение всей эволюции цинодонтов и мезозойских млекопитающих идут постепенные изменения морфологии позвонков, конечностей и их поясов. Начальные стадии этих изменений отчетливо заметны у *Thrinaxodon*.

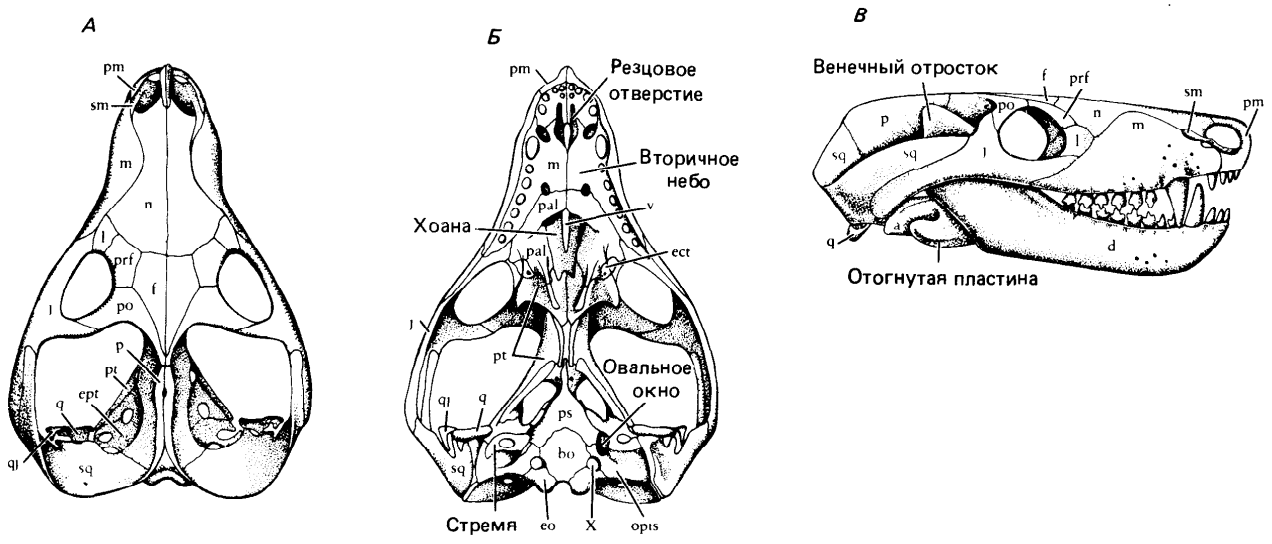


Рис. 17-32. Череп нижнетриасового цинодонта *Thrinaxodon*: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально, × 3/4. Сокращения см. рис. 8-3 (Parrington, 1946; с разрешения Лондонского зоологического общества)

Происхождение комплекса атлант — эпистрофей млекопитающих

У терапсид подвижность головы относительно туловища заметно изменилась. Схема примитивных амниот (см. гл. 10) доходит с небольшими модификациями через пеликозавров до примитивных терапсид (рис. 17-33, 17-34). Затылочный мыщелок представляет собой примерно полусферическую структуру, расположенную под большим затылочным отверстием (foramen magnum). Дуги атланта и гипоцентр (= интерцентр) образуют незамкнутое кольцо, окружающее мыщелок, как впадина в шарнирном суставе. Подвижность этого узла ограничена проатлантом, парные элементы которого служили связующим звеном между сочленовными поверхностями боковых затылочных костей и парными дугами атланта. Эта связь исключает как вращение, так и дорсовентральное сгибание на границе между черепом и позвоночным столбом.

У примитивных терапсид подвижность ограничивалась небольшой способностью к вращению и сгибанию в каждой точке сочленения между черепом и передними элементами шейного отдела. У млекопитающих два этих вида движений происходят в основном между различными элементами комплекса атлант — эпистрофей. Дорсовентральное сгибание по дуге до 90° осуществляется в первую очередь между затылочным мыщелком и атлантом. У цинодонтов и ранних млекопитающих оно обеспечивается разделением первоначально единого затылочного мыщелка на две сочленовные поверхности, постепенно смещающиеся из положения под затылочным отверстием в обе стороны от него. У примитивных амниот сгибание в этом суставе привело бы к значительному растягиванию верхней стороны спинного мозга и сдавливанию его нижней половины. Поскольку мыщелки сдвинулись вверх до середины высоты большого затылочного отверстия, эти действующие на спинной мозг силы сводятся к минимуму. Однако парная природа мыщелковой поверхности препятствует вращению и боковым изгибам в этом суставе. У *Thrinaxodon* мыщелок отчетливо парный, но

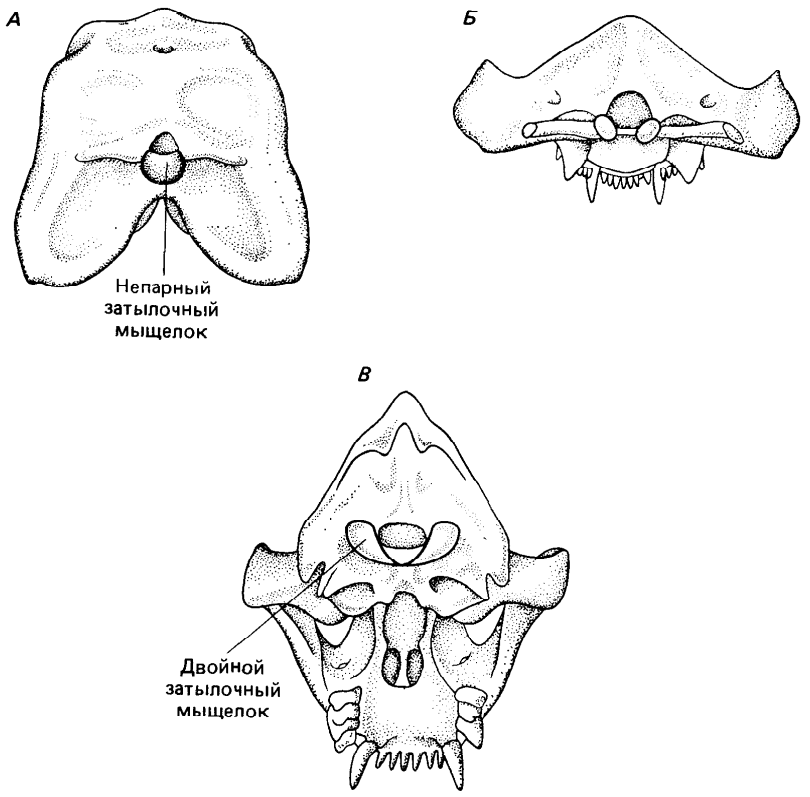


Рис. 17-33. Сочленение между черепом и шейными позвонками значительно изменяется при переходе от пеликозавров к млекопитающим. *А*. У примитивных пеликозавров затылочный мыщелок представляет собой единую полусферическую структуру, расположенную непосредственно под большим затылочным отверстием. *Б*. У терапсид мыщелок разделяется, образуя парную структуру. *В*. Место сочленения перемещается у млекопитающих вверх, так что ось сустава проходит на половине высоты большого затылочного отверстия, а это уменьшает натяжение спинного мозга, когда череп отклоняется вверх или вниз. Раздвоение затылочного мыщелка препятствует боковым отклонениям или вращению в этом месте (из Jenkins, 1971)

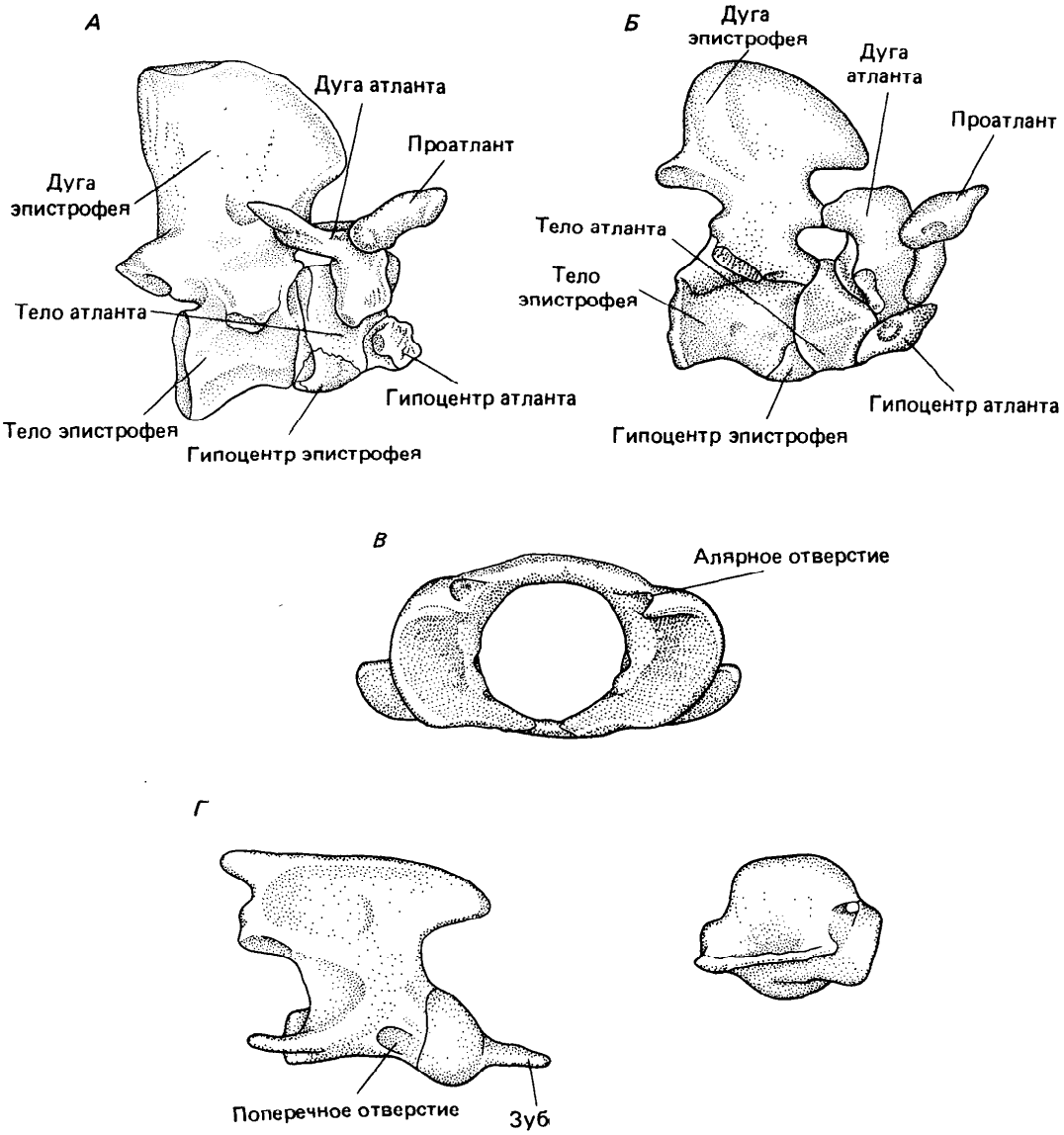


Рис. 17-34. Изменения в комплексе атлант — эпистрофей при переходе от пеликозавров к млекопитающим. *А*. Пеликозавр *Ophiacodon*. Ограниченное сгибание и вращение возможно в ряду суставов между затылочным мыщелком и шейными позвонками. Связь между проатлантом и затылком ограничивает дорсовентральное сгибание и вращение между черепом и атлантом. Дуга атланта препятствует вращению между атлантом и эпистрофеем (Romer, Price, 1940). *Б*. Цинодонт *Thrinaxodon*. Зигапофизное сочленение между атлантом и эпистрофеем упрощено и допускает вращение между этими элементами. Плевроцентры атланта и эпистрофея объединяются, образуя ось, вокруг которой могут вращаться дуга и гипоцентр атланта (из Jenkins, 1970, с изменениями). *В, Г*. Современные млекопитающие: *В* — вид спереди атланта кошки; *Г* — вид сбоку комплекса атлант—эпистрофей (разделен, чтобы были видны сочленовные поверхности). Дуга и гипоцентр атланта сливаются в кольцевидную структуру. Передняя поверхность ограничивает движение черепа сгибанием в вертикальной плоскости. Вращение и боковое сгибание локализованы между атлантом и эпистрофеем

проатлант сохраняется. У всех цинодонтов сочленовные поверхности все еще остаются в относительно вентральном положении.

Исключение вращения между головой и атлантом компенсируется специализацией сочленения атлант — эпистрофей. У примитивных терапсид вращение между этими элементами ограничено из-за хорошо развитых зигапофизных суставов между их дугами. У ранних цинодонтов зигапофизы редуцированы. Кроме того, тело атланта соединяется швом, а позже и сливается с телом второго позвонка с образованием выступа (зуба эпистрофея), вокруг

которого вращаются дуги атланта, не утрачивающие связи с его гипоцентром. Последние элементы не соокостеневали ни у продвинутых цинодонтов, ни у древнейших млекопитающих, но, вероятно, прочно соединялись хрящом и связками. У современных млекопитающих они формируют функциональное кольцо.

У примитивных синапсид и других ранних амниот шейные позвонки направлены горизонтально в сторону черепа. У цинодонтов наблюдается постепенная тенденция к их отклонению дорсально к большому затылочному отверстию, как у млекопитающих. Как и у большинства современных млекопитающих, у *Thrinaxodon* уже семь шейных позвонков, отличающихся сохранением гипоцентров, утрачиваемых в туловищном отделе, относительно небольшим углом зигапофизов и простотой ребер.

Туловище и хвост

Форма туловищных позвонков и ребер у терапсид и ранних млекопитающих постепенно изменяется, ограничивая боковые изгибы тела и облегчая его сгибание в сагиттальной плоскости. У *Thrinaxodon* на протяжении всего туловищного отдела зигапофизы круто приподняты для уменьшения боковых изгибов. Впервые заметно четкое различие между грудным и поясничным отделами в длине ребер. Насчитывается 13 грудных, 7 поясничных и 5 крестцовых позвонков. Наиболее любопытный признак туловищного отдела — разрастание проксимальных частей ребер в широкие реберные пластины (рис. 17-35). Ребра поясничного отдела состоят из одних таких пластин без дистальных стержней. Реберные пластины логически связаны с усилением жесткости позвоночного ствола, позволяющей постоянно держать туловищный отдел над землей. Их наличие способствует также уменьшению степени его боковых изгибов (Kemp, 1982). Реберные пластины постепенно редуцируются в нескольких линиях более продвинутых цинодонтов, что, возможно, связано с развитием эпаксиальной мускулатуры, поддерживающей туловище без помощи расширенных ребер. Здесь уместно вспомнить, что у первых наземных позвоночных, ихтиостегид, укрепляющие туловище ребра также были крайне широкими, но редуцировались в последующих линиях амфибий.

В отличие от более примитивных терапсид хвост у *Thrinaxodon* довольно короткий и включает всего 10—15 сегментов. Этот признак кажется маловажным, однако фактически укорочение хвоста связано с фундаментальными изменениями в управлении положением тела и локомоцией. И терапсиды, и текодонты произошли от примитивных амниот с «растопыренными» конечностями, но разными путями. Архозавры сохраняют длинный хвост, характерный для примитивных амниот. Когда конечности продвинутых текодонтов приобрели более габитуально вертикальное положение, поддержание выгнутой формы туловища обеспечивалось уравновешивающим действием длинного тяжелого хвоста. Его вес позволил также некоторым текодонтам и динозаврам развить факультативную и даже габитуальную бипедальность. У цинодонтов, наоборот, хвост постепенно укоротился. Развитие реберных пластин и более эффективной туловищной мускулатуры, вероятно, позволило сделать это на ранней стадии эволюции группы, но это помешало развитию у терапсид бипедальности. У некоторых из поздних форм вновь появился длинный хвост, но в виде тонкого придатка, как у современных грызунов, без тяжелой мускулатуры их предков-рептилий.

Изменения в тазовом поясе, связанные с увеличением амплитуды передне-задних движений конечностей, также заметно различаются в двух этих группах. У текодонтов и примитивных динозавров удлиняются лобковая и седалищная кости, увеличивая расстояние между протракторами и ретракторами бедра. У цинодонтов лобковая и седалищная кости уменьшаются, зато пластина подвздошной разрастается, особенно вперед, что увеличивает площадь отхождения и протракторов, и ретракторов, механика действия которых значительно отличается от

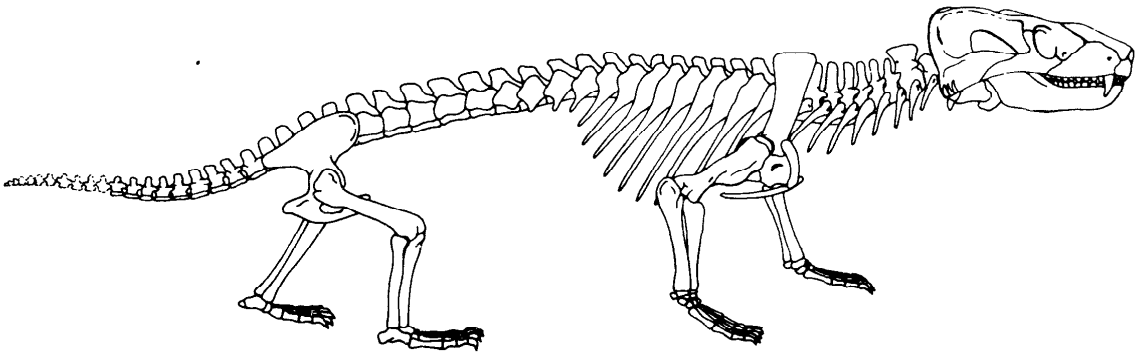


Рис. 17-35. Скелет нижнетриасового цинодонта *Thrinaxodon*, длина 1/2 м. Сильно расширенные ребра, видимо, служили для поддержания туловища и ограничения его боковых изгибов (Jenkins, 1984)

свойственной динозаврам.

Эти изменения у цинодонтов уже были хорошо заметны к началу триаса, когда ранний архозавр *Chasmatosaurus* сохранял таз, сходный с типичным для наиболее примитивных диапсид.

Скелет конечностей и их поясов

У всех цинодонтов изменения в строении поясов и конечностей связаны с более вертикальным положением последних, которое позволяло поддерживать туловище без необходимости в обычной для более примитивных амниот мощной мускулатуре, отходящей от вентральной части поясов. Происходят постепенная редукция коракоидной и лобково-седалищной пластин, а также изменения гленоидной и вертлужной впадин, повышающие их устойчивость к вертикально направленным силам, создаваемым конечностями. У цинодонтов строение тазового пояса приближается к свойственной примитивным ныне живущим сумчатым и плацентарным. Плечевой пояс эволюционирует медленнее, и передние конечности сохраняют «растопыренное» положение в течение всего триаса.

У примитивных амниот широкая вентральная пластина ключицы и крепкая Т-образная межключица обеспечивают сопротивление мощной медиально направленной силе, создаваемой направленными в сторону конечностями. Эти дермальные элементы остаются крупными у всех цинодонтов и даже у примитивных млекопитающих, показывая, что передние конечности продолжают развивать существенное медиальное усилие вследствие их «растопыренного» положения. У современных однопроходных эти кости сохранили по существу цинодонтное строение.

У всех цинодонтов происходит последовательная редукция размеров коракоида и прокоракоида. У *Thrinaxodon* коракоид и лопатка принимают примерно одинаковое участие в формировании гленоидной впадины, а небольшой прокоракоид образует узкий участок ее переднего края. Лопатка длинная и тонкая; она вогнута медиально в соответствии с конфигурацией туловища. По сравнению с пеликозаврами ее передний край редуцирован, но вперед отходит короткий отросток, акромион, сочленяющийся со стержнем ключицы. Лопаточная часть гленоидной впадины ориентирована вентрально и латерально, вероятно принимая на себя бóльшую часть веса тела, действующего на переднюю конечность.

Плечевая кость остается тяжелой и сложной, как у пеликозавров. Ее головка отклонена дорсально для более эффективной передачи силы от конечности к вертикальной лопатке. Движение плеча, видимо, по-прежнему совершалось в первую очередь в горизонтальной плоскости, а работа передней конечности, вероятно, напоминала таковую у пеликозавров. Раскрытие гленоидной впадины и развитие более обособленной головки плечевой кости позволяли ей при ретракции проходить ближе к телу, что было необходимым исходным этапом развития переднезаднего парасагиттального движения конечности млекопитающих.

У *Thrinaxodon* фаланговая формула 2:3:4:4:3 с одной дисковидной фалангой в третьем и четвертом пальцах. Позже у цинодонтов эта формула редуцируется до 2:3:3:3:3.

Тазовый пояс и задняя конечность ранних цинодонтов демонстрируют по сравнению со схемой пеликодонтов целый ряд важных изменений, предвосхищающих особенности строения млекопитающих. Данные по современным рептилиям и млекопитающим свидетельствуют, что в процессе такого перехода произошли также сильные преобразования функциональной системы мускулов (рис. 17-36). У пеликозавров вертлужная впадина направлена прямо вбок. Диафиз бедренной кости прямой, а головка терминальная, что говорит о почти горизонтальном отхождении под прямым углом к туловищу. Поверхность сочленения с берцовыми костями свидетельствует о расположении дистального конца бедра даже несколько выше вертлужной впадины. Берцовые кости были ориентированы не вертикально, а под углом наружу. Это заметно по их сочленению с таранной и пяточной костями.

Лобково-седалищная пластина была обширной и простиралась симметрично вперед и назад от вертлужной впадины. От ее поверхности отходили два крупных мускула, прижимающие бедро к туловищу или поднимающие тело с упором на заднюю конечность. Наружная лобково-седалищно-бедренная мышца (m. puboischiofemoralis exterior) прикреплялась в основном к внутреннему вертелу, заметному гребню на антеровентральном крае бедренной кости дистальнее ее головки. Аддуктор прикреплялся дистальнее вдоль аддукторного гребня.

Главным ретрактором бедра, служившим для передвижения тела вперед с упором на заднюю конечность, была бедренно-хвостовая мышца (m. caudifemoralis). Она отходила от основания хвоста, тянулась горизонтально вперед и прикреплялась к высокому четвертому вертелу (примерно на границе верхней трети длины бедренной кости на ее вентральной поверхности). Вторым ретрактором была седалищно-вертельная мышца (m. ischiotrochantericus), отходящая от дорсальной поверхности седалищной кости и прикрепляющаяся к постеродорсальной поверхности бедренной кости сразу же под ее головкой.

Внутренняя лобково-седалищно-бедренная мышца (m. puboischiofemoralis interior), начинающаяся на

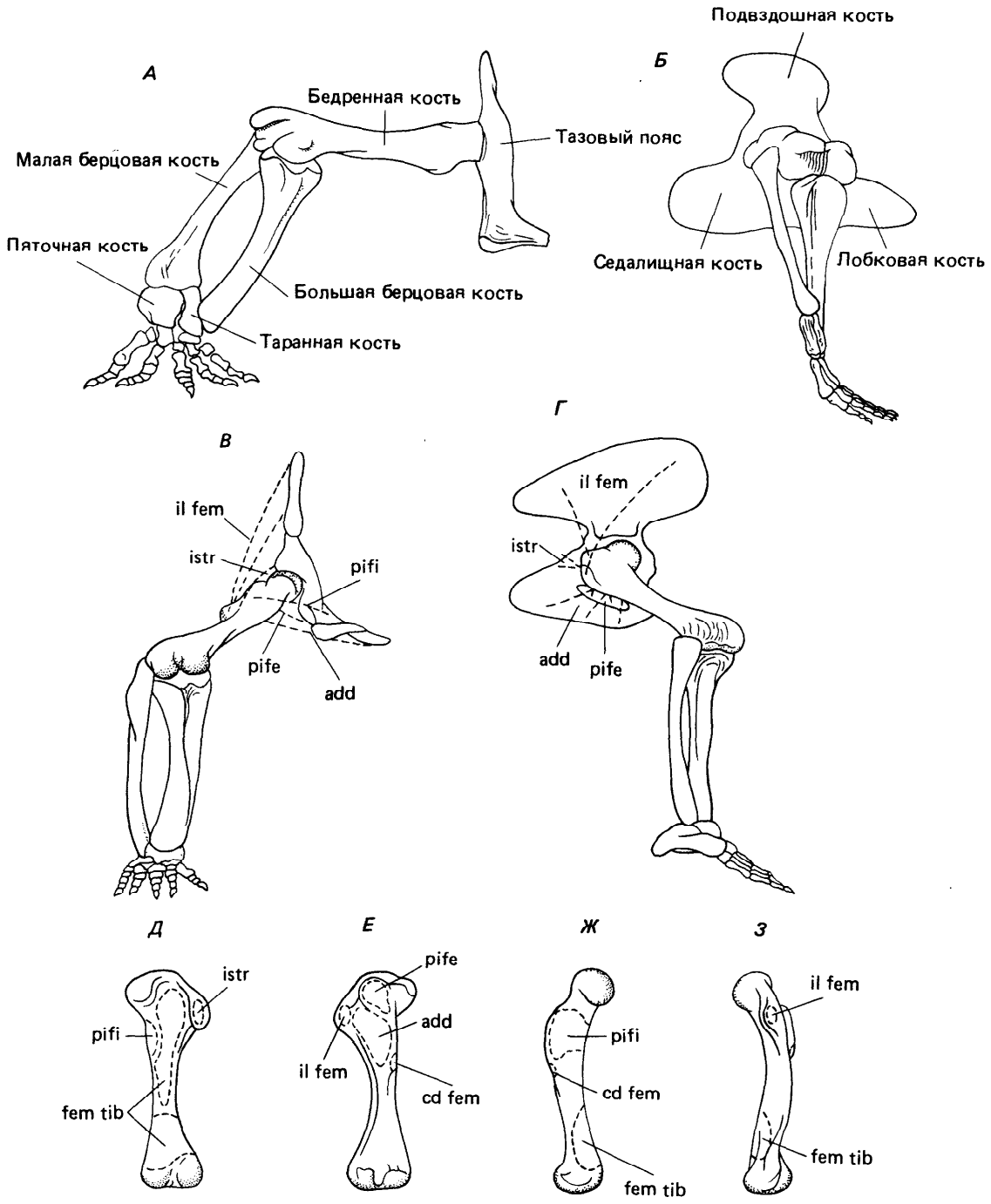


Рис. 17-36. Тазовый пояс и задняя конечность. Изменения их структуры и функции при переходе от пеликозавров к цинодонтам. Вид спереди (*А*) и латерально (*Б*) таза и задней конечности пеликозавра *Dimetrodon*. Вид спереди (*В*) и латерально (*Г*) таза и задней конечности цинодонта *Thrinaxodon*. Вид (*Д*) сверху, (*Е*) снизу, (*Ж*) спереди и (*З*) сзади бедренной кости *Thrinaxodon* с местами прикрепления мускулов. Ориентация основных мускулов изменяется, что повышает эффективность передне-заднего движения конечности, расположенной ближе к телу. Постановка стопы при этом переходе также изменяется с пальце- на стопоходящую. У *Thrinaxodon* пяточная кость служит рычагом для сгибания стопы вниз. Сокращения: add — аддукторы; cd fem — бедренно-хвостовая мышца (m. caudifemoralis); fem tib — бедренно-большеберцовая мышца (m. femorotibialis); il fem — подвздошно-бедренная мышца (m. iliofemoralis); istr — седалищно-вертельная мышца (m. ischiotrochanterius); pife — наружная лобково-седалищно-бедренная мышца (m. puboischiofemoralis externus); pifi — внутренняя лобково-седалищно-бедренная мышца (m. puboischiofemoralis internus) (Jenkins, 1971)

дорсальной (внутренней) поверхности лобково-седалищной пластины спереди от подвздошной кости и крепящаяся на дорсальной стороне бедренной кости, служила главным протрактором, возвращающим бедро вперед после толчковой фазы. Бедро могло подниматься подвздошно-бедренной мышцей (m. iliofemoralis), бравшей начало на дорсальной поверхности бедренной кости у самой ее головки. Ориентация главных протракторов и ретракторов свидетельствует о том, что бедро двигалось в основном в горизонтальной плоскости.

У нижне- и среднетриасовых цинодонтов вертлужная впадина была более открыта спереди и снизу. Головка бедренной кости отклонена от диафиза вверх и вперед, поэтому кость может направляться вперед под углом около 55° к сагиттальной плоскости и более эффективно двигаться по дорсовентральной дуге. Обе берцовые кости ориентированы вертикально.

Тазовый пояс видоизменен в соответствии со сменой направленности главных мышц, места прикрепления которых на бедренной кости также изменились. Лобково-седалищная пластина уменьшена и развернута немного назад, что отражает снижение размеров наружной лобково-седалищно-бедренной и аддукторной мышц и их важности для подъема тела на задней конечности. Поскольку лобковая и седалищная кости были развернуты назад, эти мускулы могли служить ее ретракторами. Область их прикрепления сместилась проксимальнее. Зона отхождения бедренно-хвостовой мышцы уменьшилась, и значение ее как ретрактора, несомненно, упало.

Ориентация и функция у цинодонтов седалищно-вертельной мышцы, которая называется у млекопитающих внутренней запирательной (m. obturator internus), остаются такими же, как у пеликозавров, но зона ее прикрепления преобразуется в заметную новую структуру, большой вертел (trochanter major), находящийся сразу же под головкой бедренной кости на ее заднем крае.

Место отхождения подвздошно-бедренной мышцы у цинодонтов смещается вперед в связи с распространением в этом же направлении пластины подвздошной кости. Хотя эта зона лежит немного спереди вертлужной впадины, мышца действует как ретрактор, потому что область ее прикрепления находится сзади и вентральнее повернутой внутрь головки бедренной кости. Эта мышца, которая образует часть тазодичного комплекса у млекопитающих, служит одним из главных ретракторов бедра.

Внутренняя лобково-седалищно-бедренная мышца сохраняет свою роль ретрактора бедра. Место ее прикрепления перемещается с дорсальной на переднюю поверхность бедренной кости, в зону, известную у млекопитающих под названием малого вертела (trochanter minor). Эта бугорчатость находится в том же положении, что и внутренний вертел у рептилий, и можно считать их структурно гомологичными, хотя они и предназначены для прикрепления разных мускулов. У ранних цинодонтов наружная лобково-седалищно-бедренная мышца переместилась проксимально и назад, заняв межвертельную яму, тогда как одноименная внутренняя мышца стала крепиться к малому вертелу. Смещение зоны прикрепления внутреннего мускула вперед и вентральнее было необходимо вследствие изменения ориентации головки бедренной кости. Если бы у цинодонтов и млекопитающих сохранилось его примитивное дорсальное прикрепление, он бы вращал бедро и отклонял конечность латерально, а не двигал ее вперед.

У примитивных цинодонтов зона отхождения внутренней лобково-седалищно-бедренной мышцы осталась такой же, что и у пеликозавров, т. е. вдоль передней поверхности лобково-седалищной пластины. У продвинутых цинодонтов и млекопитающих она переместилась вперед и дорсальнее, на передний край подвздошной пластины, поясничные позвонки и прилегающую часть стенки тела. В этом положении мышца стала называться поясничноподвздошной (m. iliopsoas).

Последовательные изменения, в результате которых тазовый пояс и задняя конечность продвинутых цинодонтов приобрели почти такую же форму, как у млекопитающих, наметились к началу триаса.

Сочленовные поверхности берцовых костей у *Thrinaxodon* видоизменены в соответствии с их более вертикальной ориентацией. Крупное функциональное изменение произошло в голеностопном суставе. Как у чешуйчатых и у примитивных архозавров, между голенью и стопой развилось простое сочленение с рычажной системой. Его схема у млекопитающих, аналогичная таковой у крокодилов, наблюдается уже у ранних цинодонтов. Таранная кость прочно присоединяется к большой берцовой, и основной сустав находится между таранной и пяточной костями, причем последняя интегрирована в стопу и развивает пяточный бугор. Как и у крокодилов, икроножные мышцы прикрепляются к пяточному бугру. Животные были стопоходящими; у среднетриасовых цинодонтов фаланговая формула редуцируется до 2:3:3:3:3, но у *Thrinaxodon*, возможно, были дополнительные фаланги.

Продвинутые цинодонты

Cynognathidae

Адаптивная радиация происходящих от галезаврид более поздних цинодонтов привела к разнообразной группе растительноядных, а также круп-

ных и средних хищников, обычных в среднем и позднем триасе и просуществовавших до юры.

Cynognathus — крупный, тяжело сложенный хищник, диагностический для одноименной зоны в верхах нижнего триаса Южной Африки и известный также из Южной Америки. С черепом длиной 40 см[1], это, вероятно, была одна из самых грозных раннетриасовых рептилий (рис. 17-37). Морда вытянута и сужена позади крупных клыков. Аддукторная камера расширена наружу и назад; окружающие ее кости шире и толще, чем у *Thrinaxodon*, что свидетельствует об очень сильном укусе. Камера не тянется так далеко вперед, значит, челюсти раскрывались шире, позволяя схватить более крупную добычу. Щечные зубы сжатые латерально, грубо пильчатые. Затылок широкий, возможно, для прикрепления очень массивной туловищной мускулатуры; латерально он сливается с концами очень высоких скуловых дуг.

Зубная кость составляет значительно бóльшую часть нижней челюсти, чем у галезаврид. Внешне она напоминает зубную кость крупных хищных млекопитающих с высоким венечным отростком. Яма жевательной мышцы глубокая, заходит далеко вперед. Нижний край зубной кости продолжается назад угловым отростком (processus angulare). У современных млекопитающих этот отросток служит местом прикрепления поверхностной жевательной мышцы (m. masseter superficialis), отходящей от латеральной поверхности передней части скуловой дуги[2]. У *Cynognathus* вниз от нее отходит жевательный отросток, связанный с началом этого мускула. Поверхностная жевательная мышца отделяется от переднего края развившейся ранее глубокой жевательной мышцы примитивных цинодонтов. Волокна поверхностной жевательной мышцы ориентированы постеровентрально почти под прямым углом к волокнам глубокой жевательной мышцы. Появлением поверхностной жевательной мышцы завершаются основные изменения, ведущие к развитию челюстной мускулатуры млекопитающих.

Хотя нижняя челюсть внешне выглядит, как у млекопитающих, более детальное изучение показывает, что зубная кость связана с целым рядом более мелких костей, объединенных в узкий стержень, вставленный в желобок на ее медиальной поверхности. Он состоит из сочленовной, предсочленовной, угловой и надугловой костей. Венечная кость остается в виде плоской пластины, прикрывающей передний конец этого стержня. Тип челюстного состава такой же, как у примитивных рептилий; он образован сочленовной и квадратной костями.

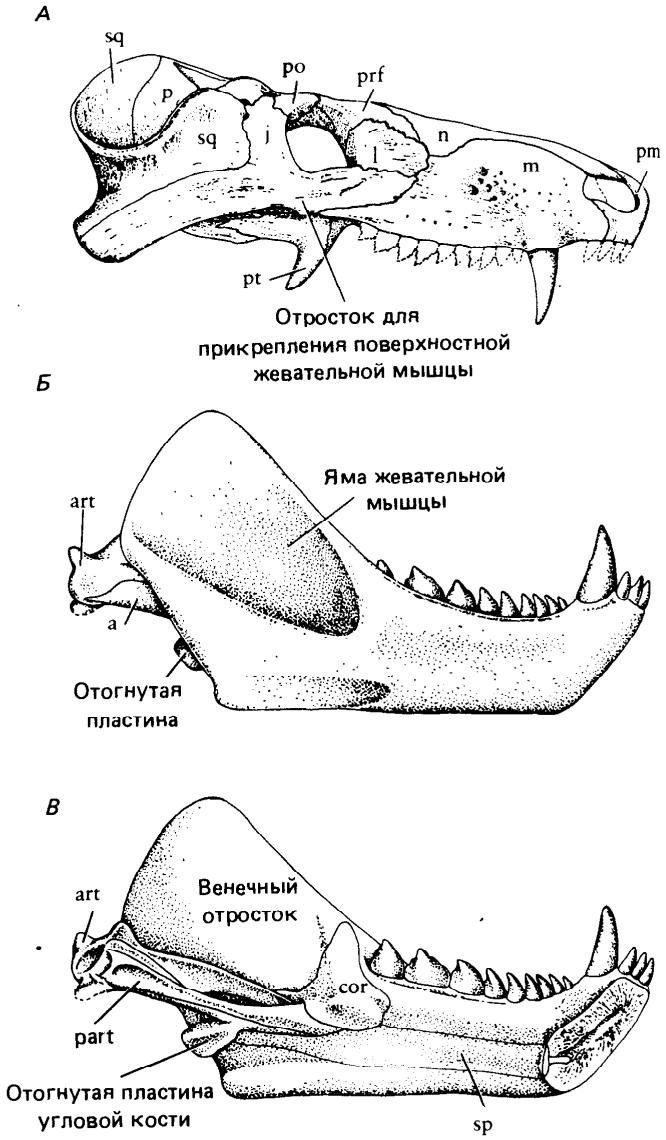


Рис. 17-37. Череп (*А*) и нижняя челюсть (*Б, В*) крупного цинодонта *Cynognathus*; максимальная длина 40 см. Сокращения см. рис. 8-3 (*А*: Broili, Schröder, 1934; *Б, В*: Kermack, Mussett, Rigney, 1973)

Посткраниальным скелетом продвинутые цинодонты очень похожи на *Thrinaxodon*, за исключением различия в пропорциях, связанных с увеличением веса тела.

Gomphodontia

Вместе с *Cynognathus* в раннем триасе существовали примитивные представители двух семейств растительноядных цинодонтов, Diademodontidae и Traversodontidae, объединяемых в группу гомфодонтов. Примитивный род *Diademodon* (рис. 17-38) очень

[1] До 75 см.— *Прим. ред.*

[2] Или крыловидная мышца (m. pterygoideus), например, у опоссума.— *Прим. ред.*

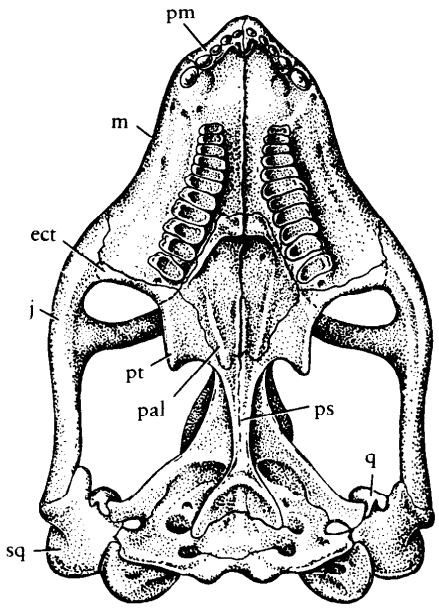


Рис. 17-38. Небо нижнетриасового гомфодонта *Diademodon*, × 1/4. Сокращения см. рис. 8-3 (Brink, 1963)

похож на *Cynognathus* большинством краниальных и посткраниальных признаков, но зубная система заметно отличается наличием поперечно расширенных щечных зубов.

Как и у *Cynognathus*, но в отличие от галезаврид, задний конец чешуйчатой кости выдается латерально, образуя желобок, идущий вниз до области челюстного сустава. Это образование очень характерно для всех гомфодонтов, но менее заметно у других цинодонтов. Его возможная функция будет обсуждаться ниже в связи с челюстным аппаратом.

Аддукторная камера гомфодонтов значительно крупнее, чем у *Cynognathus*, заглазничная перемычка относительно узкая.

У диадемодонтид, как и у *Cynognathus*, морда позади огромных клыков узкая. Самые передние щечные зубы конические, а самые задние — латерально сжатые, режущие, как у примитивных цинодонтов. Остальные зубы поперечно расширенные с относительно плоскими вершинами. Верхние зубы значительно шире, чем нижние.

Когда зубы только прорезаются, эмаль образует ряд мелких бугорков по периферии коронки и крупный бугор у середины наружного края, соединяющийся со слабо выраженным поперечным гребнем. При износе эмаль на вершине зуба утрачивается и остается только вокруг дентинового цилиндра. У галезаврид и циногнатид наблюдается некоторое истирание зубов, но точного прикуса между верхними и нижними зубами у них нет. У гомфодонтов середина коронки нижних зубов попадает между соседними коронками верхних.

Диадемодонтиды известны из Китая, Восточной и Южной Африки, они доживают до среднего триаса.

Траверсодонтиды, более специализированное травоядное семейство, по происхождению очень близки к диадемодонтидам. У родов из нижнего триаса Южной Америки промежуточное для двух этих семейств строение. Сначала задние зубы еще остаются режущими, но у более поздних родов все заклыковые зубы поперечно расширены и с плоскими верхними поверхностями. Среднетриасовый род *Massetognathus* (рис. 17-39 и 17-40) типичен для этой группы. Его клыки сильно редуцированы, между ними и щечными зубами находится короткая диастема. Морда не сжата, как у диадемодонтид, а расширена позади зубного ряда, что может указывать на наличие мясистых щек для удерживания пищи, как у птицетазовых динозавров. Верхние зубы расширены сильнее, чем у диадемодонтид, и несут по заднему краю мощный поперечный гребень. Возможно, он терся о передний гребень нижних зубов. И верхние, и нижние зубы несут наружный гребень. Между гребнями находится углубление, где пища раздавливалась.

Примитивные диадемодонтиды сохраняют широкие реберные пластины в поясничной области, как у галезаврид, однако они отсутствуют на шейных и передних грудных ребрах. У продвинутых траверсодонтид вновь развились тонкие ребра типичных рептилий. Позвоночный столб специализирован: в нем присутствуют дополнительные сочленовные поверхности, возможно способствующие поддержанию туловища. Эпаксиальная мускулатура, проходящая между остистыми и поперечными отростками, по-видимому, продолжает развиваться. Подвздошная кость вытянута вперед и связана с крестцовыми ребрами числом до четырех.

Траверсодонтиды просуществовали почти до конца триаса (Hopson, 1984). Они известны от нижнего до верхнего триаса Южной Америки, из среднего триаса Восточной Африки и верхнего триаса Северной Америки, Индии (Chatterjee, 1983) и Южной Африки [1].

Tritylodontidae

Тритилодонты, несомненно, наиболее специализированные среди растительноядных цинодонтов. Они появляются только в верхнем триасе, но доживают до верхов средней юры в качестве последних

[1] Траверсодонтиды известны также из среднего триаса южного Приуралья (Татаринов, 1974).— *Прим. ред.*

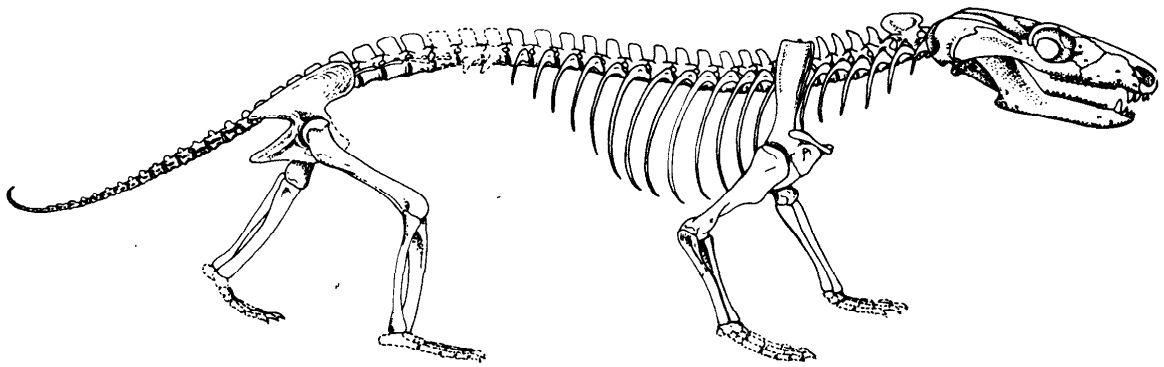


Рис. 17-39. Скелет южноамериканского гомфодонтового цинодонта *Massetognathus*, × 1/3 (Jenkins, 1970)

терапсид. Внешним видом черепа они очень похожи на млекопитающих (рис. 17-41). Височное окно огромное, сливающееся с глазницей. Заглазничные и предлобные кости утрачены. Зубная система делает их похожими на грызунов. Одна пара резцов сильно увеличена, а клыки не развиты, поэтому остается широкая диастема между резцами (от одной до трех пар) и моляроподобными щечными зубами. В отличие от всех прочих терапсид, но как и у млекопитающих, у щечных зубов по несколько корней. Однако зубная кость сохраняет строго рептилийную природу, т. е. ее мыщелковый отросток не достигает чешуйчатой кости.

Форма верхних зубов в плане почти квадратная;

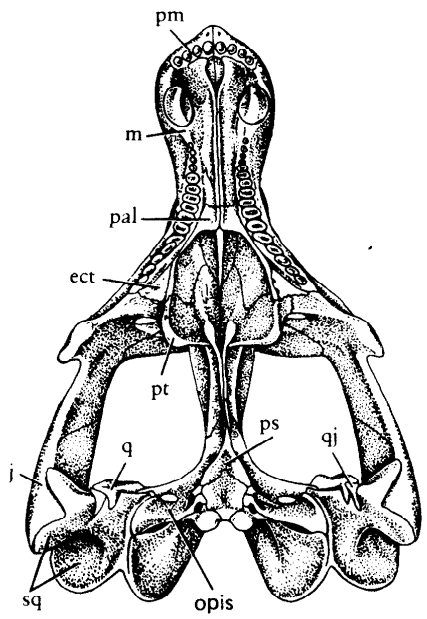


Рис. 17-40. Небо растительноядного цинодонта *Massetognathus*. Сокращения см. рис. 8-3 (Romer, 1967)

они несут три продольных ряда бугров; на нижних зубах два таких ряда. Отдельные бугры серповидные; на верхних зубах они вогнуты спереди, на нижних — сзади. Когда челюсти смыкаются, нижние зубы дижутся назад вдоль борозд между верхними зубами. Характер истирания зубов показывает, что сходные движения челюстей происходили и у траверсодонтид. Расположение бугров у *Massetognathus* могло бы привести к их организации у тритилодонтов, но морфологическое расхождение между двумя этими группами весьма значительно. Только фрагментарные остатки тритилодонтов описаны из самых верхов триаса Южной Америки, но они обычны в ранней юре Китая, Западной Европы, Южной Африки и запада Северной Америки (Roth, Hopson, 1986; Sues, 1983, 1986). *Stereognathus* известен из средней юры Англии. Передняя часть посткраниального скелета полнее всего описана у *Kayentatherium* (рис. 17-42). Конечности короткие, реберные пластины отсутствуют.

Сходство по облику черепа с млекопитающими и по особенностям зубной системы с грызунами привело в XIX в. к отнесению тритилодонтов к классу Mammalia. Сейчас известно, что и своим посткраниальным скелетом они также крайне напоминают млекопитающих. Кемп (Kemp, 1983) предположил, что из всех терапсид они наиболее близки к предкам последних.

Специализация зубной системы с отсутствием клыков и сложной моляризацией щечных зубов, несомненно, исключает всех известных тритилодонтов из предков млекопитающих. Кемп предположил, что у предшественников последних не могло быть зубной специализации тритилодонтов, но были производные посткраниальные признаки этой группы. Однако таких терапсид до сих пор не описано. И напротив, можно допустить, что в строении конечностей и их поясов между предками млекопитающих и тритилодонтов наблюдалась значительная конвергенция (Sues, 1985).

[1] Имеются данные о находке цинодонта в палеоцене Северной Америки. — *Прим. ред.*

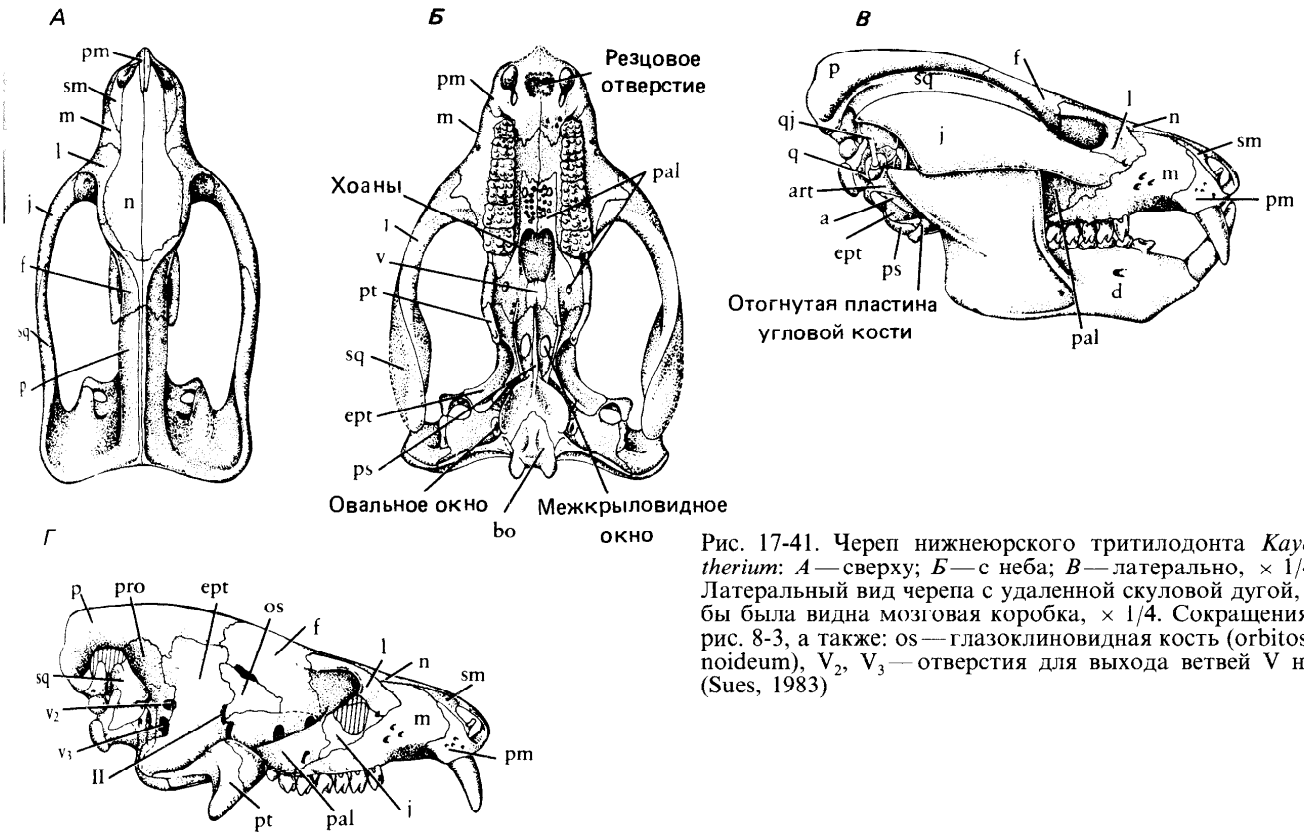


Рис. 17-41. Череп нижнеюрского тритилодонта *Kayentatherium*: *А* — сверху; *Б* — с неба; *В* — латерально, × 1/4. *Г*. Латеральный вид черепа с удаленной скуловой дугой, чтобы была видна мозговая коробка, × 1/4. Сокращения см. рис. 8-3, а также: os — глазоклиновидная кость (orbitosphenoideum), V_2, V_3 — отверстия для выхода ветвей V нерва (Sues, 1983)

Chiniquodontidae

Кроме крупных циногнатид и растительноядных гомфодонтов и тритилодонтов из среднего и верхнего триаса известно более консервативное семейство мелких и среднего размера цинодонтов, Chiniquodontidae. Выделяют пять его родов — *Aleodon* из среднего триаса Восточной Африки и остальные из среднего и верхнего триаса Южной Америки.

У всех представителей группы височное окно очень велико и занимает почти половину длины черепа (рис. 17-43). Тем не менее оно все еще отделено от глазницы узенькой заглазничной перегородкой, и в отличие от тритилодонтов сохраняются заглазничная и предлобная кости. Однако пинеальное отверстие утрачено. Вторичное небо тянется назад до конца зубного ряда и образовано в основном небными костями. Зубная система очень сходна с таковой

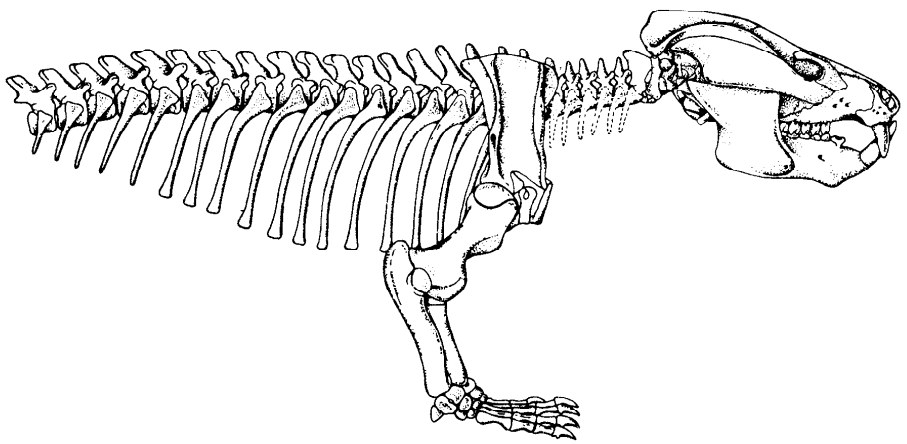


Рис. 17-42. Передняя часть скелета нижнеюрского тритилодонта *Kayentatherium*, × 1/7 (Sues, 1983)

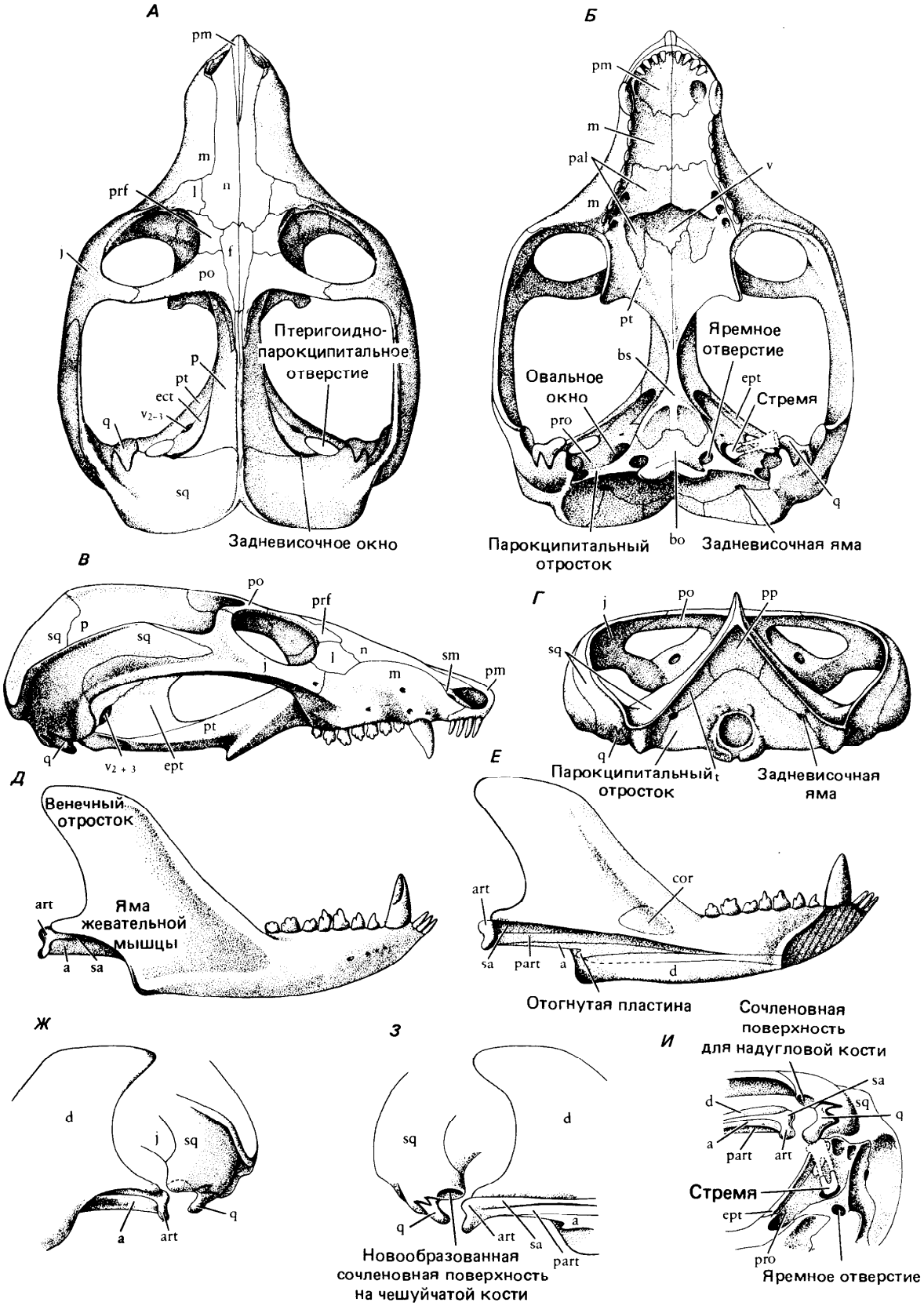


Рис. 17-43. Череп продвинутого хищного цинодонта *Probainognathus* из среднего триаса Южной Америки, длина 9,5 см. Вид: *А* — сверху; *Б* — снизу; *В* — латерально; *Г* — сзади. *Д*. Латеральный и (*Е*) медиальный вид нижней челюсти. *Ж* — *И*. Детали челюстного сустава. Сокращения см. рис. 8-3, а также: V_{2+3} — отверстия для выхода верхне- и нижнечелюстной ветвей V нерва (Romer, 1970)

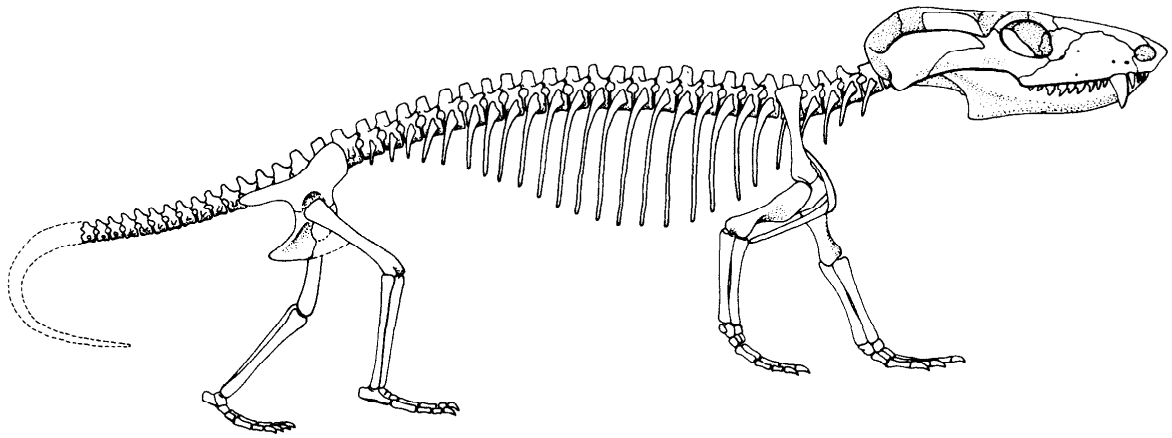


Рис. 17-44. Скелет продвинутого хищного цинодонта *Probelesodon* из среднего триаса Южной Америки, длина 65 см (Romer, Zewis, 1973)

у галезаврид: четыре верхних и три нижних резца, умеренно длинные клыки и семь латерально сжатых щечных зубов с продольным расположением бугров. У большинства хиникводонтов один их ряд, но у *Probainognathus* по внутреннему краю зубов проходит поясок (цингулум), также несущий бугорки. На зубах видны следы истирания, но фиксированного прикуса не было. Один из наиболее своеобразных признаков *Probainognathus* из среднего триаса Аргентины — разрастание назад зубной кости. Соседняя надугловая кость сочленяется с чешуйчатой, образуя новый челюстной сустав латеральнее сохраняющегося рептилийного сустава между сочленовной и квадратной костями.

Известна большая часть посткраниального скелета среднетриасового рода *Probelesodon* (Romer, Lewis, 1973) (рис. 17-44). Он явно продвинут по сравнению с галезавридами, поскольку реберные пластины полностью отсутствуют. Лопатка узкая, коракоид редуцирован. Передний отросток подвздошной кости длинный, но ее задняя часть также не укорочена.

Внешне *Probelesodon* меньше похож на млекопитающих, чем тритилодонты *Oligokyphus* и *Kayentatherium*, но следует отметить, что возраст первого рода — среднетриасовый, а второго — нижнеюрский, т. е. он значительно *моложе* первых млекопитающих.

Tritheledontidae (Ictidosauria)

Комплекс родов, включаемых в группу трителедонтов, или иктидозавров, относится к наиболее затруднительным для интерпретации цинодонтам. Как и тритилодонты, они известны только из самого конца триаса и начала юры. К этой группе относится пять родов, но все они известны по фрагментарным остаткам и лишь некоторые были адекватно описаны. Череп длиной от 3 до 6 см, височное окно (как и

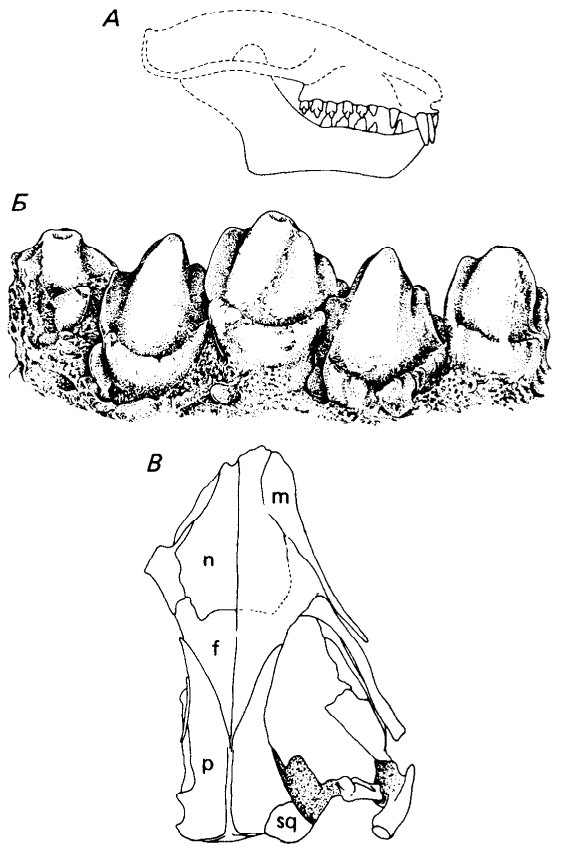


Рис. 17-45. Трителодонты — продвинутые хищные цинодонты из верхнего триаса и нижней юры. *А*. Череп *Pachygenelus* из верхнего триаса Северной Америки (Chatterjee, 1983, с разрешения журнала "Science", Copyright 1983 by The American Association for the Advancement of Science). *Б*. Зубы одного из экземпляров *Pachygenelus* из Южной Африки (Gow, 1980). *В*. Вид сверху черепа *Therioherpeton* из верхнего триаса Южной Америки. Сокращения см. рис. 8-3 (Bonaparte, Barberena, 1975)

у тритилодонтов) сливается с глазницей, заглазничная и предлобная кости утрачены. У *Diarthrognathus* лобная кость распространяется вниз перед глазницей, достигая дорсального отростка небной кости, который отходит вверх от поверхности неба. Зубная кость, по-видимому, сочленялась с чешуйчатой. По данным Гау (Gow, 1980), зубная система отличается от таковой у хиникводонтид и млекопитающих относительно широкими щечными зубами (рис. 17-45). У *Pachygenelus* только две пары верхних и нижних резцов, а у *Chaliminia* — три верхних, за которыми находится диастема. *Therioherpeton* из Южной Америки, видимо, наиболее «зверообразный» из трителедонтов. У него мелкий низкий череп с очень узкими скуловыми дугами и также узкими корончатыми щечными зубами с частично разделенными корнями. *Diarthrognathus* и *Chaliminia*, по-видимому, сохранили межкрыловидную полость — признак, свойственный только очень примитивным цинодонтам. Его выраженность у трителедонтов может быть результатом их очень мелкого размера, благоприятствовавшего сохранению ювенильных черт.

Из-за неполноты образцов большинства родов этой группы уверенности в их близком родстве нет. Тем не менее они, по-видимому, наиболее близки к млекопитающим по морфологии среди всех мелких хищных цинодонтов, которые лучше всего подходят на роль предков млекопитающих.

Происхождение скелета млекопитающих

Начальные стадии развития большинства признаков, характеризующих скелет млекопитающих, заметны у галезаврид и хиникводонтид из нижнего—среднего триаса. К сожалению, сведения о непосредственных предках млекопитающих становятся менее полными в верхнем триасе. Трителедонты дают лишь смутное представление о мелких формах, которые могли произойти от хиникводонтид. Тритилодонты же прекрасно демонстрируют заключительные стадии эволюции терапсид, но высокоспециализированная зубная система отдаляет их от предков млекопитающих.

Череп

Большинство основных признаков черепа млекопитающих развилось у хищных цинодонтов. Хиникводонтиды еще сохраняют заглазничные и предлобные кости, утраченные трителедонтами и тритилодонтами. С исчезновением заглазничной перегородки височное окно сливается у этих групп с глазницей, как у ранних млекопитающих.

У хиникводонтид вторичное небо простирается назад по существу так же далеко, как у примитивных млекопитающих. Крупные изменения зубной системы при переходе от цинодонтов к млекопитающим будут обсуждаться в следующей главе.

Важнейшие признаки мозговой коробки млекопитающих появились уже у хищных цинодонтов (рис. 17-46). У современных млекопитающих основная часть черепа — крупная, луковицевидная мозговая коробка, образованная в основном дермальными костями, а именно лобной, височной и чешуйчатой. В противоположность этому у примитивных амниот она состоит в первую очередь из хряща и замещающих его костей. Изменения, приведшие к мозговой коробке млекопитающих, начались у ранних терапсид вовсе не из-за необходимости вместить в нее крупный мозг, а для расширения зон отхождения челюстных мышц и укрепления черепа в связи с действием на него сил, возникающих при пережевывании пищи. Среди тероцефалов уже прослеживается тенденция к разрастанию покровных костей крыши черепа вниз и вперед от верхнего и заднего краев аддукторной камеры, но этот процесс продвинулся гораздо дальше у цинодонтов. У *Thrinaxodon* чешуйчатая кость образует заднюю границу аддукторной камеры и простирается вниз до уровня слуховой капсулы. Теменная кость разрастается латерально и вентрально поверх первичной хрящевой стенки мозговой капсулы. Сзади эндоскелетные кости отико-окципитальной части мозговой коробки примитивных амниот сохраняются. У всех цинодонтов заднеушная кость заметна снаружи у основания затылочной поверхности в виде стержневидного парокципитального отростка, а заднетеменная, таблитчатая и верхнезатылочная кости разделены постоянными швами, так же как и боковые и основная затылочные. Эти кости срастаются в единую затылочную пластину у продвинутых млекопитающих.

У пеликозавров, как и у примитивных амниот, переднеушная кость (prooticum) — простой элемент, образующий переднюю часть слуховой капсулы и окружающий передний край овального окна (fenestra ovalis). У цинодонтов эта кость, которая теперь называется околоушной (perioticum), разрастается вперед и образует сверху шовные соединения с вентральными пластинами теменной и чешуйчатой костей.

У ранних синапсид надкрыловидная кость (epipterygoideum) была узким стержнем, отходящим вверх от крыловидной кости на уровне базикраниального сочленения. У цинодонтов она разрастается в широкую пластину, соединенную швами дорсально с теменной, а постеродорсально — с околоушной костью, образуя костную стенку латеральнее примитивной мозговой коробки и спереди от слуховой капсулы. Включенную в мозговую коробку надкрыловидную кость можно теперь называть, как и у млеко-

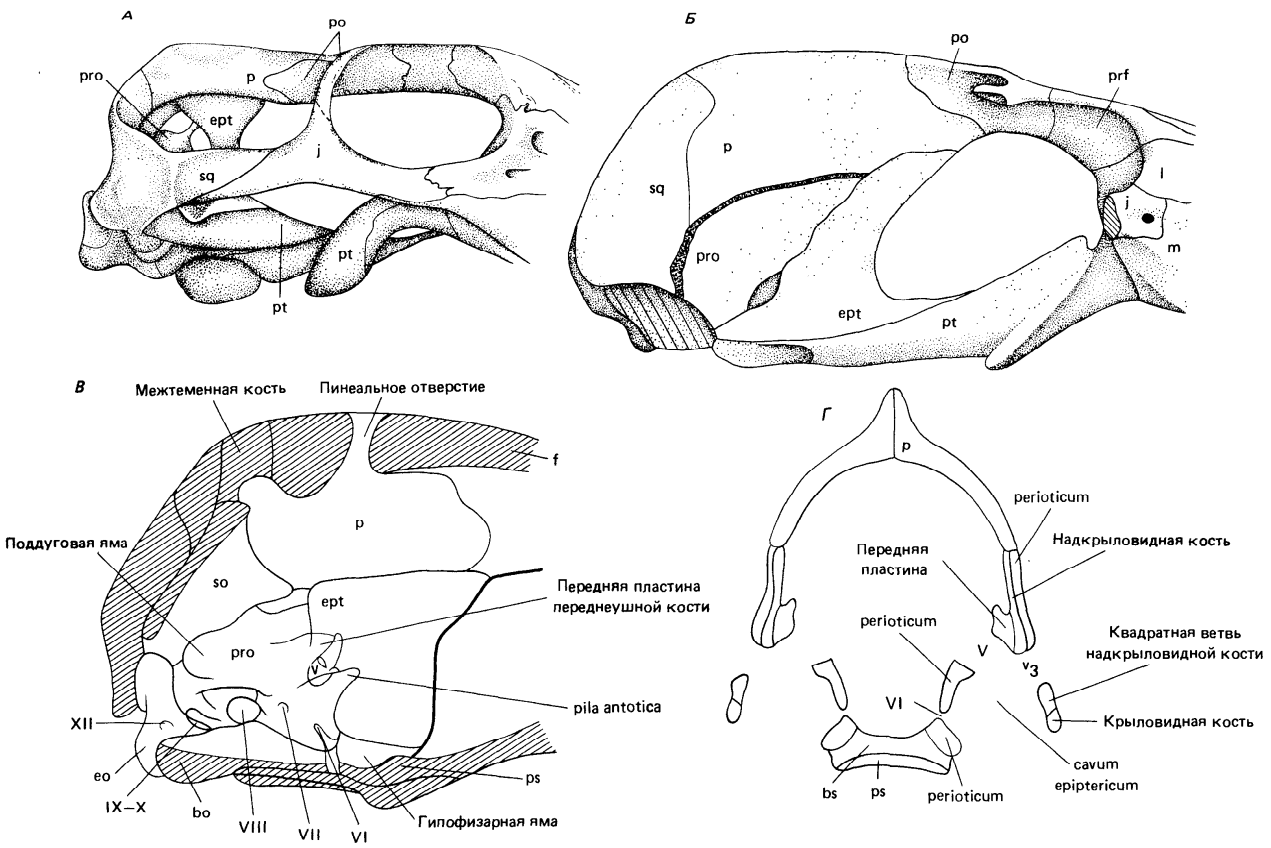


Рис. 17-46. Эволюция мозговой коробки млекопитающих. *А*. Задняя часть черепа примитивного терапсида *Regisaurus*. Как и у примитивных амниот, мозговая коробка все еще образована в основном эндохондральными костями и хрящом. Теменная и чешуйчатая кости — преимущественно поверхностные элементы. Надкрыловидная кость образует широкий вертикальный столбик латеральнее мозга (Mendrez, 1972). *Б*. Латеральный вид мозговой коробки среднетриасового цинодонта *Probainognathus*. Теменная и чешуйчатая кости распространились вниз, образовав дополнительную площадь прикрепления челюстной мускулатуры. Они достигают слуховой капсулы, формируя сзади сплошную стенку мозговой коробки. Надкрыловидная кость соединяется швом со слуховой капсулой и теменной костью, образуя часть стенки латеральнее первичной хрящевой мозговой коробки. Область последней медиальнее глазницы остается неокостеневшей (Romer, 1970). *В*. Медиальный вид латеральной стенки мозговой коробки нижнетриасового цинодонта *Thrinaxodon* (Crompton, Jenkins, 1979). *Г*. Поперечный разрез задней части мозговой коробки *Thrinaxodon*, показывающий расположение надкрыловидной полости между околоушной и надкрыловидной костями (Crompton, Jenkins, 1979) (*В, Г*: с разрешения University of California Press). Сокращения см. рис. 8-3, а также: V_3 — отверстие нижнечелюстной ветви V нерва.

питающих,— крылоклиновидной (alisphenoideum). От всех прочих элементов мозговой коробки она отличается происхождением из составной части висцеральной дуги.

Постеровентральная часть надкрыловидной (крылоклиновидной) кости у цинодонтов расположена латеральнее околоушной. Между ними находится пространство, называемое надкрыловидной полостью (cavum epiptericum), заключающее полулунный и коленчатый ганглии V черепномозгового нерва современных рептилий. Эта область открыта вентрально, т. е. еще не окружена мозговой коробкой.

У примитивных цинодонтов отверстие для нижнечелюстной ветви тройничного нерва находится между околоушной и крылоклиновидной костями. Глазная и, возможно, верхнечелюстная ветви идут вперед медиальнее крылоклиновидной кости и выходят по ее переднему краю. VII (лицевой) нерв проходит через околоушную кость позади отверстия для нижнечелюстной ветви V нерва.

Спереди околоушная кость у *Thrinaxodon* разделена на поверхностную пластину, простирающуюся латерально до крылоклиновидной кости, и более медиальную структуру, переднюю пластину (рис. 17-46, *Г*). Относительный размер этих двух частей околоушной кости важен для диагностики ранних представителей основных линий млекопитающих в позднем мезозое. Спереди от крылоклиновидной кости и медиальнее глазницы боковая стенка мозговой капсулы остается по происхождению хрящевой.

Слепки полостей мозговых коробок цинодонтов свидетельствуют, что их мозг не намного крупнее, чем у других рептилий со сравнимым весом тела, но отличается наличием боковых придатков мозжечка (flocculi), прилегающих к внутреннему уху и контролирующих равновесие у современных млекопитающих. Это могло быть связано с более устойчивой вертикальной ориентацией конечностей цинодонтов (Ulinski, 1986).

Происхождение среднего уха млекопитающих

У хиникводонтид и тритилодонтов строение нижней челюсти приближается к схеме млекопитающих в связи с крупным размером зубной кости. У всех цинодонтов венечный отросток разрастается дорсально, предоставляя дополнительную площадь для прикрепления аддукторов и обеспечения лучшего рычажного действия при смыкании челюстей. У циногнатид разрастается угловой отросток для более эффективного прикрепления поверхностной жевательной мышцы. У хиникводонтид развивается также мыщелковый отросток (processus condylaris), образующий у млекопитающих челюстной сустав. Брамбл (Bramble, 1978) отмечал, что отбор на увеличение длины этого отростка должен был сначала способствовать сохранению постдентальных костей, поскольку селективное преимущество развития сустава между зубной и чешуйчатой костями не могло проявиться, пока эти кости не пришли в соприкосновение.

Факторы, связанные с жеванием, не подходят для объяснения сопутствующих ему изменений постдентальных костей. Если бы усиление нижней челюсти для более эффективного сопротивления возникающим при пережевывании силам было главным фактором этого отбора, следовало бы предположить, что постдентальные кости, включая сочленовную, должны были остаться прочно прикрепленными к зубной у всех терапсид. Однако уже самые ранние цинодонты (а также тероцефалы) утрачивают шовное соединение между зубной и другими нижнечелюстными костями, которые, по-видимому, были способны двигаться независимо, по крайней мере в ограниченной степени. Причины постепенного уменьшения размеров и потери связи этих костей с зубной долгое время были загадкой. Наиболее правдоподобное объяснение разработано Аллином (Allin, 1975) в связи с происхождением среднего уха млекопитающих.

Все современные млекопитающие отличаются от других амниот наличием трех слуховых косточек: молоточка и наковальни в дополнение к стремени, гомологичному единственной слуховой косточке (stapes) рептилий и птиц. Как показал Манли (Manley, 1972), острота слуха у птиц с единственной косточкой не хуже, чем у млекопитающих, так что появление дополнительных косточек, не давая заметного селективного преимущества, указывает на совершенно различную эволюционную историю этих групп. Форма задней стороны черепа, а также направленность и крупный размер стремени у ранних пеликозавров (см. рис. 17-3) говорят о том, что оно не могло принимать участия в системе выравнивания акустических импедансов, как у ящериц, крокодилов или черепах. Возможно, пеликозавры воспринимали громкие низкочастотные звуки всей поверхностью щек и нижней челюсти, как современные безухие ящерицы и змеи, максимальная чувствительность которых приходится на диапазон 200—500 Гц. Как и у предков других групп амниот, включивших стремя в среднее ухо, у пеликозавров укрепилось соединение мозговой коробки с крышей черепа, что освободило стремя от поддерживающей роли, которую оно играло у ранних амниот. По какой-то причине у синапсид стремя осталось массивным, и никаких свидетельств наличия у них барабанной перепонки рептилийного типа, прикрепленной к задней части щеки, нет. Неудача в развитии барабанной перепонки в этом месте у предков млекопитающих, возмо-

жно, связана с формой задней стороны черепа и нижней челюсти у пеликозавров, особенно у сфенакодонтов, не такой, как у предков ящериц, черепах и крокодилов. У сфенакодонтов и ранних терапсид челюстной сустав и дистальный конец стремени расположены ниже уровня зубного ряда, медиальнее заднего конца нижней челюсти. Если звук должен передаваться к внутреннему уху только по стремени, наиболее подходящей зоной для его приема была бы поверхность нижней челюсти, а не задняя часть щеки, как у обычных рептилий.

Первое свидетельство наличия специализированной области для восприятия воздушных колебаний у пеликозавров — отогнутая пластина угловой кости у ранних сфенакодонтовых пеликозавров. Трудно допустить, что она эффективно передавала звук на этой стадии эволюции синапсид, хотя позднейшая роль угловой кости в поддержании барабанной перепонки, судя по ее строению у поздних цинодонтов и ранних млекопитающих, почти бесспорна (рис. 17-47). Все же Аллин (Allin, 1975) предполагает действие отогнутой пластины у пеликозавров наподобие барабанной перепонки. Для эффективности передачи звука пространство под ней должно было заполняться воздухом, что могло бы обеспечиваться дивертикулом евстахиевой трубы, заходящим в эту область по поверхности крыловидной мышцы.

Значение заднего конца нижней челюсти для слуха гораздо легче понять у ранних цинодонтов с явно подвижными постдентальными костями. У *Procynosuchus* и *Thrinaxodon* широкая отогнутая пластина угловой кости четко отделена от тела этой кости. Аллин предположил, что все постдентальные элементы колебались как единое целое. Движение сочленовной кости, по-видимому, передавалось квадратной, которая лишь рыхло прикреплялась к че-

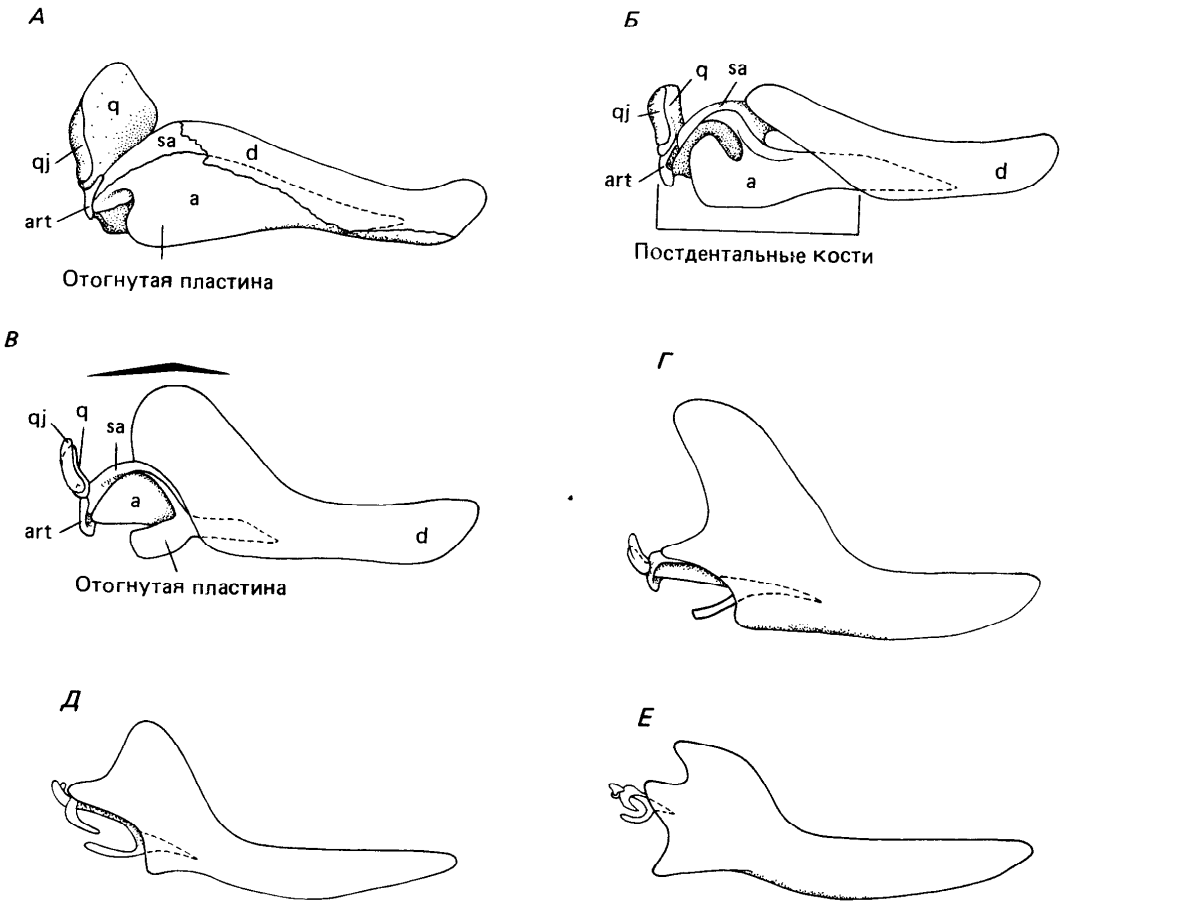


Рис. 17-47. Постепенные изменения в строении нижней челюсти и элементов среднего уха при переходе от пеликозавров к млекопитающим. Латеральный вид. *А*. Сфенакодонтовый пеликозавр *Dimetrodon*. Все элементы нижней челюсти шовно соединены между собой. Угловая кость несет отогнутую пластину. *Б*. Продвинутые тероцефалы. Постдентальные кости уже не соединены шовно с зубной, но остаются очень крупными. *В*. Примитивный цинодонт *Thrinaxodon*. *Г*. Продвинутый цинодонт *Probainognathus*. *Д*. Раннее юрское млекопитающее *Morganucodon*. *Е*. Гипотетическая реконструкция юрского пантотерия. Слуховые косточки у непосредственных предков плацентарных и сумчатых неизвестны, но они, по-видимому, были примерно такого размера. Сокращения см. рис. 8-3 (Allin, 1975)

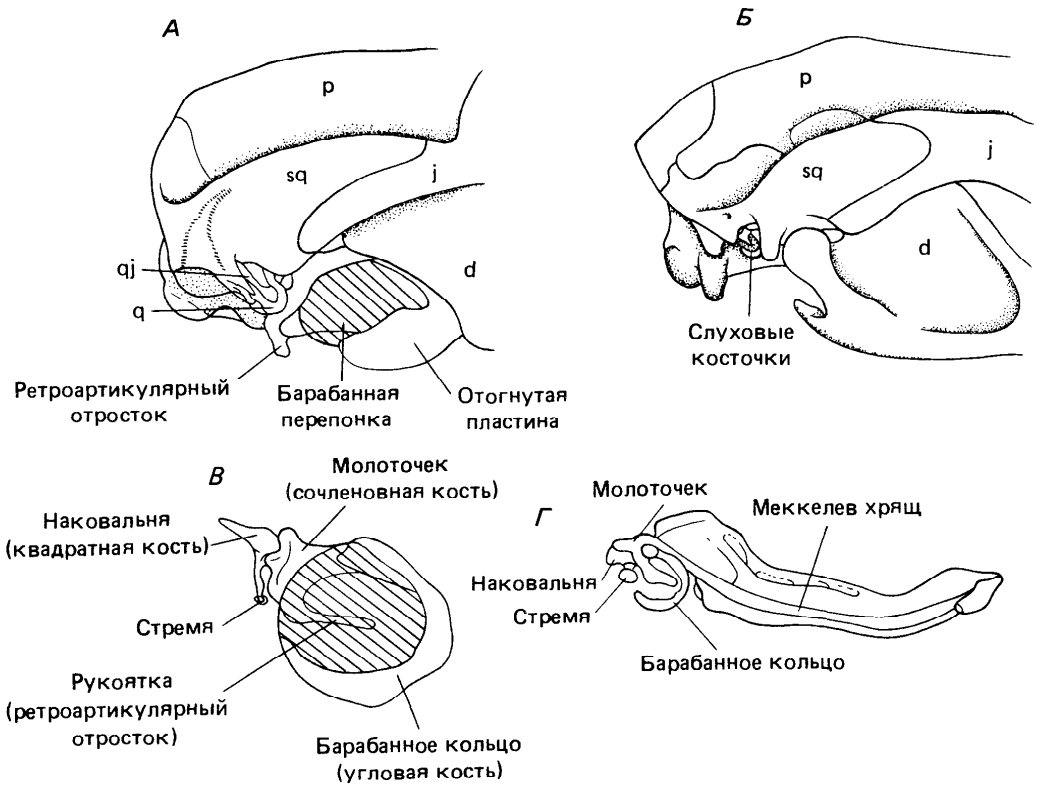


Рис. 17-48. *А*. Область нижней челюсти и уха зверообразной рептилии *Thrinaxodon* и (*Б*) современного опоссума. *В*. Увеличенное изображение слуховых косточек опоссума. *Г*. Медиальный вид нижней челюсти зародыша млекопитающего, демонстрирующий параллелизм между онтогенетическим развитием среднего уха и челюстного сустава с филогенетическим происхождением этих структур. Сокращения см. рис. 8-3 (Crompton, Jenkins, 1979, с разрешения University of California Press)

шуйчатой. Такой характер прикрепления объясним, только если допустить ее подвижность, согласованную с колебаниями костей нижней челюсти. В свою очередь квадратная кость вполне могла активировать стремя, все еще остающееся крупным элементом, но облегченное наличием очень крупного отверстия для стапедиальной артерии.

У более поздних цинодонтов — как растительноядных гомфодонтов и тритилодонтов, так и хищных хиникводонтид — постдентальные кости редуцированы еще сильнее. Угловая уменьшается до узкого стержня, лежащего параллельно предсочленовной и надугловой костям. Отогнутая пластина состоит из узкого отростка, идущего постеровентрально в сторону ретроартикулярного отростка сочленовной кости. Вместе эти отростки образуют незамкнутое кольцо. Согласно Аллину, широкая костная поверхность отогнутой пластины у ранних цинодонтов была замещена мембраной (барабанной перепонкой), простиравшейся до сочленовной кости. Эти элементы образуют структуру, сравнимую, за исключением крупных размеров, с барабанным кольцом и молоточком современных сумчатых (рис. 17-48). Молоточек сочленяется с наковальней точно так же, как и сочленовная кость с квадратной у продвинутых терапсид, а квадратная кость (наковальня) сочленяется со стременем.

Слуховые косточки у взрослых млекопитающих функционально весьма своеобразны, поскольку не служат элементами челюстного сустава, как у всех терапсид. Их функции, указывающие на описанные эволюционные преобразования, изменяются у каждого поколения сумчатых. В ходе их развития в сумке молоточек и наковальня выполняют рептилийную роль сочленовной и квадратной костей. Лишь когда молодые особи покидают сумку, они отделяются от нижней челюсти и включаются в состав среднего уха.

У *Probainognathus* надугловая и зубная кости разрастаются назад до чешуйчатой, образуя вторичный челюстной сустав. По мере дальнейшего развития зубной кости можно различить два функциональных челюстных сустава: медиальный рептилийный из сочленовной и квадратной костей и латеральный, типичный для млекопитающих,— из зубной и чешуйчатой. Оба сохраняются у ранних млекопитающих (см.

гл. 18). До сих пор не установлено, когда молоточек и наковальня вошли в состав среднего уха, но желоб на внутренней поверхности зубной кости, отмечающий место прикрепления постдентальных костей у раннеюрских млекопитающих, у верхнеюрских родов отсутствует.

Челюстная механика

Давление отбора на оптимизацию восприятия воздушных колебаний должно было оставаться сильным на протяжении всей эволюции цинодонтов, противодействуя даже давлению, направленному на дальнейшее упрочнение элементов нижней челюсти.

Трудно понять, как челюсти продвинутых цинодонтов противостояли силам, приложенным к ним увеличившимся объемом челюстной мускулатуры. Брамбл (Bramble, 1978) разработал изящную модель распределения сил, возникающих при пережевывании пищи.

Долгое время признавалось, что даже у современных млекопитающих площадь челюстного сустава слишком мала и, по-видимому, не способна выдержать полное усилие челюстных мускулов. Эта проблема должна была стоять гораздо острее у продвинутых цинодонтов. Хотя силы отдельных компонентов челюстной мускулатуры действуют в разных направлениях, все они, видимо, давят на челюстной сустав, поскольку это единственная ось, вокруг которой вращается нижняя челюсть.

Важнейшая черта модели Брамбла — признание того, что место, в котором удерживается во рту пища, выступает в роли второй оси вращения. Это проще всего показать на примере умеренно продвинутого цинодонта типа *Trirachodon*, сконцентрировав внимание на единственной мышце — височной (рис. 17-49). Ее сила действует на венечный отросток в постеродорсальном направлении. Можно продолжить эту линию антеровентрально до пересечения с зубным рядом. Эта линия называется спроецированной

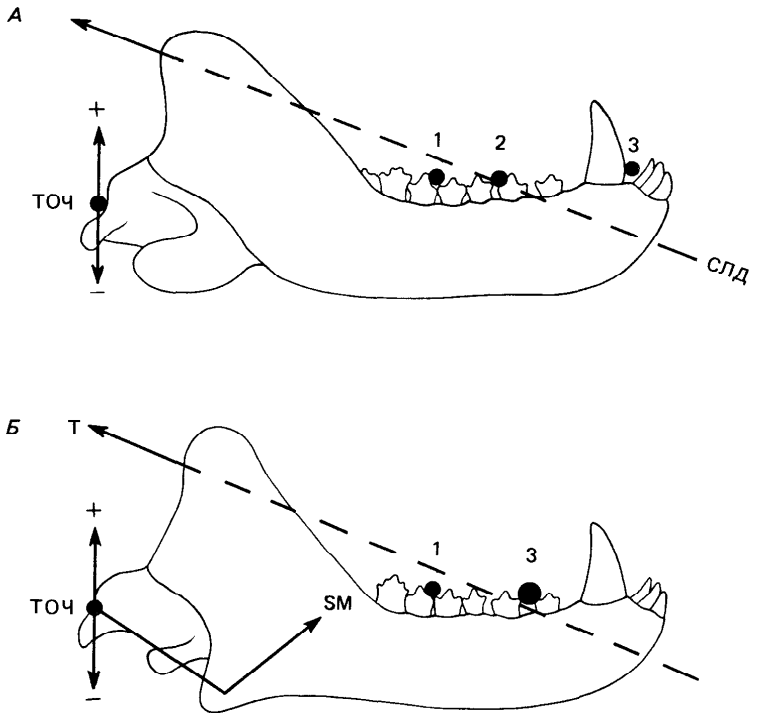


Рис. 17-49. Разложение сил, действующих на челюстной сустав зверообразной рептилии (на основе двуосной модели Bramble, 1978). Сокращения: СЛД — спроецированная линия действия височной мышцы; ТОЧ — точка опоры челюстного сустава; Т — височная мышца; SM — поверхностная жевательная мышца; 1, 2, 3 — прикусные точки опоры. *А*. Когда прикусная точка опоры находится в положении 3 (в передней части рта), сокращение височной мышцы прилагает положительное усилие к челюстному суставу. Когда прикусная точка опоры находится в положении 1 (у заднего конца челюсти), на челюстной сустав действует отрицательная сила. Когда прикусная точка опоры находится непосредственно на спроецированной линии действия мышцы, приложенная к суставу сила нейтральна. *Б*. Уровновешивание сил, генерируемых височной и поверхностной жевательной мышцами. Поверхностная жевательная мышца, сила которой изображена стрелкой SM, действует почти под прямым углом к височной (Т). Когда прикусная точка опоры находится у переднего края челюсти (3), сила, приложенная к челюстному суставу, отрицательна, а когда в положении 1 — положительна. Примерно в середине челюсти будет находиться точка опоры, при которой силы височной и поверхностной жевательной мышц нейтрализуют друг друга

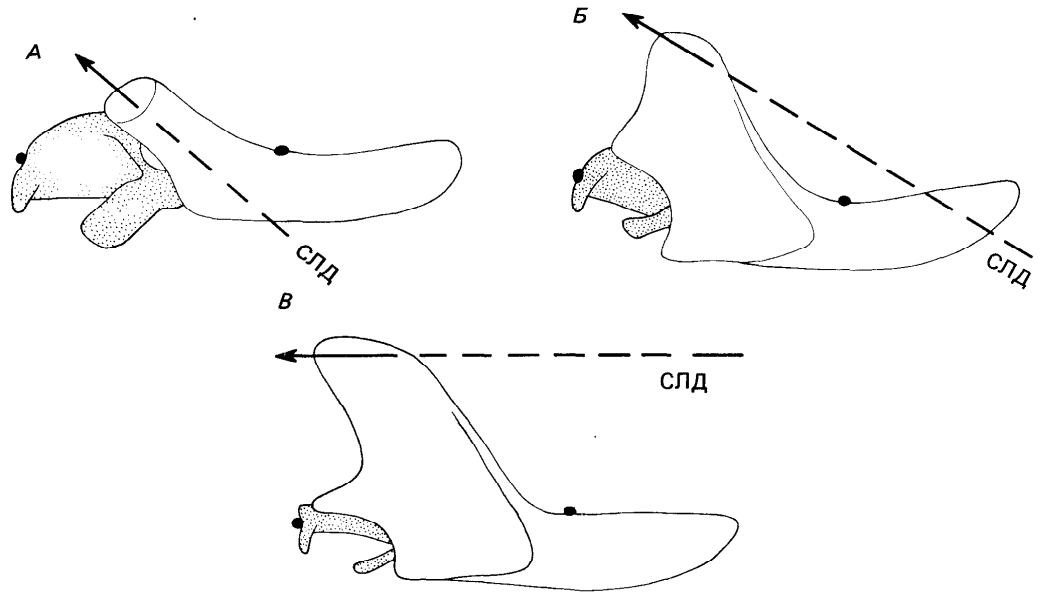


Рис. 17-50. Челюсти трех цинодонтов. Показано изменение сил, действующих на челюстной сустав, при постепенном росте вверх венечного отростка. Рассмотрена только височная мышца. *А*. У *Procynosuchus* спроецированная линия мышечного действия (СЛД) пересекает нижнюю челюсть позади зубного ряда, и сила, приложенная к челюстному суставу, положительна независимо от места прикусывания пищи. *Б*. У *Trirachodon* СЛД пересекает середину зубного ряда, так что более передний укус будет создавать положительное усилие, а более задний — отрицательное. *В*. У *Probainognathus* СЛД проходит выше конца челюсти, и сила, приложенная к челюстному суставу, отрицательна независимо от того, где прикушена пища. С образованием поверхностной жевательной мышцы укус цинодонтов стал значительно сильнее, в то время как челюстной сустав уменьшился. Этот процесс объясняет, как могли редуцироваться постдентальные кости поздних терапсид в связи с эволюцией среднего уха млекопитающих (Bramble, 1978)

линией действия. Если кусаемая пища расположена спереди от точки пересечения, сила мышцы поднимает заднюю часть нижней челюсти, создавая положительное давление на челюстной сустав. Если же пища и соответственно ось вращения находятся позади точки пересечения, задняя часть нижней челюсти опускается и на челюстной сустав действует отрицательное давление. Чем дальше сдвинута назад точка укуса, тем оно больше. Глубокая жевательная мышца действует в том же направлении, что и височная.

И напротив, поверхностная жевательная мышца ориентирована так, чтобы создавать уравнивающий эффект. Если рассматривать ее отдельно, максимальная положительная сила прикладывается как раз тогда, когда пища находится ближе к заднему концу челюсти, а максимальная отрицательная сила — когда ближе к переднему.

Когда пища находится у заднего конца челюсти, большая отрицательная сила, развиваемая височной и глубокой жевательной мышцами, уравновешивается положительной силой поверхностной жевательной мышцы. В принципе можно было бы уравнять их по всей длине челюсти, соответственно изменяя усилие первой или второй мышечной массы. Фактически же преобладает отрицательная сила височной мышцы, когда пища в задней части челюсти, и положительная, когда она спереди. Однако никогда сила, приложенная к челюстному суставу, не будет так велика, как могло бы быть при работе только височной или только поверхностной жевательной мышцы.

Соотношение между силами зависит от высоты венечного отростка и ориентации височной мышцы. В ходе эволюции цинодонтов точка пересечения спроецированной линии действия с нижней челюстью все более сдвигается вперед (рис. 17-50). У *Probainognathus* она проходит выше переднего конца челюсти, так что на челюстной сустав действует отрицательная сила независимо от места укуса.

Аллин предположил, что эта сила компенсируется депрессором нижней челюсти (m. depressor mandibulae), который начинается на задней стороне черепа и прикрепляется к сочленовной кости, предотвращая смещение нижней челюсти. Он поместил начало этого мускула внутрь желоба, образованного латеральным выпячиванием чешуйчатой кости. Другие авторы (см., например, Sues, 1983) реконструировали внутри этого желоба наружный слуховой проход, считая, что ретроартикулярный отросток сочленовной кости был слишком хрупким, чтобы служить местом прикрепления мощного депрессора.

Посткраниальный скелет

Самый поздний хиникводонтид, у которого хорошо изучен посткраниальный скелет,— *Probelesodon* (см. рис. 17-44). Его конечности значительно стройнее, чем у примитивных цинодонтов, однако строение и их самих, и их поясов не особенно продвинуто по сравнению с галезавридами. Как подчеркивал Кемп (Kemp, 1982, 1983), своим посткраниальным скелетом позднетриасовые и раннеюрские тритилодонты гораздо ближе к млекопитающим, чем среднетриасовые хиникводонтиды.

В обеих группах реберные пластины, столь заметные у примитивных цинодонтов, утрачены, и ребра такие же, как у большинства рептилий и ранних млекопитающих. Роль аксиальной мускулатуры в поддержании туловища, по-видимому, гораздо важнее. Утрачены даже дополнительные зигапофизные сочленения, обычные у более примитивных форм. Поразительно, что различия между грудными и поясничными ребрами, заметные у *Thrinaxodon*, исчезли у большинства продвинутых цинодонтов, хотя у тритилодонтов наблюдается четкая разница между грудными и поясничными позвонками.

Тело эпистрофея у тритилодонтов по форме становится таким же, как у млекопитающих, с развитием крупного переднего зубовидного отростка, который только намечается у ранних цинодонтов. Однако дуга атланта и гипоцентр еще не слились друг с другом. Концы тел плоские (амфиплатные), как у млекопитающих, с утратой между ними хордальных остатков, соответствующих амфицельным позвонкам более примитивных синапсид. У тритилодонтов всего два крестцовых позвонка, как и у ранних млекопитающих, а следующие за ними хвостовые позвонки удлинены и образуют длинный, но тонкий хвост.

Оставаясь еще гораздо более примитивным, чем у плацентарных и сумчатых, строение их плечевого пояса вплотную приближается к характерному для примитивных раннеюрских млекопитающих. Коракоидные элементы редуцированы сильнее, чем у ранних цинодонтов, а гленоидная впадина очень широко открыта наружу (рис. 17-51). Акромион и основание переднего края пластины лопатки отклонены латерально от переднего края коракоидной области, по-видимому обеспечивая проход для части надкоракоидной мышцы (m. supracoracoideus), которая, как считается, отходила от медиальной поверхности лопаточной пластины. Этот мускул гомологичен надостной мышце (m. supraspinatus) продвинутых млекопитающих и помогает стабилизировать плечевой сустав, когда плечевая кость удерживается в более вертикальном положении.

У плечевой кости длинный диафиз и крупная полусферическая головка. Согласно Кемпу (Kemp, 1982), ориентация передней конечности у тритилодонтов стала такой же, как у примитивных млекопитающих.

Тазовый пояс и задняя конечность нижнеюрских тритилодонтов внешне также выглядят, как у млекопитающих (рис. 17-52). Подвздошная кость длинная и направлена антеродорсально, ее продолжение назад, обычное для ранних синапсид, отсутствует. Гребень, проходящий по всей длине латеральной поверхности этой кости, разделяет места отхождения ягодичной (подвздошно-бедренной) мышцы (m. gluteus) сверху и подвздошной (m. iliacus) и поясничной (m. psoas) (внутренней лобково-седалищно-бедренной) мышц снизу. Лобковая и седалищная кости развернуты назад так, что большей частью находятся позади вертлужной впадины. Эти три скелетных элемента остаются у всех цинодонтов самостоятельными зонами окостенения, но полностью сливаются у млекопитающих. Запирательное отверстие, начавшее развиваться у ранних цинодонтов, крупное.

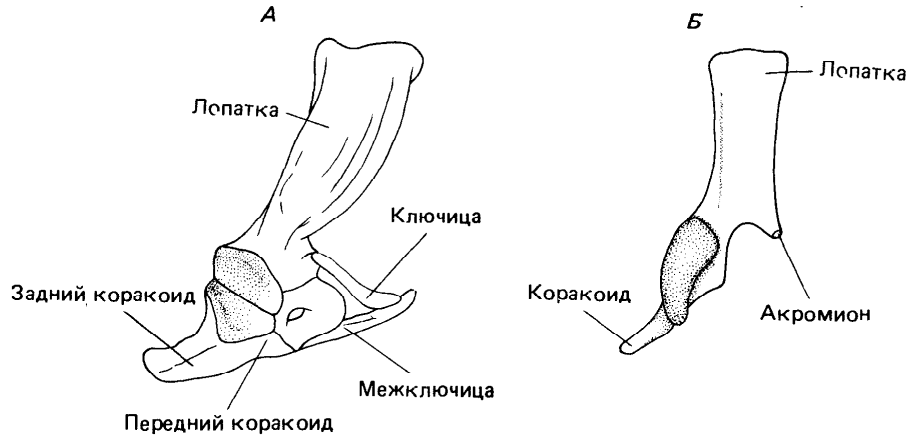


Рис. 17-51. Изменения в плечевом поясе продвинутых терапсид. *А* — цинодонт (Jenkins, Parrington, 1976); *Б* — тритилодонт *Oligokyphus* (Kemp, 1982)

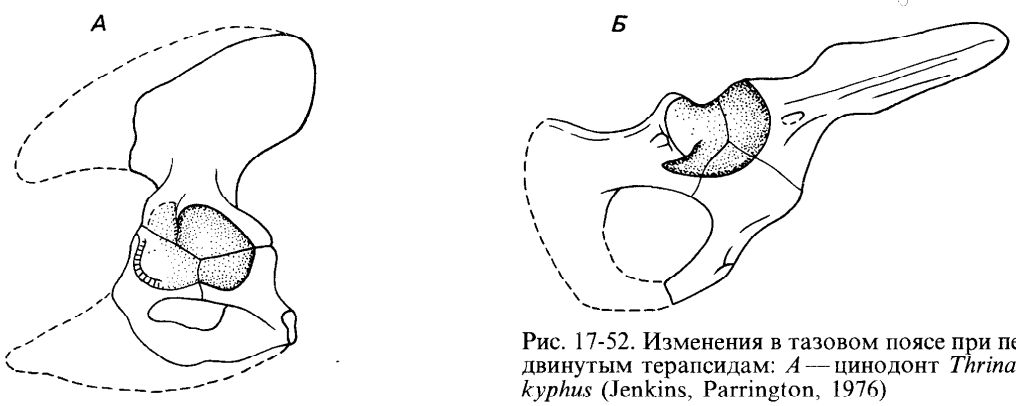


Рис. 17-52. Изменения в тазовом поясе при переходе от примитивных к продвинутым терапсидам: *А* — цинодонт *Thrinaxodon*; *Б* — тритилодонт *Oligokyphus* (Jenkins, Parrington, 1976)

Бедренная кость тритилодонтов практически прямая с крупной, медиально загнутой, полусферической головкой. Положение и движение задней конечности, вероятно, близки к свойственным примитивным современным млекопитающим.

Заключение

Происхождение млекопитающих можно проследить через зверообразных рептилий до самого начала радиации амниот в раннем пенсильвании. Зверообразные рептилии объединены в два отряда — пеликозавров и терапсид (подкласс Synapsida). Ранние пеликозавры отличаются от других примитивных амниот крупными размерами, зубной системой и пропорциями черепа (указывающими на хищный образ жизни), а также наличием бокового височного окна. Пеликозавры были самыми многочисленными амниотами позднего пенсильвания и ранней перми. Различают несколько их семейств, включая примитивных офиакодонтов, растительноядных эдафозавров и казеид и крупных хищных сфенакодонтид. Огромный «парус» сфенакодонта *Dimetrodon*, который поддерживался сильно удлиненными остистыми отростками, по-видимому, служил для поглощения и выделения тепла, указывая на то, что даже самые продвинутые пеликозавры были, как и большинство рептилий, эктотермами с низкой интенсивностью метаболизма.

Переход от пеликозавров к терапсидам по ископаемым остаткам неизвестен. Изменения морфологии и физиологии могли быть результатом смены условий окружающей среды. Первые известные терапсиды из верхней перми России уже довольно разнообразны. Своим черепом примитивные эотитанозухиды напоминают сфенакодонтовых пеликозавров, особенно наличием отогнутой пластины угловой кости, но их конечности были ориентированы более вертикально и двигались в более близком к переднезаднему направлении. К примитивным терапсидам относятся как хищные, так и крупные растительноядные роды, обычные в поздней перми России и Южной Африки. Самыми многочисленными терапсидами были растительноядные дицинодонты, зубная система которых функционально замещалась роговым клювом. Они разрезали пищу направленными назад, почти горизонтальными движениями нижней челюсти. Дицинодонты были крайне разнообразны по экологии и размерам тела, но все отличались очень близким строением челюстей.

Различают три основные группы хищных терапсид: примитивные верхнепермские горгонопсы, более разнообразные тероцефалы и цинодонты, давшие начало млекопитающим.

Важнейшей чертой, отличавшей продвинутых терапсид от примитивных амниот, была возросшая интенсивность метаболизма, прослеживающаяся у примитивных цинодонтов по увеличению аддукторной камеры, усложнению щечных зубов и образованию вторичного неба, связанными с продолжительным пережевыванием пищи. По строению и функции комплекса атлант — эпистрофей цинодонты приблизились к млекопитающим; то же можно сказать о конечностях и их поясах у этой группы.

К продвинутым цинодонтам относятся как хищные, так и растительноядные линии. Растительноядные цинодонты своим посткраниальным скелетом очень близки к млекопитающим, но в то же время резко отличались от них отсутствием клыков и передних щечных зубов при сильном развитии давящих и перетирающих задних зубов.

Хищные хиникводонтиды — наиболее «зверообразные» из детально известных цинодонтов. Их вторичное небо хорошо развито, а щечные зубы сжаты латерально и несут продольные ряды бугров, как у ранних млекопитающих. В отличие от тритилодонтов зубная кость приближается к чешуйчатой, что создает условия для образования вторичного челюстного сустава, свойственного млекопитающим. Мозговая коробка цинодонтов также принимает типичную для млекопитающих форму за счет вентрального разрастания теменной и лобной костей и включения надкрыловидной кости в стенку черепа спереди от слуховой капсулы. Эти изменения могут

быть связаны с расширением и усилением зон прикрепления челюстной мускулатуры. Сам мозг остается относительно небольшим.

У зверообразных рептилий среднее ухо с системой выравнивания импедансов развилось совершенно иным путем, нежели у предков современных рептилий и птиц. У сфенакодонтовых пеликозавров отогнутая пластина угловой кости, по-видимому, функционировала как барабанная перепонка. Ее вибрации передавались внутреннему уху через сочленовную, квадратную кости и стремя. У терапсид кости на заднем конце нижней челюсти не присоединялись к зубной швами и способны были двигаться самостоятельно, что облегчало проведение колебаний. Постдентальные кости постепенно редуцировались, но остались частью нижней челюсти даже у ранних млекопитающих. Форма и относительное расположение этих элементов недвусмысленно указывают, что квадратная, сочленовная и угловая кости рептилий гомологичны соответственно наковальне, молоточку и барабанной кости современных млекопитающих.

Численность хищных цинодонтов постепенно снижается к концу триаса. Конкретная их линия, приведшая к млекопитающим, пока неизвестна.

Литература

Орлов Ю. А. (1958). Хищные диноцефалы из фауны Ишеева (Titanosuchia). Труды ПИН АН СССР, **72**, 1—114.

Чудинов П. К. (1960). Верхнепермские терапсиды из местонахождения Ежово. Пал. журнал, **4**, 81—94.

Allin E. F. (1975). Evolution of the mammalian middle ear. J. Morph., **147**, 403—438.

Allin E. F. (1986). The auditory apparatus of advanced mammal-like reptiles and early mammals. In: N. Hotton III, P. D. MacLean, J. J. Roth (eds.), The Evolution and Ecology of Mammal-like Reptiles, pp. 283—294. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Barghusen H. R. (1973). The adductor law musculature of *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria). J. Paleont., **47**, 823—834.

Barghusen H. R. (1975). A review of fighting adaptations in dinocephalias (Reptilia, Therapsida). Paöeobiology, **1**, 295—311.

Barghusen H. R. (1976). Notes on the adductor jaw musculature of *Venjukovia*, a primitive anomodont therapsid from the Permian of the U.S.S.R. Ann. S. Afr. Mus., **69**, 249—260.

Bennett A. F., Dawson W. R. (1976). Metabolism. In: C. Gans and W. R. Dawson (eds.), Vol. 5. Biology of the Reptilia, pp. 127—211. Academic Press, London.

Bonaparte J. F., Barberèna M. C. (1975). A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida—Cynodontia). J. Paleont., **49** (5), 931—936.

Bramble D. M. (1978). Origin of the mammalian feeding complex; models and mechanisms. Paleobiology, **4**, 271—301.

Bramwell C. D., Fellgett P. B. (1973). Thermal regulation in sail lizards. Nature, **242**, 203—205.

Brink A. S. (1963). Notes on some new *Diademodon* specimens in the collection of the Bernard Price Institute. Paleontologia afr., **8**, 97—111.

Brinkman D. (1981). The structure and relationships of the dromasaurs (Reptilia: Therapsida). Breviora, **465**, 1—34.

Brinkman D., Eberth D. A. (1983). The interrelationships of pelycosaurs. Breviora, **473**, 1—35.

Broili F., Schröder J. (1934). Zur Osteologie des Kopfes von *Cynognathhus*. Bayer. Akad. Wissenschaft München, Sitzungsberichte, Math.-Naturw. Abt., **1934**, 95—128.

Carroll R. L. (1964). The ealister reptiles. Zool. Jour. Linn. Soc., **45**, 61—83.

Carroll R. L. (1986). The skeletal anatomy and some aspects of the physiology of primite reptiles. In: N. Hotton III, P. D. MacLean, J. J. Roth, and E. C. Roth (eds.), The Evolution and Ecology of Mammal-like Reptiles, pp. 25—45. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Carroll R. L., Belt E. S., Dineley D. L., Baird D., McGregor D. C. (1972). Vertebrate paleontology of eastern Canada. 24th Intl. Geol. Congress, Canada 1972, Field Excursion A59, Guidebook, 1—113.

Chatterjee S. (1983). An ictidosaur fossil from North America. Science, **220**, 1151—1153.

Chudinov P. K. (1965). New facts about the fauna of the Upper Permian of the U.S.S.R. J. Geol., **73**, 117—130.

Cluver M. A. (1978). The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life. Ann. S. Afr. Mus., **76**, 213—246.

Cluver M. A., Hotton N., III. (1981). The genera *Dicynodon* and *Diictodon* and their bearing on the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). Ann. S. Afr. Mus., **83**, 99—146.

Cluver M. A., King G. M. (1983). A reassesment of the relationships of Permian Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of dicynodonts. Ann. S. Afr. Mus., **91** (3), 195—273.

Colbert E. H. (1948). The mammal—like reptile *Lycaenops*. Bull. An. Mus. Nat. Hist., **89**, 353—404.

Cox C. B. (1972). A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania. In: K. A. Jousey and T. S. Kemp (eds.). Studies in Vertebrate Evolution, pp. 173—189. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Crompton A. W., Hotton N., III. (1967). Functional morphology of the masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). Postilla, Yale Peabody Museum, **109**, 1—51.

Crompton A. W., Jenkins F. A. (1979). Origin of mammals. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clements (eds.), Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 59—73. University of California Press, Berkeley.

Currie P. J. (1977). A new haptodontine sphenacodont (Reptilia: Pelycosauria) from the Upper Pennsylvanian of North America. J. Paleont., **51** (5), 927—942.

Currie P. J. (1979). The osteology of haptodontine sphenacodonts (Reptilia: Pelycosauria). Paleontographica, Abt., A, **163**, 130—168.

Fourie S. (1974). The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. Ann. S. Afr. Mus., **65** (10), 337—400.

Gow C. E. (1980). The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida: Cynodontia). Proc. Roy. Soc. Lond., B, **208**, 461—481.

Gregory W. K. (1957). Evolution Emerging, Vol. 2. Macmillan, New York.

Hopson J. A. (1984). Late Triassic traverosodont cynodonts

from Nova Scotia and Southern Africa. Paleont. Afr., **25**, 181—201.

Jenkins F. A. (1970). The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna VII. The postcranial skeleton of the traversosontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). Breviora, **352**, 1—28.

Jenkins F. A. (1971). The postcranial skeleton of African cynodonts. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist., **36**, 1—216.

Jenkins F. A. (1984). A survey of mammalian origins. In: P. D. Gingerich and C. E. Badgley (eds.), Mammals. Notes for a Short Cozrse. Univ. Tenn., Studies Geol., **8**, 32 47.

Jenkins F. A., Parrington F. R. (1976). The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon, Megazostrodon* and *Erythrotherium*. Phil. Trans. Roy. Soc., Lond., B, **173**, 387—431.

Kemp T. S. (1979). The primitive cynodont *Procynosuchus*: Functional anatomy of the skull and rclationships. Phil. Trans. Roy. Soc., Lond., B, **285**, 73—122.

Kemp T. S. (1982). Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. Academic Press, London.

Kemp T. S. (1983). The relationships of mammals. Zool. J. Linn. Soc. Lond., **77**, 353—384.

Kemp T. S. (1986). The skeleton of a baurioid therocephalian therapsid from the Lower Triassic (*Lystosaurus* zone) of South Africa. Jour. Vert. Paleon., **6**, 215—232.

Kermack K. A., Mussett F., Rigney H. W. (1973). The lower jaw of *Morganucodon*. Zool. J. Linn. Soc., **53**, 87—175.

Langston W., Jr. (1965). *Oedalepos campi* (Reptilia: Pelycosauria). A new genus and species from the Lower Permian of New Mexico, and the family Eothyrididae. Bull. Texas Mem. Mus., **9**, 1—47.

Langston W., Jr., Reisz R. R. (1981). *Aerosaurus wellesi*, new species, a varanopseid mammal-like reptile (Synapsida: Pelycosauria) from the Lower Permian of New Mexico. J. Vert. Pal., **1** (1), 73—96.

Manley G. A. (1972). A review of some current concepts of the functional evolution of the ear in terrestrial vertebrates. Evolution, **26**, 608—621.

Mendrez C. H. (1972). On the skull of *Regisaurus jacobi*, a new genus and species of *Bauriamorpha* Watson and Romer 1956 (-Scaloposauria *Boonstra* 1953), from the *Lystrosaurus*-zone of South Africa. In: K. A. Joysey and T. S. Kemp (eds.), Studies in Vertebrate Evolution, pp. 191—219. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Mendrez C. H. (1974). Etude du crâne d'un jeune de *Moschorhinus kitchingi* Broom 1920 (? *Tigisuchus simus* Owen, 1876), The rocephalia Pristerosauria Moschorhinidae d'Afrique australe. Ann. S. Afr. Mus., **64**, 71—115.

Mendrez C. H. (1975). Principales variations du palais chez les thèrocèphales Sud-Africans (Pristerosauria et Scaloposauria) au cours du Permien Supèrieur et du Trias Infèrieur. Coll. Intl. C.N.R.S. 218. Problèmes actuels de palèontologie-èvolution des vertèbrès, 379—408.

Mendrez-Carroll C. H. (1979). Nouvelle ètude du crâne du type de *Scalaposaurus constrictus* Owen, 1876, de la zone à Ciatecephalus (Permien Supèrieur) d'Afrique australe. Bull. Mus. Natn. Hist. nat. 4e ser., **1** (Section C, No. 3), 155—201.

Olson E. C. (1962). Late Permian terrestrial vertebrates, U.S.A. and U.S.S.R. Trans. Am. Phil. Soc., **52**, 3—224.

Olson E. C. (1968). The family Caseidae. Fieldiana Geol., **17**, 225—349.

Olson E. C. (1974). On the source of the therapsids. Ann. S. Afr. Mus., **64**, 27—46.

Parrington F. R. (1946). On the cranial anatomy of cynodonts. Proc. Zool. Soc. Lond., **116**, 181—197.

Pearson H. S. (1924). A dicynodont reptile reconstructed. Proc. Zool. Soc. Lond., **1924**, 827—855.

Pough F. H. (1980). The adbantages of ectothermy for tetrapods. Am. Naturalist, **115**, 92—112.

Reisz R. (1972). Pelycosaurian reptiles from the Middle Pennsylvanian of North America. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., **144**, 27—62.

Reisz R. (1980). The Pelycosauria: A review of phylogenetic relationships. In: A. L. Panchen (ed.), The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates, pp. 553—591. Systematics Association Specisl Volume No. 15.

Reisz R. R. (1986). Pelycosauria. In: P. Wellnhofer (ed.), Handbuch der Paläoherpetologie, Part 17A, pp. 1—102. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.

Reisz R. R., Berman D. S. (1986). *Ianthosaurus hardestii* n. sp., a primitive ephadosaur (Reptilia, Pelycosauria) from the Upper Pennsylvanian Rock Shale near Garnett, Kansas. Can. Journ. Earth Sci., **23**, 77—91.

Romer A. S. (1948). Relative growth in pelycosaurian reptiles. Roy. Soc. S. Afr., Spec. Publ., Robert Broom Comm. Vol., 45—55.

Romer A. S. (1967). The Chanates (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. Breviora, **264**, 1—25.

Romer A. S. (1970). The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. Breviora, **344**, 1—18.

Romer A. S., Lewis A. D. (1973). The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna 19. Postcranial material of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. Breviora, **407**, 1—26.

Romer A. S., Price L. I. (1940). Review of the Pelycosauria. Geol. Soc. Am., Spec. Paper, **28**, 1—538.

Sigogneau D. (1970). Rèvision systèmatique des gorgonopsiens Sud-Africains. Cahiers de Palèontologie. Sditions C.N.R.S., Paris.

Sigogneau D., Chudinov P. K. (1972). Reflections on some Russian eotheriodonts (Reptilia, Synapsida, Therapsida). Palaeovertebrata, **5**, 79—109.

Sigogneau-Russell D., Russell D. E. (1974). Etude du premier Casèidè (Reptilia, Pelycosauria) d'Europe occidentale. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Ser. 3, No. 230, Sci terre, **38**, 145—215.

Stovall J. W., Price L. I., Romer A. S. (1966). The postcranial skeleton of the giant Permian pelycosaur Cotylorhynchus romeri. Bull. Mus. Comp. Zool., **135**, 1—30.

Sues H.-D. (1983). Advanced mammal-like reptiles from the Early Jurassic of Arizona. Doctoral thesis. Harvard University, Cambridge.

Sues H.-D. (1985). The relationships of the Tritylodontidae (Synapsida). Zool. J. Linn. Soc., **85**, 205—217.

Sues H.-D. (1986). The skull and dentition of two tritylodontid synapsids from the Lower Jurassic of western North America. Bull. Mus Comp. Zool., **151**, 215—266.

Ulinski P. S. (1986). Neurobiology of the therapsid-mammal transition. In: N. Hotton III, P. D. MacLean, J. J. Roth, and E. C. Roth (eds.), The Evolution and Ecology of Mammal-Like Reptiles, pp. 149—171. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Глава 18

Примитивные мезозойские млекопитающие и однопроходные

Многие признаки млекопитающих появились уже у терапсид, но между этими группами все еще сохранялись четкие различия. Самые ранние млекопитающие известны из позднего триаса и ранней юры. Это были мелкие формы, своей внешностью и образом жизни, по-видимому, напоминавшие современных землероек (рис. 18-1). Принадлежность их остатков млекопитающим основывается преимущественно на строении челюстей и зубов. В отличие от терапсид главный челюстной сустав сформирован чешуйчатой и зубной костями. Резцы, клыки и премоляры сменяются только один раз, а моляры не сменяются совсем. У моляров два корня и особый характер смыкания.

Радиация ранних млекопитающих четко отделена от терапсидной и начинается от отдельной линии мелких хищных или насекомоядных цинодонтов, отличавшихся от других зверообразных рептилий относительно крупным мозгом и, по всей вероятности, более интенсивным метаболизмом. Из верхнего триаса и юры известно несколько групп млекопитающих, из которых лучше всего изучены Morganucodontidae. По большинству признаков скелета они почти идеально подходят на роль предков более поздних млекопитающих.

Анатомия *Morganucodon*

Череп

Обнаружено много экземпляров рода *Morganucodon*, позволивших детально изучить бо́льшую часть его скелета. Кермак, Массетт и Ригни (Kermack, Mussett, Rigney, 1981) подробно описали череп морганукодона на основе сочлененного материала из Китая и тысяч разрозненных элементов из осадка карстовых трещин в Великобритании (рис. 18-2). По-видимому, весь материал раннеюрского возраста (синемюр).

Череп длиной около 3 см и относительно тела кажется крупным. По сравнению с черепами *Thrinaxodon* и *Probainognathus* он длиннее и тоньше. Ску-

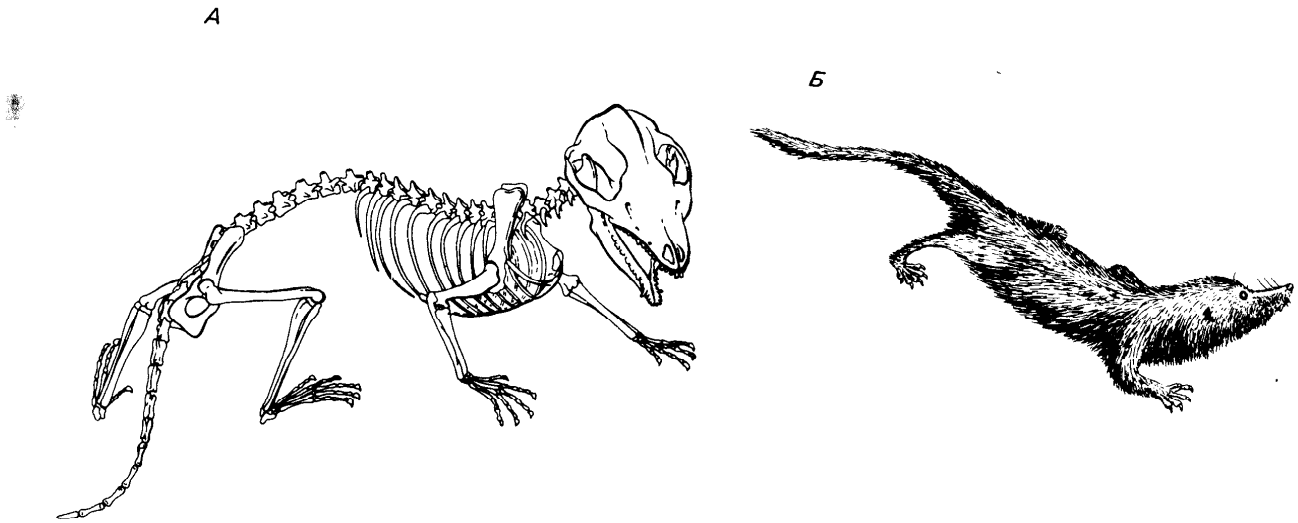


Рис. 18-1. *А*. Скелет примитивного млекопитающего, реконструированный на основании несочлененных костей *Morganucodon* и неполного скелета *Megazostrodon*. Длина до основания хвоста 10 см (Jenkins, Parrington, 1976). *Б*. Реконструкция примитивного млекопитающего на основании строения родов *Morganucodon* и *Megazostrodon* (Crompton, 1968)

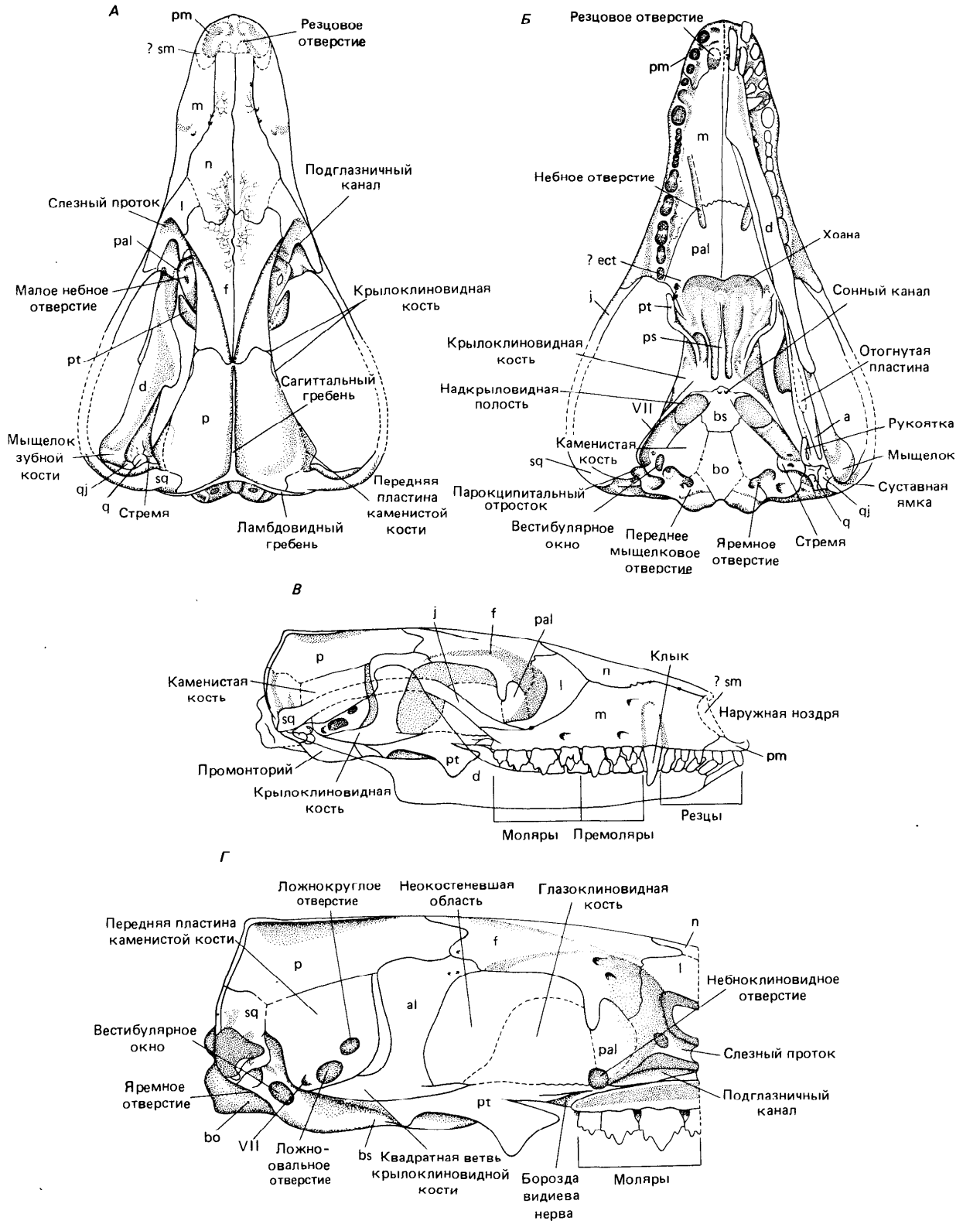


Рис. 18-2. Череп самого раннего, хорошо изученного млекопитающего *Morganucodon*. Вид: *А* — сверху; *Б* — со стороны неба; *В* — сбоку. *Г*. Латеральный вид мозговой коробки с удаленной скуловой дугой. Длина оригинала 2 см. Крылоклиновидная кость у образца сломана, поэтому представляется неестественно узкой (Kermack, Mussett, Rigney, 1981). Сокращения см. рис. 8-3, а также: al — крылоклиновидная кость

ловая дуга узкая, выгнута дорсально, но меньше выдается наружу. Височное окно и глазница слились. Мозговая коробка выглядит гораздо крупнее, чем у любого из известных цинодонтов, что отчасти можно объяснить более мелкими размерами всего черепа (менее половины его длины у *Probainognathus*).

Теменные кости слившиеся; линия их слияния образует узкий сагиттальный гребень. С утратой заглазничных и предлобных костей лобные становятся гораздо более крупными, чем у цинодонтов, элементами и распространяются вентролатерально по дорсальной части мозговой коробки, как и теменные кости. Спереди от глазниц они смыкаются с дорсальными отростками небных костей. В отличие от териевых (сумчатых и плацентарных) млекопитающих чешуйчатые кости в образовании мозговой коробки не участвуют.

Хотя конец морды известен плохо, можно полагать, что наружные ноздри сливались в одно отверстие. Вентрально предчелюстные и верхнечелюстные кости обрамляют резцовое отверстие, расположенное чуть латеральнее средней линии. У современных млекопитающих оно связано с якобсоновым органом, добавочным выростом носовой полости, служащим для восприятия запаха содержимого рта.

Над вторичным небом находится обширная носовая полость. По всей вероятности, она была выстлана протяженным обонятельным эпителием. У современных млекопитающих эта ткань поддерживается слабо окостеневающими, спирально расходящимися на вершине носовыми раковинами (turbinalia). И у продвинутых цинодонтов [1], и у ранних млекопитающих по внутренним поверхностям верхнечелюстных и носовых костей проходят продольные гребни, указывающие места прикрепления этих раковин.

Зубной ряд распространяется, как и вторичное небо, более чем на половину длины черепа. Расстояние между задним концом последнего и вторичным небом по сравнению с цинодонтами уменьшено и у более поздних млекопитающих сокращается еще сильнее. Размер крыловидных костей уменьшается, но на них еще сохраняется латеральный выступ, ограничивающий медиальные движения нижней челюсти. Возможно, у морганукодона еще была наружная крыловидная кость (ectopterygoideum), утраченная большинством позднейших млекопитающих. Квадратная ветвь крыловидной кости идет назад в виде узкого отростка снаружи от надкрыловидной полости, открытой вентрально латеральнее основной клиновидной кости.

Мозговую коробку видно сбоку на интактном черепе, а строение ее внутренней поверхности и детали отдельных костей можно изучить по образцам, собранным из осадка в карстовых расселинах. Наружная поверхность задней части мозговой коробки в целом напоминает таковую у хищных цинодонтов, но околоушная, или каменистая (petrosum), кость заходит вперед относительно дальше, чем у *Probainognathus*, и окружает отверстия для максиллярной и мандибулярной ветвей тройничного нерва (рис. 18-2), которые проходят у цинодонтов между околоушной и крылоклиновидной костями, а у современных териевых млекопитающих — сквозь крылоклиновидную кость (рис. 18-3). У сумчатых и плацентарных эти отверстия называются соответственно круглым (foramen rotundum) и овальным (f. ovale). Поскольку у морганукодона они находятся не на крылоклиновидной, а на каменистой кости, то называются ложнокруглым (f. pseudorotundum) и ложноовальным (f. pseudoovale). Кермак с коллегами (Kermack et al., 1981, 1984) придает большое таксономическое значение различиям в относительной протяженности крылоклиновидной и околоушной костей у морганукодона, цинодонтов и териевых млекопитающих. Работы Гриффитса (Griffiths, 1978) и Пресли (Presley, 1981) по эмбриогенезу современных млекопитающих показали, что ход окостенения стенки мозговой коробки сильно варьирует, особенно у однопроходных, а значит, относительная протяженность каменистой и крылоклиновидной костей могла на протяжении эволюции сильно изменяться.

Крылоклиновидная кость распространяется назад в виде узкой квадратной ветви под каменистой костью примерно до заднего конца ее передней пластинки. Крупное отверстие в боковой стенке черепа медиальнее глазницы, сохранявшееся у хищных цинодонтов, отчасти закрывается новой, глазоклиновидной (orbitosphenoideum), костью через которую проходит зрительный нерв (II). У некоторых тритилодонтов боковая стенка окостеневает более полно, так что по этому признаку они продвинутее примитивных млекопитающих.

У мозговой коробки широкое треугольное основание. Основная клиновидная кость прочно связана швом с крыловидной, но с дорсальной стороны можно видеть базиптеригоидный отросток, ранее образовывавший подвижное сочленение с крыловидной костью (рис. 18-4, *Б*); здесь основная клиновидная кость обособлена от остального черепа. Спереди она сливается с узким отростком парасфеноида (у большинства млекопитающих парасфеноид остается самостоятельным). Спереди он продолжается тонким срединным сошником.

Вентрально в основной клиновидной кости расположены сонные отверстия (foramen caroticum)

[1] У зверообразных рептилий четко выражены лишь гребни на носовых костях, связанные с носовыми раковинами.— *Прим. ред.*

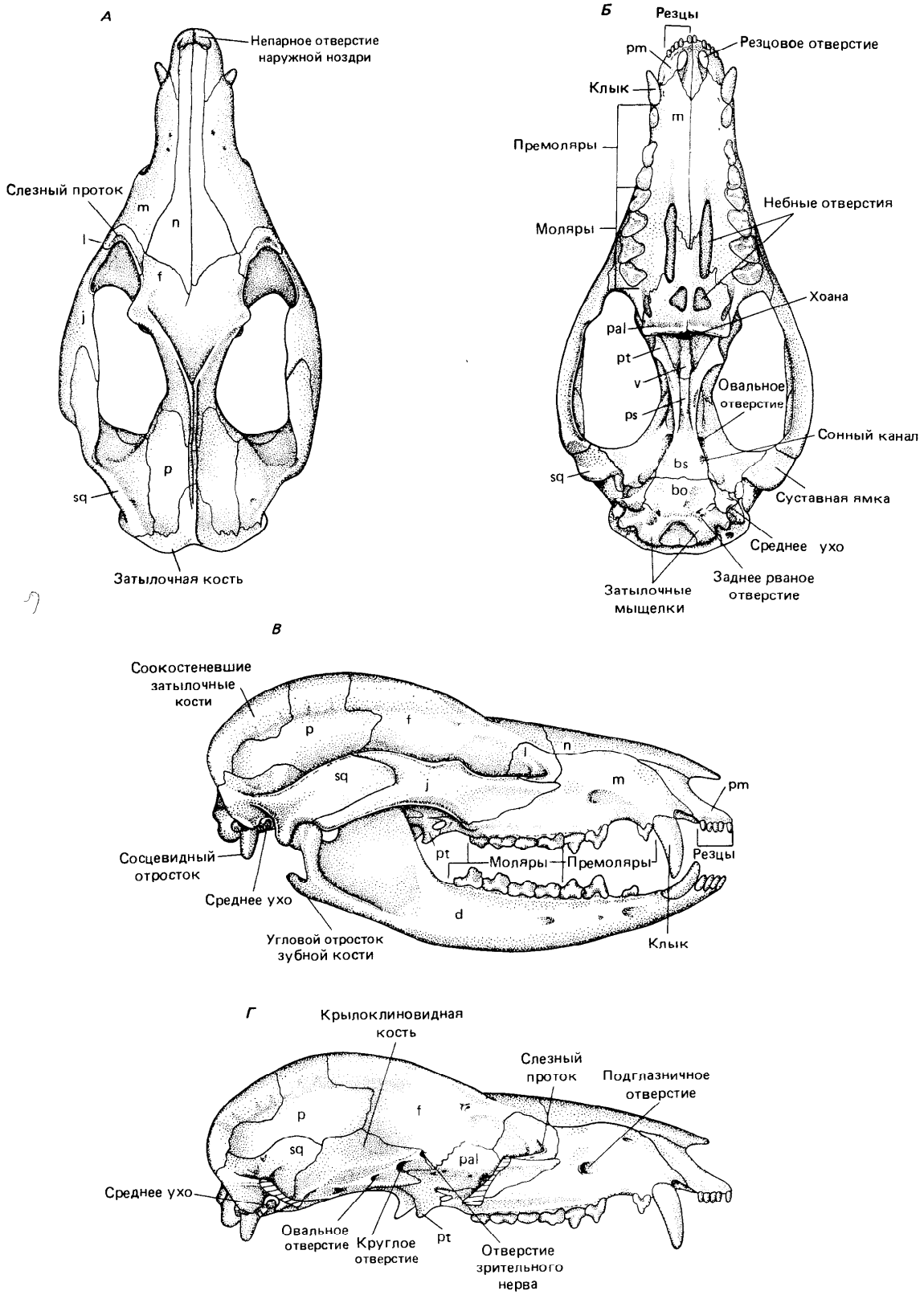


Рис. 18-3. Череп примитивного современного млекопитающего, сумчатого *Didelphis*. Вид: *А* — сверху; *Б* — со стороны неба; *В* — сбоку. *Г*. Вид черепа сбоку с удаленной скуловой дугой. Сокращения см. рис. 8-3

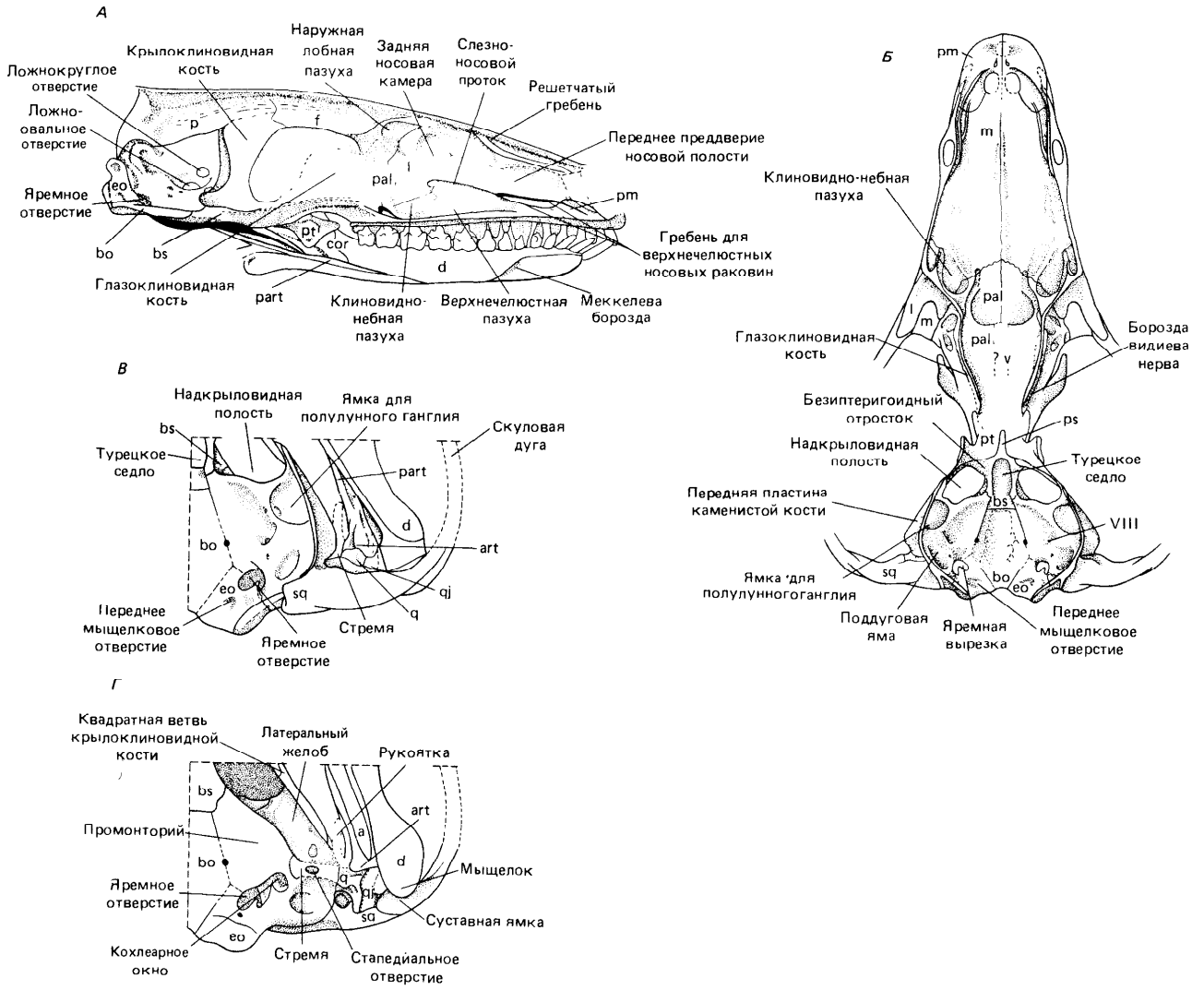


Рис. 18-4. *Morganucodon*. *А*. Медиальный вид сагиттального разреза черепа. *Б*. Дно черепа, вид сверху. *В*. Вид сверху задней части мозговой коробки и области челюстного сустава. *Г*. Вид снизу области среднего уха и челюстного сустава. Сокращения см. рис. 8-3 (Kermack, Mussett, Rigney, 1981)

для прохождения сонных артерий. Ход их у млекопитающих довольно разнообразен и положение этих отверстий служит важным классификационным признаком. У *Cynognathus*, гомфодонтов и тритилодонтид сонные артерии входят в турецкое седло с боков.

Слуховая капсула у морганукодона, как и у всех млекопитающих, окостеневает единым образованием — околоушной, или каменистой, костью, возникающей при слиянии заднеушной и переднеушной костей более примитивных тетрапод. Вентрально она формирует широкое дно мозговой коробки, тесно связанное с основной клиновидной и основной затылочной костями.

Важное отличие от цинодонтов — разрастание вперед основания каменистой кости с образованием части дна надкрыловидной полости медиальнее вертикально ориентированной передней пластины каменистой кости[1]. С дорсальной стороны можно видеть крупное углубление (рис. 18-4, *В*) для полулунного ганглия V нерва. Сзади и дорсальнее находится второе заметное углубление на внутренней поверхности каменистой кости — поддуговая яма (fossa subarcuata), где располагается боковой придаток мозжечка — часть мозга, играющая важную роль в координации мышечных сокращений.

[1] Передний отросток околоушной кости в менее развитом виде свойствен всем цинодонтам.— *Прим. ред.*

Улитка внутреннего уха гораздо крупнее, чем у цинодонтов, и ее положение можно определить снаружи по заметному выступу — промонторию (promontorium). Как у рептилий и однопроходных, она не завита спирально в отличие от сумчатых и плацентарных. Вентрально слуховая капсула прободена кохлеарным (улиточным) отверстием (foramen cochlearis) и вестибулярным (преддверным) отверстием (foramen vestibularis), или овальным окном (fenestra ovalis), на которое опирается основание стремени.

Эта область мозговой коробки значительно отличается от свойственной продвинутым плацентарным млекопитающим, поскольку здесь еще нет слуховой буллы (bulla), которая может сформироваться только после исключения сочленовной и квадратной костей из челюстного сустава. У примитивных сумчатых слуховая булла также отсутствует, т. е. строение остается примитивным (рис. 18-3).

Дорсальный край теменной и чешуйчатой костей формирует поперечный ламбдовидный гребень, отделяющий затылочную поверхность от височного окна. В отличие от продвинутых млекопитающих шовные соединения костей затылка еще хорошо заметны. Мыщелки полностью образованы боковыми затылочными костями, а основная затылочная видна сзади только узкой полоской. По сравнению с современными териевыми млекопитающими мыщелки располагаются довольно низко. Непосредственно спереди от каждого из них находится крошечное переднее мыщелковое отверстие для XII черепно-мозгового нерва, а между боковой затылочной и каменистой костями — отверстие для внутренней яремной вены, языкоглоточного (IX), блуждающего (X) и добавочного (XI) нервов, называемое у рептилий яремным, а у млекопитающих — задним рваным отверстием (foramen lacerum posterior).

Между чешуйчатой и каменистой костями расположена задневисочная яма, утраченная у более поздних млекопитающих. Таблитчатых и верхнезатылочных костей нет ни у одного из изученных экземпляров, однако мы полагаем, что они оставались самостоятельными центрами окостенения, как и заднетеменные кости на ранних стадиях развития современных млекопитающих.

Челюстной сустав располагается у примитивных млекопитающих по уровню непосредственно перед затылочным мыщелком, но у продвинутых форм смещен вперед. Его примитивное заднее положение, возможно, объясняется унаследованной от цинодонтов тесной связью между постдентальными нижнечелюстными костями и слуховой капсулой. У морганукодона чешуйчатая кость образует отчетливую, но неглубокую суставную впадину для сочленения с мыщелком зубной кости (рис. 18-4, *Г*). Непосредственно медиальнее ее находится углубление для квадратноскуловой и квадратной костей, образующих сустав с сочленовной. Квадратная кость медиально поддерживается парокципитальным отростком слуховой капсулы. Челюстной сустав располагается немного выше уровня зубного ряда, тогда как у хищных цинодонтов — вентральнее его.

Стремя пронизано крупным стапедиальным отверстием и сочленяется с медиальной поверхностью квадратной кости. Эти элементы, по-видимому, уже функционировали как слуховые косточки, но по своим относительным размерам они лишь немного мельче, чем у цинодонтов. Судя по величине угловой кости и ретроартикулярного отростка сочленовной, барабанная перепонка должна была оставаться крайне крупной по сравнению с таковой у современных млекопитающих. Кермак и его коллеги показали, что соотношение размеров барабанной перепонки и подошвы стремени могло обеспечивать их функционирование в качестве эффективной структуры выравнивания импедансов, но из-за их величины и сохраняющейся тесной связи с нижнечелюстным аппаратом эти элементы, вероятно, передавали звук гораздо хуже, чем у современных млекопитающих.

Нижняя челюсть

Нижняя челюсть морганукодонтид снаружи выглядит типично для млекопитающих: крупная зубная кость образует высокий венечный отросток и выраженный мыщелковый отросток для сочленения с черепом (рис. 18-5). Как и у продвинутых цинодонтов, ее нижняя граница оканчивается сзади округлым отростком, который сравнивали с угловым у териевых млекопитающих, несмотря на то что он находится спереди от мыщелка. Такое же его расположение, свойственное и другим ранним млекопитающим, особенно *Dinnetherium* (см. рис. 18-12), предполагает, что данная структура примитивнее и поэтому лучше называть ее ложноугловым отростком (processus pseudoangularis). Между ним и мыщелком заметны узкая отогнутая пластинка угловой кости и рукоятка (manubrium) сочленовной, которые должны были поддерживать обширную барабанную перепонку.

С медиальной стороны видно, что все постдентальные кости цинодонтов еще сохранены, хотя их размер сильно редуцирован. Стержневидные предсочленовная, угловая и надугловая кости лежат в углублении на внутренней поверхности зубной. Венечная кость представляет собой плоскую, асимметричную пластинку у основания венечного отростка. Суставная поверхность сочленовной кости вогнута и направлена почти прямо назад, чтобы окружать обращенное вперед основание квадратной кости.

Симфиз нижней челюсти развит несильно, и обе ветви могут двигаться независимо друг от друга.

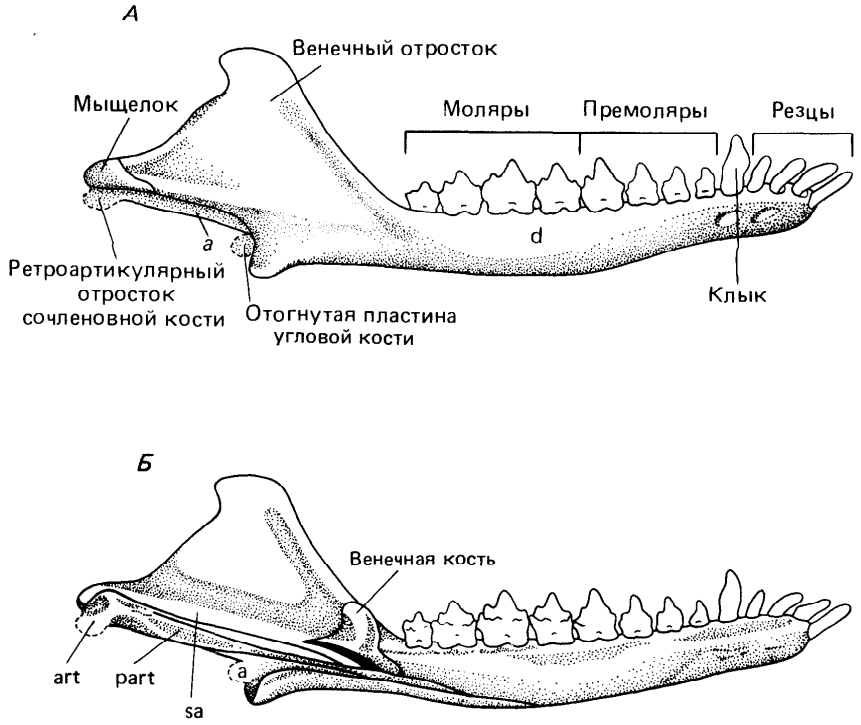


Рис. 18-5. Нижняя челюсть *Morganucodon*: *А* — латерально; *Б* — медиально. Сокращения см. рис. 8-3 (Kermack, Mussett, Rigney, 1973)

Зубной аппарат

Зубной аппарат — один из важнейших признаков, используемых при изучении эволюции и классификации млекопитающих. Форма зубов и характер прикуса у млекопитающих гораздо сильнее коррелируют с рационом и образом жизни, чем у любой другой группы позвоночных. Зубная эмаль — самая твердая из тканей скелета, поэтому чаще всего сохраняется в ископаемом состоянии и обнаруживается при раскопках. Возможности для эволюции различных типов зубной системы настолько велики, что большинство видов млекопитающих можно различить по расположению бугров одного-единственного коренного зуба.

Однако развитие различных типов зубов ограничено функциональными и онтогенетическими рамками, поэтому каждая крупная таксономическая группа может быть охарактеризована определенным диапазоном изменчивости зубной системы, чрезвычайно тесно коррелирующей с другими используемыми для классификации признаками.

Установление всех особенностей строения зубной системы почти равносильно выяснению происхождения млекопитающих. Многие другие признаки скелета относительно постепенно изменяются при переходе от продвинутых зверообразных рептилий к ранним млекопитающим. Появление специфической морфологии зубов и типа прикуса хорошо коррелирует со временем первоначальной радиации, приведшей к дивергенции их основных мезозойских групп. Изменения в зубной системе, возможно, связаны также со значительным уменьшением размеров по сравнению с цинодонтами, что должно было повлечь за собой существенные изменения в обмене веществ и в характере размножения (Hopson, 1973) [1].

Зубы млекопитающих на примере морганукодона характеризуются дифференцировкой на резцы (I), клыки (C), предкоренные (премоляры) (P) и коренные (моляры) (M) зубы. Количество зубов каждой категории связано с характером питания, используется для классификации и описывается **зубной формулой**, отражающей их число в верхней и нижней челюстях. У морганукодона она выглядит так: I 5/4 C1/1 P4/4 M4/4, или

$$\frac{5\ 1\ 4\ 4}{4\ 1\ 4\ 4}.$$

Резцы, клыки и премоляры примитивных млекопитающих смсняются только один раз в жизни, а моляры — никогда. У щечных зубов два корня и специ-

[1] Среди цинодонтов известны и мелкие формы, не превышающие размерами морганукодона.— *Прим. ред.*

фический тип прикуса (окклюзии), связанный с особым расположением на них бугров. Некоторые из этих признаков известны как у растительноядных, так и у хищных цинодонтов, но все они одновременно ни у одного из известных цинодонтов не встречаются. И у тритилодонтов, и у хищных цинодонтов число смен зубов уменьшено, но моляры сменяются хотя бы один раз. У тритилодонтов щечные зубы многокоренные, но клыки и передние щечные зубы утрачены. У гомфодонтов и тритилодонтов наблюдается окклюзия, но исключительно как результат движений нижней челюсти в вертикальной плоскости, тогда как уже у самых ранних млекопитающих она включает и поперечный компонент.

В строении зубов галезаврид и хиникводонтид меньше признаков млекопитающих, чем у тритилодонтов, но нет и специализаций, отсутствующих у ранних млекопитающих. Хотя все щечные зубы сменяются более одного раза, у *Thrinaxodon* и *Probainognathus* некоторые из них похожи по строению на премоляры и моляры. Они несут следы износа, но на нижней челюсти расположены медиальнее, чем на верхней, так что ни форма, ни размещение верхних и нижних зубов никак специфически не связаны.

Возможно, отсутствие специфической окклюзии у хищных цинодонтов связано с сохранением примитивной непрерывной смены зубов. Поскольку зубы сменялись неоднократно и многие из них какое-то время не были полностью функциональны, не возникало и сильного давления отбора в сторону установления точной окклюзии. За малыми исключениями, у млекопитающих моляры не сменяются вне зависимости от продолжительности жизни, а более передние зубы сменяются только один раз.

Кромптон и его коллеги (Crompton, 1971, 1972, 1974; Crompton, Jenkins, 1968; Crompton, Kielan-Jaworowska, 1978; Crompton, Hiiemäe, 1970) досконально проследили эволюцию окклюзии моляров от продвинутых терапсид до териевых млекопитающих. У хиникводонтид иногда заметны следы изнашивания между латеральной поверхностью нижнего и медиальной верхнего моляров, но оно, повидимому, не было важным компонентом жевания. Зато у морганукодона характер износа зубов очень специфичен и тесно коррелирует с их строением (рис. 18-6). Как у галезаврид и у хиникводонтид, коронки латерально сжаты и спереди назад несут ряд апикальных бугров. Расположение и функции главных из них постоянны. Бугры верхних зубов обозначаются заглавными буквами, а нижних — строчными. Самый высокий бугор приблизительно посередине зуба будет соответственно — **A**, **a**. Бугор перед ним — **B**, **b**. Бугры **C**, **c** и **D**, **d** расположены сзади **A**, **a**. У галезаврид и некоторых хиникводонтид вдоль внутреннего, или лингвального (со стороны языка), края моляров проходит низкий гребень, цингулум (поясок). У морганукодона помимо этого есть еще латеральный, или буккальный (со стороны щеки), цингулум на верхних зубах. На нем расположены мелкие бугры.

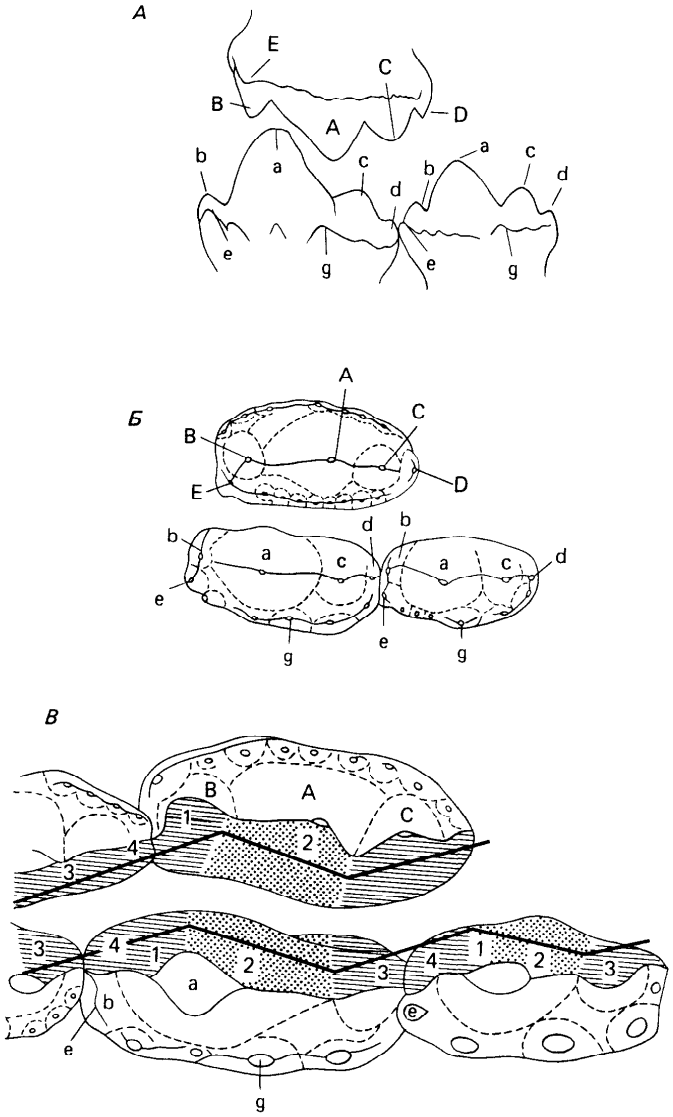


Рис. 18-6. *А, Б.* Верхний и нижние моляры *Morganucodon*: вид изнутри и с жевательной стороны. *В.* Вид с жевательной стороны двух верхних и трех нижних моляров. Стирающиеся грани образуют две стороны «широкоугольных», противоположно направленных треугольников. Ориентация этих граней показана жирными черными линиями (Crompton, Jenkins, 1968). Передняя сторона — слева

Бугры острые и могли использоваться для прокусывания добычи с момента прорезания зубов, но на только что прорезавшихся зубах участки, пригодные для этого, ограничены. На протяжении жизни животного в результате специфического характера

истирания между верхними и нижними зубами развивались более эффективные режущие поверхности. Медиальная поверхность **A** (главный бугор верхнего моляра) снашивается о латеральную поверхность нижнего зуба между **a** и **c**; латеральная поверхность **a** — о медиальную между **A** и **B**. В дальнейшем в процессе истирания устанавливается зигзагообразное расположение фасеток снашивания, максимально эффективное при скусывании. Этот характер строения наиболее четко виден с окклюзионной стороны (рис. 18-6, *B*).

Геометрия фасеток снашивания показывает, что зубы нижней челюсти должны были двигаться при смыкании и медиально, и дорсально. Движение челюстей у морганукодонтид, по всей вероятности, было очень похоже на известное для некоторых примитивных современных млекопитающих, например опоссума. Кромптон и Хииемяе (Crompton, Hiiemäe, 1970) изучили характер его жевания, чтобы на основании этих данных реконструировать его особенности у ранних млекопитающих. Ветви челюсти у опоссума в симфизе соединены непрочно, что позволяет им двигаться относительно независимо друг от друга. Одна из самых характерных черт — то, что *прикус осуществляется в каждый момент только одной ветвью челюсти.* Если смотреть спереди, при этом она движется сначала латерально, затем медиально и слегка вперед, когда зубы смыкаются. При открывании рта они движутся прямо вниз. Таким образом, окклюдирующие зубы при открывании и закрывании рта описывают траекторию, близкую к треугольнику. Поперечное их движение во время смыкания и независимость двух ветвей челюсти относятся к важнейшим признакам ранних млекопитающих, которые отличают их от всех цинодонтов.

Посткраниальный скелет

Дженкинс и Паррингтон (Jenkins, Parrington, 1976) описали посткраниальный скелет морганукодонтид по почти полному скелету рода *Megazostrodon* из верхнего триаса или нижней юры Южной Африки и хорошо сохранившимся, но не сочлененным элементам *Morganucodon* (*Eozostrodon*) (см. рис. 18-1, 18-7). Эти ранние млекопитающие были длиной приблизительно 10 см до основания хвоста и могли весить от 20 до 30 г.

Голова по отношению к туловищу выглядит крупной, а конечности — топкими. По-видимому, наиболее велики отличия от всех терапсид в строении позвоночника. Грудные и поясничные позвонки отчетливо различаются. Последние не несут ребер, как и у современных млекопитающих, и их зигапофизы наклонены под углом 35—45°, что предотвращает скручивание, в отличие от почти плоских зигапофизов в грудном отделе. Остистые отростки низкие, но в их строении заметна типичная для млекопитающих особенность: на передних позвонках они наклонены назад, а на более задних — вперед. В задней части грудного отдела находятся три переходных, или антиклинальных, позвонка. Такое строение туловищного отдела позвоночника у млекопитающих связано с развитием сгибания — растягивания в сагиттальной плоскости в отличие от латерального изгибания у более примитивных амниот. Точное число предкрестцовых позвонков установить невозможно, но, вероятно, их было около 27; крестцовых — 2 или, возможно, 3; хвостовых приблизительно 12. Хвост длинный и тонкий. Как и у позднейших млекопитающих, шейные позвонки характеризуются очень широким невральным каналом, что, возможно, связано с бóльшим, чем у рептилий, развитием плечевого нервного сплетения. В отличие от более продвинутых форм шейные ребра у морганукодона не сливаются с позвонками. Впоследствии приросшие к ним основания шейных ребер окружают поперечное отверстие для шейной артерии.

Дуги атланта остаются парными и не слиты с гипоцентром, но проатлант и зигапофизные сочленения с эпистрофеем утрачены, в результате чего возможно свободное вращение, как у современных млекопитающих. Тела позвонков по существу платицельные, но сохраняют следы хордальных впадин.

Конечности и их пояса напоминают таковые у продвинутых цинодонтов, особенно у *Oligokyphus*, но ряд их признаков характерен исключительно для млекопитающих. В плечевом поясе прокоракоид еще сохраняется, хотя и совершенно не участвует в образовании гленоидной впадины (рис. 18-7, *A*). Как и у цинодонтов, и однопроходных, задний коракоид несет мощный, направленный назад отросток. Лопатка, как и у продвинутых цинодонтов, гораздо примитивнее, чем у современных сумчатых и плацентарных. У териевых млекопитающих это широкая костная пластина, разделенная вертикально проходящей остью (spina) на переднюю надостную (fossa supraspinus) и заднюю подостную (fossa infraspinus) ямы. Эти поверхности заняты надостной (m. supraspinatus) и подостной (m. infraspinatus) мышцами, стабилизирующими плечевой сустав у современных млекопитающих, у которых гленоидная впадина широко раскрыта (Jenkins, Weijs, 1979).

У продвинутых цинодонтов, триасовых млекопитающих и однопроходных надостная мышца крепится на антеромедиальной поверхности лопаточной пластины, передний край которой гомологичен ости лопатки териевых форм. Область, лежащая у сумчатых и плацентарных под этим мускулом, — новая область окостенения спереди от исходного края лопатки. Несмотря на это, ключица продолжает сочле-

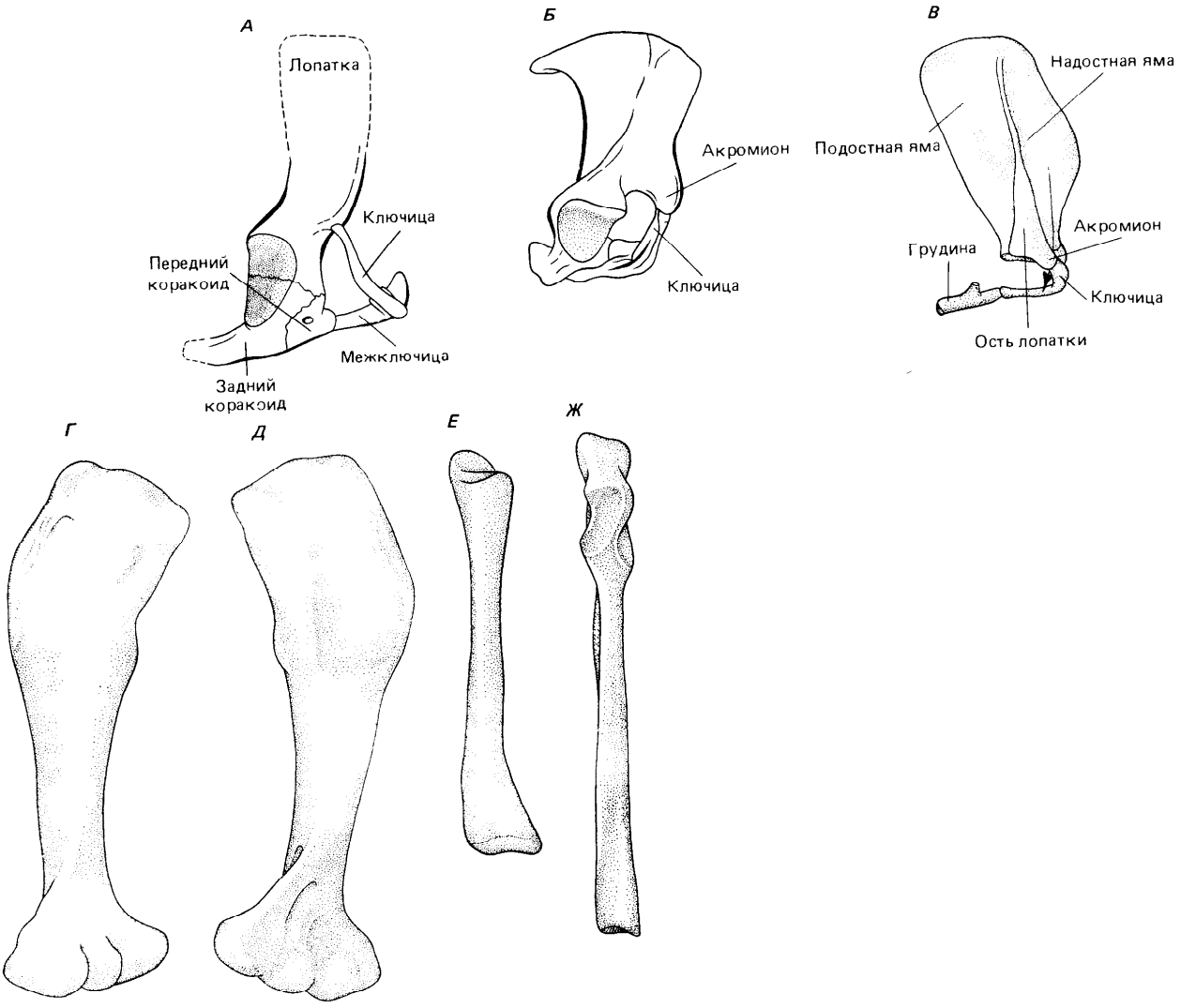


Рис. 18-7. Плечевой пояс и передняя конечность примитивных млекопитающих. Плечевой пояс: *А* — *Morganucodon*; *Б* — ехидны; *В* — опоссума (иллюстрирующий типичное для териев состояние с мощной остью, отделяющей переднюю надостную яму от задней подостной). Левая плечевая кость *Morganucodon*: *Г* — дорсально; *Д* — вентрально. *Е, Ж*. Правая лучевая и левая локтевая кости того же рода; вид спереди. Все элементы конечности × 6. (*В*: Jenkins, Weijs, 1979, с разрешения Лондонского зоологического общества; остальное: Jenkins, Parrington, 1976)

няться с акромионом в прежнем положении.

Дженкинс и Паррингтон не упоминают о грудине, хотя в их реконструкции ее присутствие подразумевается. Грудинные элементы описаны у тритилодонтов и, предположительно, были у всех ранних млекопитающих. Ключица и межключица у них еще остаются крупными; межключица сохранилась у современных однопроходных, но утрачена териевыми формами.

Как это ни удивительно, у морганукодона нет признаков отдельных эпифизных окостенений. Они характерны для всех современных млекопитающих и должны были бы обнаруживаться у ранних форм, которым уже свойственны хорошо сформированные суставные поверхности и, судя по малым размерам, строго регулируемый рост.

Плечевая кость остается в целом примитивной, с широко разросшимися концами, повернутыми приблизительно под углом 50° друг к другу. Эктэпикондилярное отверстие цинодонтов утрачено, но крупное энтэпикондилярное сохраняется. Полушаровидная головка сильно отклонена на конце кости дорсально.

В тазу запирательное отверстие крупнее, а лобковая кость мельче, чем у цинодонтов (рис. 18-8). Вертлужная впадина сохраняет рудименты отдельных со-

членовых поверхностей, сформированных лобковой, подвздошной и седалищной костями, которые у более поздних млекопитающих сливаются. Нижний край вертлужной впадины неполный.

Сумчатые кости не найдены, но поскольку они встречаются и у тритилодонтов, и у нескольких групп примитивных млекопитающих, то, возможно, были и у морганукодона.

Бедренная кость гораздо ближе к типу строения, характерному для млекопитающих, чем плечевая. Почти сферическая головка вполне четко отделена от длинного и узкого диафиза. Углубление вблизи центра головки свидетельствует о присутствии связки (ligamentum capitis femoris), которая у современных млекопитающих служит для прикрепления

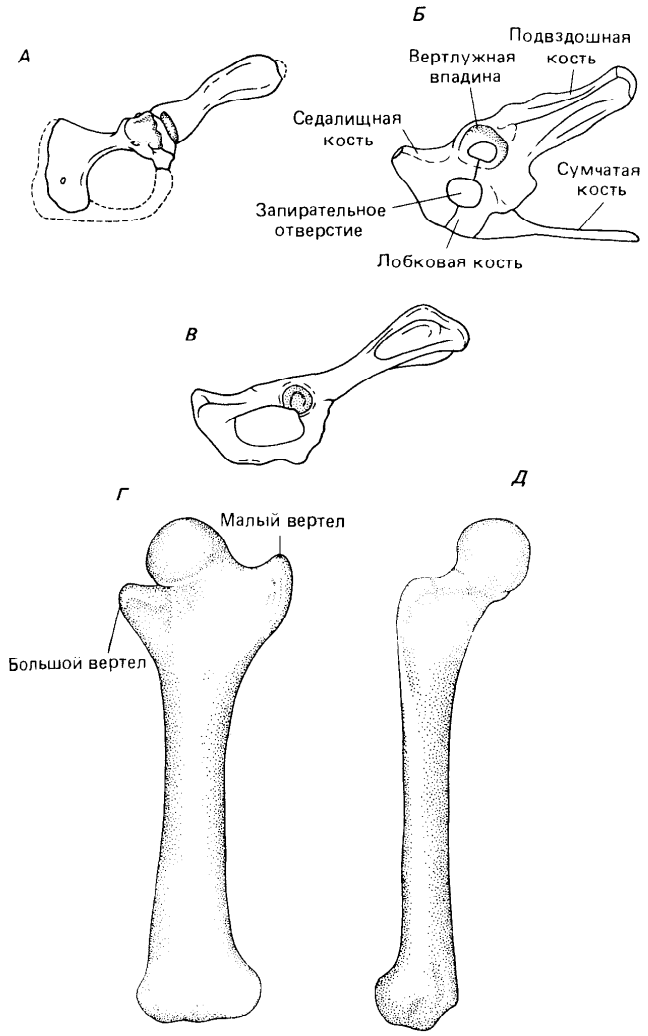


Рис. 18-8. Тазовый пояс и бедренная кость примитивных млекопитающих. Таз: *А* — *Morganucodon*; *Б* — ехидны; *В* — примитивного плацентарного *Tupaia*. Левая бедренная кость *Morganucodon*: *Г* — дорсально; *Д* — медиально, × 4 (Jenkins, Parrington, 1976)

кости к вертлужной впадине. Большой и малый вертелы отходят медиально и латерально от проксимального конца диафиза в той же плоскости, что и дистальная сочленовная поверхность.

Конфигурация суставных поверхностей нижних частей конечностей указывает, что постановка и характер движения последних напоминали свойственные примитивным ныне живущим небегающим млекопитающим типа сумчатого *Didelphis* и плацентарного *Tupaia*. Голеностопный сустав мало продвинут по сравнению с цинодонтным, таранная кость в отличие от современных млекопитающих находится еще не вполне дорсально по отношению к пяточной.

За исключением таранной и пяточной костей, характер расположения тарсалий и карпалий при переходе от цинодонтов к млекопитающим прослеживается лишь отчасти из-за мелких размеров этих элементов и их тенденции расчленяться при захоронении. Число централий запястья уменьшено с двух до единицы. У терапсид пятая дистальная карпалия сливается с четвертой; похожие изменения происходят и в предплюсне.

У млекопитающих для многих элементов здесь используются особые названия. Radiale, intermedium и ulnare запястья рептилий становятся соответственно ладьевидной (scaphoideum), полулунной (lunare) и клиновидной (cuneiforme) костями, однако centrale и pisiforme остаются. Первые четыре дистальные карпалии называются трапецией (trapezium), трапециевидной (trapezoideum), большой (magnum) и крючковидной (unciforme) костями. В стопе центральная кость — ладьевидная (naviculare), первые три дистальные тарсалии называются внутренней, средней и наружной клиновидными (ento-, meso-, ectocuneiforme), а четвертая — кубовидной (cuboideum) костями.

Первый, или большой (hallux), палец задней конечности морганукодонтид, возможно, несколько противопоставлялся остальным. Этот признак, а также наличие хорошо развитых когтей указывают на древесный образ жизни. Однако, как отмечали Дженкинс и Паррингтон, мелкие размеры ранних млекопитающих могли возникнуть в любой сложной для локомоции среде, заставляющей часто хвататься, цепляться и карабкаться, когда функциональные различия между наземным и древесным образами жизни невелики.

Биология примитивных млекопитающих

Остатки морганукодона и близкородственных ему родов описаны из позднетриасовых и раннеюрских слоев Европы, Китая, Африки и Северной Америки. Остатки тысяч особей обнаружены в осадке, заполняющем карстовые расселины Уэльса.

За исключением некоторой специализации зубной системы, у морганукодона почти идеальный тип строения, предполагаемый для предка всех более поздних млекопитающих. Признаки скелета можно использовать для реконструкции анатомии мягких тканей и физиологии их примитивных форм.

Одна их характернейших черт ранних млекопитающих — чрезвычайно мелкие размеры, эквивалентные размерам самых мелких из их ныне живущих потомков. Резонно предположить, что предками группы в целом были цинодонты типа хиникводонтид или галезаврид, отличавшихся мелким телом, вероятно, в связи с питанием насекомыми. Такой размер облегчал преследование крошечной добычи и позволял держаться вблизи от земли в гуще растительности, где обеспечивалась относительная безопасность от нападения хищных динозавров, которые в то время становились доминантами сухопутной биоты.

Принято считать, что ранние млекопитающие были ночными животными, обитавшими среди скал и густой растительности. Это мнение основывается на преобладании в сетчатке примитивных современных млекопитающих палочек над колбочками (Walls, 1942).

Интенсивность метаболизма

По пропорциям тела, размерам и зубному аппарату ранние млекопитающие напоминают современных насекомоядных, что предполагает близость к ним и по образу жизни, и по физиологии, включая интенсивность метаболизма и температуру тела. По мнению Кромптона, Тейлора и Джаггера (Crompton, Taylor, Jagger, 1978), температура тела ранних млекопитающих была ниже, чем у наиболее примитивных из их современных сородичей, однопроходных, у которых она составляет всего лишь 30—32 °С. В любом случае, если эти животные были эндотермными и поддерживали относительно постоянную температуру, им требовалась достаточно высокая интенсивность метаболизма хотя бы в силу малых размеров тела.

Шерсть

Между размерами тела и интенсивностью метаболизма (в пересчете на грамм массы) у всех эндотермных животных существует обратная зависимость (рис. 18-9). Скорость обменных процессов очень велика у животных, весящих менее 100 г, в основном из-за быстрой потери тепла при большом отношении поверхности к объему. Мелкие млекопитающие поддерживают устойчивую температуру тела только благодаря эффективной теплоизоляции. Если морганукодонтиды были эндотермными, что можно предполагать по специализации их зубной системы и наличию вторичного неба, неизбежен вывод о развитии шерстного покрова еще на более ранних стадиях эволюции, когда они были несколько крупнее. К сожалению, шерсть в ископаемом состоянии не сохраняется, и никаких признаков скелета, специфически и непосредственно указывающих на ее существование, не обнаружено. Волоски могли бы быть заметны на отпечатках лап, но таких мезозойских находок пока не описано.

Волосы — ткань, свойственная исключительно млекопитающим и не гомологичная каким-либо производным кожи других амниот. Хотя главной функцией волос считается теплоизоляция, они выполняют также сенсорную роль, которую ярче всего иллюстрируют вибриссы хищных и грызунов. Мадерсон (Maderson, 1972) полагает, что волос возник как короткие кератиновые выросты между чешуями из структур, напоминающих рецепторы растяжения современных ящериц. Такие выступающие сенсорные образования могли предупреждать животное об острых объектах и препятствиях на пути без риска повреждения поверхности тела. Логично, что подобные волосовидные выросты впоследствии распространились на все тело, в особенности у мелких животных, живущих у поверхности земли. Если они высоко поднимались над чешуями, то могли бы отклонять воздушный поток от поверхности кожи, способствуя таким образом теплоизоляции.

Наличие волос требует также присутствия сальных и потовых желез для их смазывания и контроля потерь тепла. Эмбриологическое сходство потовых и молочных желез позволяет предполагать, что развитие последних также могло быть тесно связано с эволюцией шерстного покрова. Наличие их у однопроходных, сумчатых и плацентарных говорит о появлении этих структур у общих предков трех групп, живших, по всей вероятности, ранее конца триаса.

Хопсон (Hopson, 1973) полагает, что эволюция молочных желез в свою очередь была необходима для развития точной зубной окклюзии, характерной для позднетриасовых млекопитающих. У типичных рептилий молодые особи должны быть способны к самостоятельному питанию с самого момента вылупления, поэтому от их зубной системы сразу же требуется функциональность. Так как только что вылупившиеся животные малы, зубы выпадают и сменяются несколько раз, прежде чем будут достигнуты взрослые размеры. Так как зубы неоднократно сменяются и их относительное расположение по мере роста челюстей изменяется, специфический прикус установиться не может.

У предков млекопитающих вскармливание потомства материнским молоком, по-видимому, по-

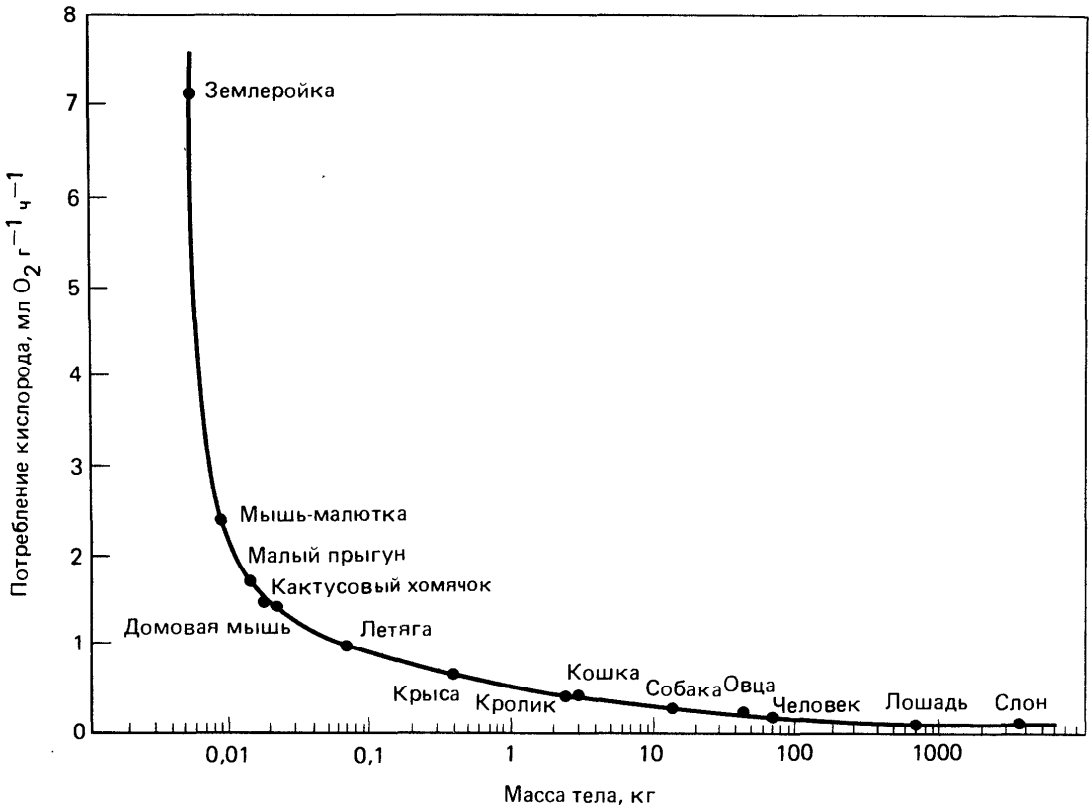


Рис. 18-9. Наблюдаемые скорости потребления кислорода у различных млекопитающих. Эта величина на единицу массы тела быстро возрастает с уменьшением размеров последнего. Обратите внимание, что шкала абсцисс логарифмическая, а ординат — арифметическая (Schmidt-Nielsen, 1975)

зволяло задерживать прорезывание зубов до достижения довольно значительного размера особи. Ко времени появления единственной генерации моляров позади взрослых премоляров животное уже было довольно крупным. Становление специфического прикуса облегчалось также развитием дефинитивного челюстного сустава млекопитающих между чешуйчатой и зубной костями и более прочным прикреплением коренных зубов к челюсти несколькими корнями. Эти факторы, по всей видимости, были особенно важны для осуществления контролируемого поперечного движения челюстей при их смыкании.

Размножение

Высокая температура, поддерживаемая внутри тела, и эволюция молочных желез стали предпосылкой развития примитивного типа размножения млекопитающих. Их раннемезозойские формы, вероятно, размножались подобно современным однопроходным, т. е. вылуплялись из яиц на очень ранней, практически эмбриональной стадии развития (Griffiths, 1978). Несколько удивляет то, что примитивные млекопитающие должны были рождаться или вылупляться совершенно беспомощными. Главное отличие рептилий от амфибий — их активное, почти взрослое состояние при появлении на свет. В то же время их потомки, если судить по современным сумчатым и однопроходным, весили при рождении менее грамма, были слепыми и полностью зависимыми от взрослых особей в смысле защиты, обогрева и пищи.

Как отмечал Хопсон (Hopson, 1973), незрелость древнейших млекопитающих при рождении можно объяснить мелкими размерами взрослых особей, а также физиологическими ограничениями, обусловленными высокой интенсивностью метаболизма. Мыши или землеройке требуется на единицу веса тела приблизительно в 100 раз больше пищи, чем слону. Потребность в пище и кислороде у теплокровных млекопитающих массой менее 2—3 г теоретически приближается к бесконечности. Это физиологическое ограничение препятствует существованию более мелких млекопитающих, но некоторые землеройки близки к указанному пределу и, по нашим оценкам, масса позднемезозойских млекопитающих не превышала 20—30 г. Став взрослыми, такие мелкие формы были вынуждены питаться почти непрерывно, и голодание в течение всего нескольких часов

привело бы к их гибели. Для их детенышей было физиологически невозможно поддерживать высокую температуру тела за счет собственной метаболической активности. Фактически они этого и не делали. Детеныши мелких землероек и грызунов не эндотермны, а эктотермны. В поддержании высокой температуры тела они полностью зависят от своих родителей. Голая кожа позволяет им поглощать тепло более эффективно. Гнездо, как и тело родителей, обеспечивает теплоизоляцию. Обычно около 90% энергии пищи, потребляемой мелкими млекопитающими, используется на поддержание высокой температуры тела. Когда детеныши избавлены от этой необходимости, почти все, что они съедают, может использоваться для роста и развития.

Размеры мозга

Размеры мозговой коробки нижнетриасового морганукодона в 3—4 раза крупнее, чем можно ожидать для терапсид эквивалентного размера (Crompton, Jenkins, 1979). Это очень существенное изменение приближает размеры его мозга к известным для примитивных кайнозойских млекопитающих.

Увеличение мозга у ранних млекопитающих по сравнению с продвинутыми терапсидами, видимо, обусловлено несколькими факторами. Ночью или в темных норах и расселинах древнейшим млекопитающим требовалась высокая острота зрения и большая чувствительность других сенсорных систем. Обоняние, слух и осязание обострились уже у поздних цинодонтов. Заметно более крупные размеры улитки у ранних млекопитающих предполагают повышение остроты слуха и более широкий диапазон восприятия частот по сравнению с поздними цинодонтами. Обоняние, которое очень важно для самых примитивных млекопитающих, возможно, было уже хорошо развито у ранних цинодонтов. Об этом можно судить по их крупным и сложно организованным носовым полостям. Волосы, безусловно возникшие еще до появления в позднем триасе настоящих млекопитающих, обеспечивали поступление тактильных стимулов со всей поверхности тела.

Расширение диапазона движений в суставах конечностей и их поясов у ранних млекопитающих по сравнению с примитивными рептилиями должно было происходить одновременно с усложнением системы обратной связи, обеспечиваемой интероцепторами мускулатуры, что приводило к совершенствованию интегративных центров мозжечка.

Мелкие размеры триасовых млекопитающих требовали очень высокой интенсивности метаболизма, компенсирующей быструю потерю тепла. В свою очередь это подразумевало высокую эффективность пищевого поведения, основанного на лучшей интеграции сенсорной информации и двигательной функции, чем у рептильных предков. Совершенствование интеграции приводило к дальнейшему развитию высших мозговых центров.

Разнообразие примитивных млекопитающих

Другие рэто-лейасовые млекопитающие

Помимо морганукодона из позднего триаса и ранней юры Южной Африки, Европы, Китая, запада Северной Америки и Индии описано несколько менее известных млекопитающих. Точный возраст и корреляцию этих слоев установить трудно, поэтому их часто называют рэто-лейасовые, объединяя названия самого позднего геологического яруса триаса (рэт) и первого яруса юры (лейас).

Sinoconodon из провинции Юньнань в Китае — по-видимому, реликт более ранней стадии эволюции млекопитающих. Он крупнее других ранних родов; длина черепа превышает 5 см (рис. 18-10). Если судить по размерам и глубине гленоидной впадины, а также степени редукции постдентальных костей, синоконодон более специализирован, чем морганукодон. Челюстной сустав находится явно ниже уровня зубного ряда, как у хищных цинодонтов, в отличие от его более дорсального положения у морганукодона. Щечные зубы, как и у последнего, латерально сжаты и несут продольный ряд бугров, но точная окклюзия *отсутствует*. Такое строение, несомненно, примитивно и, видимо, связано с прочным соединением ветвей нижней челюсти в симфизе, не позволяющем им двигаться независимо друг от друга и поворачиваться вдоль продольной оси. Примитивен также характер смены зубов. Передние щечные зубы после утраты не замещаются. Это иногда наблюдается и у морганукодона, но у синоконодона передние щечные зубы не сохранились ни в одном из найденных черепов. Подобное явление встречается у продвинутых растительноядных цинодонтов.

Исходя из этих признаков причислить синоконодона к млекопитающим затруднительно. Однако он напоминает морганукодона строением каменистой кости: она также заходит ниже области полулунного ганглия, а ее передняя пластина окружает мандибулярную и максиллярную ветви тройничного нерва. Кромптон и Сунь (Crompton, Sun, 1985) относят синоконодона к млекопитающим, но считают, что он дивергировал от самого основания этой линии на более примитивном уровне, чем морганукодонтиды.

Род *Megazostrodon* из Южной Африки очень похож на морганукодона строением посткраниального скелета, но тип окклюзии у него несколько иной (рис. 18-11). Верхние и нижние зубы чередуются друг с другом, так что бугор А при смыкании располагае-

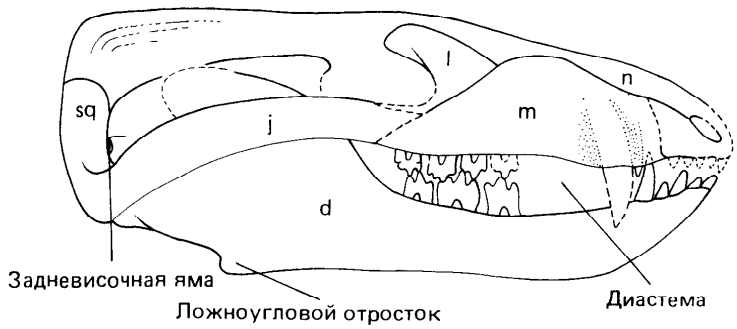


Рис. 18-10. Череп *Sinoconodon* из лейаса Китая. Длина оригинала 5 см. Диастема между клыками и щечными зубами образуется в результате незаменяемости передних зубов. Отсутствие фиксированной окклюзии у этого рода — примитивный признак. Сокращения см. рис. 8-3 (Crompton, Sun, 1985. С разрешения Zoological Journal of the Linnean Society. Copyright 1985 by the Linnean Society of London)

тся позади **c**, а бугор **a** — впереди **B**. Различие в этом смысле с морганукодоном невелики, но они сравнимы с начальными изменениями, разделяющими главные группы более поздних мезозойских млекопитающих (Crompton, 1974; Gow, 1986).

Dinnetherium с запада США также отличается типом прикуса, при котором бугор **a** располагается между **B** и **A**, а бугор **A** — напротив наружной поверхности **c**. Более важная особенность — значительная поперечная составляющая в движении зубов, по-видимому обеспечиваемая сильным вращением ветвей нижней челюсти вдоль их продольной оси во время смыкания. Возможно, это связано с образованием настоящего углового отростка латеральнее и вентральнее постдентальных костей, помимо более переднего ложноуглового отростка (рис. 18-12).

Роды *Morganucodon, Sinoconodon, Megazostrodon* и *Dinnetherium* сохраняют основной тип строения зубов своих цинодонтовых предков со строго линейным расположением бугров. Существенно отличается в этом смысле *Kuehneotherium*, у которого главные бугры находятся в вершинах тупоугольного треугольника. Центральный бугор верхнего зуба сдвинут лингвально (к языку), а нижнего —

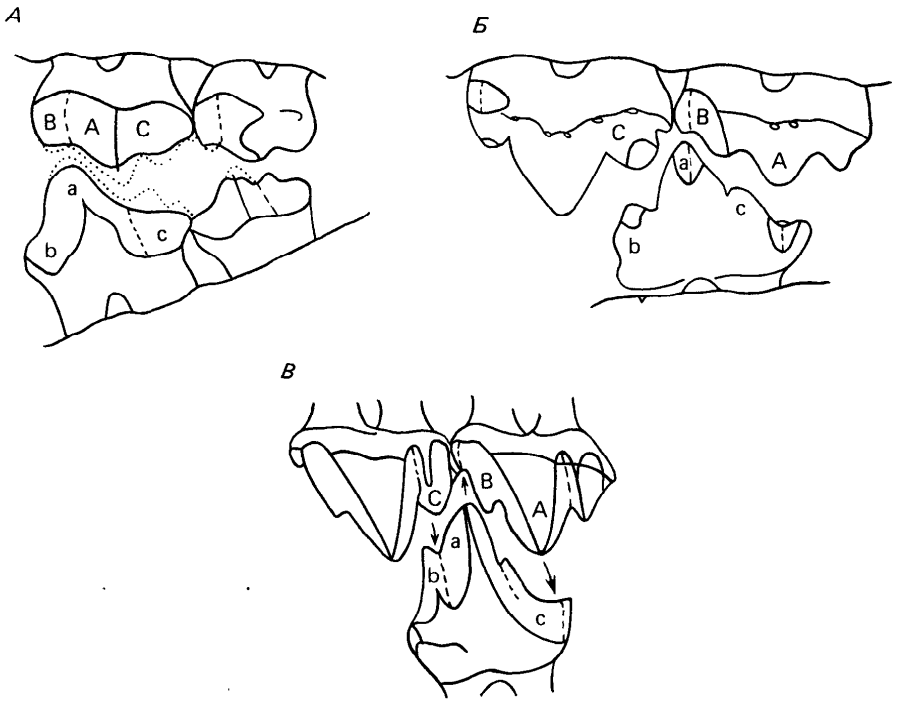


Рис. 18-11. Окклюзия у мезозойских млекопитающих: *А — Morganucodon*; *Б — Megazostrodon*; *В — Kuehneotherium* (Crompton, 1974. С разрешения Совета попечителей Британского музея естественной истории). Передняя сторона — слева

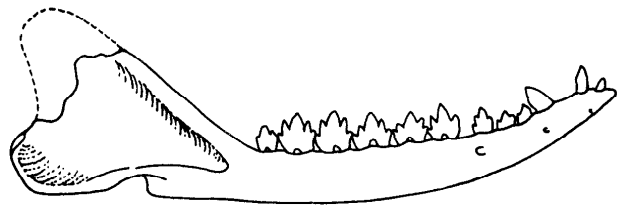


Рис. 18-12. Нижняя челюсть *Dinnetherium*. У этого примитивного нижнеюрского млекопитающего с запада Северной Америки начинает формироваться настоящий угловой отросток (Jenkins, 1984)

буккально, или лабиально (к щеке). В отличие от морганукодона главный бугор нижнего зуба оказывается между зубами верхней челюсти (рис. 18-11, *B*). При смыкании верхние и нижние зубы образуют ряд направленных в противоположные стороны треугольников, которые служат основой для типа окклюзии у сумчатых и плацентарных. Переход к такому строению потребовал лишь небольшого смещения в относительном расположении верхних и нижних зубов по сравнению с наблюдаемым у рода *Megazostrodon*. У него и у морганукодона треугольный тип окклюзионных поверхностей устанавливается при изнашивании зубов после их прорезания, а у *Kuehneotherium* он заложен генетически в расположении бугров и в дальнейшем усиливается по мере снашивания.

Как и у морганукодона, в нижней челюсти кюнеотерия сохраняется желобок для постдентальных костей, что указывает на наличие сходного двойного челюстного сустава. Кюнеотерий известен только по отдельным зубам и фрагментам челюстей из тех же карстовых осадков в Уэльсе, что и морганукодон. Так как другие остатки не обнаруживаются, скорее всего они настолько сходны со скелетными элементами этого гораздо более распространенного рода, что их просто не удается отличить.

Родственные связи кюнеотерия с другими териевыми млекопитающими будут обсуждаться в следующей главе.

У Haramiyidae расположение бугров более своеобразно (рис. 18-13). Эта группа известна только по разрозненным зубам из различных районов Европы. У зубов два или более корней, как у тритилодонтов

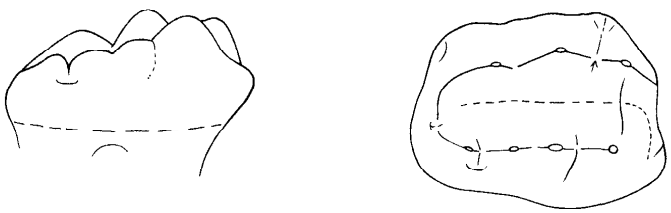


Рис. 18-13. Щечные зубы *Haramiya*. Вид с латеральной и жевательной сторон, × 10 (Clemens, 1980)

и ранних млекопитающих. Коронки широкие с многими буграми, расположенными кругом вдоль края, а иногда двумя передне-задними рядами, что говорит о функциональном сходстве в зубном аппарате с тритилодонтами. Снашивание происходило преимущественно в результате движений челюсти в вертикальной плоскости.

Хан (Hahn, 1973) и Клеменс (Clemens, 1980) обсудили анатомию и таксономическое положение этих остатков. Не зная остального скелета, нельзя однозначно утверждать, что харамийиды были млекопитающими, а не отдельной линией, идущей от цинодонтов. Однако возможное родство с более поздними мезозойскими многобугорчатыми послужило основанием для их включения в класс Mammalia.

Зубы харамийид, морганукодонтид и сородичей кюнеотерия найдены в основании рэтских слоев возрастом приблизительно 225 млн. лет в местечке Сен-Никола-де-Пор около Нанси, Франция (Sigogneau-Russel, 1983). Единственный зуб кюнеотерия известен из норийских отложений Великобритании (Fraser, Walkden, Stewart, 1985).

Палеонтологическая летопись ранних млекопитающих верхнего триаса и нижней юры исключительно богата. Для остальной части мезозоя, т.е. периода более 100 млн. лет, остатки представлены преимущественно челюстями и зубами. За это время развились скелетные и физиологические признаки, выделяющие сумчатых и плацентарных млекопитающих. Помимо предков современных териевых форм из юры и мела известны различные нетериевые роды. Большинство их — мелкие насекомоядные животные, но есть и растительноядные многобугорчатые и хищные амфилестиды, достигавшие размеров современного опоссума. Ископаемые остатки мезозойских млекопитающих детально рассмотрены в книге "Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History" (Lillegraven, Kielan-Jaworowska, Clemens, 1979).

Рэто-лейасовые ископаемые относятся к интервалу приблизительно 15 млн. лет. Для последующих 20 — 30 млн. лет, т.е. до средней юры (батон), остатков млекопитающих не известно (рис. 18-14).

Их среднеюрские формы обнаружены в нескольких пунктах Великобритании и одном — в Китае. Эти остатки включают разрозненные зубы морганукодонтид и, возможно, харамийид. Кроме этого обнаружены почти полные челюсти, являющиеся первым свидетельством появления по меньшей мере четырех других линий млекопитающих, радиировавших в мезозое позднее (Freeman, 1979).

Docodonta

Докодонты — наименее разнообразная и меньше всех просуществовавшая группа мезозойских млеко-

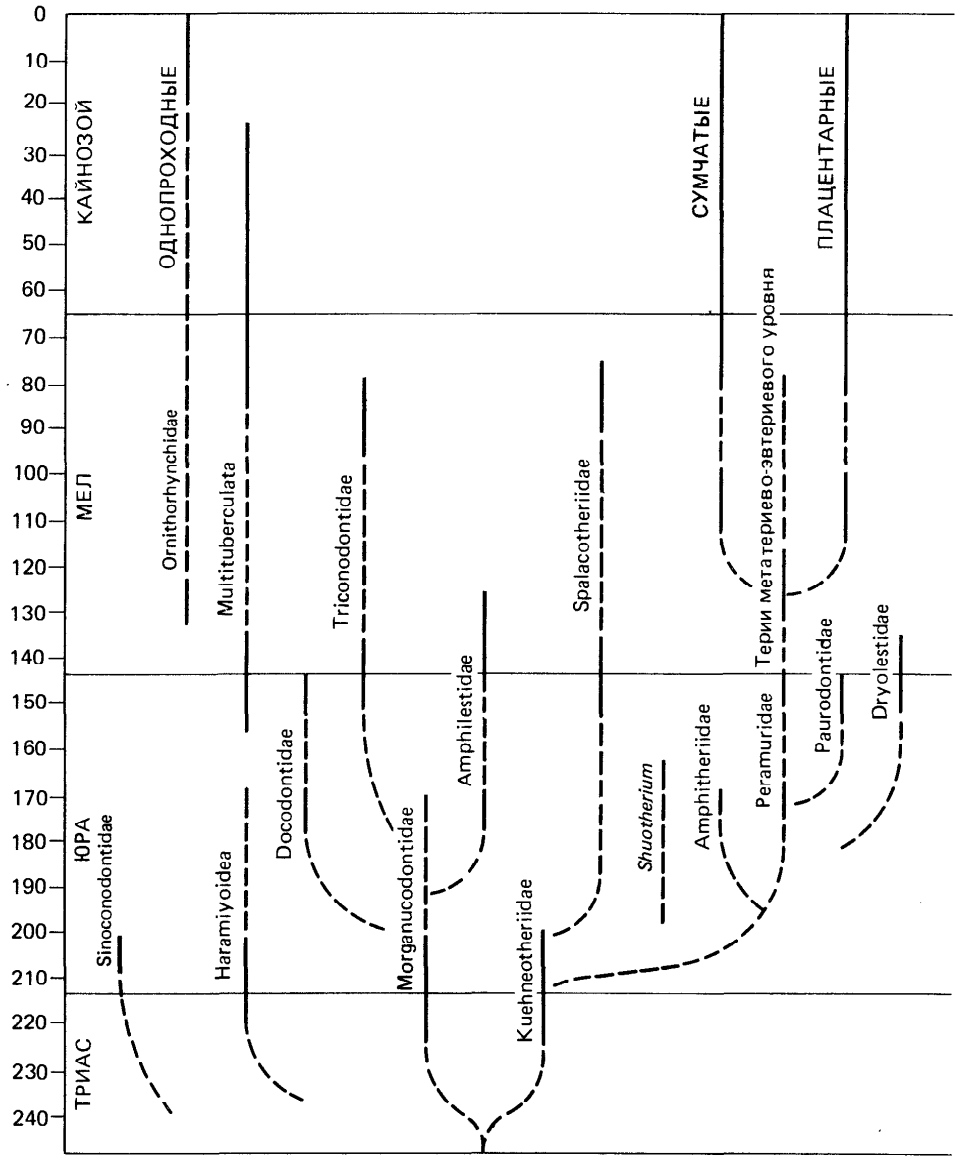


Рис. 18-14. Филогения мезозойских млекопитающих. Обратите внимание на длительные пропуски в палеонтологической летописи (по Crompton, Jenkins, 1979, с изменениями, учитывающими позднейшие данные)

питающих. Она известна только из средней и верхней юры и включает лишь четыре рода из Северной Америки и Европы. Их непосредственные предки неизвестны, а потомков, по-видимому, не было (Kron, 1979; Krusat, 1980).

Строение коренных зубов докодонтов четко отличает их от всех других мезозойских млекопитающих (рис. 18-15). Нижние моляры прямоугольные с рядом высоких буккальных бугров и более низкими лингвальными буграми, по всей вероятности развившимися из лингвального пояска (cingulum) более примитивных млекопитающих. Главный латеральный бугор соединен с лингвальным рядом поперечным гребнем. Верхние моляры значительно шире в поперечном направлении с сильно разросшейся медиальной долей, отделенной от латеральной срединным сужением. Износ зубов приводит к сложному расположению режущих поверхностей. У более старых особей бугры затупляются и служат для раздавливания и растирания пищи.

Насколько можно судить по челюстям, докодонты были величиной с мелкую мышь с удлиненной мордой. Число щечных зубов, по-видимому, с течением времени возрастало. У верхнеюрских видов четыре премоляра и восемь моляров. Нижняя челюсть с медиальным желобком для прикрепления постден-

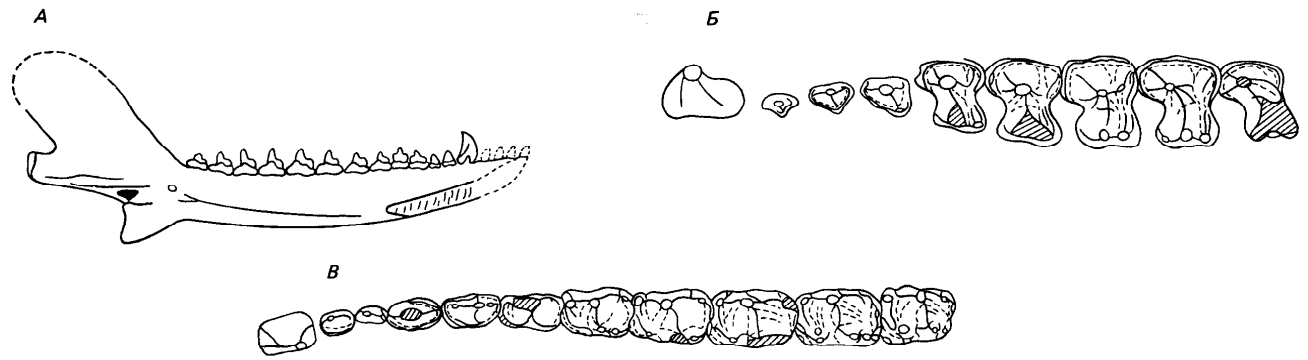


Рис. 18-15. *А*. Медиальный вид нижней челюсти *Docodon*, × 2,5 (Kron, 1979. С разрешения University of California Press). Верхние (*Б*) и нижние (*В*) зубы *Docodon* (Jenkins, 1969)

тальных костей, присутствие которых свидетельствует о сохранении рептильного типа челюстного сустава. Вырост на нижнем крае зубной кости соответствует по положению ложноугловому отростку у *Dinnetherium*. Найден значительный, еще не описанный посткраниальный материал, относящийся к среднеюрскому докодонту *Borealestes* и позднеюрскому *Haldanodon* (Kermack et al., 1987).

Amphilestidae

У амфилестид сохраняется тот же тип расположения бугров, что и у морганукодонтид, т. е. один их линейный ряд. Характер прикуса больше напоминает известный для *Megazostrodon* и *Dinnetherium*, у которых верхние и нижние зубы при смыкании ближе к чередующимся. Амфилестиды представлены в средней юре родами *Amphilestes* и *Phascolotherium*. У первого зубная формула следующая:

$$\frac{? \quad ? \; ? \; ?}{3\text{-}4 \quad 1 \; 4 \; 5}.$$

Ни углового, ни ложноуглового отростка нет (рис. 18-16).

Амфилестиды встречаются также в поздней юре и раннем мелу. Большинство известных скелетов принадлежит роду *Gobiconodon* из раннего мела Монголии и запада США (Jenkins, 1984). Длина этого животного 35 см, не считая хвоста; тело было массивнее, чем у современного опоссума. Важное отличие от других примитивных млекопитающих — типично териевая надостная яма на лопатке (Jenkins, Crompton, 1979). Крылоклиновидная кость относительно крупнее, чем у морганукодона, и ближе к териевому типу. Фриман (Freeman, 1979) считает, что амфилестид следует отнести к отряду Symmetrodonta подкласса Theria.

Как ни удивительно, у гобиконодона моляры сменялись (Jenkins, 1984). По-видимому, это было связано с его крупными размерами и предположительно большей продолжительностью жизни. Возможно, одна из причин, ограничивающих смену зубов у древнейших млекопитающих,— их мелкие размеры и короткая продолжительность жизни, не оставлявшая времени для прорезывания нескольких зубных генераций.

Другие группы млекопитающих, известные начиная со средней юры, несомненно, родственны предкам сумчатых и плацентарных. Они обсуждаются в следующей главе.

Triconodontidae

Следующий длительный пробел в палеонтологической летописи, охватывающий приблизительно 25 млн. лет, разделяет фауны средней и верхней юры. Среди млекопитающих, известных с верхней юры,— триконодонтиды, просуществовавшие до верхнего мела. Их ближайший сородич, по-видимому,— морганукодон. На это указывает в основном сходство в строении зубов, так как помимо них описано лишь очень немногое из скелета триконодонтид.

Линейный тип расположения бугров у триконодонтид — безусловно, примитивный признак. Тип окклюзии, общий для триконодонтид и морганукодонтид, когда верхние и нижние зубы располагаются друг против друга, либо примитивный, либо производный по сравнению с *Megazostrodon*, у которого

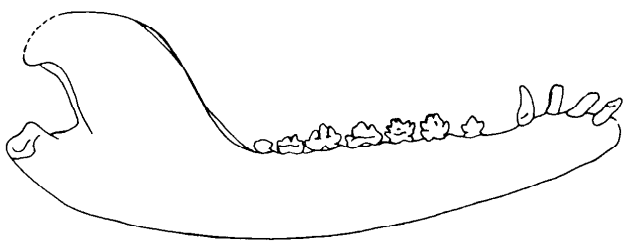


Рис. 18-16. Нижняя челюсть амфилестида *Phascolotherium* (Jenkins, Crompton, 1979. С разрешения University of California Press)

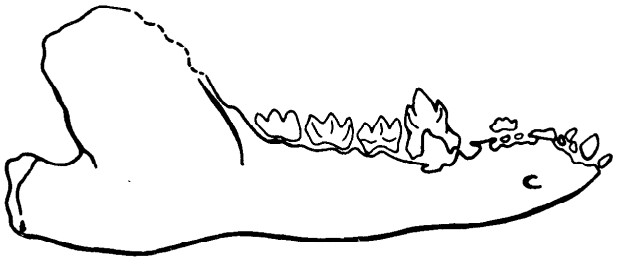


Рис. 18-17. Нижняя челюсть триконодонта *Triconodon* (Jenkins, Crompton, 1979. С разрешения University of California Press)

каждому моляру одного ряда противостоят более или менее два моляра противоположного. Зубы триконодонтид, несомненно, специализированы, так как главные бугры у них примерно одинаковой высоты, что придает зубам пильчатый вид (рис. 18-17).

Описанная часть мозговой коробки (Kermack, 1963) говорит о наличии неспиральной улитки, как у раннеюрских млекопитающих, и надкрыловидной полости, еще открытой спереди. Дженкинс (Jenkins, 1984), изучив недавно найденные остатки из нижнего мела, сделал вывод о возможном присутствии у лопатки надостной ямы, как у амфилестид и териевых млекопитающих.

У единственного триконодонтида с известной зубной формулой она следующая:

$$\frac{2\ 1\ 4\ 5}{1\ 1\ 4\ 5}.$$

Четко выраженного углового отростка нет.

Multituberculata

Многобургорчатые (Multituberculata) — наиболее разнообразный и многочисленный отряд мезозойских млекопитающих и, кроме того, единственная группа, представители которой были не хищными или насекомоядными, а всеядными (см. рис. 18-21). Они точно известны лишь с верхней юры, но долгое время считались близкими к харамийидам, существовавшим еще в позднем триасе.

По размерам многобугорчатые варьировали от мелкой мыши до размеров лесного североамериканского сурка. Череп внешне грызуньего типа из-за наличия единственной пары длинных нижних резцов, позади которых находится диастема, образовавшаяся в результате утраты клыков. Верхних резцов — от одной до трех пар, верхние клыки у примитивных родов могут сохраняться. У большинства многобугорчатых передние нижние премоляры специализированы таким образом, что имеют вид латерально сжатых режущих пластин с рядом вертикальных гребней. На молярах два или три ряда линейно расположенных бугров, которые могли использоваться для раздавливания или растирания пищи (рис. 18-18).

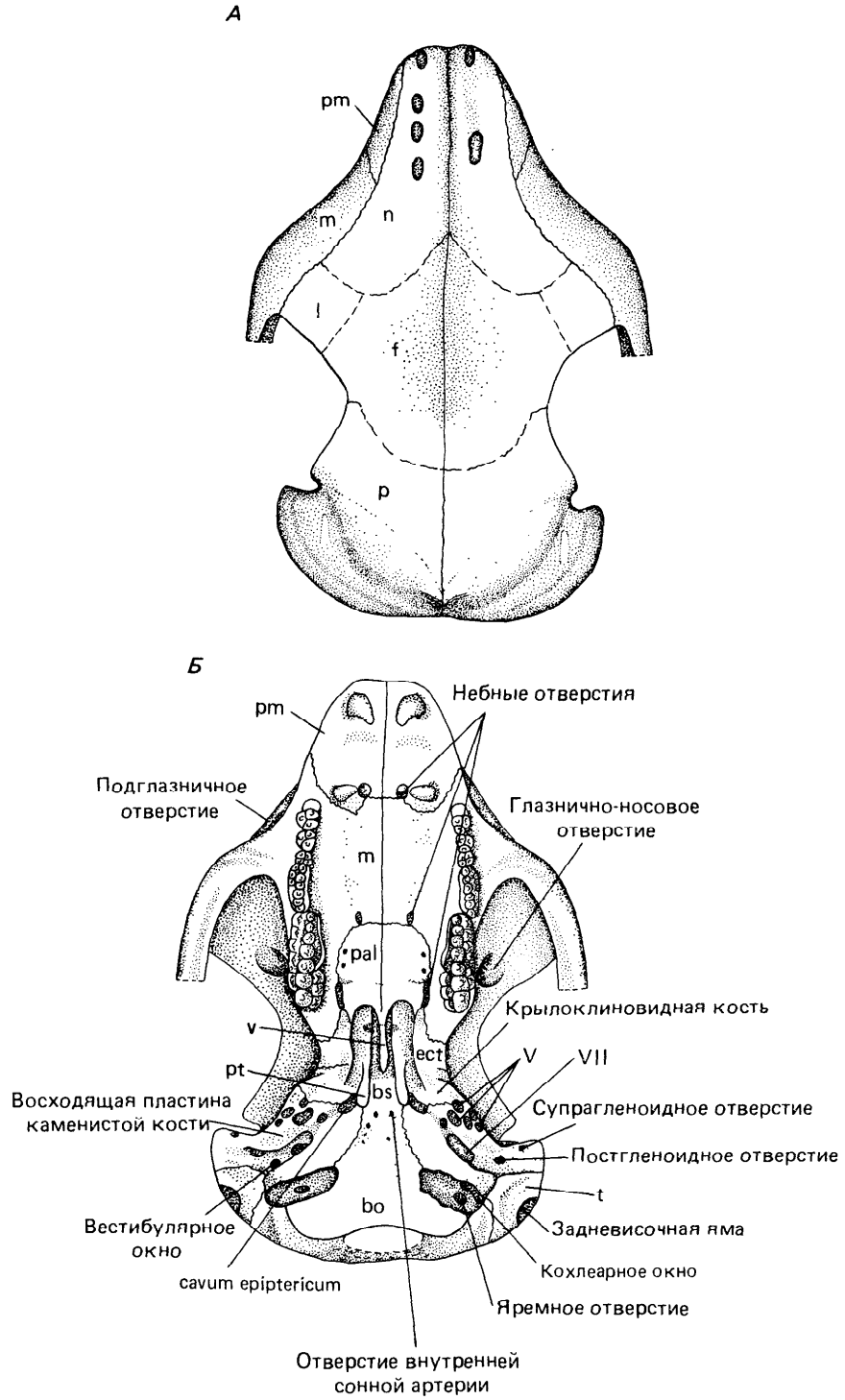
Характер износа зубов показывает, что движение челюстей происходило только в сагиттальной плоскости без какой-либо поперечной составляющей, присутствовавшей у наиболее примитивных млекопитающих. У большинства родов впадина челюстного сустава открывалась вперед, что позволяло нижней челюсти двигаться параллельно небу. Краузе (Krause, 1982) показал, что во время смыкания челюстей укус усиливается ее оттягиванием назад (примерная аналогия с жеванием у дицинодонтов, которое обсуждалось в предыдущей главе). Срастание в симфизе непрочное, что свидетельствует о возможности односторонних движений каждой из ветвей челюсти. Угловой отросток отсутствует.

Как и современные грызуны, многобугорчатые, возможно, были по большей части травоядными, но их нижние режущие премоляры очень близки по строению к этим зубам у современных всеядных сумчатых (Clemens, Kielan-Jaworowska, 1979).

Череп многобугорчатых низкий и широкий. Лобные кости нависают над глазницами. Глаза смотрели преимущественно вбок в отличие от ранних териевых млекопитающих, у которых они в большей степени ориентированы вперед. Скуловые кости отсутствуют, и скуловая дуга полностью сформирована чешуйчатой костью и длинным задним отростком верхнечелюстной.

Мозговая коробка верхнемеловых многобугорчатых, описанная Келян-Яворовской (Kielan-Jaworowska, 1971), относительно мелкой крыловидной костью и крупной восходящей пластиной каменистой напоминает известную для морганукодона и триконодонтид (рис. 18-19). Чешуйчатая кость в образовании ее стенки существенно не участвует. Затылок примитивного типа, поскольку сохраняет задневисочную яму. Как и у примитивных млекопитающих, улитка не свернута спирально. В среднем ухе у палеоценовых многобугорчатых описаны (Desui, Lillegraven, 1986) молоточек и наковальня. Сосудистая система черепа описана Келян-Яворовской, Пресли и Поплином (Kielan-Jaworowska, Presley, Poplin, 1986).

Самые примитивные многобугорчатые включены в семейство Paulchoffatiidae (подотряд Plagiaulacoidea) из верхней юры (Hahn, 1969, 1977) (рис. 18-20). В верхней челюсти у них сохраняются три резца, возможно, клыки, пять премоляров и два моляра. Различают три нижних премоляра и три нижних моляра, хотя точная гомология этих зубов у многобугорчатых не установлена. Режущая функция нижних премоляров, обычная для более поздних представителей отряда, еще не развита, и по крайней мере на одном нижнем моляре, как и харамийид, имелся цен-


А
pm
n
m
l
f
p
Б
pm
Небные отверстия
Подглазничное отверстие
Глазнично-носовое отверстие
m
pal
Крылоклиновидная кость
v
ect
V
VII
pt
bs
Восходящая пластина каменистой кости
Супрагленоидное отверстие
Постгленоидное отверстие
t
bo
Задневисочная яма
Вестибулярное окно
Кохлеарное окно
cavum epiptericum
Яремное отверстие
Отверстие внутренней сонной артерии

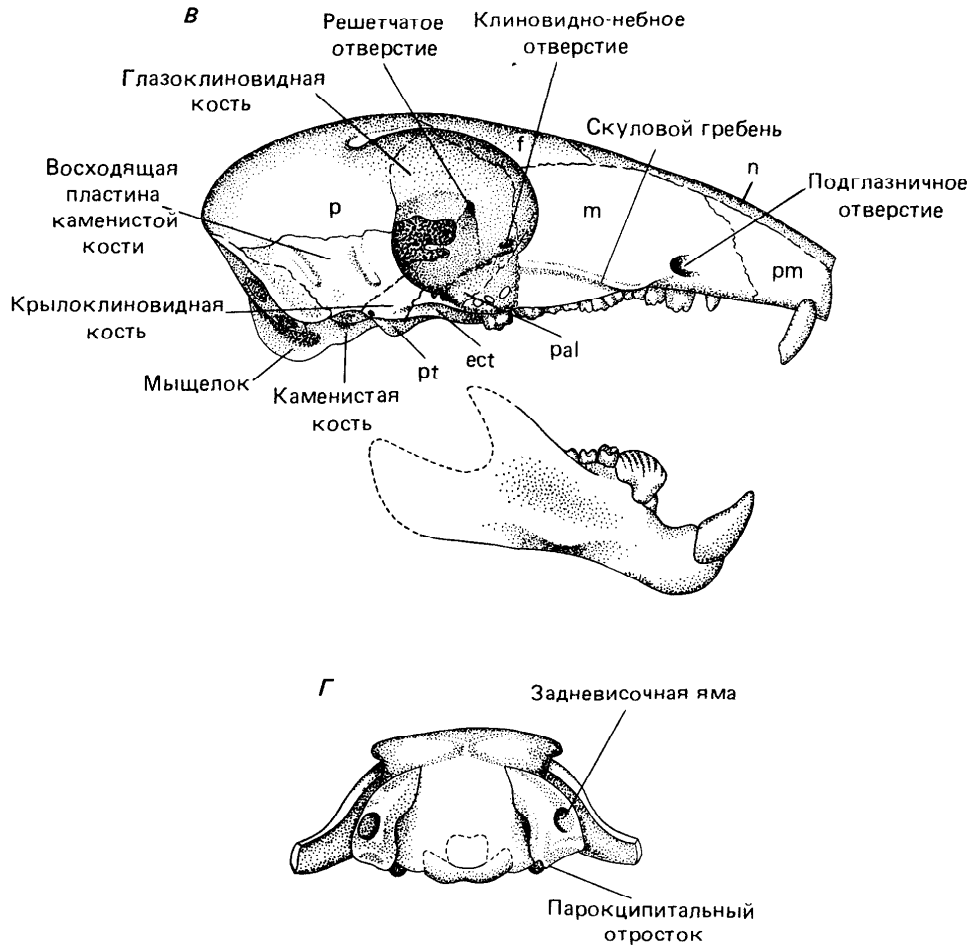


Рис. 18-18. Вид сверху (*А*), со стороны неба (*Б*), сбоку (*В*) и сзади (*Г*) черепа позднемелового многобугорчатого *Kamptobaatar* из Монголии, × 3 (затылок изображен в меньшем масштабе). Сокращения см. рис. 8-3 (Kielan-Jaworowska, 1971)

тральный бассейн, а не линейный ряд бугров.

В мелу плагиаулакоидов сменили преимущественно североамериканские Ptilodontoidea и в основном азиатские Taeniolabidoidea. Радиация обеих групп продолжалась в начале третичного периода. Своими непрерывно растущими резцами, покрытыми эмалью только спереди, тениолабидоиды больше всего похожи на грызунов. По мере снашивания зубов эмаль образует самозатачивающуюся режущую кромку. У некоторых родов лезвиеподобные нижние премоляры утрачены, и зубная формула сокращается следующим образом:

$$\frac{2\ 0\ 1\ 2}{1\ 0\ 0\ 3}.$$

Хотя разнообразные по размерам и форме зубы многобугорчатых находят часто, остатки их скелета редки. Сообщалось о находках нескольких сочлененных образцов из Азии, но их полных описаний пока не сделано. Краузе и Дженкинс (Krause, Jenkins, 1983) составили обзор посткраниальной анатомии всех североамериканских многобугорчатых. Они показали, что достаточно известные элементы скелета очень сходны для всех представителей подотрядов Ptilodontoidea и Taeniolabidoidea с позднего мела по палеоген. Образец *Ptilodus* из позднего палеоцена Саскачевана дает представление о строении большей части скелета. Этот род явно адаптирован к древесному образу жизни. Сравнение с современными млекопитающими сходной экологии показывает, что хвост птилодуса специализирован как хватательный орган. Голеностопный сустав модифицирован таким образом, что стопа могла разворачиваться, как у белок, позволяя животным спускаться по стволу дерева головой вперед (рис. 18-21).

Примитивность лопатки заключается в отсутствии надостной ямы, характерной для териевых млекопитающих, но гленоидная впадина широко открыта вентрально, т. е. продвинутого типа. Вертлужная впадина мелкая и открытая дорсально, что

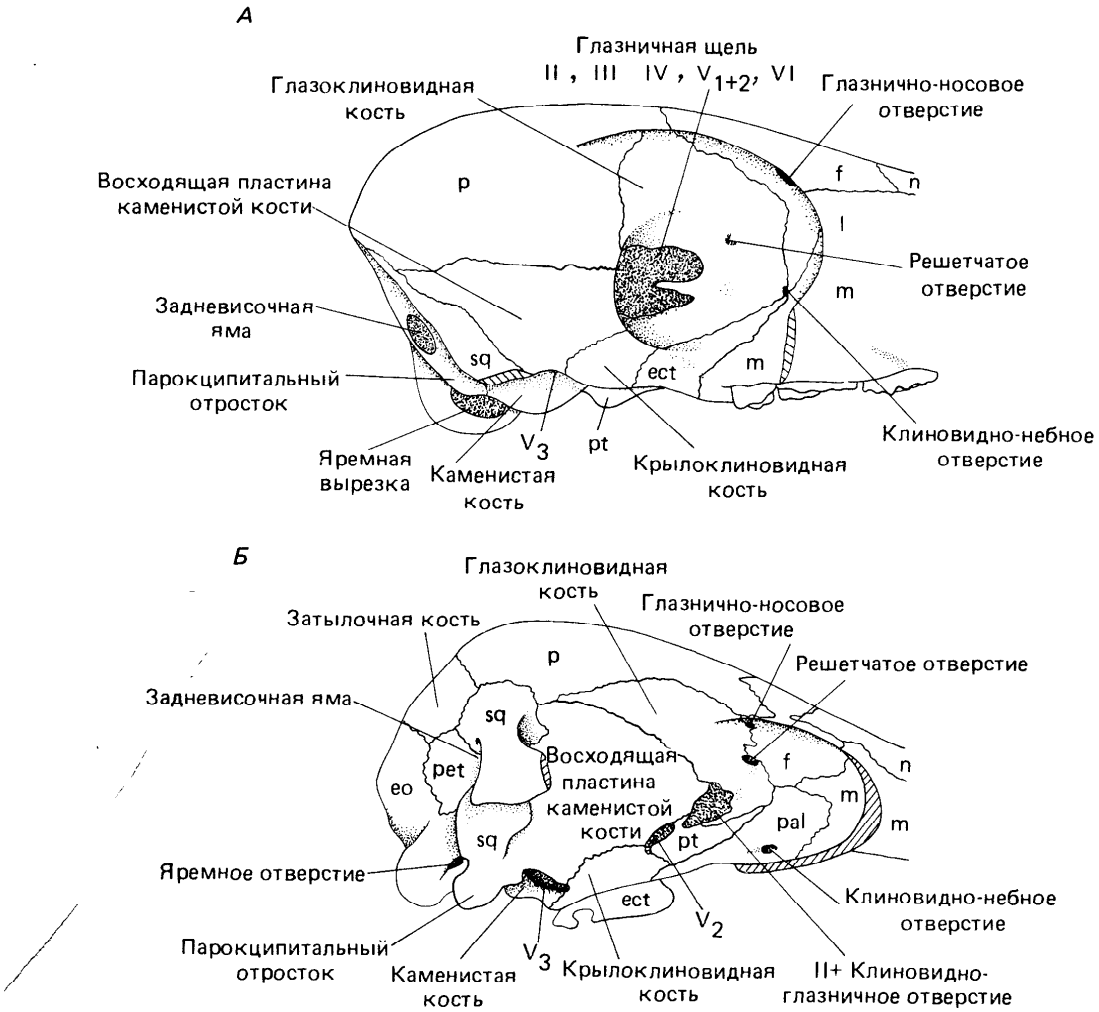


Рис. 18-19. Вид сбоку мозговой коробки: *А — Kamptobaatar*; *Б — Ornithorhynchus*. Сокращения см. рис. 8-3 (Kielan-Jaworowska, 1971)

способствует расширению диапазона движений конечностей, необходимому для древесных форм. Область причленения большой берцовой кости располагается преимущественно вдоль задней стороны бедренного мыщелка, т. е. задняя конечность, по-видимому, удерживалась в согнутом положении, как и у других примитивных млекопитающих.

С коленным суставом связана дополнительная кость — parafibula. Этот же элемент есть у однопроходных, где он сливается с малой берцовой костью, и у нескольких териевых млекопитающих. У современных млекопитающих его функция известна не полностью.

Келян-Яворовска (Kielan-Jaworowska, 1969) описала таз с надлобковыми (сумчатыми) костями у образца из верхнего мела Монголии. Она полагает, что очень узкое пространство между половинками таза может указывать на живорождение очень мелких детенышей, как у сумчатых.

Характер эволюции многобугорчатых уникален среди млекопитающих в нескольких отношениях. Этот отряд просуществовал дольше всех остальных: даже если исключить харамийид, то более 100 млн. лет, с верхней юры по олигоцен (Krishtalka, Emry, Storer, Sutton, 1982). Он наиболее разнообразен среди всех преимущественно мезозойских отрядов млекопитающих и включает 11 семейств и около 50 родов, причем только он один дожил до третичного периода. Это первая группа растительноядных млекопитающих, достигшая доминирования. Клеменс и Келян-Яворовска (Clemens, Kielan-Jaworowska, 1979) связывают огромный успех многобугорчатых в позднем мезозое и раннем кайнозое с радиацией покрытосеменных, возможно давших новый источник пищи, к которому адаптировались только они.

Несколько родов многобугорчатых вымерли

в конце мела, но дифференциация оставшихся линий продолжалась, и наиболее разнообразным отряд стал, по-видимому, в палеоцене. Последующий упадок и вымирание этих животных объясняют конкуренцией с различными растительноядными плацентарными, сначала с кондилартрами, позднее с приматами и, наконец, с грызунами (Hopson, 1967; van Valen, Sloan, 1966; Krause, 1986). Краузе и Дженкинс считают, что у многобугорчатых не было скелетных признаков, явно «низших» по сравнению с современными плацентарными млекопитающими. Они могли быть «ниже» по каким-либо особенностям физиологии или поведения, которые невозможно непосредственно установить по ископаемым остаткам.

В связи со значительным разнообразием, особой анатомией и длительным периодом независимой эволюции многобугорчатых выделяют в отдельный подкласс Allotheria.

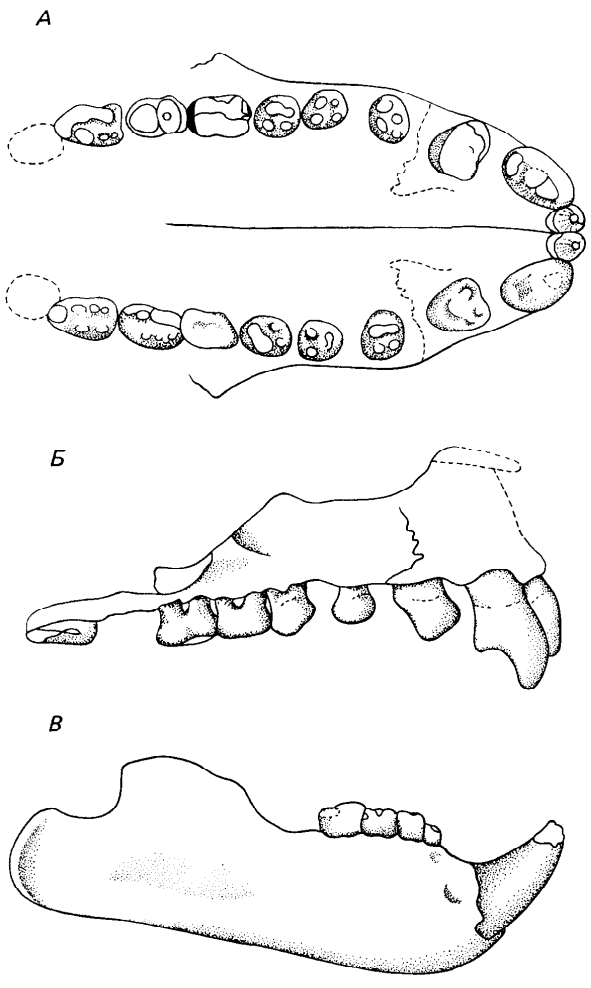


Рис. 18-20. Примитивные плагиаулакоидовые многобугорчатые. Вид с неба (*А*) и снаружи (*Б*) верхнечелюстных зубов *Kuehneodon*, × 4. *В*. Нижняя челюсть *Paulchoffatia*, × 2,5 (Clemens, Kielan-Jaworowska, 1979. С разрешения University of California Press)

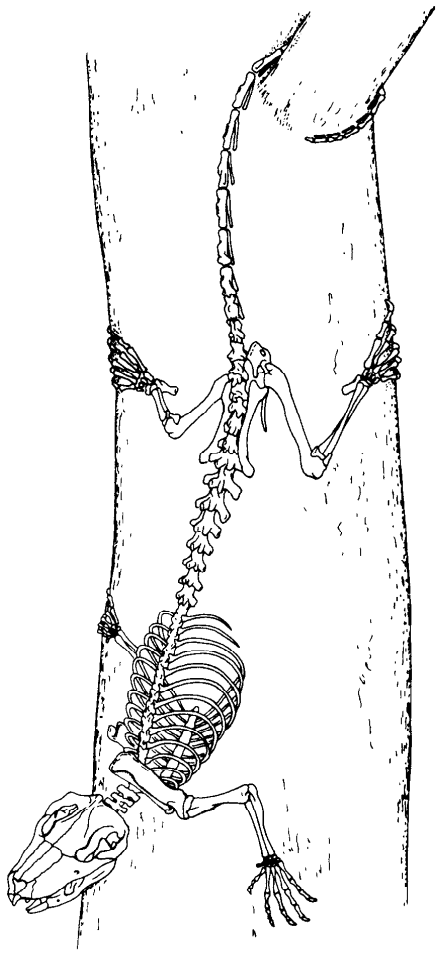


Рис. 18-21. Скелет многобугорчатого. Реконструкция основана преимущественно на образце рода *Ptilodus* (Krause, Jenkins, 1983)

Родственные взаимосвязи мезозойских млекопитающих

Kuehneotherium и другие ранние териевые млекопитающие (которые будут обсуждаться в следующей главе) могут рассматриваться как монофилетическая группа с общими производными признаками зубной системы. Гораздо труднее установить родственные связи среди остальных, нетериевых млекопитающих мезозоя. Полагали, что это отдельная группа, стоящая на более примитивном эволюционном уровне. Всю ее помещали в подкласс Prototheria (первозвери) вместе с однопроходными. Однако сейчас невозможно установить, является ли он естественной группой. Большинство признаков, общих для входящих в него семейств, возможно, примитивные для всех млекопитающих, а не производные, отсутствующие у предков териевых.

Морганукодонтид, амфилестид и триконодонтид объединили в отряд Triconodonta на основании того,

что главные бугры их моляров расположены линейно (Jenkins, Crompton, 1979). Этот тип строения, несомненно, примитивный (плезиоморфный) для всех линий млекопитающих, так как он в целом сходен с известным для хищных цинодонтов и свойствен также *Dinnetherium* и, возможно, непосредственным предкам териевых. Пресли (Presley, 1981) и Кемп (Kemp, 1983) полагают, что тип строения мозговой коробки, общий для морганукодонтид, многобугорчатых и триконодонтид, также примитивен для всех млекопитающих.

По апоморфным признакам можно выделить семейства Triconodontidae, Amphilestidae и Dinnetheriidae, но в случае Morganucodontidae это невозможно. Последние, возможно, занимают среди ранних млекопитающих положение, сравнимое с местом Prototothyridae среди древнейших амниот. От животных с основными признаками родов *Morganucodon* и *Megazostrodon* могли произойти все прочие млекопитающие, за исключением, вероятно, *Sinoconodon* и Haramiyidae.

Раннее возникновение и весьма своеобразная морфология зубов харамийид подразумевают их филогенетическое отличие от всех других млекопитающих. Клеменс и Келян-Яворовска (Clemens, Kielan-Jaworowska, 1979) отмечали, что эти зубы гораздо мельче, чем у современных им тритилодонтов, а значит, по своей физиологии они могли быть ближе к другим крошечным млекопитающим. Если харамийиды родственны многобугорчатым, то многие производные признаки скелета, общие у последних с морганукодонтидами, будут говорить в пользу совместного происхождения этих групп от древнейших млекопитающих. Если же многобугорчатые не близкородственны харамийидам, они могли произойти от позднетриасовых или раннеюрских морганукодонтид, но свидетельств, подтверждающих такие их взаимоотношения, нет. Докодонты, возможно, дивергировали от общего ствола млекопитающих на близком к этому уровне.

Monotremata

Среди ныне живущих млекопитающих Monotremata (однопроходные), представленные родами *Ornithorhynchus* (утконос), *Tachyglossus* (ехидна) и *Zaglossus* (проехидна), уникальны по примитивности репродуктивной системы. Только они откладывают яйца и отличаются по существу рептильным строением половых путей. У них сохранилась клоака и отсутствует разделение на анальное и урогенитальное отверстия: у самцов нет мошонки.

И напротив, большинство других признаков анатомии мягких тканей и физиологии говорят в пользу их включения в класс млекопитающих. Они покрыты шерстью, вскармливают детенышей молоком и поддерживают относительно постоянную температуру тела, которая намного выше окружающей, за счет интенсивного метаболизма. Свойственный в своей основе млекопитающим широкий спектр их физиологических процессов (Griffiths, 1968, 1978) свидетельствует, что предки однопроходных были намного ближе к предкам сумчатых и плацентарных, чем к какой-либо группе рептилий.

Однако филогенетическое положение однопроходных остается спорным. Высокая специализация черепа утконоса и ехидны сильно отличает их от всех прочих вымерших и современных групп млекопитающих. Морда вытянута у ехидны в длинную трубку, а у утконоса выглядит длинным уплощенным клювом. У ехидны нет никаких признаков зубов; у утконоса развиваются две верхние и три нижние моляроподобные пары, но перед наступлением половой зрелости они выпадают и функционально замещаются кожистым клювом (рис. 18-22).

В посткраниальном скелете, особенно в плечевом поясе, сохраняется тип строения продвинутых цинодонтов и самых примитивных мезозойских млекопитающих. Присутствуют оба коракоида, а межключица, утрачиваемая териевыми, все еще крупная. Передний край лопатки образован ее остью, надостной ямы нет. Как и у цинодонтов, передние конечности примитивны по строению и расставлены в стороны, хотя такое их положение может быть специализацией к рытью нор. Шейные ребра не слиты с позвонками. На основании этих примитивных признаков строения скелета предполагалось, что однопроходные дивергировали от остальных млекопитающих еще до конца триаса.

Их палеонтологическая летопись слабо способствует установлению родственных связей с другими группами. Миоценовые остатки включают моляры, часть нижней челюсти и подвздошную кость (Archer, Plane, Pledge, 1978). Эти зубы отличаются от зубов современного утконоса двумя мощными поперечными гребнями, причем сравнить их с молярами любых других млекопитающих затруднительно (рис. 18-22, *B*). Столь же своеобразные зубы независимо появлялись во многих группах третичных млекопитающих.

Арчер, Фланнери, Ритчи и Молнар (Archer, Flannery, Ritchie, Molnar, 1985) описали из нижнего мела Австралии нижнюю челюсть, предположительно принадлежащую однопроходному. Расположение бугров включает значительный поперечный компонент, но этот тип строения выводится из примитивного трибосфенического, наводя на мысль, что однопроходные гораздо ближе к териевым млекопитающими, чем считалось раньше. Филогенетическое значение этого образца обсуждается также Келян-

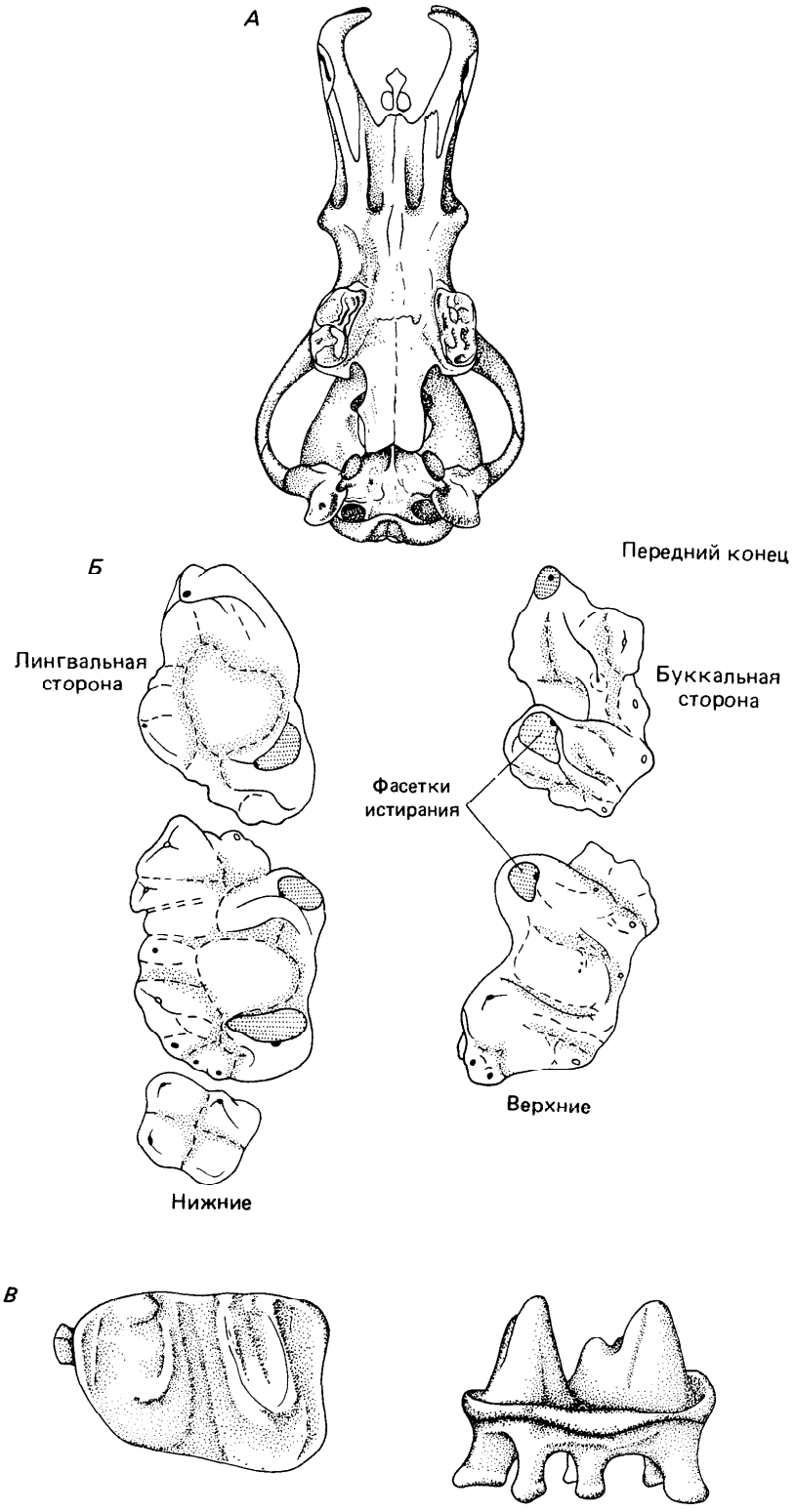


Рис. 18-22. Однопроходные. *А*. Череп утконоса (Gregory, 1951). *Б*. Моляры утконоса. Они не функциональны и заменяются у взрослых особей кожистым клювом (Hopson, Crompton, 1969). *В*. Зубы миоценового однопроходного *Obdurodon* (Clemens, 1979. С разрешения University of California Press)

Яворовской, Кромптоном и Дженкинзом (Kielan-Jaworowska, Crompton, Jenkins, 1987).

Кермак и Келян-Яворовска (Kermack, Kielan-Jaworowska, 1971; Kielan-Jaworowska, 1971) полагают, что по строению мозговой коробки однопроходные в основном сходны с многобугорчатыми и другими нетериевыми мезозойскими млекопитающими, так как в отличие от териевых у них очень велика передняя пластина каменистой кости и относительно мала крылоклиновидная кость.

Однако в этой аргументации два уязвимых места. Поскольку у морганукодона крупная каменистая кость и относительно мелкая крылоклиновидная, то можно считать такое состояние примитивным для млекопитающих и, следовательно, не имеющим решающего значения при установлении родственных связей между какими-либо конкретными группами. Пресли (Presley, 1981) приводит онтогенетические данные в пользу того, что строение стенки мозговой коробки у териевых и нетериевых фундаментально не различается, поэтому ее состояние, наблюдаемое у однопроходных, могло развиться из типа, свойственного предкам сумчатых и плацентарных.

Кемп (Kemp, 1982, 1983) полагает, что общие предки однопроходных и териевых млекопитающих жили еще в верхней юре, причем включение производных квадратной и сочленовной костей в среднее ухо в качестве наковальни и молоточка с окончательной утратой рептильного челюстного сустава произошло у общего предка сумчатых, плацентарных и однопроходных только однажды. Для подтверждения его гипотезы требуется показать сохранение всех примитивных признаков скелета однопроходных у предков плацентарных и сумчатых в поздней юре. Учитывая предварительное описание Хенкелом и Кребсом (Henkel, Krebs, 1977) полного скелета верхнеюрского териевого млекопитающего, это представлятся невероятным.

Судя по включению молоточка и наковальни в среднее ухо палеоценовых многобугорчатых, они почти наверняка утратили рептильный челюстной сустав независимо. К сожалению, ранее конца мела не известно материала, который позволил бы установить, когда это произошло у сумчатых или плацентарных. Косвенное свидетельство, основанное на негомологичности депрессоров нижней челюсти у однопроходных и териевых млекопитающих, говорит, что структуры, тесно связанные со средним ухом, эволюционировали в этих группах независимо (Hopson, 1966) (рис. 18-23).

Анатомия посткраниального скелета ныне живущих однопроходных также позволяет предполагать дивергенцию их предков от остальных млекопитающих на сравнительно ранней стадии, возможно, от уровня, лишь немного продвинутого по сравнению с рэто-лейасовыми морганукодонтидами. Свидетельств наличия у них общих предков с какой-либо из более поздних териевых или нетериевых групп

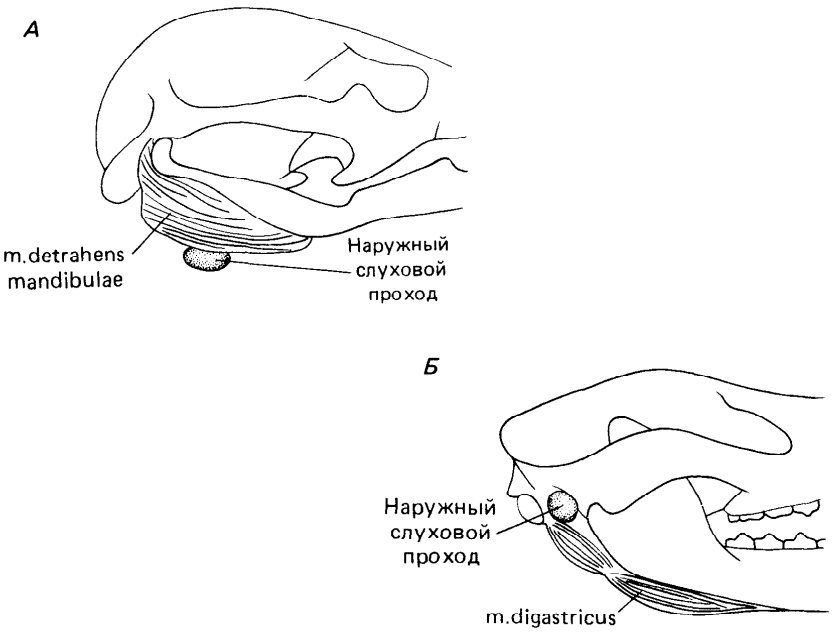


Рис. 18-23. Наружный слуховой проход и мышцы, опускающие челюсть у однопроходных и териевых млекопитающих. *А. Ornithorhynchus*. Наружный слуховой проход находится под m. detrahens mandibulae. *Б. Didelphis*, слуховой проход находится над m. digastricus (Hopson, 1966)

нет. Их предки могли оказаться изолированными в Австралийской области к ранней юре. Остатков каких-либо других млекопитающих до позднего олигоцена здесь не обнаружено, как и с ранней юры неизвестно ископаемых однопроходных или их возможных предков в какой-либо другой части света.

Заключение

Древнейшие млекопитающие известны из верхнего триаса и нижней юры. От продвинутых терапсид они отличаются меньшими размерами тела (масса до 20 г), относительно крупной полостью черепа и природой зубной системы. Резцы, клыки и премоляры сменяются только один раз, а моляры — ни разу. Для большинства групп характерен специфический тип окклюзии, при котором нижняя челюсть движется и медиально, и вверх. Смыкание зубов происходит на обеих сторонах черепа неодновременно. Зубная и чешуйчатая кости образуют главный челюстной сустав, но сочленовная и квадратная остаются частью челюстного аппарата.

Позвонки отличаются от типичных для терапсид и напоминают свойственные более поздним млекопитающим строением комплекса атлант—эпистрофей, расширением шейного неврального канала и выделением грудного и поясничного отделов. Конфигурация невральных остистых отростков показывает, что изгибание позвоночника происходит преимущественно в вертикальной плоскости.

Скелет наиболее известных раннемезозойских млекопитающих, морганукодонтид, достаточно близок к скелету самых примитивных современных сумчатых и плацентарных, чтобы предполагать и физиологическое сходство. Почти наверняка это были эндотермные формы, что подразумевает шерстной покров, а значит, развитие сальных, потовых и молочных желез. Очень мелкий размер тела вынуждал рождать настолько незрелых детенышей, что они были полностью зависимы от материнского молока, обогрева и защиты.

Относительное увеличение мозга ранних млекопитающих по сравнению с рептилиями сходного размера, видимо, связано с интеграцией возросшей слуховой, тактильной и ольфакторной информации и необходимостью координации усложнившейся локомоторной и пищевой активности, связанных с усилившимися метаболическими потребностями.

В позднем триасе и ранней юре наряду с морганукодонтидами известны еще несколько линий примитивных млекопитающих. Судя по отсутствию окклюзии и примитивному типу смены зубов, род *Sinoconodon* можно считать реликтом более примитивной стадии эволюции. Зубы *Megazostrodon* и *Dinnetherium* похожи на известные для *Morganucodon*, но при окклюзии верхние и нижние у них почти чередуются. С окклюзионной стороны у *Kuehneotherium* бугры верхних и нижних моляров образуют направленные в противоположные стороны треугольники, которые сразу же после прорезывания представляют собой эффективную режущую структуру. Этот тип строения получил развитие у более поздних териевых млекопитающих, т. е. сумчатых и плацентарных.

Харамийиды описаны только по их крошечным зубам. Характер расположения бугров на них показывает, что окклюзия происходила при движении нижней челюсти параллельно небу пропалинально без поперечного компонента, обычного для других раннемезозойских млекопитающих.

После нижней юры палеонтологическая летопись млекопитающих весьма непола до самого конца мела. Среди мезозойских форм докодонты и тритилодонты известны преимущественно по находкам зубов и отдельных челюстей. Амфилестиды — одни из самых крупных мезозойских млекопитающих; они достигали размеров опоссума. Лопатка *Gobiconodon*, как и у териевых млекопитающих, несет надостную яму, но коренные зубы у этого рода сменяются.

Наиболее распространенными и разнообразными из мезозойских млекопитающих были всеядные многобугорчатые, дожившие до олигоцена. Впервые они появляются в верхней юре, но, возможно, произошли от рэто-лейасовых харамийид. Их зубная система напоминает внешне характерную для грызунов — крупными резцами и перетирающими щечными зубами. Один из нижних премоляров развит в режущее лезвие. Как и у харамийид, нижняя челюсть двигалась не в поперечном, а в передне-заднем направлении. Как у большинства примитивных млекопитающих, улитка не свернута спирально. Посткраниальный скелет многобугорчатых довольно однообразен. Род *Ptilodus* характеризуется специализацией к древесному образу жизни. У одного верхнемелового рода обнаружены сумчатые кости.

Морганукодонтиды, триконодонты, амфилестиды, докодонты и многобугорчатые объединялись в подкласс первозвери (Prototheria) преимущественно из-за наличия примитивных по сравнению с териевыми млекопитающими признаков строения; однако доказательств того, что они представляют собой естественную монофилетическую группу, нет.

Судя по низкой интенсивности метаболизма, архаичным признакам скелета и размножению путем откладки яиц, однопроходные — самая примитивная группа современных млекопитающих. Значительная специализация черепа, а также утрата или сильная редукция зубной системы затрудняют их сравнение с другими группами. Недавно обнаруженный нижнемеловой материал говорит о возможной близости однопроходных к примитивным териевым млекопи-

тающим, что противоречит давно сложившемуся мнению об их дивергенции от предков сумчатых и плацентарных уже к ранней юре.

Литература

Archer M., Flannery T. F., Ritchie A., Molnar R. E. (1985). First Mesozoic mammal from Australia — An early Cretaceous monotreme. Nature, **318**, 363—366.

Archer M., Plane M. D., Pledge N. S. (1978). Additional evidence for interpreting the Miocene *Obdurodon insignis* Woodburne and Tedford, 1975, to be a fossil platypus (Ornithorhynchidae: Monotremata) and a reconsideration of the status of *Ornithorhynchus agilis* De Vis, 1885. The Australian Zoologist, **20**, 9—27.

Clemens W. A. (1979). Notes on the Monotretama. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 309—311. University of California Press, Berkeley.

Clemens W. A. (1980). Rhaeto-Liassic mammals from Switzerland and West Germany. Zitteliana, **5**, 51—92.

Clemens W. A., Kielan-Jaworowska Z. (1979). Multituberculata. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. Thr First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 99—149. University of California Press, Berkeley.

Crompton A. W. (1968). The enigma of the evolution of mammals. Optima, **18**(3), 137—151.

Crompton A. W. (1971). The origin of the tribosphenic molar. In: D. M. Kermack and K. A. Kermack (eds.), Early Mammals. Zool. J. Linn. Soc., **50**, (suppl. 1), 65—87.

Crompton A. W. (1972). Postcanine occlusion in cynodonts and tritylodontids. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., **21**, 27—71.

Crompton A. W. (1974). The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., **24**, 397—437.

Crompton A. W., Hiiemäe K. M. (1970). Molar occlusion and the mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Dipelphis marsupialis*. Zool. J. Linn. Soc., **49**, 21—47.

Crompton A. W., Jenkins F. A., Jr. (1968). Molar occlusion in Late Triassic mammals. Biol. Rev., **43**, 427—458.

Crompton A. W., Jenkins F. A., Jr. (1979). Origin of mammals. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The Firsi Two-Thirds of Mammalian History, pp. 59—73. University of California Press, Berkeley.

Crompton A. W., Kielan-Jaworowska Z. (1978). Molar structure and occlusion in Cretaceous therian mammals. In: P. M. Butler and K. A. Joysey (eds.), Studies in the Development, Function and Evolution of Teeth, pp. 249—287. Academic Press, London.

Crompton A. W., Sun A.-L. (1985). Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. Zool. J. Linn. Soc., **85**, 99—119.

Crompton A. W., Taylor C. R., Jagger J. A. (1978). Evolution of homeothermy in mammals, Nature, **272**, 333—336.

Desui M., Lillegraven J. A. (1986). Discovery of three ear ossicles in a multituberculate mammal. National Geographic Research, **2**, 500—507.

Fraser N. C., Walkden G. M., Stewart V. (1985). The first pre-Rhaetic therian mammal. Nature, **314**, 161—163.

Freeman E. F. (1979). A Middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire. Palaeontology, **22**, 135—166.

Gow C. E. (1986). A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Tricinodonta) from the Ellior Formation (Lower Jurassic) of southern Africa. Paleont. afr., **26**, 13—23.

Gregory W. K. (1951). Evolution Emerging. Vol. 2. Macmillan, New York.

Griffiths M. (1968). Echidnas. Pergamon Press, Oxford and New York.

Griffiths M. (1978). The Biology of the Monotremens. Academic Press, London.

Griffiths M. (1988). The platypus. Sci. Am., **258**, 84—91.

Hahn G. (1969). Beiträge zur Fauna der Grube Guimarota Nr. 3, die Multituberculata. Palaeontographica, Abt. A, **133**, 1—100.

Hahn G. (1973). Neue Zäne von Haramiyiden aus der deutschen Ober-Trias und ihre Bezeihungen zu den Multituberculaten. Palaeontographica, Abt. A; **142**, 1—15.

Hahn G. (1977). Coronoid der Paulchoffatiidae (Multituberculata; Ober Jura). Paläont. Z., **51**, 234—245.

Henkel S., Krebs B. (1977). Der erste Fund eines Säugetier-Skelettes aus der Jura Zeit. Umschau der Wissenschaft und Technik, **77**, 217—218.

Hopson J. A. (1966). The origin of the mammalian middle ear. Am. Zool., **6**, 437—450.

Hopson J. A. (1967). Comments on the competitive inferiority of the multituberculates. Syst. Zool., **16**, 352—355.

Hopson J. A. (1973). Endothermy, small size and the origin of mammalian reproduction. Amer. Naturalist, **107**, 446—452.

Hopson J. A., Crompton A. W. (1969). Origin mammals. In: T. Dobzhansky, M. K. Hecht, and W. C. Steere (eds.), Evolutionary Biology, Vol. III, pp. 16—72. Appleton., New York.

Jenkins F. A., Jr. (1969). Occlusion in *Docodon* (Mammalia, Docodonta), Postilla, Yale Peabody Museum, **139**, 1—24.

Jenkins F. A., Jr. (1984). A survey of mammalian origin. In: P. D. Ginderich and C. E. Badgley (eds.), Mammals Notes for a Short Course. Univ. Tennessee, Studies in Geol., **8**, 32—47.

Jenkins F. A., Jr., Crompton A. W. (1979). Tricindonta. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clements (eds.), Mesozoic Mammals. Thr First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 74—90. University of California Press, Berkeley.

Jenkins F. A., Jr., Parrington F. R. (1976). The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon, Megazostrodon* and *Erythotherium*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B, **273**, 387—431.

Jenkins F. A., Jr., Schaff C. R. (1988). The early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Thiconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. Jour. Vert. Paleont., **8**, 1—24.

Jenkins F. A., Jr., Weijs W. A. (1979). The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). J. Zool., **188**, 379—410.

Kemp T. S. (1982). Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals. Academic Press, London.

Kemp T. S. (1983). The relationships of mammals. Zool. J. Linn. Soc., **77**, 353—384.

Kermack K. A. (1963). The cranial structure of the triconodonts. Phil. Roy. Soc. Lond., B, **246**, 83—103.

Kermack K. A., Kielan-Jaworowska Z. (1971). Therian and nontherian mammals. In: D. M. Kermack and K. A. Kermack (eds.), Early Mammals. Zool. J. Linn. Soc., **50** (suppl. 1), 103—115.

Kermack K. A., Lee A. J., Lees P. M., Mussett F. (1987). A new docodont from the Forest Marble. Zool. J. Linn. Soc., **89**, 1—39.

Kermack K. A., Mussett F., Rigney H. W. (1973). The lower jaw of *Morganucodon*. Zool. L. Linn, Soc., **53**, 87—175.

Kermack K. A., Mussett F., Rigney H. W. (1981). The skull of *Morganucodon*. Zool. J. Linn. Soc., **71**, 1—158.

Kielan-Jaworowska Z. (1969). Discovery of a multituberculate marsupial bone. Nature, **222**, 1091—1092.

Kielan-Jaworowska Z. (1971). Skull structure and affinites of the Multituberculata. Palaeontologia Polonica, **25**, 5—41.

Kielan-Jaworowska Z., Crompton A. W., Jenkins F. A., Jr. (1987). Monotreme relatives. Nature (in press).

Kielan-Jaworowska Z., Presley R., Poplin C. (1986). The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculate mammals. Phil. Trans. Roy. Soc. B., **313**, 525—602.

Krause D. W. (1982). Jaw movement, dental function, and diet in the Paleocene multituberculate *Ptilodus*. Palaeobiology, **8**, 265—281.

Krause D. W. (1986). Competitive exclusion and taxonomic displacement in the fossil record: The case of rodents and multituberculates in North America. In: R. M. Flanagan and J. A. Lillegraven (eds.), Vertebrates, Phylogeny, and Philosophy. Cont. Geol. Univ. Wyo. Spec. Pap. 3.

Krause D. W., Jenkins F. A., Jr. (1983). The postcranial skeleton of North American multituberculates. Bull. Mus. Comp. Zool., **150**, 199—246.

Krishtalka L., Emry R. J., Storer J. E., Sutton J. F. (1982). Oligocene multituberculates (Mammalia: Allotheria): Youngest known record. J. Paleont., **56**(3), 791—794.

Kron D. G. (1979). Docodonta. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 91—98. University of California, Berkeley.

Krusat G. (1980). Contribuicao para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Guimarota (Leiria, Portugal). IV parte. *Haldanodon expectatus* Kuehne and Krusat 1972 (Mammalia, Docodonta) [The Kimmeridgian fauna of the Guimarota lignite mine, Leiria, Portugal; Part 4, *Haldanodon expectatus*; Mammalia, Docodonta]. Memorias dos Servicos Geologicos de Portugal, **27**, 1—79.

Lillegraven J. A., Kielan-Jaworowska Z., Clemens W. A. (eds.) (1979). Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History. University of California Press, Berkeley.

Maderson P. F. A. (1972). When? Why? and How?: Some speculations on the evolution of the vertebrate integument. Am. Zoologist, **12**, 159—171.

Presley R. (1981). Alisphenoid equivalents in placentals, marsupials, monotrems and fossils. Nature, **294**, 668—670.

Schmidt-Nielsen K. (1975). Animal Physiology. Adaptation and Environment. Cambridge University Press, Cambridge.

Sigogneau-Russell D. (1983). A new therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-de-Port (France). Zool. J. Linn. Soc., **78**, 175—186.

Van Valen L., Sloan R. E. (1966). The extinction of the multituberculates. Syst. Zool., **15**, 261—278.

Walls G. L. (1942). The vertebrate eye and its adaptive radiation. Bull. Cranbrook Inst. Sci. (Bloomfield Hills), **19**, 1—785.

Глава 19

Примитивные териевые млекопитающие и сумчатые

За исключением ехидн и утконоса, всех современных млекопитающих можно включить в единую монофилетическую группу, подкласс Theria. Современные группы териев — сумчатые и плацентарные — дивергировали от общего предка в раннем мелу, а более примитивные формы известны с позднего триаса по мел.

Эволюция териевых моляров

Поскольку палеонтологическая летопись ранних териевых млекопитающих состоит преимущественно из зубов и челюстей, при установлении филогенетического родства первостепенное значение имеет строение и функция их зубов. Моляры примитивных териевых характеризуются треугольным расположением главных бугров. Зачатки такого типа строения заметны у рэто-лейасовых родов *Woutersia* и *Kuehneotherium*. Первый известен только по разрозненным зубам из основания рэта (Sigogneau-Russel, 1983). Кюнеотерий представлен многими зубами и фрагментами челюстей из нижнеюрских (синемюрских) заполнений карстовых расселин (Kermack, Muscett, Rigney, 1973). Число его резцов неизвестно, клык один, премоляров от пяти до шести, моляров три — шесть; максимальное число заклыковых зубов — от 10 до 11 (рис. 19-1). В отличие от морганукодона зубы прикреплены к челюстям непрочно. На основании различий формы разрозненных зубов Миллз (Mills, 1984) полагает, что было пять постоянных моляров и шестой — изменчивый по размеру и не всегда присутствовавший.

Как подчеркивалось в предыдущей главе, окклюзия моляров у кюнеотерия — такого же типа, как и у более поздних териевых млекопитающих. Гребни, соединяющие главные бугры, стирались друг о друга как стороны ориентированных противоположным образом треугольников. Кюнеотерий близок к териевым млекопитающим и присутствием зачаточного талонида («пятки») в задней части нижних моляров, который формируется путем расширения цингулума и несет единственный бугор. Эта область цингулума перекрывает передний край следующего зуба, так что они фиксируются на месте и повышается точность окклюзии. Перекрывание также препятствует попаданию пищи между зубами во время жевания.

В предыдущей главе главные бугры обозначались буквами алфавита, как принято у нетерисвых

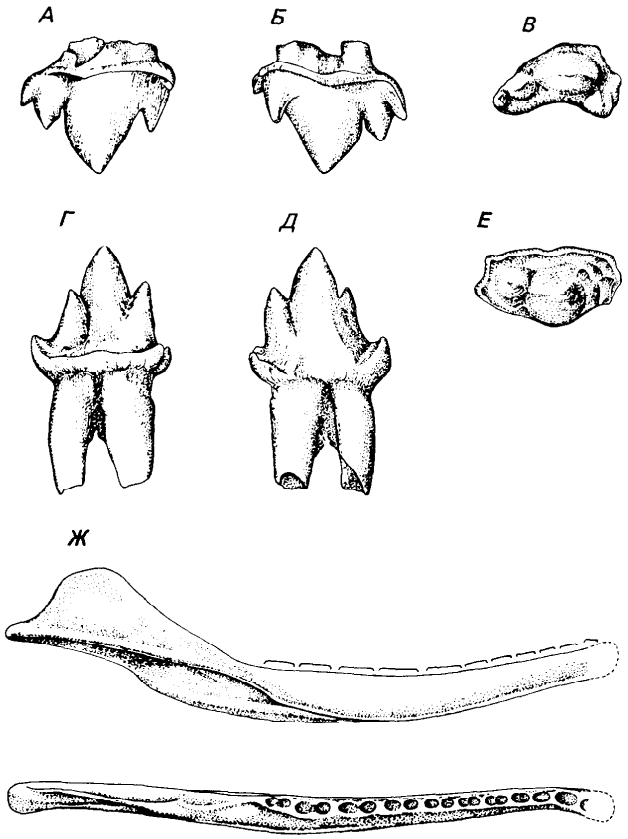


Рис. 19-1. Нижние челюсти и зубы *Kuehneotherium*, раннего териевого млекопитающего из нижней юры. Левый верхний моляр с лингвальной (*А*), буккальной (*Б*) и жевательной (*В*) сторон. Левый нижний моляр с лингвальной (*Г*), буккальной (*Д*) и жевательной (*Е*) сторон. Тип окклюзии проиллюстрирован на рис. 18-11. *Ж*. Нижняя челюсть с медиальной и дорсальной сторон (Kermack, Kermack, Mussett, 1968)

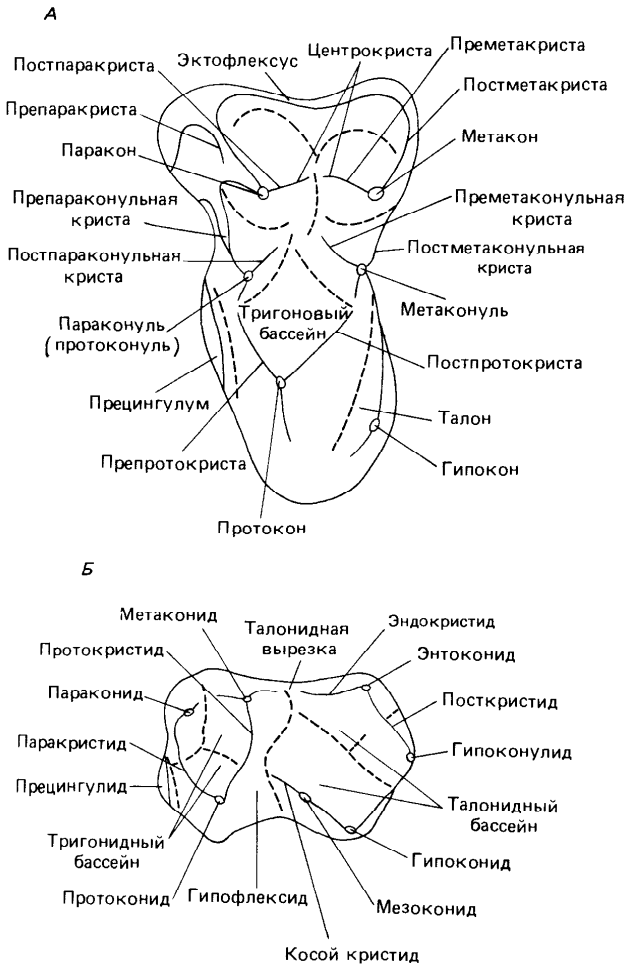


Рис. 19-2. Расположение бугров и других важных структур трибосфенических моляров, обычных для примитивных териевых млекопитающих. Вид с жевательной стороны: *А* — верхнего моляра; *Б* — нижнего моляра (Bown, Kraus, 1979. С разрешения University of California Press)

млекопитающих. Филогенетическая близость кюнеотерия с более поздними териевыми формами позволяет использовать названия бугров, разработанные для сумчатых и плацентарных (рис. 19-2).

Коуп и Осборн (Cope, Osborn, 1888) установили, что моляры всех сумчатых и плацентарных млекопитающих развивались из общего предкового типа. Осборн называет его трехбугорчатым, но позднее этот термин был изменен на **трибосфенический**. В типичном трибосфеническом зубе окклюзионная поверхность верхнего моляра имеет форму треугольника, или тригона, с вершиной, направленной к языку (лингвально). Сходный, но направленный в противоположную сторону, треугольник (тригонид) находится на нижних зубах спереди, а сзади они несут «пятку», или талонид. Первые исследователи ископаемых млекопитающих считали, что апикальный бугор верхнего и нижнего треугольников сравним с единственным бугром примитивных рептилий, поэтому его назвали **протоконом** на верхних зубах и **протоконидом** на нижних. Терминами **паракон** (спереди) и **метакон** (сзади) обозначают другие главные бугры верхних зубов; **параконид и метаконид** — соответственно передний и задний бугры нижнего тригонида. Талонид оконтурен **энтоконидом** (лингвально), **гипоконидом** (буккально) и **гипоконулидом** (сзади), которые окружают углубление, или бассейн. Прочие элементы показаны на рис. 19-2.

У примитивных териев типа кюнеотерия бугры как верхних, так и нижних зубов располагаются по вершинам тупоугольного треугольника; такое строение могло развиться путем небольшого смещения располагавшихся линейно бугров морганукодона и других более примитивных млекопитающих. Когда были открыты мезозойские млекопитающие с этим типом зубов, показалось естественным использовать для них названия главных бугров, установленные для сумчатых и плацентарных. Обратив больше внимания на характер износа зубов, заметили, что протокон специфически связан с присутствием хорошо развитого талонида с глубоким бассейном. У примитивных териев с зачаточным талонидом при смыкании не должно было оставаться места для протокона, поэтому соответствие апикального бугра у таких родов, как кюнеотерий, протокону стало сомнительным. Дальнейшие исследования продемонстрировали его гомологию паракону сумчатых и плацентарных. Задний бугор можно считать гомологом метакона, но передний, по-видимому, сравним со стилоконом более поздних териев (Cassiliano, Clemens, 1979). Бугры нижнего тригонида кюнеотерия и современных териев непосредственно сопоставимы. Талонидный бугор определен как гипоконулид.

Symmetrodonta

Среди других мезозойских млекопитающих моляры кюнеотерия больше всего напоминают известные для средне- и верхнеюрских родов *Cyrtlatherium* и *Tinodon* [*Eurylambda*], объединяемых в группу Symmertrodonta, характеризующуюся в целом симметричной формой верхних и нижних моляров с доминированием на тех и других тригонида и лишь небольшим талонидом на нижних зубах (рис. 19-3).

Кюнсотерий и тинодон называются тупоугольными симметродонтами, так как апикальный угол между линиями, соединяющими главные бугры, у них больше 90°. В семействе Spalacotheriidae, известном со средней юры до верхнего мела, этот угол меньше 90°, поэтому его представители относятся к остроугольным симметродонтам. Судя по

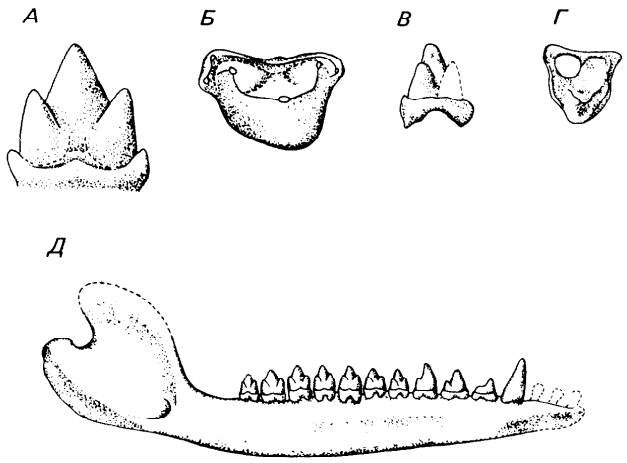


Рис. 19-3. Зубы и нижняя челюсть симметродонтов. Вид с лингвальной (*А*) и жевательной (*Б*) сторон нижнего моляра тупоугольного симметродонта *Tinodon*. Обратите внимание на сходство с *Kuehneotherium* (рис. 19-1). Вид с лингвальной (*В*) и жевательной (*Г*) сторон нижнего моляра остроугольного симметродонта *Spalacotheroides*. *Д*. Вид с лингвальной стороны нижней челюсти *Spalacotherium*, × 2,5 (Cassiliano, Clemens, 1979. С разрешения University of California Press)

расположению бугров, спалакотериидыэволюционно продвинуты в направлении сумчатых и плацентарных, но талонид у них редуцирован или полностью утрачен.

Несмотря на то что симметродонты существовали с позднего триаса почти до конца мела, остатки их чрезвычайно редки. Наиболее известен род *Spalacotherium* из средней юры, представленный челюстями с находящимися в них зубами. У него крупный клык, три премоляра и семь моляров. Нижняя челюсть без отчетливого углового отростка.

Мы полагаем, что все ранние териевые млекопитающие по скелетной анатомии в целом сходны с морганукодонтидами и внешне, видимо, напоминают самых мелких и примитивных современных плацентарных и сумчатых.

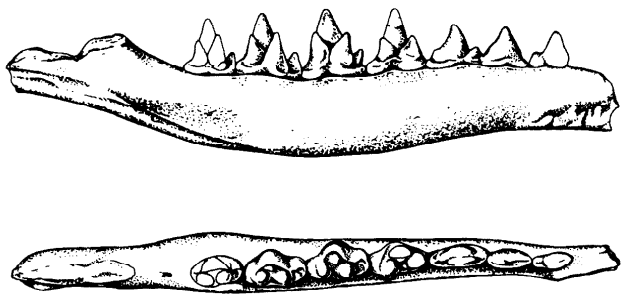


Рис. 19-4. Вид с медиальной и жевательной сторон нижней челюсти *Shuotherium* из средней юры Китая, × 7. На переднем конце моляров есть структура, похожая на талонид пантотериев (Chow, Rich, 1982)

Род *Shuotherium* из средней или верхней юры Китая, возможно, выделился в самом начале радиации симметродонтов. Он представлен единственной нижней челюстью, на которой сохранились большинство премоляров и моляров (рис. 19-4). Главные бугры располагаются в виде остроугольного треугольника, как у спалакотериид, но есть и небольшой талонид — на переднем, а не на заднем конце моляров. Такой тип строения противоположен развившемуся у сумчатых и плацентарных и должен был формироваться независимо. В нижней челюсти есть желобок для постдентальных костей. По всей вероятности, сохраняется рептильный челюстной сустав. Признаков углового отростка нет (Chow, Rich, 1982). Кермак, Ли, Лиз и Массетт (Kermack, Lee, Lees, Mussett, 1987) полагают, что *Shuotherium* был докодонтом.

Eupantotheria

Главная линия эволюции в направлении сумчатых и плацентарных представлена эвпантотериями. За исключением одного неописанного скелета (рис. 19-5), эта группа известна преимущественно по находкам челюстей и зубов. Талонид развит несколько лучше, чем у кюнеотерия, но все еще имеет только один бугор. И у верхних, и у нижних зубов форма остроугольных треугольников, но верхние значительно шире. Протокон еще не развит. В отличие от



Рис. 19-5. Скелет неописанного пантотерия из верхней юры Португалии, × 2. Фотография любезно предоставлена д-ром Krebs

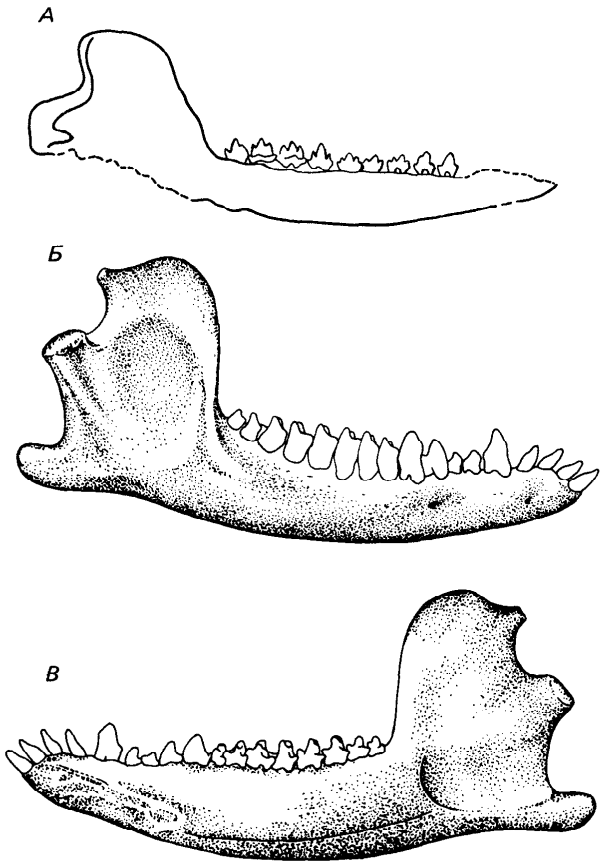


Рис. 19-6. Нижние челюсти пантотериев. *А. Amphitherium* из средней юры Англии, × 2 (Jenkins, Crompton, 1979. С разрешения University of California Press). Вид с латеральной (*Б*) и медиальной (*В*) сторон нижней челюсти дриолестидового пантотерия из верхней юры Португалии (Krebs, 1971)

симметродонтов нижняя челюсть несет сильно развитый угловой отросток.

Краус (Kraus, 1979) в своем последнем обзоре выделяет четыре семейства. По меньшей мере три из них можно датировать средней юрой. Предположительные родственные взаимосвязи эвпантотериев обсуждает Протеро (Prothero, 1981).

Семейство Amphitheriidae известно по единственному среднеюрскому роду *Amphitherium*. У него удлиненный талонид (без бассейна), по крайней мере четыре резца, клык и не менее одиннадцати заклыковых зубов, пять из которых считаются премолярами (рис. 19-6).

Семейство Paurodontidae известно только из верхней юры; у его представителей, как правило, не более восьми заклыковых зубов, хотя у некоторых родов их по меньшей мере десять.

Разрозненные зубы видов семейства Dryolestidae, по-видимому, датируются уже средней юрой, а в верхней юре известны его многочисленные роды. Это единственное семейство эвпантотериев, доживших до раннего мела (Krebs, 1971)[1]. В противоположность линии, ведущей к сумчатым и плацентарным, талонид редуцирован, а моляры сужены в задне-переднем направлении (рис. 19-6). У некоторых верхнеюрских родов сохраняется венечная и пластинчатая кости и меккелев хрящ, но к нижнему мелу эти элементы утрачиваются. Ни у одного рода не остается каких-либо следов рептильного челюстного сустава. Верхних и нижних заклыковых зубов обычно двенадцать, но у некоторых форм их только восемь.

Семейство Peramuridae, достоверно представленное единственным верхнеюрским родом *Peramus*, по-видимому, наиболее близкородственно предкам более поздних териевых млекопитающих (рис. 19-7). Талонид, кроме гипоконулида, как у *Amphitherium*, характеризуется гипоконидом, энтоконидом и зачаточным бассейном. Клеменс и Миллз (Clemens, Mills, 1971) показали, что протокон на верхних молярах еще не развит. И сверху, и снизу по восемь заклыковых зубов, т. е. меньше, чем у более поздних териев, но по другим признакам Peramus, по-видимому, близок к типу строения, ожидаемому у предков сумчатых и плацентарных (McKenna, 1975).

Кромптон (Crompton, 1971) детально проследил изменения, ведущие к формированию трибосфенического моляра. Они включают постепенное добавление режущих поверхностей, что позволяет лучше использовать поперечный компонент движения челюсти (рис. 19-8). У кюнеотерия три главные режущие поверхности, а у полностью развитого трибосфенического моляра — шесть. Их число увеличивается преимущественно за счет медиального разрастания верхних моляров, которые становятся приблизительно вдвое шире нижних. При медиальном движении нижней челюсти во время жевания нижние режущие поверхности движутся поперек верхних. Протокон развивается как новая структура около вер-

[1] Недавно эвпантотерии обнаружены в верхнем мелу (кампан) Аргентины (Bonaparte, 1990).— *Прим. ред.*

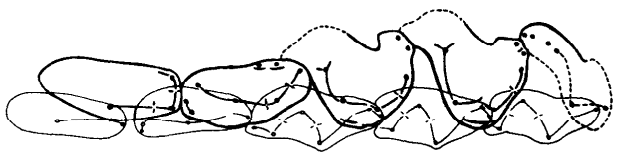


Рис. 19-7. Дистальные премоляры и моляры *Peramus*. Показан характер окклюзии. Верхние зубы изображены жирными линиями. Передняя сторона — слева, лингвальная — снизу (Clemens, Mills, 1971. С разрешения Совета попечителей Британского музея естественной истории)

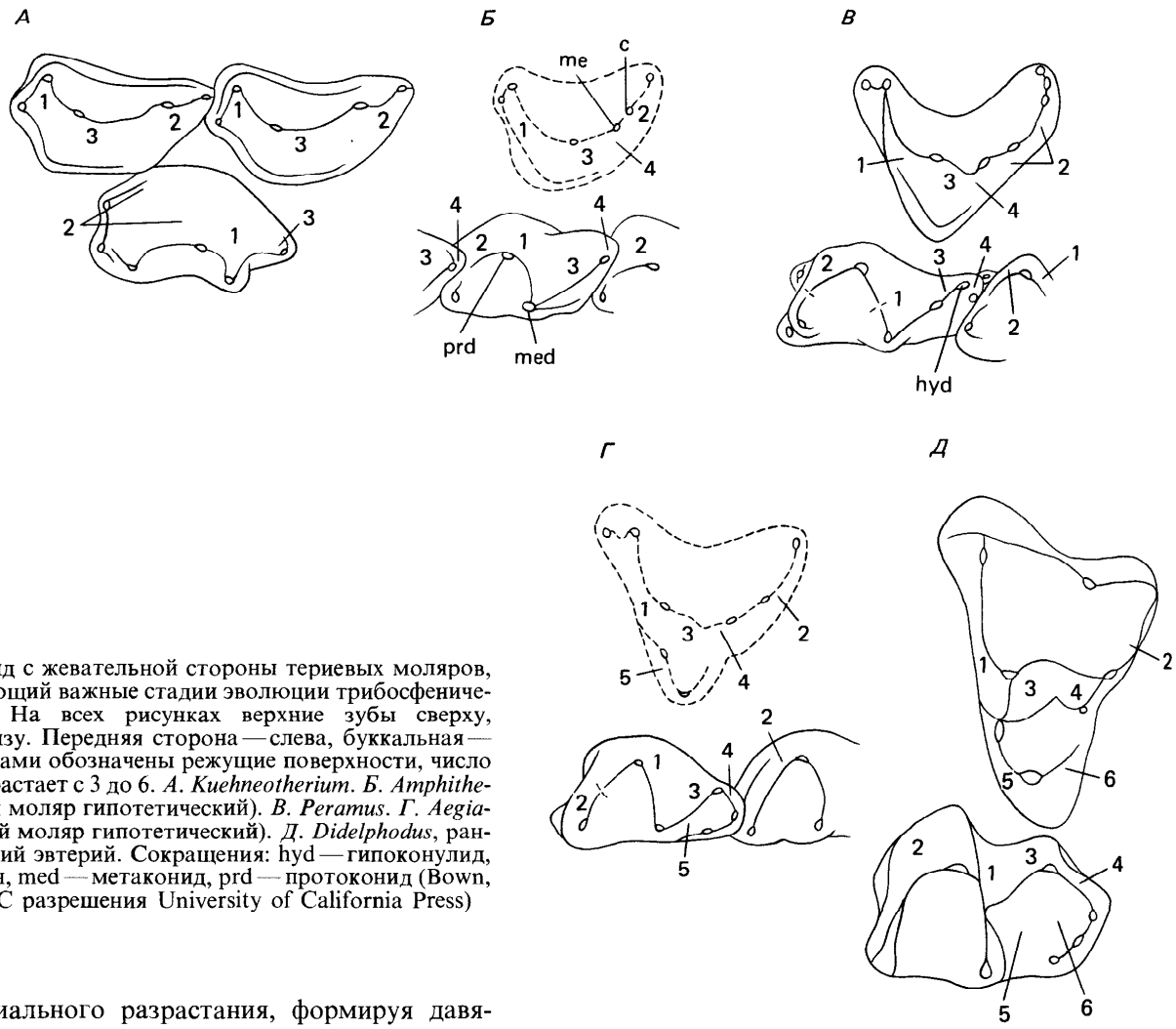


Рис. 19-8. Вид с жевательной стороны териевых моляров, иллюстрирующий важные стадии эволюции трибосфенических зубов. На всех рисунках верхние зубы сверху, нижние — снизу. Передняя сторона — слева, буккальная — сверху. Цифрами обозначены режущие поверхности, число которых возрастает с 3 до 6. *А. Kuehneotherium. Б. Amphitherium* (верхний моляр гипотетический). *В. Peramus. Г. Aegialodon* (верхний моляр гипотетический). *Д. Didelphodus*, раннекайнозойский эвтерий. Сокращения: hyd — гипоконулид, me — метакон, med — метаконид, prd — протоконид (Bown, Kraus, 1979. С разрешения University of California Press)

хушки медиального разрастания, формируя давящую и перетирающую поверхность, смыкающуюся с чашевидным талонидом.

Полностью развитые трибосфенические моляры, характеризующиеся четко вогнутым талонидным бассейном и протоконом, известны с раннего мела (неоком — альб) Европы, Северной Америки и Азии (Dashzeveg, Kielan-Jaworowska, 1984). Самый древний из них принадлежит роду *Aegialodon* (рис. 19-8, *Г*), известному по единственному нижнему моляру с четко углубленным трехбугорчатым талонидом. Из альба Техаса описан *Pappotherium*, одна из самых ранних форм с полностью развитым протоконом на верхних молярах (Crompton, Kielan-Jaworowska, 1978).

Терии метатериево-эвтериевого уровня

На основании различных типов смены зубов, числа моляров и премоляров, а также детальной морфологии отдельных моляров всех кайнозойских млекопитающих с трибосфеническими молярами можно отнести либо к сумчатым, либо к плацентарным. Однако самые ранние (нижнемеловые) и некоторые позднемеловые трибосфенические зубы не удается с полной уверенностью отнести ни к той, ни к другой группе. Возможно, древнейшие из них принадлежат предковой группе, существовавшей до дивергенции современных инфраотрядов. Другие представляют собой самостоятельные териевые линии, сосуществовавшие с ранними сумчатыми и плацентарными, но к ним не относившиеся (Clemens, Lillegraven, 1986). Эти примитивные животные были объединены в неформальную группу «териев метатериево-эвтериевого уровня».

Один из наиболее полно изученных ее представителей — род *Deltatherium*, представленный почти полными черепами из кампана Монголии (рис. 19-9). Сначала его относили к базальной группе плацентарных млекопитающих, Proteutheria. Однако Ке-

лян-Яворовска (Kielan-Jaworowska, 1975) показала, что его зубная формула

?4	1	3	3—4
1—2	1	3	4—3

на самом деле ближе к метатериевой, за исключением изменчивой утраты верхнего четвертого моляра (M^4). По сравнению с другими ранними териями череп относительно крупный (длина 4 см), но с короткой мордой (ср. рис. 20-3). Небные отверстия (типичные для сумчатых) отсутствуют.

Род *Kielantherium* из апта или альба Монголии ближе по возрасту к дихотомии сумчатых и плацентарных и, возможно, ближе по морфологии к общим предкам этих групп (рис. 19-9, *Б*). Описана (Dashzeveg, Kielan-Jaworowska, 1984) почти полная челюсть с пятью премолярами и четырьмя молярами. Пять премоляров — это их наибольшее число у примитивных плацентарных. У ранних сумчатых их всего три.

Разные авторы относили изолированные зубы из альба Техаса либо к териям метатериево-эвтериевого уровня (Patterson, 1956; Butler, 1978; Kielan-Jaworowska, Eaton, Bown, 1979), либо конкретно к тому или иному из двух этих продвинутых инфраклассов. Слотер (Slaughter, 1981) и Фокс (Fox, 1980) относят род *Holoclemensia* к Metatheria, а *Pappotherium* — к Eutheria. Вероятно, эти группы в это время уже разошлись, но относить разрозненные зубы к какой-либо одной из них еще сложно.

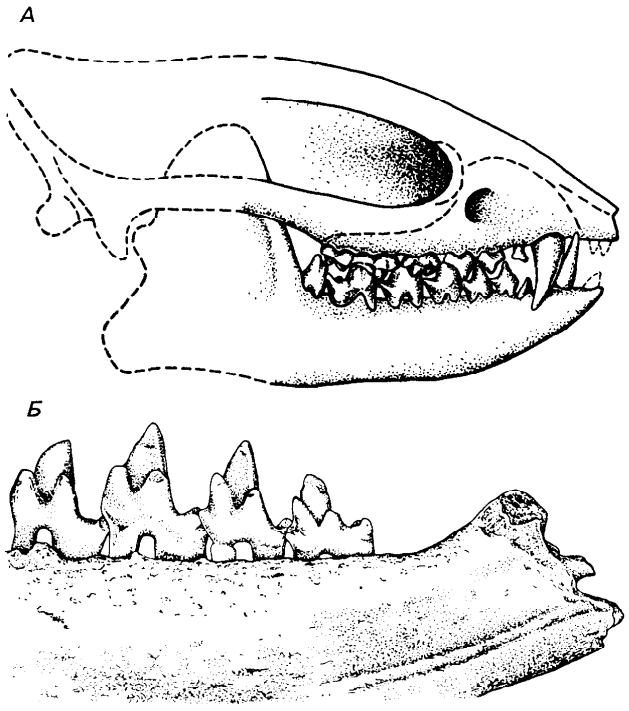


Рис. 19-9. Терии метатериево-эвтериевого уровня. *А*. Череп *Deltatheridium* из верхнего мела Монголии, × 2 (Kielan-Jaworowska, Eaton, Bown, 1979. С разрешения University of California Press). *Б*. Вид с лингвальной стороны нижней челюсти *Kielantherium* из нижнего мела Монголии, × 12 (Dashzeveg, Kielan-Jaworowska, 1984)

Редкие остатки ранних териев метатериево-эвтериевого уровня и сравнительно богатую палеонтологическую летопись верхнего мела разделяет пропуск приблизительно в 20 млн. лет. К этому времени (сантон и кампан) уже можно четко различить сумчатых и плацентарных, которые к тому же весьма разнообразны.

Marsupialia

Мы полагаем, что сумчатые (Marsupialia) и плацентарные дивергировали по существу одновременно от общей предковой группы ранних териев метатериево-эвтериевого уровня. В позднем мелу географическое распространение этих двух групп весьма различно. Сумчатые и плацентарные почти одинаково многочисленны в Северной Америке и встречаются, хотя и в меньшем числе, в Южной. Плацентарные относительно обычны в верхнем мелу Центральной Азии, хотя меловых сумчатых из Азии не описано. Из мела Африки или Австралии неизвестна ни одна из этих групп.

Сумчатые отличаются от плацентарных уникальными производными признаками зубной системы. Смена зубов ограничена третьими премолярами верхней и нижней челюстей (P^3_3). У большинства сумчатых только три премоляра и четыре моляра, тогда как у плацентарных четыре премоляра (пять — у примитивных видов) и три моляра. У сумчатых с окостеневающей барабанной буллой крылоклиновидная кость обычно представляет собой ее важный компонент. Скуловая кость доходит сзади до суставной ямки. Наличием отогнутого углового отростка нижней челюсти сумчатые отличаются от всех современных млекопитающих, но эта структура присутствовала и у некоторых эвтериев.

Крайне незрелое состояние новорожденных сумчатых, как и наличие сумчатых костей,— почти наверняка примитивный признак териев.

По строению отдельных зубов примитивные сумчатые отличаются от примитивных плацентарных следующими признаками (рис. 19-10). У верхнего моляра широкий буккальный цингулум с несколькими крупными стилярными буграми. Длина коронок верхних моляров больше их ширины. Гипоконулид и энтоконид обычно сближены (сдвоены) и четко отделены от гипоконида.

Географическое и хронологическое распространение

Самые ранние находки сумчатых сделаны в Северной Америке. Остается под сомнением принад-

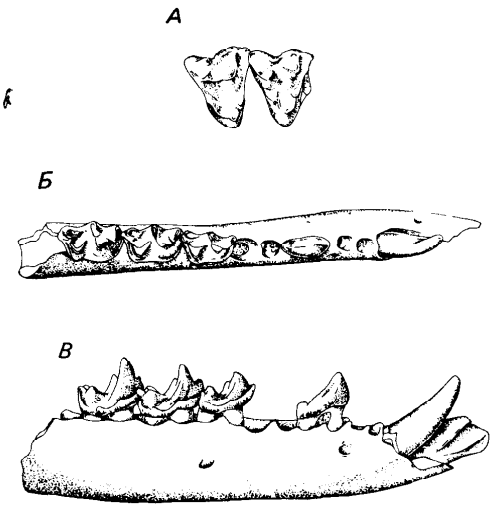


Рис. 19-10. Примитивное сумчатое *Alphadon* из верхнего мела Северной Америки. *А*. Верхние моляры с жевательной стороны. Нижняя челюсть с жевательной (*Б*) и латеральной (*В*) сторон, × 6 (Clemens, 1979. С разрешения University of California Press)

лежность к ним разрозненных зубов нижнемелового возраста, но материал из верхнего мела (кампан и маастрихт) юга Канады (Fox, 1979) и запада США (Clemens, 1966) уже разнообразен. Древнейший датируется ранним кампаном, т. е. приблизительно 20 млн. лет раньше конца мезозоя (Fox, 1986). Клеменс выделил три семейства верхнемеловых сумчатых; все они входят в надсемейство Didelphoidea, к которому относится современный опоссум. Остатки из верхнего мела ограничиваются зубами, фрагментами нижней челюсти и черепа. Представители семейства Didelphidae (американские опоссумы) известны в Северной Америке в миоцене, т. е. приблизительно 25 млн. лет назад, после чего там вымерли. Современный род *Didelphis* проник в Северную Америку из Южной приблизительно 3 млн. лет назад после образования Панамского перешейка.

В раннем эоцене дидельфиды мигрировали из Северной Америки в Европу, где род *Peratotherium* известен в миоцене. Близкородственные формы обнаружены в эоцене и олигоцене Северной Африки (Crochet, 1984; Bown, Simons, 1984), но там они, по-видимому, вымерли, не распространившись шире.

Единственный остаток сумчатого из Азии — нижнеолигоценовый моляр, похожий на известные для европейских и североамериканских дидельфид (Benton, 1985)[1].

Сумчатые, очень похожие на североамериканские роды, приводятся для позднего мела Перу и Боливии вместе с примитивными плацентарными (Marshall, de Muizon, Sigé, 1983). Основная радиация сумчатых, приведшая к выделению 10 семейств, произошла в позднем мелу или раннем кайнозое в Южной Америке.

Один из представителей типично североамериканского семейства Polydolopidae известен из позднего оэцена острова Симор около Антарктического полуострова. Это первое надежное свидетельство возможного пути расселения из Южной Америки в Австралию через Антарктиду (Woodburne, Zinsmeister, 1984).

Палеонтологическая летопись сумчатых в Австралийской области начинается с позднего олигоцена (Tedford, Banks, Kemp, McDougal, Sutherland, 1975). К этому времени большинство их основных групп уже дифференцировались. Прямых указаний на то, когда сумчатые впервые появились в Австралии, нет.

Место появления и направления миграции сумчатых по южным континентам продолжают вызывать споры (рис. 19-11) и обсуждаются многими авторами (Keast, 1977; Marshall, 1980b; 1982a; Szalay, 1982; Woodburne, 1984; Woodburne, Zinsmeister, 1984). Маршалл подчеркивает, что прямых свидетельств в этом смысле еще не обнаружено. Согласно Вудберну, огромное разнообразие сумчатых в раннем палеоцене Южной Америки говорит о возможности их радиации там еще в позднем мелу. Ископаемые мелового возраста известны пока очень плохо, но не исключено, что основная дифференциация их ранних форм происходила именно на этом континенте, а не в Северной Америке, предшествуя радиации в Новом Свете плацентарных, хотя в Азии они известны уже с конца нижнего мела. Возможно, сумчатые были единственными млекопитающими Южной Америки ко времени миграции этого класса в Австралию через Антарктиду в позднем мелу. Это объяснило бы отсутствие плацентарных в раннетретичной фауне Австралии. Возможно также, что разнообразные всеядные, оппортунистично питающиеся сумчатые имели преимущества при переселении перед относительно немногими, в основном растительноядными плацентарными, жившими в Южной Америке в конце мела и начале кайнозоя.

Южноамериканские сумчатые

Самые ранние и наиболее примитивные сумчатые Южной Америки близкородственны известным из верхнего мела Северной Америки. Клеменс (Clemens, 1979) все роды, встречающиеся на обоих континентах, относил к дидельфидам, но Салаи (Szalay, 1982) утверждает, что североамериканские принадле-

[1] Недавно зубы дидельфид описаны из эоцена Казахстана, Зайсан (Габуния, Шевырева, 1990).— *Прим. ред.*



Рис. 19-11. Модель радиации сумчатых. Эта группа появилась впервые в палеонтологической летописи Нового Света и, возможно, возникла либо в Северной, либо в Южной Америке. На карте показано расположение материков в позднем мелу. В эоцене сумчатые проникли в Европу и Северную Африку. Из Австралии они неизвестны до конца олигоцена (Marshall, 1980b)

жат к близкому семейству Pediomyidae.

Северная и Южная Америка разделились в позднем мелу, и фаунистический обмен между двумя континентами был сильно ограничен до самого конца кайнозоя. Эволюция южноамериканских сумчатых на протяжении бóльшей части кайнозоя проходила без влияния остального мира. Эта географическая изоляция, как и анатомические данные, ясно демонстрирует, что речь идет о монофилетической группе.

Большинство основных таксонов южноамериканских сумчатых недавно пересмотрел Маршалл (Marshall, 1977, 1978, 1979, 1980a, 1981, 1982b, c), опубликовавший обзор (1982a), в котором широко цитирует предшествующую литературу. Сумчатые составляют относительно небольшую часть современной фауны этого континента и включают всего 17 родов, однако еще 76 их родов описано из третичного периода.

Didelphidae

Дидельфиды остаются на всем протяжении кайнозоя важным элементом южноамериканской биоты. В современной фауне представлено тринадцать их родов, приблизительно 25 описано по ископаемым остаткам. Дидельфиды, или американские опоссумы, выделяются прежде всего своими примитивными признаками. Зубная формула следующая:

$$\frac{5\quad 1\quad 3\quad 4}{4\quad 1\quad 3\quad 4}.$$

Конфигурация зубов обычно похожа на свойственную современным родам, оппортунистично питающимся беспозвоночными, мелкими позвоночными

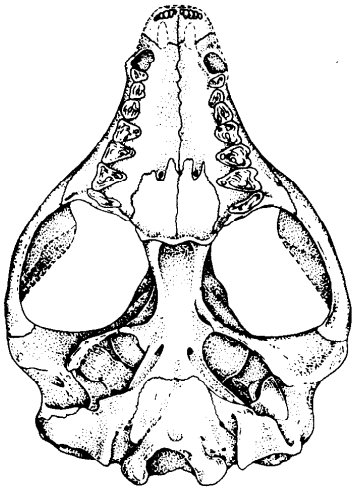


Рис. 19-12. *Sparassocynus*. Вид черепа этого опоссумового из плиоцена Аргентины со стороны неба, × 1 (Reig, Simpson, 1972. С разрешения Лондонского зоологического общества)

и растительными тканями (рис. 19-12). Большинство видов — по крайней мере факультативно древесные с хватательным хвостом и противопоставляющимся большим пальцем задней конечности. По размеру представители этого семейства варьируют от мыши до крупной домашней кошки. Некоторые своими пропорциями напоминают ласку, а современный водяной опоссум (*Chironectes*) специализирован к водной локомоции; у него перепончатые лапы и водонепроницаемая сумка.

По меньшей мере 12 родов известны из палеоцена; это предполагает более обширную позднемеловую радиацию сумчатых в Южной Америке, чем в Северной. Ранние дидельфиды весьма разнообразны, но различные филогенетические линии внутри семейства еще не выявлены.

Начиная с позднего мела и на протяжении раннего кайнозоя из основания группы дидельфид эволюционировал широкий спектр более специализированных сумчатых, включая ряд линий, напоминающих насекомоядных и мелких грызунов, а также развивавшихся параллельно плацентарным хищным других континентов.

Microbiotheriidae

Известны только два рода этого семейства: *Dromiciops*, мелкое, мышеподобное животное современной фауны, и *Microbiotherium* из верхнего олигоцена и нижнего миоцена. Зубная формула примитивная:

$$\frac{5\quad 1\quad 3\quad 4}{4\quad 1\quad 3\quad 4},$$

но стилярные шельфы верхних моляров малы, а задние моляры редуцированы. Микробиотерии отличаются от всех других сумчатых сильным вздутием слуховой буллы. Ее задние две трети сформированы новым окостенением — внутренней барабанной костью (entotympanicum), а передняя треть — крылоклиновидной костью (рис. 19-13).

Эти роды обычно относят к Didelphoidea. Салаи (Szalay, 1982) обнаружил у современного рода специализации стопы, очень сходные с известными у австралийских сумчатых, и считает, что микробиотериев следует таксономически отделить от всех прочих южноамериканских групп в качестве самостоятельного отряда Dromiciopsia.

Для нижнего эоцена по единственным родам описаны еще два семейства дидельфоидов, Bonapartheriidae и Prepidolopidae. Поскольку остальные группы существенно отличаются от них, они выделены в отдельные надсемейства.

Borhyaenoidea

Представители этого надсемейства весьма напоминают средних и крупных плацентарных хищных северных континентов. К нему относятся по меньшей мере 35 родов, известных с раннего палеоцена до конца плиоцена. Почти наверняка они происходят от ранних дидельфид, но их конкретные предки не установлены. Палеоценовый род *Patene* представляет собой почти идеальное промежуточное звено между двумя этими группами. Специализация зубной си-

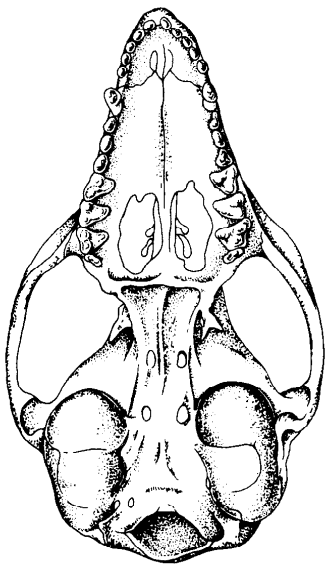


Рис. 19-13. Вид со стороны неба черепа *Dromiciops*, микробиотерия из современной фауны Южной Америки. Слуховые буллы у него сильно увеличены. По строению стопы он напоминает австралийских сумчатых (Marshall, 1982b)

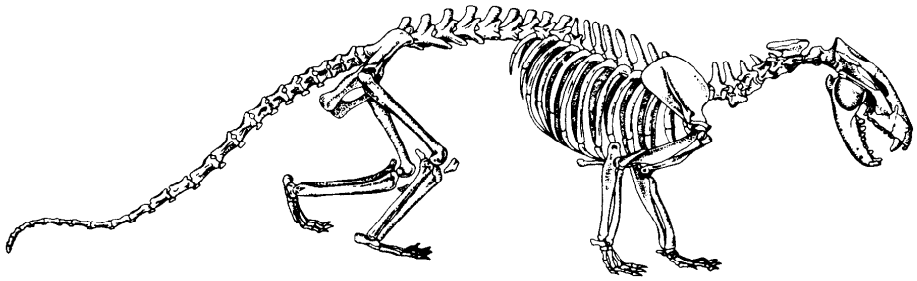


Рис. 19-14. Скелет южноамериканского боргиеноида *Prothylacynus*, × 1/8 (Sinclair, 1906)

стемы выражается в редукции резцов до формулы

$$\frac{4\quad 1\quad 3\quad 4}{3\quad 1\quad 3\quad 4}.$$

Моляры увеличиваются в размерах спереди назад. Стилярные бугры редуцированы, в результате чего у верхних моляров более лезвиеподобный вид. У родов с достоверно известным посткраниальным скелетом конечности короткие, не специализированные для бега (рис. 19-14). С олигоцена по плиоцен роль бегающих хищников Южной Америки, по-видимому, выполняли крупные наземные птицы форусрациды (см. гл. 16).

Олигоценовый боргиенид *Proborhyaena* достигал величины крупного медведя; моляры этого животного были специализированы аналогично хищническим зубам плацентарных хищных. Позднее нижнего плиоцена Borhyaenidae неизвестны.

Неоднократно постулировавшаяся близость между собакоподобными сумчатыми хищниками Южной Америки и Австралии опровергнута недавними работами по остеологии и биохимии (Kirsch, 1984) (рис. 19-15).

От боргиенид произошли Thylacosmilidae, существовавшие с верхнего миоцена до позднего плиоцена. Строение их зубной системы очень своеобразно, резцы отсутствуют, но огромные, постоянно растущие верхние клыки похожи на известные у плацентарных «саблезубых тигров». На нижней челюсти под этими зубами находится крупный симфизный выступ (рис. 19-16). Тилакосмилиды не дожили до плейстоцена, когда североамериканские плацентарные, включая и настоящих саблезубых тигров, проникли в Южную Америку.

Caenolestoidea

Ценолестоиды, или крысовидные опоссумы,— группа мелких насекомоядных и всеядных форм. Наибольшее их разнообразие наблюдалось в нижнем миоцене, когда они были самыми многочисленными из всех мелких сумчатых. Всего известно 13 родов, из которых три входят в современную фауну. Самая ранняя из известных форм — нижнеэоценовая. Зубная формула следующая:

$$\frac{3—4\quad 1\quad 3\quad 4}{2—4\quad 1\quad 2—3\quad 4}.$$

Наиболее характерный признак — строение первого моляра, обычно удлиненного и лезвиеподобного, чем он очень напоминает лезвиеподобный премоляр многобугорчатых (рис. 19-17). Первый и/или второй нижние резцы длинные, направленные вперед. Похожее строение встречается у некоторых австралийских сумчатых, но у них третий нижний резец специализирован. Долгое время считали, что ценолестоиды

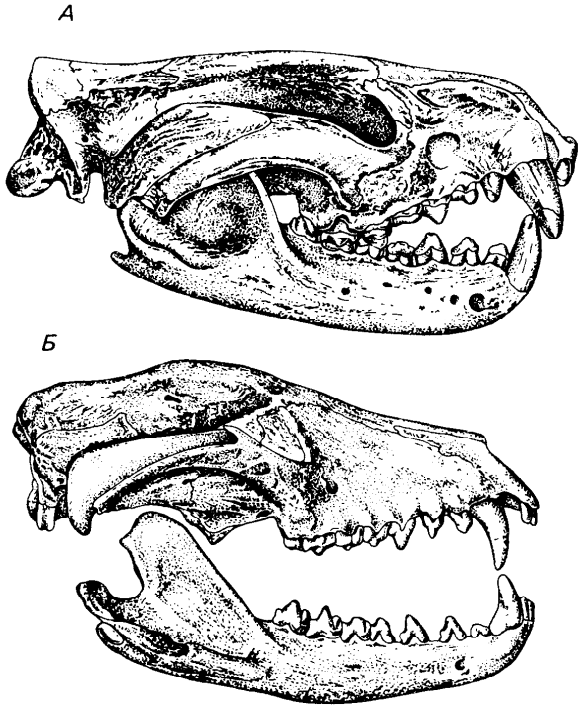


Рис. 19-15. Хищные сумчатые. *А*. Южноамериканский миоценовый род *Borhyaena*, × 1/4. *Б*. Недавно вымерший тасманийский сумчатый волк *Thylacynus*; × 1/4 (Sinclair, 1906)

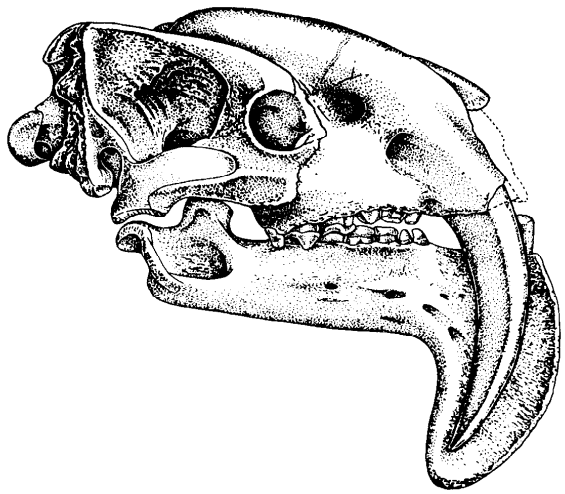


Рис. 19-16. *Thylacosmilus*, сумчатый «саблезубый тигр» из Южной Америки (Riggs, 1934)

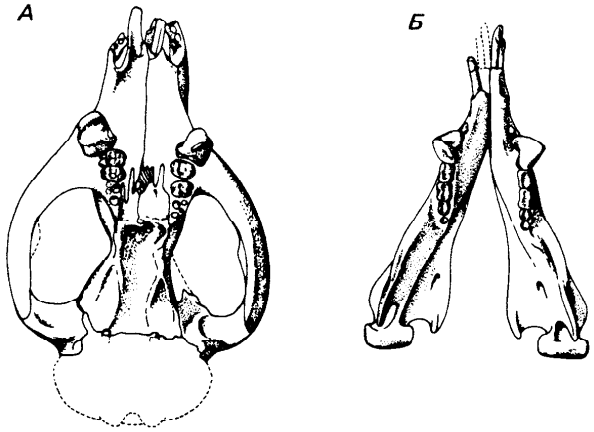


Рис. 19-18. Вид черепа со стороны неба (*А*) и нижние челюсти (*Б*) полидолопидового сумчатого *Epidolops* из верхнего палеоцена Бразилии, × 1 (Paula Couto, 1952)

стоят особняком от других южноамериканских сумчатых, но для последних также характерен очень своеобразный тип сперматозоидов, которые в эпидидимисе соединяются в пары. Парные сперматозоиды ни у плацентарных, ни у австралийских сумчатых неизвестны.

Polydolopoidea

Эта полностью вымершая группа, существовавшая с палеоцена по нижний олигоцен, в некоторых отношениях напоминает ценолестоидов, но приобрела сходные специализации в строении зубного аппарата раньше и иным путем. Здесь также есть, как и у многобугорчатых, укрупненный щечный зуб, но это не первый моляр, а последний премоляр. Передние зубы нижней челюсти напоминают лежачие резцы ценолестоидов, но помимо мелких резцов включают и клыки (рис. 19-18). Один из родов полидолопид, *Antarctodolops*,— единственное известное сумчатое, достигшее Антарктики, хотя та часть Антарктического полуострова, где оно найдено, в эоцене, возможно, являлась частью Южной Америки (Woodburne, Zinsmeister, 1984).

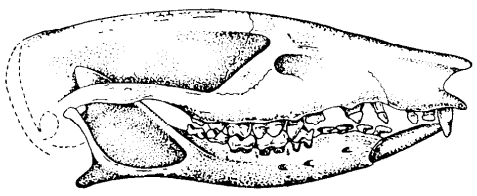


Рис. 19-17. Землеройкоподобное ценолестоидовое сумчатое *Palaeothentes* из олигоцена Южной Америки (Marshall, 1980a. С разрешения Музея естественной истории Филда, Чикаго)

Groeberioidea и Argyrolagoidea

У этих групп, также известных только по ископаемым остаткам, зубная система внешне напоминает свойственную грызунам. Род *Groeberia* описан по двум неполным образцам из верхнего эоцена. Зубная формула редуцирована:

$$\frac{2\quad 0\quad 0\quad 4}{1\quad 0\quad 0\quad 4}.$$

Постоянно растущие резцы несут эмаль только на лабиальной поверхности, как у современных грызунов, образуя самозатачивающуюся кромку. Лицевая область очень короткая, но высокая. Плацентарные грызуны проникли в Южную Америку в олигоцене, по всей вероятности составив конкуренцию своим сумчатым аналогам.

Argyrolagoidea, более поздняя группа высоко специализированных аналогов грызунов (рис. 19-19), встречалась с олигоцена по плиоцен. У этих животных удивительное конвергентное сходство с кенгуровыми крысами и тушканчиками. Зубная формула редуцирована следующим образом:

$$\frac{2\quad 0\quad 1\quad 4}{2\quad 0\quad 1\quad 4}.$$

Сохраняющиеся премоляры и моляры растут постоянно. Как и у современных мышовковых, слуховая булла сильно вздута (хотя образована типично для сумчатых, крылоклиновидной костью); передние конечности короткие, задние удлиненные; большая и малая берцовые кости дистально сливаются. В стопе только два пальца. Хвост тяжелый, служащий противовесом передней части тела. Как и у других сумчатых, имеются обширные небные отверстия и отогнутый угловой отросток.

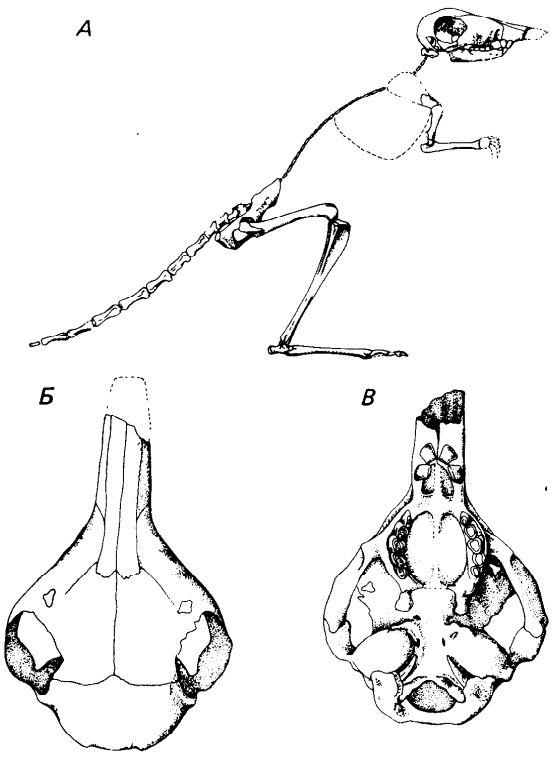


Рис. 19-19. *А*. Скелет рикошетирующего (прыгающего) сумчатого *Argyrolagus* из плиоцена Аргентины; × 1/3. Череп *Argyrolagus* с дорсальной стороны (*Б*) и со стороны неба (*В*) (Simpson, 1970)

Австралия

Самые ранние сумчатые Австралийской области известны из позднего олигоцена Тасмании (Tedford, Banks, Kemp, McDougal, Sutherland, 1975). Однако, возможно, они по меньшей мере на 40 млн. лет моложе первых австралийских сумчатых. Разнообразная фауна известна из миоцена; к этому времени обособилось большинство современных семейств. Недавно опубликованы таксономические обзоры австралийских сумчатых (Woodburne, 1984; Rich, 1982). Их хищные группы детально рассмотрены в книге «Carnivorous Marsupials» (Archer, 1982a).

Dasyuroidea

Родственные связи и классификация австралийских сумчатых продолжают оставаться спорными. Выделяются по меньшей мере две крупные группы, которые, по-видимому, эволюционировали раздельно примерно от дидельфоидного уровня. Дазиуроиды — это мелкие и средние насекомоядные, хищные и всеядные формы, занимающие в Австралии приблизительно такое же положение, что и дидельфоиды в Южной Америке. Арчер (Archer, 1976) замечает, что раннемиоценового дазиурида *Ankotarinja* наверняка отнесли бы к дидельфидам, если бы он был найден не в Австралии, а в Южной Америке. Все дазиуроиды отличаются от примитивных дидельфоидов редукцией числа резцов, так что их зубная формула следующая:

$$\frac{4\quad 1\quad 2—3\quad 4}{3\quad 1\quad 2—3\quad 4},$$

однако конфигурация отдельных зубов остается в основном такой же (рис. 19-20).

Семейство Dasyuridae (хищные сумчатые) включает 14 современных родов мыше- и кошкоподобных форм массой от 5 г до 10 кг. Еще шесть родов известны по ископаемым остаткам. Взаимосвязи внутри этой группы обсуждаются Арчером (Archer, 1982b). У мелких форм способ питания такой же, как у плацентарных насекомоядных. У рода *Sarcophilus* (тасманийский дьявол) крупные, тупые моляры используются для дробления костей, что позволяет ему быть эффективным падальщиком, поедающим трупы крупных животных.

Thylacinus (тасманийский волк) выделен в особое семейство. И по общей форме тела, и по строению зубов он поразительно похож на плацентарных псовых (см. рис. 19-15, *Б*). Этот род известен с миоцена и вымер в 1934 г. Неоднократно высказывались предположения, что австралийские Thylacinidae близкородственны южноамериканским боргиенидам (например, см. Kirsch, 1977). Арчер (Archer, 1982b) и Сарич с Кронином (Sarich, Cronin, 1980) на основании анатомических и серологических данных пришли к выводу о большей близости тасманийского волка к дазиуридам, чем к любой другой группе сумчатых.

Более дальний сородич дазиурид — *Myrmecobius* (семейство Myrmecobiidae), называемый намбатом, или сумчатым муравьедом. Его морда удлинена так же, как у плацентарного муравьеда, а язык очень длинный и растягивающийся, зубы сильно редуци-

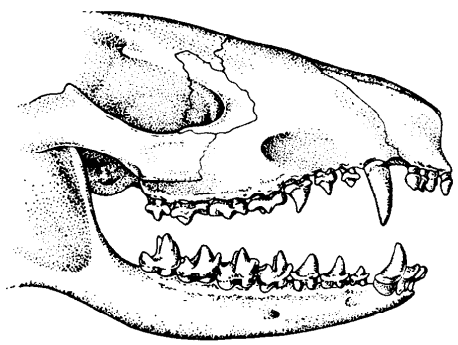


Рис. 19-20. Строение зубов современного дазиурида *Sminthopsis* из Австралии (Archer, 1976)

рованы по размеру, но число моляров увеличено с пяти до шести. Хотя род известен только с плейстоцена, не вызывает сомнений близость его единственного современного вида к дазиуроидам.

Perameloidea

Кроме дазиуроидов, у всех других достаточно известных австралийских сумчатых задние конечности специализированы. Второй и третий их пальцы сильно редуцированы и заключены в единую тканевую оболочку. Такое состояние называется **синдактилией** (рис. 19-21). Эти специализированные пальцы используются при груминге («причесывании»). Роды с синдактилией делятся на две весьма различные группы: Perameloidea, или бандикутов, и гораздо более разнообразных Diprotodonta.

К бандикутам относят только восемь современных родов, входящих в два близкородственных семейства, Peramelidae и Thylacomyidae (современные кроличьи бандикуты и вымерший плиоценовый род *Ischnodon*). У бандикутов еще более примитивная зубная формула, чем у дазуирид:

$$\frac{4—5 \quad 1 \quad 3 \quad 4}{3 \quad 1 \quad 3 \quad 4}.$$

Моляры отличаются прямоугольным очертанием коронок, возникающим за счет добавления бугров к примитивному треугольному тригониду. Такой тип строения достигается у обоих семейств независимо — у перамелид в основном при формировании гипокона, а у тилакомиид — в результате лингвального сдвига метакона и развития стилярных бугров. Увеличение коронок связано с большей, чем у дазиурид всеядностью. Бандикуты по величине варьируют от размеров мыши до приблизительно 5 кг. Многие из них норники.



Рис. 19-21. Стопа плио-плейстоценового кенгуру *Protemnodon*. Пример синдактилии, при которой второй и третий пальцы сильно редуцированы и заключены в единый тканевый чехол (Flannery, 1982)

Бандикуты — единственные метатерии с хориоаллантоисной, как у эвтериевых млекопитающих, плацентой, но их детеныши рождаются такими же незрелыми, как и у других сумчатых. Их палеонтологическая летопись скудна, но доходит до миоцена.

Относительно близости бандикутов к предкам дипротодонтов или же их самостоятельного происхождения от форм дазиуридного или дидельфидного уровня мнения расходятся.

Phalangeroidea

Подотряд Diprotodonta включает три надсемейства: Vombatoidea (современные вомбаты и множество вымерших групп), Phascolarctoidea (коала) и Phalangeroidea (современные кенгуру, кускусовые, сумчатые летяги и карликовые кускусы). Производный признак, объединяющий дипротодонтов,— состояние нижних резцов, которые редуцированы до двух направленных вперед зубов. Эта группа включает преимущественно растительноядные формы.

Среди дипротодонтов фалангероиды относительно примитивны по строению зубной системы и древесному образу жизни кускусовых (Phalangeridae), который, видимо, был исходным для надсемейства в целом. Три современных рода кускусовых величиной с белку сохраняют по пять пальцев и на передних, и на задних конечностях, причем первый палец противопоставляющийся. Зубная формула следующая:

$$\frac{3 \quad 1 \quad 1—3 \quad 4}{1—3 \quad 0—1 \quad 1—2 \quad 4}.$$

Коронки моляров квадратные, с семилофодонтными буграми. Это в основном растительноядные животные, питающиеся также насекомыми и птенцами. Палеонтологическая летопись кускусовых начинается в верхнем олигоцене; облик среднемиоценовых родов уже современный.

Семейство Ektopodontidae — вымершая группа, ограниченная миоценом и плиоценом. Хотя она слабо изучена, есть основания выводить ее от примитивных кускусовых (Woodburne, Clemens, 1984). Зубы билофодонтные, окклюзионные поверхности подразделены продольными или радиальными гребнями (рис. 19-22). Зубы *Ektopodon* настолько необыч-

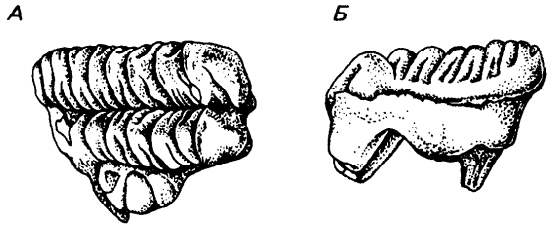


Рис. 19-22. Вид с окклюзионной стороны (*А*) и сбоку (*Б*) моляра *Ektopodon*, своеобразного фалангероида из миоцена и плиоцена Австралии, × 4 (Stirton, Tedford, Woodburne, 1967)

ны, что этот род сначала считали однопроходным (Stirton, Tedford, Woodburne, 1967).

У других семейств фалангероидов, Petauridae (пять современных родов сумчатых летяг) и Burramyidae (карликовые кускусы), палеонтологическая летопись известна до миоцена.

Возможно, кускусовым родственны также Thylacoleonidae, одна из наиболее своеобразных групп вымерших сумчатых. Роды *Wakaleo* из миоцена и *Thylacoleo* из плиоцена и плейстоцена — крупные формы с высокоспециализированной зубной системой (рис. 19-23). Первый из трех верхних и первый нижний резцы сильно увеличены и имеют вид клыков. Верхний клык сохранился, но он очень мелкий, как и верхние премоляры 1 и 2. Третьи премоляры верхней и нижней челюстей сильно вытянуты в длину, образуя гигантские лезвия, которые, по-видимому, функционировали как хищнические зубы плацентарных хищных. В нижней челюсти за премолярами без перерыва следует меньший по размеру, лезвиеподобный первый моляр. Второй нижний и первый верхний моляры гораздо мельче. Отсутствие дробящих и перетирающих моляров и клыковидная конфигурация резцов создают впечатление, что эти роды были высокоспециализированными хищниками. Возможный рацион тилаколеонид долгое время был предметом споров. Необычно то, что высокоспециализированные хищники возникли внутри в основном растительноядной группы, однако среди грызунов и кускусовых, зубы которых выглядят приспособленными к питанию растительной пищей, также известны виды, широко использующие животную добычу. Уэллс, Хортон и Роджерс (Wells, Horton, Rogers, 1982) представили убедительные свидетельства использования зубов *Thylacoleo* таким же образом, как и у современных плацентарных хищных.



Рис. 19-23. Череп плейстоценового фалангероида *Thylacoleo*, × 1/3. Споры о том, свидетельствуют ли удлиненные щечные зубы о хищной диете, еще продолжаются (Finch, Freedmann, 1982)

Посткраниальный скелет фалангеридного типа, по всей видимости, хорошо адаптированный для лазания. Уэллс с коллегами считает, что по образу жизни тилаколео были близки к леопардам.

Наиболее впечатляющие из современных австралийских сумчатых, безусловно, кенгуру, к которым относятся 19 ныне живущих родов и приблизительно 60 видов. Всех их можно объединить в единственное семейство кенгуровых (Macropodidae), но так называемых «крысиных кенгуру» (потору) выделяют в особое семейство Potoroinidae.

За исключением двух родов потору, у всех остальных родов задние конечности значительно длиннее передних, и при быстром передвижении они совершают прыжки на двух ногах. Зубная формула следующая:

$$\frac{3 \quad 0—1 \quad 2 \quad 4}{3 \quad 0 \quad 2 \quad 4}.$$

По строению зубов потору напоминают кускусовых: коронки моляров относительно низкие, бунодонтные или сублофодонтные, хотя у большинства третьи нижние премоляры очень длинные, режущие. Эмалью покрыты только латеральные поверхности нижних резцов. У настоящих кенгуру моляры с более высокими коронками, билофодонтные, а третий нижний премоляр менее специализирован. Еще один признак, разделяющий две эти группы,— наличие у потору нижнечелюстного отверстия, через которое проходит медиальный пучок жевательной мышцы, проникающий в тело горизонтальной ветви нижней челюсти (рис. 19-24).

Оба семейства (или подсемейства) кенгуру известны со среднего миоцена. Потору не претерпели с миоцена значительных изменений, и остатки их современных родов обнаружены в позднекайнозойских отложениях.

И напротив, основная радиация настоящих кенгуру и валлаби происходила в плиоцене, возможно, в связи с климатическими изменениями, которые привели к распространению злаковников. Считается, что 28 вымерших и ныне живущих видов рода

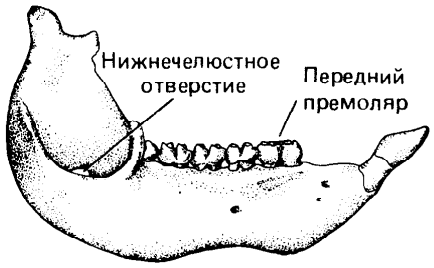


Рис. 19-24. Нижняя челюсть «крысиного кенгуру» *Sthenurus*. Длинный передний премоляр и нижнечелюстное отверстие отличает эту группу от «настоящих» кенгуру (Rich, 1982)

Macropus (кенгуру) дифференцировались в течение последних 5 млн. лет (Rich, 1982, с. 444). Как и плацентарные жвачные, кенгуру симбиотически связаны с бактериями, участвующими в переваривании целлюлозы.

Таксономия ранних кенгуровых обсуждается в трех статьях, опубликованных в «Journal of Paleontology» за июль 1984 г. Фланнери (Flannery, 1982) отмечает недостаточное на данный момент знание эволюции и механики их локомоции. Наиболее примитивные роды, как и кускусы, передвигаются по земле квадрупедально. Такой тип локомоции, возможно, вторично наземный, развившийся из первично древесного, свойственного их фалангероидовым предкам. Вероятно, синдактилия ограничила варианты эволюции стопы. Досон (Dawson, 1977) показал, что бипедальный «галоп» кенгуру энергетически экономичнее шага, когда скорость движения превышает 15 км/ч.

Phascolarctoidea и Vombatoidea

Коала относили раньше к фалангероидам, но теперь считается, что они ближе к вомбатам. В этой группе единственный ныне живущий род, но ее палеонтологическая летопись доходит до миоцена. Зубы редуцированы не так сильно, как у вомбатов; сверху сохраняются три резца и клык:

$$\frac{3\quad 1\quad 1\quad 4}{1\quad 0\quad 1\quad 4}.$$

Коронки низкие, с дважды V-образным расположением гребней. Коала питаются почти исключительно эвкалиптовыми листьями и практически никогда не покидают деревьев.

Современные вомбатоиды включают только два рода, но палеонтологическая летопись этой группы доходит до миоцена. Вомбаты — норные животные длиной более 1 м. Внешне они похожи на маленьких медведей, питаются травой и корнями. Начиная с плиоцена для этой группы характерны бескорневые, постоянно растущие, призматические, двудольные щечные зубы и единственная пара верхних и нижних резцов. Зубная формула современных родов редуцирована до

$$\frac{1\quad 0\quad 1\quad 4}{1\quad 0\quad 1\quad 4}.$$

Такая аналогичная с грызунами специализация свойственна среди современных сумчатых исключительно вомбатам, но является близким параллелизмом зубной системе южноамериканских Argyrolagidae.

Малоизученный род *Wynyardia* из раннего миоцена помещен в отдельное семейство, по-видимому родственное вомбатам. Он иллюстрирует раннюю стадию развития дипротодонтного строения зубов и имеет ряд признаков кускусов и кенгуру.

Семейства Diprotodontidae и Palorchestidae — родственные группы, жившие с верхнего олигоцена по плейстоцен. Это самые крупные из всех известных сумчатых. Диапазон их размеров — от овцы до гиппопотама (рис. 19-25). Они примитивнее вомбатов, поскольку сохраняют три верхних резца. Щечные зубы несут два поперечных гребня. Носовые кости короткие, что могло быть связано с наличием хобота (рис. 19-26). Описано 12 родов. Возможно, их вымирание было связано с климатическими изменениями в конце плейстоцена и появлением в Австралии человека.

Следует упомянуть еще две группы, таксономическое положение которых неясно. *Notoryctes* (сумчатый крот) — высокоспециализированная форма с редуцированными глазами, утраченными ушными раковинами, особой конфигурацией черепа и слитыми шейными позвонками. Ископаемых остатков этой группы неизвестно, так что ее родственные связи с другими австралийскими сумчатыми не установлены. Строение зубов указывает на близость с дазиуридами или перамелидами, но строение стопы напоминает свойственное дипротодонтам.

Tarsipedidae, или хоботноголовые кускусы, представлены одним родом. Их ископаемых остатков не обнаружено. Первоначально единственный вид семейства относили к фалангероидам, но теперь отделяют от них на основании серьезных анатомических отличий и, по всей вероятности, длинной и независимой эволюционной истории. Из зубов хорошо развиты только верхние клыки и нижние резцы. Щечные зубы редуцированы до «пеньков». Этот зверек питается только медом и цветочной пыльцой; он весит менее 20 г.

Классификация сумчатых

Сумчатых долгое время помещали в один отряд Marsupialia, хотя ныне живущие плацентарные разделены более чем на двадцать отрядов. Однако мо-

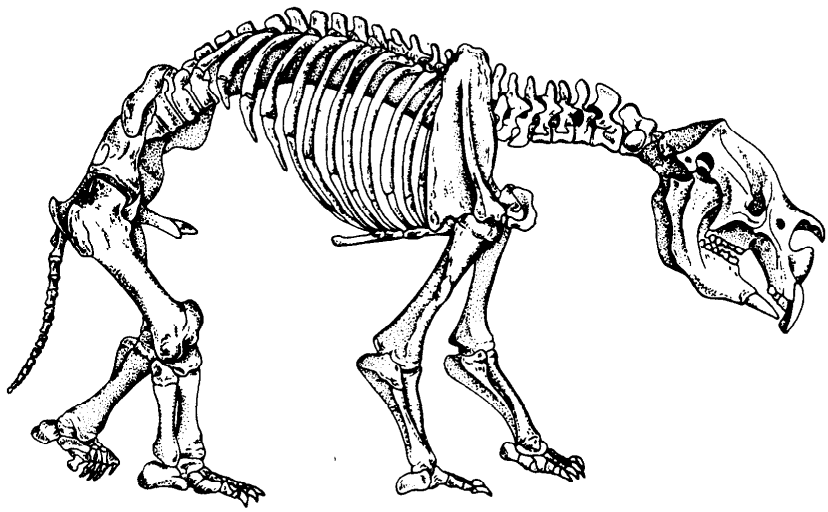


Рис. 19-25. *Diprotodon*, гигантский сородич вомбата из плейстоцена Австралии (Gregory, 1951)

жно привести убедительные доводы в пользу того, что эта группа, включающая приблизительно 200 родов, гораздо менее однородна, чем многие более мелкие отряды плацентарных. За последнее время появилось множество работ, аргументирующих подразделение сумчатых на четыре и более отрядов (Kirsch, 1977; Szalay, 1982; Archer, 1976). Однако Маршалл (Marshall, 1981) выступает за единственный отряд, хотя и предполагает крупную дихотомию между австралийскими и населяющими Новый Свет группами. Все предложенные классификационные схемы в основном различаются подходами к разделению австралийских групп. Остается проблемой отсутствие в Австралии ископаемых сумчатых до конца олигоцена, когда все их главные группы уже стали хорошо отличимыми друг от друга.

В такой ситуации, возможно, полезным окажется более внимательное сравнение серологии и анатомии мягких тканей ныне живущих форм (Kirsch, 1977, 1984). Все имеющиеся факты говорят в пользу отделения австралийских форм от сумчатых Нового Света.

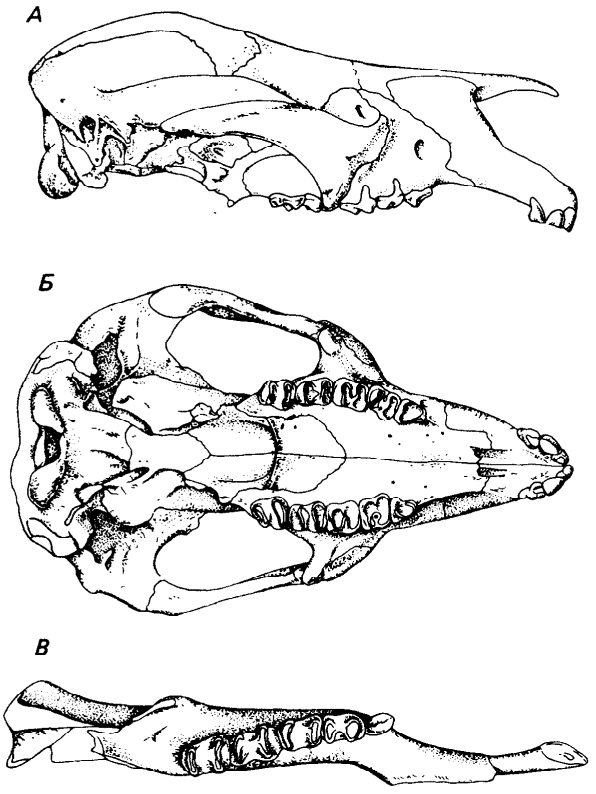


Рис. 19-26. Палорхестидовый дипротодонт *Ngapakaldia* из позднего кайнозоя Австралии. Вид черепа сбоку (*А*) и со стороны неба (*Б*). *В*. Вид нижней челюсти с жевательной стороны, × 1/4 (по Stirton, 1967)

Заключение

Сумчатые и плацентарные составляют монофилетическую группу с общим предком среди нижнемеловых эгиалодонтид. Более примитивные терии появляются уже в позднем триасе. Все мезозойские терии были мелкими, напоминающими по общему строению и образу жизни современных землероек. Ранние териевые млекопитающие известны преимущественно по изолированным зубам и нижним челюстям. Расположение бугров на молярах рода *Kuehneotherium* соответствует очертаниям тупоугольного треугольника. Вершина его на верхнем моляре обращена медиально, а на нижнем — латерально. Края зубов при смыкании челюстей действуют ножницеобразно. На нижнем моляре

имеется небольшая задняя «пятка», или талонид.

Ранние сумчатые и плацентарные характеризуются трибосфеническими молярами, на верхних из которых три главных бугра — апикальный протокон, передний паракон и задний метакон. Они располагаются по вершинам остроугольного треугольника, или тригона. На нижних молярах сходный треугольный тип размещения бугров, среди которых основные — протоконид, параконид и метаконид. Задний талонид оконтурен энтоконидом, гипоконидом и гипоконулидом. У кюнеотерия на верхних молярах нет протокона и тригон очерчен параконом (на вершине), метаконом и передним стилоконом. Бугры нижнего тригонида те же самые, что у более поздних териев, но талонидный бугорок только один — гипоконулид.

Кюнеотерий принадлежит к группе симметродонтов, дожившей с незначительным разнообразием форм до верхнего мела. У юрских пантотериев тригонид выглядит остроугольным треугольником, а крупный талонид приближается к состоянию, свойственному сумчатым и плацентарным. Род *Peramus* из верхней юры, по-видимому, близок к предкам более поздних териев.

У предков сумчатых и плацентарных верхние моляры разрослись в поперечнике, постепенно увеличив число режущих граней. Протокон развился на вновь сформировавшейся апикальной поверхности к нижнему мелу. Наиболее примитивные млекопитающие, у которых был талонид с большим бассейном для смыкания с протоконом, включены в группу териев метатериево-эвтериевого уровня, так как их нельзя отнести ни к одной из современных групп.

Сумчатые и плацентарные, вероятно, дивергировали от общего предка в раннем мелу. Древнейшие сумчатые известны из верхнего мела Северной Америки, но, возможно, возникли в Центральной или Южной Америке, откуда мигрировали в Австралию. Примитивные опоссумовые достигли Европы из Северной Америки в палеогене, некоторые из них распространились до Северной Африки и Центральной Азии. По-видимому, эти ветви вымерли без значительной радиации.

В кайнозое мощная радиация сумчатых произошла в Южной Америке и Австралии. Дидельфоиды представляют собой центральный ствол южноамериканских форм, от которого произошли многочисленные семейства, включая микробиотерид, характеризующихся сильно увеличенными слуховыми буллами, хищных боргиеноидов, а также насекомоядных и грызуноподобных ценолестоидов, полидолопоидов и аргиролагоидов.

К моменту появления сумчатых в палеонтологической летописи Австралии (в позднем олигоцене) они уже были весьма разнообразными, так что родственные взаимосвязи различных их линий установлены неудовлетворительно. Дазиуроиды, по-видимому, представляют собой анцестральный ствол, сравнимый с дидельфоидами Нового Света. Хищные тасманийский волк и тасманийский дьявол конвергируют по типу строения с южноамериканскими боргиеноидами. Специализация всех прочих австралийских сумчатых заключается в сильной редукции второго и третьего пальцев и заключении их в единый тканевый футляр. Такое состояние называется синдактилией. У перамелоидов (бандикутов) сохраняется от трех до пяти резцов; среди сумчатых только у них есть хориоаллантоисная плацента. Дипротодонты включают три группы, представленные в современной фауне вомбатами, коала, фалангероидами и кенгуру. Мелкие древесные фалангероиды, возможно, наиболее близки к анцестральному для этого подотряда типу строения. Большинство современных семейств известно с раннего миоцена. Несколько крупных групп были обычны в середине и конце третичного периода, но к настоящему времени вымерли. Тилаколеониды из фалангероидов отличались размерами и пропорциями леопардов; их премоляры представляли собой гигантские лезвия. Другие дипротодонты были преимущественно растительноядными, а род *Thylacoleo* — по-видимому, хищным. Дипротодонтиды и палорхестиды, родственные вомбатам формы размером от овцы до бегемота, обычны с верхнего олигоцена по поздний плейстоцен. Кенгуру известны с середины миоцена, но радиация их крупных современных видов, по-видимому, происходила на протяжении последних 5 млн. лет.

Литература

Archer M. (1976). The dasyurid dentition and its relationships to that of didelphids, thylacinids, borhyaenids (Marsupicarnivora) and peramelids (Peramelina: Marsupialia). Austral. J. Zool. Suppl. Ser., **39**, 1-34.

Archer M. (ed.). (1982a). Carnivorous Marsupials. Royal Zoological Society, New South Wales.

Archer M. (1982b). Review of the dasyurid (Marsupialia) fossil record, integration of data bearing on phylogenetic interpretation and suprageneric classification. In: M. Archer (ed.), Carnivorous Marsupials, pp. 397-443. Royal Zoological Society, New South Wales.

Archer M. (1982c). A review of Miocene thylacinids (Thylacinidae, Marsupialia), the phylogenetic position of the Thylacinidae and the problem of apriorisms in character analysis. In: M. Archer (ed.), Carnivorous Marsupials, pp. 445-476. Royal Zoological Society, New South Wales.

Benton M. J. (1985). The first marsupial fossil from Asia. Nature, **318**, 313.

Bonaparte J. F. (1986). Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamiferos Cretacios de Patagonia, Argentina. Actas IV Congr. Arg. Paleont. y Bioestrat., **2**, 48-61.

Bonaparte J. F. (1987). Mamiferos del Cretacico inferior de Patagonia. IV Congreso Latinoamericano de Paleontologia, Bolivia, **1**, 343-359.

Bown T. M., Kraus M. J. (1979). Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 172-181. University of California Press, Berkeley.

Bown T. M., Simons E. L. (1984). First record of marsupials (Metatheria: Polyprotodonta) from the Oligocene in Africa. Nature, **308**, 447-449.

Butler P. M. (1978). Insectivores and Chiroptera. In: V. J. Maglio and H.B.S. Cooke (eds.), Evolution in African Mammals, pp. 56-68. Harvard University Press, Cambridge.

Cassiliano M. L., Clemens W. A. (1979). Symmetrodonta. In. J. A. Lillegraven. Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 150-161. University of California Press, Berkeley.

Chow M., Rich T. H. V. (1982) *Shuotherium dongi*, n. gen. and sp., a therian with pseudo-tribosphenic molars from the Jurassic of Sichuan, China. Aust. Mammal., **5**, 127-142.

Clemens W. A. (1966). Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. Part II. Marsupialia. Univ. Calif. Publs. Geol. Sci., **62**, 1-122.

Clemens W. A. (1979). Marsupialia. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 192-220. University of California Press, Berkeley.

Clemens W. A., Lillegraven J. A. (1986). New Late Cretaceous, North American advanced therian mammals that fit neither the marsupial nor eutherian molds. In: R. M. Flanagan and J. A. Lillegraven (eds.). Vertebrates, Phylogeny, and Philosophy. Contr. Geol. Univ. Wyo. Spec. Pap. 3.

Clemens W. A., Mills J. R. E. (1971). Review of *Peramus tenuirostris* Owen (Eupantotheria, Mammalia). Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.), **20**, 87-113.

Crochet J.-Y. (1984) *Garatherium mahboubii* nov. gen., nov. sp., marsupial de l'Eocène inférieur d'el Kohol (Sud-Oranais, Algérie). Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **70**, 275-294.

Crompton A. W. (1971). The origin of the tribospenic molar. In: D. M. Kermack and K. A. Kermack (eds.), Early Mammals J. Linn. Soc., **50** (suppl. 1), 65-87.

Crompton A. W., Kielan-Jaworowska Z. (1978). Molar structure and occlusion in Cretaceous therian mammals. In: P. M. Butler and K. A. Joysey (eds.), Studies in the Development, Function of Teeth, pp. 249-287. Academic Press, London.

Dashzeveg D., Kielan-Jaworowska Z. (1984). The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous of Mongolia. Zool. J. Linn. Soc., **82**, 217-227.

Dawson T. J. (1977). Kangaroos. Scientific American, **237**(2), 78-89.

Finch M. E., Freedman L. (1982). An odontometric study of the species of *Thylacoleo* (Thylacoleonidae, Marsupialia). In: M. Archer (ed.), Carnivorous Marsupials, pp. 553-561. Royal Zoological Society, New South Wales.

Flannery T. F. (1982). Hindlimb structure and evolution in the Kangsroos (Marsupialia: Macropodoidea). In: P. V. Rich and E. M. Thompson (eds.), The Fossil Vertebrate Record of Australasia, pp. 507-524. Monash University Press, Clayton.

Fox R. C. (1979). Mammals from the Upper Cretaceous Oldman Formation, Alberta. II. Pediomys Marsh (Marsupialia). Can. Earth Sci., **16**, 103-113.

Fox R. C. (1980). *Picopsis pattersoni*, n. gen. and sp., an unusual therian from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. Can. J. Earth. Sci., **17**, 1489-1498.

Fox R. C. (1985). Upper molar structure in the Late Cretaceous symmetrodont *Symmetrodontoides* Fox, and a classification of the Symmetrodonta (Mammalia), J. Paleont., **53**(1), 21-26.

Fox R. C. (1986). Paleontology and the early evolution of marsupials. In: M. Archer (ed.), The Evolution of Possums and Opossums. Royal Zoological Society, New South Wales.

Gregory W. K. (1951). Evolution Emerging. Macmillan, New York.

Jenkins F. A., Crompton A. W. (1979). Triconodonta. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 74-90. University of California Press, Berkeley.

Keast A. (1977). Historical biogeography of the marsupials. In: B. Stonehouse and D. Gilmore (eds.), The Biology of Marsupials, pp. 69-95. Macmillan, London.

Kermack D. M., Kermack K. A., Mussett F. (1968). The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. Zool. J. Linn. Soc., **47**, 407-423.

Kermack K. A., Mussett F., Rigney H. W. (1973). The lower jaw of *Morganucodon*. Zool. J. Linn. Soc., **71**, 1-158.

Kielan-Jaworowska Z. (1975). Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asis. Part I. Deltatheridiidae. In. Z. Kielan-Jaworowska (ed.), Results Polish-Mongol. Paleont. Exped. Part VI. Palaentologia Polonica, **33**, 103-132.

Kielan-Jaworowska Z., Eaton J. G., Bown T. M. (1979). Theria of metatherian-eutherian grade. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 182-191. University of California Press, Berkeley.

Kirsch J. A. W. (1977). The comparative serology of the Marsupialia, and a classification of marsupials. Austral. J. Zool. Suppl., **52**, 1-152.

Kirsch J. A. W. (1984). Living mammals and the fossil record. In: P. D. Gingerich and C. E. Badgley (eds.), Mammals. Notes for a Short Course. Univ. Tennessee, Studies Geol., **8**, 17—31.

Kraus M. J. (1979). Eupanthotheria. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W. A. Clemens (eds.), Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History, pp. 162—171. University of California Press, Berkeley.

Krebs B. (1971). Evolution of the mandible and lower dentition in dryolestids (Pantotheria, Mammalia). In: D. M. Kermack and K. A. Kermack (eds.), Early Mammals. Zool. J. Linn. Soc., **50** (suppl. 1), 89—102.

Marshall L. G. (1977). Cladistic analysis of borhyaenoid, dasyuroid, and thylacinid (Marsupialia: Mammalia) affinity. Syst. Zool., **26**, 410—425.

Marshall L. G. (1978). Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **117**, 1—89.

Marshall L. G. (1979). Evolution of metatherian and eutherian (mammalian) characters: A review based on cladistic methodology. Zool. J. Linn. Soc., **66**, 369—410.

Marshall L. G. (1980a). Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. Fieldiana (Geol.), New Ser., **5**, 1—145.

Marshall L. G. (1980b). Marsupial paleobiogeography. In: L. L. Jacobs (ed.), Aspects of Vertebrate History, pp. 345—386. Museum of Northern Arizona Press, Flagstaff.

Marshall L. G. (1981). The families and genera of Marsupialia. Fieldianan (Geol.), New Ser., **8**, 1—65.

Marshall L. G. (1982a). Evolution of South American Marsupialia. In: M. A. Mares and H. H. Genoways (eds.), Mammalian biology in South America. Prymatuning Laboratory of Ecology, Univ. Pittsburgh, Spec. Publ. Ser., **6**, 251—272.

Marshall L. G. (1982b). Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. Fieldiana (Geol.), New Ser., **10**, 1—75.

Marshall L. G. (1982c). Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. Fieldiana Geol., New Ser., **12**, 1—109.

Marshall L. G. de Muizon C., Sigè B. (1983). Late Cretaceous mammals (Marsupialia) from Bolivia. Gèobios, **16**, 739—745.

McKenna M. C. (1975). Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: W. P. Luckett and F. S. Szalay (eds.), Phylogeny of the Primates, pp. 21—46. Plenum, New York.

Mills J. R. E. (1984). The molar dentition of a Welsh pantothere. Zool. J. Linn. Soc., **82**, 189—205.

Osborn H. F. (1888). The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. Amer. Nat., **22**, 1067—1079.

Patterson B. (1956). Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth, Fieldiana (Geol.), **13**, 1—105.

Paula Couto C. de (1952). Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae. Amer. Mus. Novit., **1559**, 1—27.

Prothero D. R. (1981). New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming, and the interrelationships of non-tribosphenic Theria. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **167**, 281—325.

Reig O. A., Simpson G. G. (1972). *Sparassocymus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. J. Zool., Lond., **167**, 511—539.

Rich T. H. (1982). Monotremes, placentals, and marsupials: Their record in Australia and its biases. In: P. V. Rich and E. M. Thompson (eds.), The Fossil Vertebrate record of Australasia, 385—488. Monash University Press, Clayton.

Riggs E. S. (1934). A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predacious marsupials. Trans. Am. Phil. Soc., New Ser., **24**, 1—32.

Sarich V. M., Cronin J. E. (1980). South American mammal systematics, evolutionary clocks, and continental drift. In: R. L. Ciochon and A. B. Chiarelli (eds.), Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift, pp. 399—421. Plenum, New York.

Sigogneau-Russell D. (1983). A new therian mammal from the Phaetic locality of Saint-Nicolas-du-Port (France). Zool. J. Linn. Soc., **78**, 175—186.

Simpson G. G. (1970). The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. Bull. Mus. Comp. Zool., **139** (1), 1—86.

Sinclair W. J. (1906). Mammalia of the Santa Cruz beds. Marsupialia. Rep. Princeton Univ. Expeditions Patagonia, 1896—1899, **4** (3), 1—110.

Slaughter B. H. (1981). The Trinity therians (Albian, Mid-Cretaceous) as marsupials and palacentals. J. Paleont., **55**(3), 682—683.

Stirton R. A. (1967). The Diprotodontidae from the Ngapakaldi Fauna, South Australia. In: R. A. Stirton and M. O. Woodburne (eds.), Tertiary Diprotodondidae from Australia and New Guinea. Bull. Austral. Bureau Min. Res., **85**, 1—44.

Stirton R. A., Tedford R. H., Woodburne M. O. (1967). A new Tertiary formation and fauna from the Tirari Desert, South Australia. Rec. S. Austral. Mus., **15**, 427—462.

Szalay F. S. (1982). A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. In: M. Archer (ed.), Carnivorous Marsupials, pp. 621—640. Royal Zoological Society, New South Wales.

Tedford R. H., Banks M. R., Kemp N., McDougal I., Sutherland F. L. (1975). Recognition of the oldest known fossil marsupials from Australia. Nature, **255**, 141—142.

Wells R. T., Horton D. R., Rogers P. (1982). *Thylacoleo carnifex* Owen (Thylacoleonidae, Marsupialia): Marsupial carnivore? In: M. Archer (ed.), Carnivorous Marsupials, pp. 573—576. Royal Zoological Society, New South Wales.

Woodburne M. O. (1984). Families of marsupials: Relationships, evolution and biogeography. In: P. D. Gingerich and C. B. Badgley (eds.), Mammals. Notes for a Short Course, Univ. Tennessee, Studies in Geol., **8**, 48—71.

Woodburne M. O., Clemens W. A. (eds.). (1984). Revision of the Ektopodonditae (Mammalia, Marsupialaia, Phalangeroidea) of the Australian Neogene. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **131**, 1—114.

Woodburne M. O., Zinsmeister W. J. (1984). The first land mammal from Antarctica and its biogeographic implications. J. Paleont., **58**, 913—948.

Предметный указатель

Австралийские странники 168
Автотомия хвоста 15
Агамы 21
Аддуктор нижней челюсти внутренний 181, 200
— — — задний 181, 200
— — — наружный 181, 189, 191, 200
Аистовые 169
Аистообразные 168, 169
Акродонтия 15
Акромион 205, 221, 234
Аллигаторы 84
Альбатросовые 170, 171
Альбатросы 157, 171
Аммониты 25
Амфисбены 25—27
— настоящие 26
Анкилотекодонтия 64
Аспиды 30
Атлант—эпистрофей комплекс (цинодонтов) 202—204

Баклановые 170
Бандикуты 266
— кроличьи 266
Барабанная перепонка 19, 216—218, 230
Барабанное кольцо 218
Бекасы 168
Бипедальность 69, 88, 89, 108, 109
Боковая клиновидная кость 71, 150
Большая кость 235
Буревестники 157
— ныряющие 171, 172
Буревестниковые 170—172
Буревестникообразные 157, 170
Бушмейстеры 31

Валлаби 267
Варан комодский 22, 129, 131
Вараны 23
— американские 22, 23
Веретеница 22
Веретеницевые 22, 23
Веретеницеобразные 20, 22
Вертел большой 88, 207, 235
— внутренний 205
— задний 95
— малый 88, 207, 235
— четвертый 88, 95, 205
Вибриссы 236
Вилочка 149
Внутренняя барабанная кость 262
Внутривидовые драки 118, 188
Внутричелюстной сустав 23—25, 29, 99
Воздушные мешки 106, 145, 154
Вомбаты 266, 268
Воробьинообразные 164—166
Восковица 164
Вымирание беспозвоночных 133
— в конце мезозоя 133—137
— многобугорчатых 247
— птерозавров 147
— ринхозавров 65
— сосудистых растений 136

Гаверсовы каналы 128
Гавиалы 84
Гагара 171
Гагарка бескрылая 168, 171
Гагарообразные 171, 172
Гадюки 30, 31
Гастралии 78
Гаттерия 7, 13
Гекконообразные 20—22
—, кариотип 22
Гекконы 22
Гемипенис 28
Гипантр 103
Гипердактилия 25
Гиперфалангия 25, 38, 49
Гипоконид 255
Гипоконулид 255
Гипосфен 103
Глазоклиновидная кость 211, 226, 227, 229, 246
Гоацин 152, 163, 164
Гоациновые 163
Голубеобразные 163, 164
Голубиные 164
Гомойотермия 127
— инерциальная 131
Горлицы 164
Гремучник 31
Грифы 164, 169
— американские 154, 169
Грудина крокодилов 77, 78
— лепидозавроморф 8, 9
— млекопитающих 234
— птерозавров 141, 144
— птиц 153
Гуахаро 164, 165
Гусеобразные 157, 168

Двуног 25
Двуноги 26
Двуходки 20, 25—27
— флоридские 26
Депрессор нижней челюсти 194, 220
Диастема 209, 210
Диатримовые 167
Динозавры 57, 87—137
— -завроподы (питание) 100, 102
— страусоподобные 93, 94
Динорнисообразные 162
Додо 164
Дронт-отшельник 164
Дрофиные 168
Дыхание птиц 154
— терапсид 199
Дятловые 165
Дятлообразные 159, 164, 165

Ехидна 234, 235, 248

Жевательный отросток 208
Желтопузик 22
Журавлеобразные 163, 166—168
Журавли 166, 167
— арамовые 166
Журавлиные 167

Завроптеригии 35—43
Запирательный отросток—см. обтураторный отросток
Запястье динозавров 93, 102, 111
— лепидозавроморф 11, 12
— примитивных млекопитающих 235
— птиц 153, 154
Затылочный мыщелок 202
Зверообразные рептилии 177, 222
Зигантр 27
Зигодактилия 164, 165
Зигосфен 27
Зимородки 164, 165
Зифодонтия 83
Змеи (змея) 7, 12, 18, 27—31
— бородавчатые 31
— вальковатые 30
— высшие 27, 30, 31
— гремучие 31
—, дегенерация глаз 28, 29
— коралловые 30
— лучистые 30
— морские 30
— низшие 30, 31
— подвязочная 129
— узкоротые 30
— щитохвостые 30
— ямкоголовые 31
Зубная формула 231
Зубовидный отросток эпистрофея 221
Зубы динозавров 100, 111
— многокоренные 210
— многорядные 114
—, прикрепление у ихтиозавров 49, 51
— ранних млекопитающих 231—233
—, смена у ранних млекопитающих 231
— — — сумчатых 259
— — — цинодонтов 201
—, смыкание у птицетазовых 111—115, 117
— — — ранних млекопитающих 232, 233, 238—240
— — — териевых млекопитающих 257, 258
— — — травоядных цинодонтов 213
— — — хищных цинодонтов 213
— сумчатых 259
Зуйки 168

Ибисовые 168, 169
Игуанообразные 20
Игуаны 11, 20
Импедансов выравнивания система (слуха) 13, 37, 57
Индейка 160, 164
Иридиевая аномалия 134
Ихтиозавры 34, 46—54
— длинноплавниковые 52
— широкоплавниковые 52

К—Т граница 133
Казуар 160, 162
Казуарообразные 162
Кайманы 84
Каменистая кость 226, 227, 229, 246
Камешки в желудке 100
Кариамовые 166
Качурковые 170, 171
Кенгуровые 267, 268
Кенгуру 266, 268
— крысиные 267, 268
Киви 161
Кивиобразные 161
Китоглавые 169
Климатические изменения 132, 137, 185
Клиновидная кость запястья 235
— — предплюсны (внутренняя, наружная, средняя) 235
Клинозубые 13, 15—17
Клюв роговой дицинодонтов 191
— — птицетазовых 107
— — сегнозавров 121
— — трилофозаврид 61
Коала 266, 268
Кобры 30
Козодоеобразные 164, 165
Козодои 164, 165
— совиные 165
Коленчатый ганглий 216
Колибри 164, 165
Конкуренция (среди млекопитающих) 247
Копулятивные органы 28
Кости гистология 128
Крайты 30
Крачки 168
Крокодилы 57, 58, 76—84, 129—131

Круротарсальный сустав 70
Крылоклиновидная кость 216
Крючковидная кость 235
Клюква 154
Кубовидная кость 235
Кукушкообразные 163, 164
Кулики 157, 168
Курообразные 157, 163, 164
Куропатки 164
Куры 164
— сорные австралийские 164
Кускусовые 266
Кускусы карликовые 266, 267
— хоботноголовые 268
Куфии 31

Ладьевидная кость (запястья и предплюсны) 235
Ламбдовидный гребень 226, 230
Летучие мыши 153
Летучий дракон 8, 20
Ложноногие 30
Ложноугловой отросток 230
Локомоция ихтиозавров 46, 51
— кенгуру 268
— лепидозавроморф 8, 9
— нотозавров 39
— плезиозавров 42
— примитивных архозавроморф 57
— цинодонтов 204—207
Лягушкороты 164, 165

Магнитные инверсии 133
Мамбы 30
Межзубные пластинки
Мезозавры 35
Мезотарсальный сустав 70, 88, 143
Метаболизм анаэробный 198, 199
— аэробный 198, 199
— динозавров 127, 128, 131, 132
— примитивных млекопитающих 236, 237
— птерозавров 144
— птиц 147
— терапсид 199
Метаболическая амплитуда 127
Метакон 255
Метаконид 255
Метатарсалия пятая крючковидная 14, 15, 57, 145
Метатерии — см. сумчатые
Миграции динозавров 132
Млекопитающие 176, 197—205, 207, 214—222, 225—270
Многобугорчатые 240, 243—248, 250
Моа 162
Мозг динозавров 96, 129, 130
— примитивных млекопитающих 238
— птерозавров 145
— цинодонтов 216
Мозговая коробка (терапсид) 214—216
Молотоглавые 169
Молоточек 218, 219
Молочные железы 236
Моляры 231, 232, 254, 255
— трехбугорчатые 255
— трибосфенические 255, 257, 258
Мышца (мышцы) бедренно-большеберцовая 206
— бедренно-хвостовая 88, 95, 205—207
— височная 200, 219, 220
— грудная 145, 149, 153
— дельтовидная 153
— жевательная глубокая 200, 208, 220
— — поверхностная 200, 208, 219, 220
— запирательная внутренняя 207
— икроножная 14, 15, 73, 207
— коракоидно-плечевая 153
— крыловидная 18, 19, 114, 200
задняя 181
— — передняя 181
— лобково-седалищно-бедренная 108
— — внутренняя 205—207, 221
— — наружная 205—207
— ложновисочная 181, 200
— надкоракоидная 145, 153, 221
— надостная 221, 233
— обводящая 164
— подвздошная 221
— подвздошно-бедренная 206, 207, 221
— — внутренняя 88
— — наружная 88
— подвздошно-большеберцовая 108
— подостная 233
— портняжная 108
— поясничная 221
— пояснично-подвздошная 207
— седалищно-вертельная 95, 205—207
— челюстные дицинодонтов 191, 193, 194
— — пеликозавров 181
— — цинодонтов 199, 200
— — чешуйчатых 18, 19
— ягодичная 221
— adductor externus lateralis 193
— — — medialis 193
— detrahens mandibulae 250
— digastricus 250
— levator angularis oris 193

Надглазничная кость 107—109
Надкрыловидная кость 214, 215
— полость 216, 226, 227, 229
Надлобковая кость — см. сумчатая кость
Наковальня 218, 219
Намбат 265
Нандовые 162
Нанду 160, 162
Нандуобразные 162
Наружный слуховой проход 220
Небо вторичное крокодилов 77, 83, 84
— — тероцефалов 196
— — цинодонтов 199, 211
— неогнатическое 159
— палеогнатическое 159
Носовые раковины 227
Нотозавры 31, 37—42

Обтураторный отросток 109, 110, 116
Однопроходные 248—251
Окно (окна) небные 6
— подвздошно-седалищное 161
— подглазничное 6
— предглазничные 48, 57, 65
— тироидное 14, 15, 38
Околоушная кость 214, 215, 227, 229
— —, передняя пластина 215, 216
Олушевые 170
Опоссум 260
— водяной 262
Опоссумы американские 260—262
— крысовидные 263, 264
Орлы 164, 169
Остеодермы 22, 119
Отверстие (отверстия) височные 63
— заднее рваное 228, 230
— круглое 227, 228
— ложнокруглое 226, 227, 229
— ложноовальное 226, 227, 229
— нижнечелюстное 267, 268
— овальное 227, 228
— пневматические 145
— преддверное 230
— резцовое 226, 227
— сонное 227
— улиточное 230
— яремное 226, 229, 230
Отогнутая пластина (угловой кости) 217, 230, 231

Павлины 164
Пальцехождение 88
Пантотерий 217, 256, 257
Панцирь анкилозавров 119
— дермальный 67, 72, 73, 79, 82, 83, 108
— плакодонтов 45
Паракон 255
Параконид 255
Парафибула 246
Пастушковые 167
Пахиостоз 12, 29, 37, 188
Пеликановые 170
Пеликанообразные 170, 171
Первозвери 247, 251
Переваривание целлюлозы 268
Перепела 164
Перья 148, 151, 152
Пигостиль 153
Пингвинообразные 171, 172
Пингвины 171, 172
Плавунчики 168
Пластинчатоклювые 168
Плацента хориоаллантоисная 266
Плацентарные 254, 269
Плевродонтия 20
Плевросфеноид 26, 71
Плевроцели 93
Плезиозавры 34, 40—43
Пневматизация черепа 77, 80, 82
Поганковые 168, 171
Позвонки амфицельные 11, 83
— антиклинальные 233
— опистоцельные 93
— процельные 20, 83
Пойкилотермия 127
Половой диморфизм 191
отбор 117
Полулунная кость 235
Полулунный ганглий 216, 229
Попугаеобразные 163, 164
Потовые железы 236
Потору 267
Походка архозавров 67
— горгонопсов 195
— динозавров 88, 89
— пальцеходящая 88
Поясохвосты 22
Предзубная кость 107, 108
Предлобковая кость 142, 143
Предплюсна архозавроморф 57, 60, 61
— крокодилоидная 70
— лепидозавроморф 14, 15
— нормальная крокодиловая 70, 76
— обратно-крокодиловая 70, 76
— примитивных архозавров 70, 71
— — млекопитающих 235
— птерозавров 143
Придатки мозжечка 216, 229
Проехидна 248
Промонторий (слуховой капсулы) 226, 230
Пропалинальные движения 17, 193, 194, 243
Протокон 255
Протоконид 255
Птерозавры 57, 87, 135, 140—147
—, мозг 145
Птероид 142
Птица-секретарь 164
Птицетазовые 56, 89, 107—121
Птицы 147—172
— бегающие 159
— бескилевые 159—161
—, дыхание 154
—, зубастые 155, 156
— нелетающие 159—163

— певчие 166
Птицы-мыши 164
— -носороги 165
Пяточный бугор 207

Размножение динозавров 116, 132
— ихтиозавров 46, 54
— однопроходных 248
— примитивных млекопитающих 237, 238
Разрешающая способность временна́я 133, 134
Ракшсобразные 156, 164, 165
Распознавание видовое 114
Реберные пластины 204, 209, 221
Ребра планирующих рептилий 8, 20, 21
— цинодонтов 204, 209, 210, 221
Ржанкообразные 157, 168
Рукокрылые 140
Рябки 164

Сальные железы 236
Связка головки бедренной кости 235
Симметродонты 255
Синапсиды 176—223
Синдактилия 266
Скопиные 164
Слепозмейки 30
Слух крокодилов 77
— примитивных млекопитающих 229, 230, 238
— терапсид 216—219
Слуховая булла 230, 259, 262
Совообразные 164, 165
Соколиные 164
Соколообразные 157, 163
Спинная кость 142, 147
Среднее ухо примитивных млекопитающих 230
— — терапсид 216—219
Ставридовые 46
Страусообразные 162
Страусы 159, 161—163
Стремя 52, 53, 216, 218
Стрептостилия птерозавров 18
— ящериц 18
Стрижеобразные 164, 165
Стрижи 164, 165
Сумчатые 259—269
— австралийские 265—269
— кости 246
— летяги 266, 267
— хищные 265
— южноамериканские 260—264
Сумчатый крот 268
— муравьед 265
Сухожилия окостеневшие 108, 109, 116, 141
Сцинки 22
Сцинкообразные 20, 22

Таз птицетазовых 89, 107, 108, 110
— ящеротазовых 89, 107
Талонид 254, 255
Таранно-пяточная кость 14, 15
Тасманийский волк 263, 265
— дьявол 265
Текодонтия 57
Тектоническая активность 137
Теплоизоляция 152, 236
Терии метатериево-эвтериевого уровня 258, 259
Терморегуляция динозавров 131, 132
— пеликозавров 185
Тинамуобразные 161
Трабекулы 27
Трапециевидная кость 235
Трапеция 235
Трехкостный канал 141, 153
Тригон 255
Тригонид 255
Трогоновые 165
Тройничный нерв 227
Трубконосые 170, 171, 172

Угловой отросток 208, 257
— — загнутый 259
Удавообразные 30
Удодовые 165
Удоды древесные 165
Ужеобразные 28, 30
Улитка уха 230
Утконос 248, 249
Ушная вырезка 37, 38

Фазаны 164
Фаэтоновые 170
Фламинговые 168, 169
Фороракосовые 167
Фрегатовые 170

Хамелеоны 21
Хищник—жертва отношения 129
Ходулочники 168

Центральная ямка желтого пятна 28
Цесарки 164
Цингулум 213, 232, 254

Чайки 157, 168
Челюстная механика, двуосная модель 219, 220
— — динозавров 114—117
— — дицинодонтов 191, 193, 194
— — змей 27, 28, 30
— — крокодилов 77
— — лепидозавров 15
— — пеликозавров 176
— — терапсид 219, 220
— — чешуйчатых 18, 19
Червеобразные 30
Черепа кинетизм у динозавров 93, 99
— — — змей 29
— — — ящериц 18, 19
— полости слепки у археоптерикса 152
— — — — — птерозавров 145
Черепахи 131, 136
Чешуеноги 22
Чешуйчатые 18—31
Чистики 157, 168, 172
Чистиковые 168

Шерстокрыл 152
Шерсть 236
Шилоклювковые 168
Широкорот 165

Щека мясистая 107, 209
Щитомордники 31

Экстраколумелла 26
Экотермия 127
Эму 162
Эндотермия 127, 236
Энтоконид 255
Энцефализации коэффициент 129
Эпиорнисообразные 162
Эпифизы 13, 19, 234

Ядозуб 22
Ядозубы 22
Якамары 165
Якобсонов орган 227
Яма жевательной мышцы 200, 201, 208
— межвертельная 207
— надостная 233, 234
— поддуговая 229
— подостная 233, 234
Ястребиные 164
Ястребы 164, 169
Ящерицы 12, 18—27, 136
— настоящие 22
— ночные 22
Ящеротазовые 56, 89—107

Указатель латинских названий

Accipitridae 164
Acrochordidae 31
Aegialodon 258
Aegialornithidae 165
Aegothelidae 165
Aegypiinae 164
Aepyornis 162
Aepyornithiformes 162
Aerosaurus 183
Aetosauria 65, 72
Aetosauroides 72
Aetosaurus 72
Agamidae 20, 21
Aigialosauridae 24
Albertosaurus 99
Alcidae 168
Alectrosaurus 99
Aleodon 211
Alexornis 156
Alioramus 99
Alligator 84
Alligatoridae 84
Allosauridae 96
Allosaurus 97—99, 130
Allotheria 247
Alocodon 112
Alphadon 260
Ambiortiformes 155
Ambiortus 155
Amblyrhynchus 118
Amphilestes 242
Amphilestidae 242, 248
Amphisbaenia 20, 25
Amphisbaenidae 26
Amphitheriidae 257
Amphitherium 257, 258
Anatosaurus 114, 130
Anchisaurus 102
Anguidae 22
Anguimorpha 20
Anguioidea 23
Anguis 22
Anhinga 171
Anhingidae 170
Aniliidae 30
Ankotarinja 265
Ankylosauria 119, 121
Ankylosauridae 121
Ankylosaurus 120
Annulata 25
Anomalogonatae 164
Anomalopheidae 31
Anomodontia 189
Anseriformes 157, 168
Antarctodolops 264
Antarctosaurus 107
Anurognathus 146
Apatosaurus 102—104
Apodidae 165
Apodiformes 164, 165
Apterygiformes 162
Araeoscelida 7, 31
Araeoscelis 7, 31, 45, 48
Aramidae 166
Archaeophidae 31
Archaeopteryx 130, 144, 148—151, 152, 154, 172
Archaeornithes 155
Archaeothyris 176—179
Archosauromorpha 7, 57, 84
Archosauria 57
Archosaurus 65
Ardeosaurus 22
Argentavis 169
Argentinosuchus 72
Argyrolagidae 268
Argyrolagoidea 264
Argyrolagus 265
Arretosaurus 21
Askeptosaurus 8, 47
Atoposauridae 83

Bactrosaurus 112
Balaenicipitidae 169
Baptornis 155
Barapasaurus 103, 104
Basiliscus 20, 69
Bathornithidae 166
Bauria 197
Bauriidae 195
Baurusuchidae 83
Biarmosuchidae 186
Biarmosuchus 186, 187, 195, 200
Bipedidae 26
Bipes 25
Bonapartheriidae 262
Boidae 30
Borealestes 242
Borhyaena 263
Borhyaenidae 263
Borhyaenoidea 262
Brachiosauridae 107
Brachiosaurus 100, 106, 130
Brachyrhinodon 15
Brithopodidae 187
Brontosaurus 104
Bucerotiformes 165
Bucerotidae 165
Burramyidae 267

Caenolestoidea 263
Caenophidia 30
Caiman 84
Camarasauridae 106
Camarasaurus 100, 104, 106
Camptosaurus 113, 130
Campylognathoides 146
Caprimulgiformes 164, 165
Captorhinida 35
Carangidae 246
Cariamae 166
Cariamidae 166
Carnosauria 90, 131
Casea 184
Caseidae 183
Casuariiformes 162
Cathartes 154
Ceratopsia 116
Ceratopsidae 116
Ceratosauridae 96
Ceratosaurus 97
Ceresiosaurus 38, 39
Cerritosaurus 71
Cetiosauridae 104
Chaliminia 214
Chamaeleo 21
Chamaeleontidae 20, 21
Champsosauridae 12
Champsosaurus 12, 13
Chanaresuchus 71
Chaohusaurus 48
Charadriiformes 157, 168
Chasmatosaurus 61, 65—67, 69—71, 84, 205
Chasmatosuchus 69
Cheloniidae 35
Chiniquodontidae 211
Chironectes 262
Ciconiidae 169
Ciconiiformes 168, 169
Cistecephalus 193
Claudiosaurus 35—37, 54, 61
Clidastes 24
Coelophysis 91, 92, 108
Coeluridae 92, 93
Coelurosauravidae 8
Coelurosauravus 7, 8, 21
Coelurosauria 90, 130
Coliiformes 164
Colubridae 30
Columbidae 164
Columbiformes 163
Colymboides 171
Compsognathus 92, 94, 149, 151, 173
Coraciiformes 156, 164
Cordylidae 22
Corythosaurus 115
Cotylorhynchus 184
Craspelodon 112
Crocodylia 57, 76
Crocodylidae 84
Crocodylus 84
Crotalinae 31
Crotaphytus 20, 69
Cryptocleidus 41, 42
Cryptodraco 121
Cuculiformes 163
Cyamodus 45
Cygnopterus 168
Cymbospondylus 49, 50, 52
Cynodontia 195, 197
Cynognathidae 207
Cynognathus 208, 209, 229
Cyrtlatherium 255

Daspletosaurus 99
Dasyuridae 265
Dasyuroidea 265
Deinocheirus 90
Deinonychus 90, 94, 95, 122, 151
Delphinosaurus 51
Deltatheridium 259
Dermochelyidae 35
Desmatosuchus 72
Diademodon 208, 209
Diademodontidae 208
Dianosuchus 82
Diarthrognathus 214
Diatropornis 169
Diatryma 167
Diatrymidae 167
Diatrymiformes 167
Dicynodon 191, 192
Dicynodontia 191
Didelphidae 260, 261
Didelphis 228, 235, 250, 260
Didelphodus 258
Didelphoidea 260, 262
Dilophosaurus 90, 96, 97
Dimetrodon 178, 179—181, 183, 185, 187, 206, 217, 222
Dimorphodon 143, 151
Dinilysia 28—30
Dinnetheriidae 248
Dinnetherium 230, 239, 240, 242, 248, 251
Dinocephalia 187
Dinornis 162
Dinornithiformes 162
Diomedeidae 171
Diplodocidae 104
Diplodocus 100, 104, 105, 130
Diprotodon 269
Diprotodontidae 268
Diprotodontoidea 266
Docodon 242
Docodonta 240
Dolichosauridae 24
Dorsetisauridae 22
Draco 8, 20, 21
Dracopelta 121
Dromaeosauridae 94
Dromasauria 189
Dromiceiomimus 94
Dromiciops 262
Dromiciopsia 262
Dryolestidae 257
Dryosauridae 112
Dryosaurus 112
Dryosauridae 83
Dysalatosaurus 112

Echinodon 112
Edaphosauria 180
Edaphosauridae 181
Edaphosaurus 181, 183
Ektopodon 266, 267
Ektopodontidae 266
Elaphrosaurus 93
Elapidae 30
Elasmosauridae 43
Emydops 193, 194
Enaliornis 155
Enantiornis 156
Enantiornithiformes 156
Ennatosaurus 183, 185
Eodicynodon 191
Eogruidae 163
Eolacertilia 19
Eopneumatosuchus 82
Eosuchia 10
Eothyridae 183
Eotitanosuchia 186
Eozostrodon 233
Epidolops 264
Ergilornithidae 163
Erlikosaurus 121
Erythrochampsa 82
Erythrosuchidae 67
Erythrosuchus 71
Estemmenosuchus 187, 188
Eudimorphodon 140—143, 146
Euhelopodidae 107
Euhelopus 107
Euoplocephalus 110, 120, 130
Eupantotheria 256
Euparkeria 60, 68—71, 75, 76, 79, 84
Euparkeriidae 67
Euposaurus 21
Euryapsida 48
Eurylaimidae 166
Eurylambda 255
Eurystomus 165
Euskelosaurus 104
Eustreptospondylus 97
Eusuchia 76, 84
Eutheria 259

Fabrosauridae 108, 112
Fabrosaurus 108, 109, 111, 112
Falconidae 164
Falconiformes 157, 163
Fregata 170
Fregatidae 170

Galbulae 165
Galeops 191
Galesauridae 201
Galesphyrus 14
Galliformes 157, 163
Gavia 171
Gavialidae 84
Gavialis 84
Gaviiformes 171
Gekkonidae 22
Gekkota 20

Gephyrosaurus 12
Geranoididae 163
Glevosaurus 15, 17
Globidens 25, 47
Glyptosaurus 22
Gobiconodon 242, 251
Gobipteryx 156
Gomphodontia 208
Goniopholidae 83
Gorgonopsia 195
Gorgonopsidae 195
Goyocephale 118
Gracilisuchus 79
Graculavidae 168
Grippia 47, 48, 51
Groeberia 264
Groeberioidea 264
Gruidae 167
Gruiformes 163, 166
Gualosuchus 71
Gymnophthalmidae 22

Hadrosauridae 112, 113
Haldanodon 242
Haptodus 179, 181, 182, 185
Haramiya 240
Haramiyidae 240, 248
Heleosaurus 69
Heloderma 22
Helodermatidae 22
Helodermoides 23
Helveticosaurus 45, 46
Hemiprotosuchus 82
Henodus 45, 55
Henophidia 90
Herrerasaurus 90, 91, 97, 100
Hesperornis 155, 156
Hesperornithiformes 155, 157, 171, 173
Hesperosuchus 79
Heterodontosauridae 110
Heterodontosaurus 89, 110, 111
Heterorhea 162
Holoclemensia 259
Homalocephale 110, 118
Hoplitosaurus 121
Hovasaurus 12
Howesia 63, 64
Huayangosaurus 119
Hupehsuchus 48, 49
Hydrobatidae 171
Hydrophidae 30
Hydrotherosaurus 42
Hylaeochampsidae 84
Hylonomus 5, 176
Hyperodapedon 64, 65
Hyporhinidae 27
Hyposaurus 83
Hypsilophodon 110, 112, 113
Hypsilophodontidae 112

Ianthosaurus 50, 181, 183
Ichthyopterygia 35
Ichthyornis 156
Ichthyornithiformes 156, 157, 173
Ichthyosauria 46
Ichthyosaurus 52, 53
Ictidorhinidae 195
Ictidosauria 213
Idiornithidae 166
Iguana 14
Iguania 20
Iguanidae 20
Iguanodon 112, 113, 130
Iguanodontidae 112, 113
Indosuchus 99
Ischnodon 266

Kamptobaatar 245, 246
Kannemeyeria 193, 194
Kawingasaurus 193
Kayentatherium 210, 211, 213
Kentrosaurus 119, 130
Kielantherium 259
Kuehneodon 247
Kuehneosauridae 20
Kuehneosaurus 21
Kuehneotherium 239, 240, 247, 251, 254, 256, 258, 269

Lacertidae 22
Lacertilia 18
Lagerpeton 74, 75
Lagosuchidae 75
Lagosuchus 70, 75, 76, 88, 89, 108, 172
Lambeosaurus 115
Latipinnata 52
Lepidosauria 12
Lepidosauromorpha 7
Leptoceratops 117
Leptotyphlopidae 30
Lesothosaurus 108, 112
Limnofregata 170
Liopleurodon 43
Longipinnata 52
Lycaenops 195, 196
Lystrosaurus 193, 201

Macropodidae 267
Macropus 268
Mammalia 176, 240
Marsupialia 250, 268
Massetognathus 209, 210
Megalania 22
Megalosauridae 96, 97
Megalosaurus 93, 97
Megazostrodon 225, 233, 238—240, 242, 248, 251
Melanorosauridae 100
Melanosuchus 84
Merriamia 51, 52
Mesorhinosuchus 71
Mesosuchia 76, 82
Mesosuchus 63, 64
Metatheria 259 (см. Marsupialia)
Metriorhynchidae 82
Metriorhynchus 83
Microbiotheriidae 262
Microbiotherium 262
Mixosaurus 49—52
Mochlodon 112
Monotremata 248
Morganucodon 217, 225, 226, 229, 231 235, 239, 248, 251
Morganucodontidae 225, 248
Mosasauridae 24
Moschops 188, 189
Multituberculata 243
Muraenosaurus 41
Muttaburrasaurus 112
Myrmecobiidae 265
Myrmecobius 265

Nanchangosaurus 48, 49
Nanosaurus 112
Necrosauridae 23
Neoaetosauroides 72
Neornithes 155
Neusticosaurus 37
Ngapakaldia 269
Nigerophis 27
Nodosauridae 121
Noteosuchus 61
Nothochampsa 69, 70, 81, 82
Nothosauria 37
Nothosaurus 39
Notoryctes 268
Nyctosaurus 147

Obdurodon 248
Oceanitidae 171
Oedaleops 183
Ogygoptynx 165
Oligodontosauridae 26
Oligokyphus 213, 221, 222, 233
Omphalosaurus 47
Opetiosaurus 24
Ophiacodon 178, 180, 183, 203
Ophiacodontia 178
Ophiacodontidae 180
Ophidia — см. Serpentes
Ophiomorphus 29
Ophisaurus 22
Ophthalmosaurus 46, 50, 51, 53, 54
Opisthocoelocaudia 106
Opisthocomidae 163
Opisthocomus 163
Ornithischia 57, 89, 107
Ornitholestes 93, 95, 151
Ornithomimidae 93, 94
Ornithomimus 93
Ornithopoda 116, 122
Ornithorhynchus 246, 248, 250
Ornithosuchidae 74
Ornithosuchus 69, 70, 74, 75
Orthosuchus 69, 81, 82
Oscines 166
Osteolaemus 84
Otididae 168
Otsheria 189—191
Ouranosaurus 112—114

Pachycephalosauria 118
Pachygenelus 213, 214
Pachypleurosauridae 37
Pachypleurosaurus 37—41
Pachyrhachis 29
Palaeagama 20
Palaeophidae 31
Palaeopleurosaurus 18
Palaeothentes 264
Paleoeudyptes 172
Paleosuchus 84
Paleothyris 5
Paliguana 19, 20, 31, 61
Palorchestidae 268
Pandionidae 164
Pappotherium 258, 259
Paradapedon 60, 63, 64
Paramacellodidae 22
Paraplacodus 44, 45
Parapsicephalus 145
Parapsida 48
Parasaurolophus 115
Parasuchia 71
Parasuchus 69—71
Parksosaurus 112
Passeres 166
Passeriformes 164, 166
Patene 262
Paulchoffatia 247
Paulchoffatiidae 243
Paurodontidae 257
Pedeticosaurus 82
Pediomyidae 261
Pedionomidae 168
Pelagornithidae 170
Pelagosaurus 82
Pelecanidae 170
Pelecaniformes 170
Pelecanoididae 171
Pelycosauria 176
Pentaceratops 117
Perameliidae 266
Perameloidea 266
Peramuridae 257
Peramus 257, 258, 270
Peratotherium 260
Petauridae 267
Peteinosaurus 141—143, 146
Petrolacosaurus 5—7, 10, 11, 31, 60, 61
Phaetontidae 170
Phalacrocoracidae 170
Phalangeridae 266
Phalangeroidea 266
Phascolarctoidea 266, 268
Phascolotherium 242
Phoenicopteridae 168
Phoeniculidae 165
Pholidosauridae 83
Phororhachidae 167
Phororhacos 167
Phorusrhacidae 167
Phorusrhacus 167
Phthinosuchia 186
Phytosauria 71
Picidae 165
Piciformes 156, 164, 165
Pinguinus 168
Pisanosaurus 108, 111, 122
Pistosaurus 40, 41, 54
Placerias 193
Placochelis 45
Placodontia 43—45
Placodus 43, 49
Plagiaulacoidea 243
Planocephalosaurus 14, 15, 17
Plataleidae 168
Plateosauria 100
Plateosaurus 99—101, 103, 104
Platynota 22
Platypterygius 54, 55
Plesiocathartes 169
Plesiochelyidae 35
Plesiosauria 42
Plesiosauridae 43
Plesiosauroidea 43, 55
Plesiosaurus 41
Pleurosauridae 17
Pleurosaurus 17
Pliosauroidea 43, 55
Pliosaurus 40
Plotopteridae 170—172
Plotosaurus 24, 25
Podicipedidae 171
Podicipediformes 168
Podokesauridae 91
Polydolopidae 260
Polydolopoidea 264
Polyglyphanodon 23
Polysphenodon 15
Postosuchus 74
Potoroinidae 267
Prenocephale 118
Preondactylus 141, 145, 146
Prepidolopidae 262
Presbyornis 168, 169
Presbyornithidae 168
Primapus 165
Pristerognathidae 195
Pristichampsus 83
Probactrosaurus 112, 113
Probainognathus 200, 212,

213, 215, 217, 218, 220, 225, 227, 232
Probelesodon 213
Proborhyaena 263
Procellariidae 171
Procellariiformes 157, 170
Procynosuchidae 197, 199
Procynosuchus 197—199, 201, 217, 220
Proergilornis 163
Prognathodon 25
Prolacerta 48, 60, 61
Prolacertiformes 60
Prophaetontidae 170
Protemnodon 266
Proteosaurus 52
Proterochampsa 71
Proterochampsidae 71
Proterosuchia 65
Proterosuchidae 65
Proterosuchus 65, 66, 69, 70
Proteutheria 258
Prothylacynus 263
Protoceratops 110, 130
Protoceratopsidae 116
Protoclepsydrops 179
Protorosauria 60
Protorosaurus 48, 60, 61
Protorothyridae 248
Protostrigidae 165
Protosuchia 76, 80
Protosuchus 69, 78, 81, 82
Prototheria 247, 251
Pseudhesperosuchus 79
Pseudosuchia 65
Psittaciformes 163
Psittacosaurus 116, 117
Pteranodon 130, 142, 144, 147
Pterodactyloidea 140
Pterodactylus 130, 144
Pterodaustro 147
Pterosauria 57, 140
Ptilodontoidea 245
Ptilodus 245, 247, 251
Ptyas 28
Pygopodidae 22

Quetzalcoatlus 140, 147, 172

Rallidae 167
Ratitae 159, 161
Rauisuchidae 73
Recurvirostridae 168
Regisaurus 196, 215
Reptilia 176
Rhamphorhynchidae 146
Rhamphorhynchoidea 140
Rhamphorhynchus 130, 144, 146
Rheidae 162
Rheiformes 162
Rhineuridae 26
Rhynchocephalia 18
Rhynchosauria 63
Riojasaurus 100, 102—104
Riojasuchus 70, 74
Romainvillia 168
Rubidgina 195

Sagittariidae 164
Saltoposuchus 74, 79
Sapheosaurus 15
Sarcolestes 121
Sarcophilus 265
Saurischia 57, 89
Sauropoda 100
Sauropodomorpha 100
Sauropterygia 35
Saurornithoididae 94, 95
Saurosternon 9, 11, 14, 20
Saurosuchus 74
Scaloposauridae 195
Scaphognathus 130
Scaphonyx 65
Scelidosaurus 110, 119
Scincidae 22
Scincomorpha 20
Scleromochlus 146
Scolecophidia 30
Scopidae 169
Scutellosaurus 110, 112, 119
Sebecidae 83
Sebecus 83
Segnosauria 121
Segnosaurus 121
Serpentes 18, 27, 30
Shastasaurus 50, 51
Shonisaurus 51, 52
Shunosaurus 104
Shuotherium 256
Simoedosaurus 12
Simoliophidae 29
Simosaurus 40
Sinoconodon 238, 239, 248, 251
Sminthopsis 265
Sordes 144
Spalacotheriidae 255
Spalacotherium 256
Spalacotheroides 256
Sparassocynus 262
Spathorhynchus 26
Sphenacodon 180
Sphenacodontia 178
Sphenacodontidae 180
Sphenacodontinae 185
Sphenisciformes 171
Sphenodon 7, 9, 11, 13, 15, 16, 17
Sphenodontida 18
Sphenodontidae 13, 15
Sphenosuchia 76, 79
Sphenosuchus 79, 80
Spinosauridae 96
Spinosaurus 97
Squamata 18
Stagonolepis 69, 72, 73
Staurikosaurus 89, 90, 91, 100, 122
Stegomosuchus 82
Stegomus 72
Stegosauria 119
Stegosaurus 110, 119, 120
Stenonychosaurus 130
Stenopelix 116
Stereognathus 210
Sthenurus 268
Streptospondylus 97
Strigiformes 164, 165
Struthio 162, 163
Struthiomimus 93, 94
Struthionidae 163
Struthioniformes 162
Suboscines 166
Sulidae 170
Symmetrodonta 255
Synapsida 176, 222
Syntarsus 91, 92

Tachyglossus 248
Taeniolabidoidea 245
Tangasauridae 35
Tangasaurus 12
Tanystropheus 61, 62, 84
Tanytrachelus 61
Tapinocephalidae 188
Tarbosaurus 99
Tarsipedidae 268
Taiidae 22
Teleosauridae 82
Teleosaurus 83
Tenontosaurus 112
Teratornithidae 169
Terrestrisuchus 79, 80
Thadeosaurus 11, 31, 60
Thalattosauria 8
Thecodontia 57, 65
Therapsida 176, 185
Therezinosaurus 90
Theria 254
Theriodontia 195
Therioherpeton 213, 214
Theriosuchus 83
Therocephalia 195
Theropoda 90, 130
Thescelosaurus 112
Thrinaxodon 200, 201—208, 214—218, 221, 222, 225, 232
Thylacinus 263
Thylacoleo 267, 270
Thylacoleonidae 267
Thylacomyidae 266
Thylacosmilidae 263
Thylacosmilus 264
Ticinosuchus 70, 73
Tinamiformes 161
Tinodon 255, 256
Titanophoneus 187, 188
Titanosauridae 107
Titanosuchidae 188
Tomistoma 84
Toretocnemus 51
Traversodontidae 208
Triceratops 110, 115—117, 130
Triconodon 243
Triconodonta 247
Triconodontidae 242, 248
Trilophosauridae 61
Trilophosaurus 45, 48, 60, 61—63, 67, 81
Trimucrodon 112
Trirachodon 219, 220
Tritheledontia 213
Tritylodontia 209
Trochilidae 165
Trogonidae 165
Trogoniformes 165
Trogonophidae 26
Trogonophis 26
Tupaia 235
Tylosaurus 24
Typhlopidae 30
Typothorax 72
Tyrannidae 166
Tyrannosauridae 97
Tyrannosaurus 74, 88, 96, 99, 130

Upupidae 165
Uropeltidae 30
Utatsusaurus 47—50, 52

Valdosaurus 112
Varanidae 23
Varanoidea 22, 24, 27
Varanopseidae 183
Varanus 14, 22
Vectisaurus 112
Venaticosuchus 74
Venjukovia 189
Venjukoviamorpha 189, 190
Viperidae 30, 31
Viperinae 31
Vombatoidea 266, 268
Vulcanodon 102, 104
Vulturidae 163, 169

Wakaleo 267
Woutersia 254
Wynyardia 268

Xantusiidae 22
Xenopeltidae 30
Xenosauridae 22

Yaverlandia 118
Youngina 10, 12, 31, 35, 60, 63
Younginidae 35
Younginoidea 10

Zaglossus 248
Zephyrosaurus 112

Оглавление

ГЛАВА **11.** **Примитивные диапсиды и лепидозавры** (переводчик *Лебедев О. Н.*) 5

Ранние диапсиды 5
Признаки продвинутых диапсид 8
Eosuchia 10
Gephyrosaurus и Champsosauridae 12
Lepidosauria 12
Заключение 31

ГЛАВА **12.** **Мезозойские морские пресмыкающиеся** (переводчик *Лебедев О. Н.*) 34

Sauropterygia 35
Placodontia 43
Ichthyosauria 46
Среднетриасовые и верхнетриасовые ихтиозавры . . . 49
Юрские и меловые ихтиозавры 51
Заключение 54

ГЛАВА **13.** **Примитивные архозавры и крокодилы** (переводчик *Володина Е. В.*) 57

Примитивные архозавроморфы 57
Thecodontia 65
Crocodylia 76
Заключение 84

ГЛАВА **14.** **Анатомия и филогенетические связи динозавров** (переводчик *Володина Е. В.*) 87

Положение тела и происхождение динозавров 87
Saurischia 89
Theropoda 90
Sauropodomorpha 100
Ornithischia 107
Segnosauria 121
Заключение 122

ГЛАВА **15.** **Биология и вымирание динозавров** (переводчик *Володина Е. В.*) 126

Биология 126
Рождение и рост 132
Вымирание в конце мезозоя 133

ГЛАВА **16.** **Полет** (переводчик *Карху А. А.*) 140

Pterosauria 140
Мезозойские птицы 147
Возникновение продвинутых птичьих черт 153
Кайнозойские птицы 157
Заключение 172

ГЛАВА **17.** **Происхождение млекопитающих** (переводчик *Макаров А. Н.*) 176

Pelycosauria 176
Therapsida 185
Происхождение скелета млекопитающих 214
Заключение 222

ГЛАВА **18.** **Примитивные мезозойские млекопитающие и однопроходные** (переводчик *Володина Е. В.*) 225

Анатомия Morganucodon 225
Биология примитивных млекопитающих 235
Разнообразие примитивных млекопитающих 238
Родственные взаимосвязи мезозойских млекопитающих . 247
Monotremata 248
Заключение 251

ГЛАВА **19.** **Примитивные териевые млекопитающие и сумчатые** (переводчик *Володина Е. В.*) 254

Эволюция териевых моляров 254
Marsupialia 259
Заключение 269
Предметный указатель 273
Указатель латинских названий 276

Учебное издание

Роберт Кэрролл

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

В 3-х томах

Том 2

Заведующая редакцией
канд. биол. наук М. Д. Гроздова
Научный консультант
чл.-корр. РАН Т. М. Турпаев
Ведущий редактор Ю. Л. Амченков
Редактор О. В. Шагинян
Художник В. С. Потапов
Художественный редактор А. Я. Мусин
Технический редактор Л. П. Бирюкова
Корректор Н. А. Мистрюкова

ИБ № 7407

Сдано в набор 24.09.91. Подписано к печати 13.01.93. Формат $84 \times 108^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная № 2. Печать офсетная. Гарнитура таймс. Объем 8,75 бум.л. Усл. печ. л. 29,40. Усл. кр.-отт. 59,43. Уч.-изд. л. 33,04. Изд. № 4/7649. Тираж 5000 экз. Зак. 886. С 048.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» Министерства печати и информации Российской Федерации. 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2.

Можайский полиграфкомбинат Министерства печати и информации Российской Федерации. 143200, Можайск, ул. Мира, 93.