

R. Barsbold

**CARNIVOROUS DINOSAURS
FROM THE CRETACEOUS OF MONGOLIA**

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN
PALAEONTOLOGICAL EXPEDITION

(Transactions, vol. 19)

EDITORIAL BOARD:

R. Barsbold, H.I. Vorobjeva,
academician *MPR B. Luvsandanzan,*
academician *L.P. Tatarinov* (editor-in-chief),
B.I. Trofimov, V.Yu. Reshetov, M.A. Shishkin

Барсболд Р. Хищные динозавры мела Монголии. М.: Наука, 1983, с. 120.

В книге рассматриваются вопросы сравнительной анатомии, систематики, эволюции, родственных связей, зоогеографии, экологии, стратиграфического распространения меловых хищных динозавров Монголии.

Книга рассчитана на палеонтологов, зоологов, геологов-стратиграфов, палеобиогеографов.

Ил. 30, библи. 284 назв.

Ответственный редактор

академик *Л.П. Татаринов*

Responsible editor

academician *L.P. Tatarinov*

ВВЕДЕНИЕ

Прошло более полувека с тех пор как начались планомерные исследования остатков вымерших наземных позвоночных с территории МНР. С первых шагов изучения центральноазиатских фаун динозавры, известные в гобийской части страны в относительно узком стратиграфическом интервале, представляли один из главных научных объектов, интерес к которым с течением времени лишь усиливался. Динозавры конца мезозоя, характеризующие этапы последнего расцвета группы, до открытия центральноазиатских фаун изучались преимущественно на массовом материале из Северной Америки, равно которому, казалось, не было. Нахождение богатых захоронений в центре Азиатского материка открывало новые широкие перспективы.

На протяжении второй половины столетия несколько крупных экспедиций вписали яркие страницы в палеонтологию Центральной Азии. На территории гобийской части МНР это Центральноазиатские экспедиции Музея Естественной истории в Нью-Йорке (1922—1925 гг.), Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР (1946, 1948—1949 гг.), Монголо-Польские палеонтологические экспедиции АН МНР и ПАН (1963—1965, 1970-1971 гг.) и действующая с 1969 г. Советско-Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР и АН МНР. Основной целью первых трех экспедиций было исследование древних позвоночных. В обширной программе текущих совместных исследований, охватывающей почти весь фанерозой МНР, изучению динозавров также отводится одно из центральных мест.

Динозавры известны науке более ста лет. Они оставались наиболее слабо изученными наземными позвоночными в противовес их популярности среди широкой общественности. Первые находки монгольских динозавров уже носили многообещающий характер в плане их своеобразия и ожидаемых перспектив. Пожалуй, с самого начала палеонтологического исследования Центральной Азии и, в особенности, Монголии довольно ясно намечались контуры наиболее богато и разнообразно представленных групп динозавров, среди которых поздним группам хищных теропод ныне принадлежит бесспорное первенство.

С единичных находок началось изучение монгольских хищных динозавров. Несовершенный по сохранности материал первых сборов уже тогда свидетельствовал, что исследователи стоят на пороге интересных открытий. Понадобились многие годы и усилия перечисленных крупных экспедиций, чтобы подготовить условия для дальнейшего продвижения вперед на действительно широкой и полноценной палеонтологической основе.

Совместные исследования последних пятнадцати лет в Монголии, в которых автору довелось принимать постоянное участие, были в этом плане наиболее плодотворными.

Поступления палеонтологического материала с годами выдвинули коллекцию монгольских хищных динозавров на одно из первых мест в мире по богатству и разнообразию. Пожалуй, впервые создалась возможность наиболее полного сравнительного изучения поздних ветвей хищных динозавров Центральной Азии и определения их места в историческом развитии динозавровых фаун в мире.

На фоне монгольского тероподового материала отчетливо проявлялись слабость и ограниченность существовавших представлений о хищных динозаврах в наиболее важных аспектах их морфологии, классификации, эволюции, исторических связей, экологии, рассмотрение которых служило целью настоящего исследования. Широкая сравнительно-анатомическая основа позволяла ожидать, что изучение разнообразных теропод Монголии отражает не столько специфику центральноазиатских ветвей, сколько общие закономерности в эволюции хищных динозавров в целом.

В работе дается детальный сравнительно-анатомический анализ строения черепа и посткраниального скелета поздних хищных динозавров с широким охватом разнообразного, в том числе и нового материала. Внимание сосредоточивалось на изучении

морфологии поздних теропод. На результатах сравнительно-анатомического анализа основывается пересмотр системы теропод, рамки которой значительно расширены, с позиций нового материала интерпретируется морфологическая эволюция хищных динозавров, с привлечением новых данных рассматриваются аспекты их филогенетических и зоогеографических связей, а также экологические типы некоторых главных групп теропод. В систематической части приводится монографическое описание меловых хищных динозавров Монголии, относящихся к 10 семействам, материалы по которым хранятся в Геологическом институте АН МНР в Улан-Баторе (коллекция под №100).

Автор во многом обязан Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции Академий наук СССР и МНР, в составе которой ему привелось работать многие годы.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ К РИСУНКАМ

Кости:

An	-	угловая,	ad	-	аддукторный выступ нижней челюсти,
Ar	-	сочленовная,	bpt	—	базиптеригиодный отросток,
Bo	-	основная затылочная,	c	-	запястные кости,
Co	-	вечная,	ca	-	полость среднего уха,
Cor	-	коракоид,	cbs	-	базисфеноидная капсула,
D	-	зубная,	cd	-	дистальная запястная,
Ec	-	эктоптеригиод,	c,d	-	c,d - первая и вторая дистальная запястные,
F	—	лобная	ch	-	хоаны,
И	-	подвздошная,	cp	-	проксимальная запястная,
Is	-	седалищная,	crb	-	входное отверстие парабазального канала,
Fu	-	вилочка (ключицы),	csa	-	передний полукружный канал,
Lts	—	латеросфеноид,	csp	-	задний полукружный канал,
Mx	—	челюстная,	de	-	эндолимфатический проток,
Orb	-	орбитосфеноид,	fo	-	овальное окно,
P	-	теменная,	fp	-	небное отверстие,
Pa	-	предсочленовная,	fs	-	яремное отверстие,
Pac	-	акромиальный отросток,	ipt	—	межптеригиодная яма,
Par	-	парокципитальный отросток,	pd	-	зубовидный отросток,
Pl	-	небная,	г	-	карман для бокового ответвления мозжечка,
Pmx	-	предчелюстная,	rds	-	базисфеноидный ростр,
Po	-	заднеглазничная,	rc	-	карманы (отверстия) в лицевом гребне,
Pr	-	переднеушная,	spo	-	сфеноокипитальный бугор,
Pt	-	птеригиод,	1,2	-	кости предглазничной части и крыши черепа,
Pu	-	лобковая,	V, VII, XI, XII	-	отверстия для черепномозговых нервов.
Qu	-	квадратная,			
Sa	-	надугловая,			
Sc	-	лопатка,			
Sp	-	пластинчатая,			
Sq	-	чешуйчатая,			
St	-	грудина,			

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ

ЧЕРЕП

Череп у хищных динозавров, несмотря на ряд детальных работ, был известен преимущественно в общих чертах. Как правило, его строение освещалось при видовом описании, и нередко внешнему облику и пропорциям придавалось слишком большое значение. Во многих случаях недостаточная полнота и сохранность черепного материала довольно сильно ограничивали возможности более детального рассмотрения. До последнего времени краниологические представления строились на изучении едва ли более десятка видов хищных динозавров. При этом лишь единичные экземпляры черепов имели более или менее высокую сохранность и обладали соответствующей информативностью. Отсюда ясно, что ряд существенных черт в строении черепа хищных динозавровых групп не имел достаточного освещения, в особенности, в плане выявления некоторых закономерностей, присущих крупным ветвям хищных динозавров. Во многом это касалось строения нейрокrania и других черепных структур и комплексов, без достаточного знания которых нельзя было говорить о детальной морфологии группы.

В последнее время стал известен ряд новых данных в строении черепа у хищных динозавров. В числе наиболее интересных черт отмечено присутствие лицевого гребня у овирапторид, своеобразной базисфеноидной капсулы в основании черепа и костной полости среднего уха у монгольских орнитомимид и заурорнитоидид (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Barsbold, 1974). В ушной области у среднеазиатского итемируса был выявлен карман, первоначально названный "внутрислуховым" (Курзанов, 1976а). Затрагивался вопрос о развитии видиевых каналов у динозавров, толковавшийся до сих пор противоречиво (Рождественский, 1968; Курзанов, 1976а; Ostrom, 1964) и ныне решенный отрицательно. Рассмотрение перечисленных черт в целом способствовало более углубленному знанию черепной анатомии, прежде всего, у хищных динозавров. На этом основании предпринимались попытки выделения отдельных новых групп хищных динозавров, наиболее отчетливо проявившиеся при изучении черепа у упоминавшегося итемируса (Курзанов, 1976а). Некоторые его черты были признаны уникальными (как оказалось, без достаточных оснований), что нашло свое отражение в характеристике таксонов соответствующих рангов.

Накопившийся в настоящее время материал по монгольским хищным динозаврам наиболее полно раскрывает ряд особенностей в строении их базикrania и слуховой области. Это оправдывает необходимость рассмотреть более детально круг некоторых вопросов черепной анатомии хищных динозавров с вытекающими отсюда выводами для последующей интерпретации общих аспектов их морфологической эволюции.

Лицевой отдел. Лицевой отдел (рис.1) в большинстве случаев значительно удлинен и довольно низок, в особенности, у ряда "мелких" хищных динозавров—"узкоголовых" дромеозаврид (велоцирапторин), заурорнитоидид, орнитомимид и т.д. Вместе с тем при укрупнении черепа лицевой отдел нередко становится довольно высоким, что свойственно прежде всего карнозаврам и "высокоголовым" дромеозавридам (дромеозавринам). Овирапториды при небольших размерах характеризуются, пожалуй, наиболее укороченным лицевым отделом.

Верхняя челюсть была зубатой, как у большинства групп или же беззубой. Орнитомимиды (к ним близки гарудимимиды) представляют первую, ставшую известной, группу беззубых хищных динозавров (Marsh, 1881) снабженных роговым клювом. Позднее к ним прибавились овирапториды (Барсболд, 1976 а, б; Osborn, 1924), а в последнее время - цепагнатиды (Osmolska, 1976), у которых пока известна лишь нижняя челюсть (Sternberg, 1940; Ceraf, 1971). Своеобразное место занимает эрликозавр, передняя часть челюстей которых была беззубой. Верхняя челюсть у орнитомимид, слагавшая костную основу рогового надклювья, была удлиненной и слегка расширенной, т.е. в целом сохраняла пропорции, известные у зубчатых групп. Полной

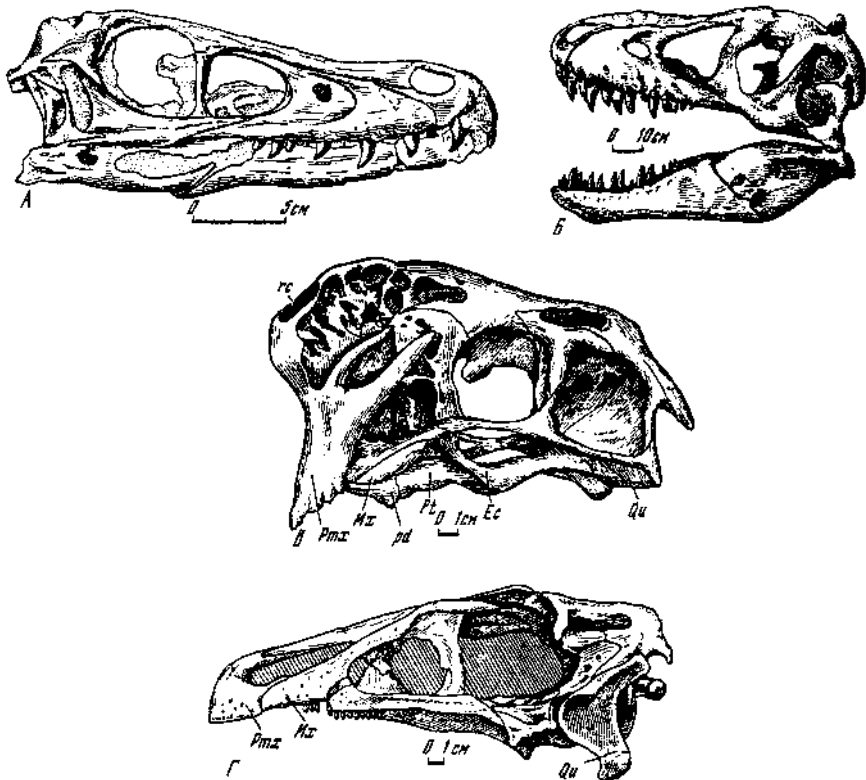


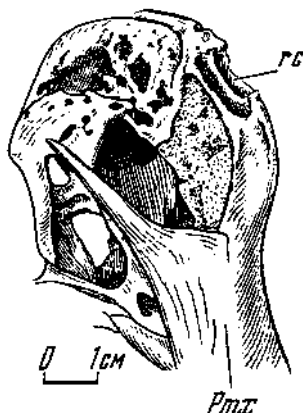
Рис. 1. Череп хищных динозавров:

А - *Velociraptor mongoliensis* Osborn (№ 100/25, справа); Б - *Tarbosaurus bataar* Maleev (№.100/59, слева); В — *Oviraptor philoceratops* Osborn (№ 100/42, слева); Г — *Erlicosaurius andrewsi* Perle (№ 100/111, слева)

противоположностью служит верхняя челюсть у овираторид — она была чрезвычайно высокой и в ее составе основное место принадлежит межчелюстным костям с широкой латеральной поверхностью, служившим основой для рогового надклювья. Челюстные кости были сильно сокращенными, что нехарактерно для хищных динозавров. У эрликозавра общие пропорции верхней челюсти примерно такие же, как у зубатых групп, однако межчелюстные и самые передние концевые участки челюстных костей были беззубыми, тогда как большая часть челюстных костей имела мелкие зубы "хищного" характера. Размеры и форма беззубой части верхних челюстей свидетельствуют об укороченности и небольшой расширенности рогового надклювья.

Наружные носовые отверстия находились обычно на переднем конце лицевого отдела. Лишь у овираторид они смещены назад и сильно вверх, выше предглазничных отверстий, что представляет собой существенное отклонение от нормы у хищных динозавров. Не совсем обычны размеры носовых отверстий у эрликозавра, у которого они достигают более чем половины длины лицевого отдела.

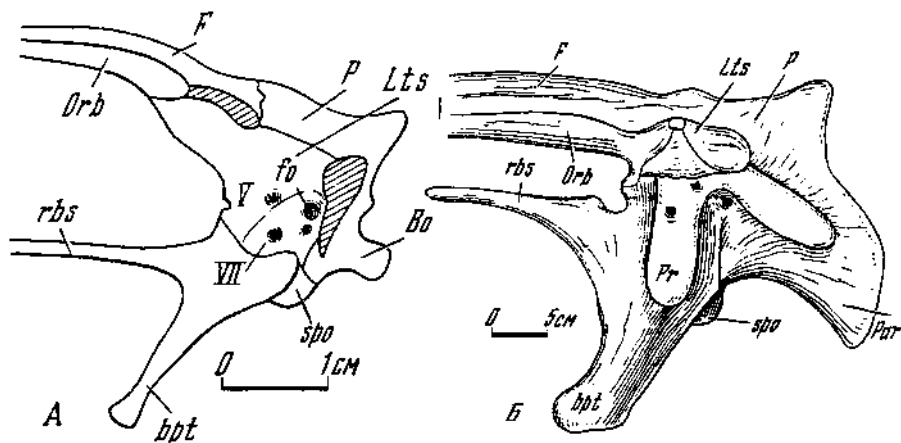
Челюстная кость впереди предглазничного отверстия прободена одним — двумя маленькими отверстиями, которые обычно называют дополнительными предглазничными (Osborn, 1912). Однако строение образующей их части челюстной кости в медиальном плане оказывается довольно сложным. Изнутри в носовых отростках челюстных костей обособляются сообщающиеся друг с другом полости, разделенные перегородкой — максиллярной септой (Madsen, 1976a). Тонкость медиальной стенки не способствует их сохранению в ископаемом состоянии, и это препятствовало до сих пор более детальному ознакомлению с их строением. Подобные структуры отмечались у цератозавра под названием челюстных полостей, или максиллярных синусов (Hay, 1908), впоследствии — у аллозавра и маршозавра (Madsen, 1976a), вероятно, у дейнонихуса (Ostrom,



Р и с . 2. Костный лицевой гребень *Oviraptor philocseratorops* (№ 100/42, спереди и справа)

Р и с . 3. Черепно-мозговая коробка (слева, схематизировано):

А — *Velociraptor mongoliensis*; Б — *Tarbosaurus bataar*



1969a, b), а также у монгольского анкилозавра сайхании (Maryanska, 1977). По-видимому, эти полости связаны с носовой и тогда их следует называть максиллярными синусами. Они начинаются сразу сзади наружных носовых отверстий, латерально открываясь максиллярными отверстиями. У овираторид из-за задне-верхнего смещения наружных носовых отверстий максиллярные синусы располагаются над ними. У аллозаврид (Madsen, 1976a) синусы, состоявшие из двух камер, разделенных максиллярной септой, были перфорированы спереди и сзади. Каждая из камер имела отдельное медиальное и дорзальное отверстия. Синусы протягиваются вдоль участка внутренней поверхности челюстных костей, по длине занимаемого пространства совпадая с контактирующими друг с другом их небными отростками, что хорошо наблюдается у тираннозаврид.

Верхний край лицевого отдела у некоторых групп рельефно скульптурирован. У цератозавров это крупный выступ в виде расширенного рога на носовых костях, у других — парные скульптурированные гребни, протягивающиеся вдоль краев носовых и переходящие на слезные кости. Наибольшего выражения они достигают у дилофозавра, в меньшей степени — у аллозаврид (Marsh, 1884; Hay, 1908; Gilmore, 1920; Madsen, 1976a, b). Однако это все более ранние, юрские формы. В поздних же ветвях известен лишь единственный случай развития крайне своеобразного костного выроста. Это непарный, сжатый с боков, высокий продольный гребень у овираторид (Барсболд, 1981), протягивавшийся от верхней части межчелюстных до переднего края лобных костей включительно (рис. 2). Межчелюстная кость помимо обычных носового и челюстного отростков несет еще один, самый передний, восходящий, который и формирует нижне-передний край костного гребня. Носовые и челюстные отростки ограничивают крупные

удлиненные наружные носовые отверстия. Большая задняя часть гребня, по-видимому, образована носовыми костями, крайне узкие удлиненные передние отростки которых слагали верхний край наружных носовых отверстий, над которыми проходит наиболее высокая часть гребня. В его заднем окончании участвуют своими передне-медиальными массивными отростками лобные кости, к которым переходит полого спускающийся дорзальный край гребня. Боковая поверхность его не сплошная, она состояла из сплетения тонких костных перекладин. Латеральные ажурные стенки гребня были близко сдвинуты, возможно, почти до соприкосновения друг с другом. Передне-верхний более или менее сплошной костный край гребня нес узкие и удлиненные парные отверстия или карманы неясного назначения, разделенные продольной перегородкой. Глубина отверстий могла ограничиваться шириной сплошного костного края или же они свободно сообщались с узким пространством между стенками гребня. Ажурность его стенок свидетельствует, что гребень мог быть покрыт роговым шлемом (как у казуаров), что требовало обильного кровоснабжения. У казуаров костная основа рогового шлема занимает крышу черепа вплоть до затылочных костей и также отличается значительной рыхлостью костной ткани. Следует отметить, что костные гребни отмечены в черепе у крупных особей собственно овирапторов и отсутствуют у других овирапторид — ингенгий. У единственного черепа меньшего размера, с некоторыми сомнениями относимого к овираптору, гребень отсутствует, что позволяет видеть в нем возрастной (половой) признак.

Передняя часть нейрокrania. Рассмотрение этой части достаточно ограничить преимущественно латеросфеноидами и орбитосфеноидами, по сравнению с другими составляющими, более подверженными модификациям у разных групп хищных динозавров. Латеросфеноиды присутствуют у всех изученных групп. Зачастую они занимают немалую долю в верхней части боковой стенки нейрокrania (рис. 3), отдают орбитальные крылья в вентральной части переднего отдела черепа, а также входят в окружение области выхода зрительного нерва. В боковой стенке латеросфеноиды на значительном участке соединяются с теменными костями. Эта граница носит чаще подвижный характер и принадлежит к числу критических в явлении метакинетики у хищных динозавров. Соединение же орбитальных крыльев латеросфеноидов с заднеглазничными и лобными костями обычно жесткое. У ряда групп латеросфеноиды налегают на проотическую часть спинки гипофизной ямки. Латеросфеноиды нередко принимали непосредственное участие в формировании отверстия для выхода зрительных нервов. Иногда они в значительной мере окружали этот выход, что имеет место у заурорнитоидид и дромеозаврид. Латеросфеноиды у тираннозаврид близко подступают к зрительному отверстию, но непосредственного участия в его формировании, возможно, и не принимают, так как отесняются здесь орбитосфеноидами. Аналогичное наблюдается и у аллозаврид (Madsen, 1976a). Латеросфеноиды могут протягиваться значительно вперед от уровня отхождения их орбитальных крыльев и участвовать в формировании вентральной поверхности переднего отдела нейрокrania. В этом случае они граничат с орбитальными частями лобных костей, что наблюдается, к примеру, у овирапторид.

Положение орбитосфеноидов довольно изменчиво. По-видимому, они могут испытывать редукцию, иногда до полного исчезновения. Вероятно, так обстоит дело у заурорнитоидид и дромеозаврид, тогда как редуцированные орбитосфеноиды у орнитомимид занимают ограниченный участок лишь в нижнем краю зрительного отверстия. У тираннозаврид, как отмечалось, орбитосфеноиды полностью окружают это отверстие и протягиваются вперед, формируя короткий, узкий срединный участок вентральной поверхности переднего отдела нейрокrania между орбитальными краями лобных костей. У овирапторид орбитосфеноиды находятся в сходном положении. Изнутри они образуют трубчатый зрительный канал, обособленный от выше расположенного прохода обонятельных нервов.

Основание черепа. Специфические черты базикrania у хищных динозавров позволяют выделять по крайней мере три его типа, главным образом, на основе степени развития базисфеноидной капсулы.

Первый тип включает нейрокrania с бескапсульным основанием. Он в общем считался свойственным хищным динозаврам и был с большими или меньшими подробностями известен у тираннозаврид и дромеозаврид, а также у более ранних аллозаврид и, возможно, целурид. Ко второму типу относится череп с капсульным основанием, строение которого характеризуется присутствием специфической базисфеноидной капсулы, впервые описанной у монгольских орнитомимид и заурорнитоидид (Osmls-

ka, Roniewicz, Barsbold, 1972; Barsbold, 1974). Третий тип, условно называемый промежуточным (между первым и вторым), не имеет полностью оформленной капсулы, однако базикраний в этом случае отличался значительным объемным расширением, в том числе и в передней части, где у капсульного типа располагалась базисфеноидная капсула. Хотя формирования капсулы не произошло, передняя часть базикрания кажется внешне почти достигшей капсульной структуры. Внутри в базикраний развита система синусов. Переходный тип обнаружен у эрликозавра (Barsbold, Perle, 1980).

Рассмотрение специфических черт нейрокrania целесообразно начать с простейшего бескапсульного типа.

Бескапсульный тип (рис. 3). Отсутствие капсулы в немалой мере отражается на конфигурации базикрания. Прежде всего, он не получает столь заметного объемного расширения; вместе с тем, базиптеригоидные отростки и сфеноокципитальные бугры выступают значительно сильнее, чем в других типах. Наиболее ярко это проявляется у тираннозавриды и аллозавриды, основание базисфеноида у которых сильно выступает вниз и вперед, отдавая утолщенные и удлиненные базиптеригоидные отростки с хорошо развитыми суставными концами. Сзади к базисфеноиду присоединяется основная затылочная кость, формирующая окципитальную часть широких массивных сфеноокципитальных бугров. Cristae ventrolateralis et tuberalis чаще всего значительно развиты. Сходным строением обладает базикраний у монгольских дромеозавриды, а также у итемируса (Курзанов, 1976а) и аллозавриды (Madsen, 1976а). Увеличение высоты базикрания и всего черепа связано с вертикальной протяженностью базисфеноида. Относительно наибольшая высота черепа наблюдается в группах гигантских хищников с максимальной вертикальной протяженностью базисфеноида. Это прежде всего тираннозавриды и аллозавриды, после них идут "высокоголовые" дромеозавриды (типа *Dromaeosaurus*), наконец, самое последнее место в убывающем по высоте черепа ряду будет принадлежать "узкоголовым" дромеозавридам (типа *Velociraptor*).

Базикраний у овирапторид заметно выходит за рамки рассматриваемого типа. Он сформирован в виде компактной платформы, удлиненной в передне-заднем направлении и несколько сжатой с боков, что нехарактерно для бескапсульного базикрания. Наибольшее же отклонение состоит в необычно сильной редукции базиптеригоидных отростков, которые почти не обособлены от основания базисфеноида. Птеригоиды прилегают (и, возможно, срастаются) к едва обозначенным базиптеригоидным отросткам. Такой характер сочленения должен был полностью блокировать или же сильно ограничивать его подвижность. По степени редукции базиптеригоидных отростков и отсутствию значительного ventрального протяжения базикраний у овирапторид имеет сходство с промежуточным типом. Однако отсутствие сильного объема расширения базикрания, рассматриваемого в качестве решающего признака "переходности", заставляет относить овирапторидный базикраний к бескапсульному типу.

Базисфеноидный ростр в бескапсульном типе в виде тонкого горизонтального стержня протягивается вперед и выше межптеригоидной ямы. У тираннозавриды и аллозавриды ростр по вертикали значительно отстоит от основания черепа и приближен к переднему отделу нейрокrania. Напротив, дромеозавриды характеризуются более низко расположенным ростром, и монгольский велоцираптор в этом плане, пожалуй, *занимает* наиболее крайнее место. Сравнительно низкое положение ростра свойственно также овирапторидам. При этом у них основание ростра сильно уплощено и расширено в сагитальной плоскости, однако без какого-либо объемного расширения.

Бескапсульный базикраний, скорее всего, развит при подвижном базиптеригоидном сочленении, необходимом для широко распространенного в черепе хищных динозавров метакинетизма. Такая специфическая особенность бескапсульного основания черепа, как высокая степень развития базиптеригоидных отростков, выраженная в их удлинении, массивности, разработанности суставных концов и т.д., иллюстрирует значительную подвижность в данном сочленении. Редукция базиптеригоидных отростков у овирапторид предположительно связана с блокировкой (или же слабой подвижностью) одноименного сочленения. Среднее ухо в черепе данного типа не имело оформленной костной плоскости и носило вполне типичный рептилийный характер.

Капсульный тип (рис. 4). Капсульное строение базикрания было впервые установлено у монгольских орнитомимид и заурорнитомидид (*Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Barsbold, 1974*). При этом возможно выделение двух типов структур: в первом — базисфеноидная капсула открыта сзади (орнитомимозавры); во втором подтипе капсула не имеет наружного отверстия (заурорнитомидиды).

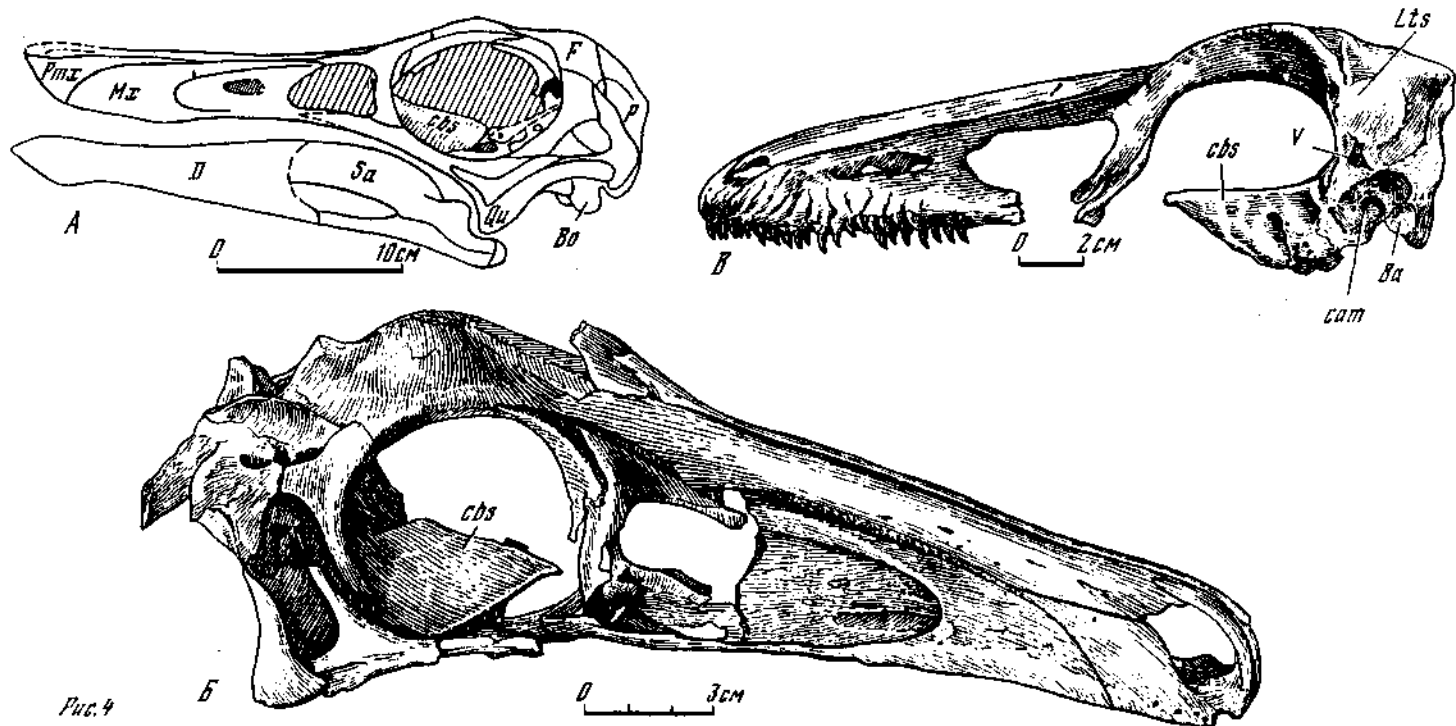


Рис. 4. Череп с базифарингеальной капсулой:

А - *Gallinimus bullatus* Osmolska, Roniewicz et Barsbold (№ 100/11, слева); Б - *Garudimimus brevipes* Barsbold (№ 100/13, справа); В - *Saurornithoides junior* Barsbold (№ 100/1, слева)

В обоих случаях базисфеноидная капсула представляет собой грушевидное покое образование в основании мозговой коробки черепа, направленное вперед своим суженным концом. Задняя, наиболее расширенная, область капсулы проявляет специфические особенности в каждом из подтипов. Дорзально вдоль срединной линии капсулы протягивался узкий желоб, переходивший на базисфеноидный ростр и отмечавший основание межглазничной перегородки.

В орнитомимидном подтипе базисфеноидная капсула своей наиболее расширенной задней частью переходила в короткое и высокое преддверие, открывавшееся наружу назад крупным отверстием, сжатым сверху и расширявшимся книзу. Дно и боковые стенки преддверия образованы вентральной частью базикrania, при этом нижний край отверстия ограничивался базиптеригоидными отростками, с которыми соединялись нисходящие от сфеноокципитальных бугров парные ребра сложного поперечного сечения, обрамлявшие наружное отверстие с боков. Дорзальный конец каждого из ребер находился немного впереди базиокипитальной части сфеноокципитальных бугров, отдавая назад к ним выпуклый вентролатеральный гребень (подобный гребень известен у ящериц - Save-Saderberg, 1947), участвовавший в формировании бугра. Медиальная поверхность стенки преддверия вдоль края внутреннего отверстия, которым соединялась собственно капсула с преддверием несла аналогичный по форме гребень, соединявшийся с вентролатеральным поперечной перемычкой. Вследствие развития крупного наружного заднего отверстия базиптеригоидные отростки, ограничивавшие его снизу, располагались значительно ниже сфеноокципитальных бугров и основание базикrania в этой части имело перерыв.

Заурорнитоидный подтип капсулы отличался, прежде всего, отсутствием наружного заднего отверстия. Вследствие этого вентральная часть базикrania здесь сформирована без всякого перерыва. Базисфеноидная капсула предположительно имела связь с системой синусов, развитых внутри вентральной части базикrania. Кроме того, капсула у заурорнитоидид связана отверстием в задней ее стенке или же синусами с полостью среднего уха. Таким образом, оформленного преддверия с наружным отверстием (как у орнитомимид) в базисфеноидной капсуле заурорнитоидидного подтипа не было. Базиптеригоидные отростки и сфеноокципитальные бугры находились на одном уровне. Вентролатеральный гребень базикrania не получил развития.

Переходный тип (рис. 5, 6). В основании черепа у эрликозабра настоящая полная грушевидная базисфеноидная капсула не получила развития, однако данная область была объемно сильно расширенной. Это позволяет видеть в ней как бы переходную к оформленной капсуле стадию. Расширение затрагивало не только переднюю часть базикrania, но и в большей мере заднюю, структурно связанную с полостью среднего уха, что характерно и для заурорнитоидид. Передняя часть развита в виде выпуклого основания переднего отростка базисфеноида, слабо обособленного от остальной части базикrania. Вдоль отростка дорзально протягивался его желобчатый край, принимавший основание межглазничной перегородки. Вентральная поверхность без перерыва продолжалась назад от базиптеригоидных отростков к сфеноокципитальным буграм. Указанные структуры, как и у заурорнитоидид, находились на одном горизонтальном уровне.

Внутренняя полость в базикрации представлена системой синусов. Это означает, что базисфеноидная капсула связана с вентральной системой синусов в основании мозговой коробки черепа. Следует отметить, что в сравнении с расширенным базикрацием у эрликозабра, закапсульная часть основания черепа у орнитомимид и заурорнитоидид сильно редуцирована; следовательно, синусная система у последних не была столь обширной, как будто капсула в немалой мере заместила ее.

Описанное выше строение объемного базикrania в определенной мере отражает становление базисфеноидной капсулы "закрытого" типа, т.е. без заднего наружного отверстия. Ряд характерных черт, кажется, дает основание такому заключению. Во-первых, топографические и структурные соотношения базисфеноидного роста у капсулы обоих типов и объемного базикrania вполне идентичны. Во-вторых, капсула без заднего отверстия связана с появлением полностью оформленной костной полости среднего уха, отмеченной впервые у заурорнитоидид (Barsbold, 1974), а также обнаруженной у эрликозабра (Barsbold, Perle, 1980). Подобная полость отсутствовала при капсуле с наружным отверстием у орнитомимид.

Базисфеноидная капсула при первом описании предположительно связывалась с карманом Патке (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972). Однако внутренняя полость

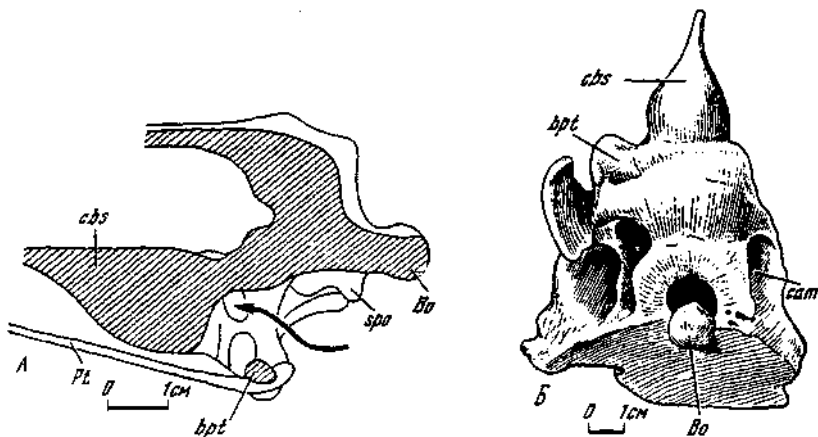


Рис. 5. Базифлексоидная капсула:
 А — *Garudimimus brevipes* (сагиттальный разрез, схематизировано, правая половина); Б — *Sauro-mithoides junior* (№ 100/1, снизу и сзади)

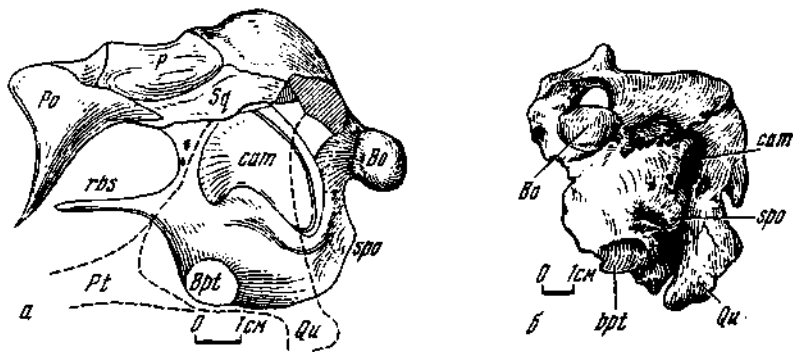


Рис. 6. Черепно-мозговая коробка *Erlikosaurus andrewsi* (№ 100/111):
 а — слева (схематизировано); б — сзади

капсулы слишком велика, чтобы соответствовать этому чисто эмбриональному образованию, каким является карман Ратке. Выше отмечалось, что объемно увеличенный, с развитой системой синусов, но бескапсульный базикраний у эрликозавра наводит на мысль о развитии базифлексоидной капсулы в связи с пневматизацией базифлексоида. Хорошо известны системы воздухоносных синусов основания черепа у крокодилов и птиц; у первых воздухоносные каналы связаны с евстахиевыми трубами. В основании черепа у протозуха также отмечены очень крупные воздухоносные синусы (Walker, 1972). Допустимо предположение, что капсульный базифлексоид у двух групп теропод — орнитомимозавров и заурорнитоидов — связан с дальнейшей пневматизацией черепа, широко распространенной в архозавровых ветвях.

Сонные каналы. Развитие сонных каналов впервые было отмечено у дромеозаврид и итемируса (Курзанов, 1976; Colbert, Russell, 1969), у которых на боковой стороне основания базиптеригоидных отростков обнаружены входные отверстия внутренних сонных артерий. У итемируса на пути к гипофизной ямке сонные артерии проходят через синусы в теле базифлексоида. Возможно, в сходном положении находились входные отверстия сонных каналов и у аллозаврид (Madsen, 1976b). У тираннозаврид и овираторид эти отверстия наблюдать не удалось. При отмеченном положении сонных каналов небные ветви внутренних сонных артерий с одноименными ветвями лицевого нерва проходили под основанием черепа поверхностно, что показано у итемируса (Курзанов, 1976а) и предполагается у дромеозаврид. В этом случае небные ветви сон-

ной артерии и лицевого нерва проходили под основанием базиптеригиодных отростков и протягивались далее вперед.

Парабазальные каналы. Парабазальные каналы удалось обнаружить у орнитомимозавров, сегнозавров и заурорнитоидид (рис. 7). Наиболее полные представления об их структуре были получены при изучении примитивной ветви орнитомимозавров — гарудимимид, восполнявших в этом плаке существовавший до сих пор пробел.

Вход в парабазальный канал у гарудимимуса представлен отверстием сразу впереди укороченного, поперечно направленного базиптеригиодного отростка вблизи задне-нижнего края капсулы, примерно в области перехода к вентральной поверхности базикrania. Ранее отмечалось, что в бескапсульном типе базикrania этот переход не имеет перерыва.

Внешне в рассматриваемой области не наблюдается швов между базисфеноидом и парасфеноидом, прикрывающим его снизу. Птеригойды, надвинутые к передне-боковым краям входных отверстий, по-видимому, лишь подстилают базикраний и не принимают участие в формировании каналов, проходящих между базисфеноидом и парасфеноидом. Входные отверстия каналов довольно крупные, овальной формы, длинная ось отверстий направлена под углом к сагиттальной плоскости. Отверстия вели в короткие вертикальные каналы, протягивавшиеся в области переходов задних вентролатеральных краев базисфеноидной капсулы к закапсульной части базикrania. Снаружи к стенке прилегал передний участок квадратного фланга птеригойда, при отхождении нижнего края которой от капсулы образуется щелевидный проход, подстилавшийся основным телом птеригойда и, вероятно, пропускавший вперед небную артерию и ветвь лицевого нерва.

В рассматриваемом типе парабазальных каналов немалое значение имеет блокировка базиптеригиодного соединения, сопряженная с редукцией базиптеригиодных отростков, дистальные концы которых утрачивают суставной характер. Кроме того, развитие птеригойдов, подстилающих вентральную поверхность базикrania в области входных отверстий, возможно, также служит указанием ограничения подвижности базиптеригиодного сустава. Вполне отчетлива редукция межптеригиодной ямы.

Тождественность в строении базикраниальной области у орнитомимозавров позволяет принимать сходный тип в структуре парабазальных каналов и у прогрессивных орнитомимид, соответствующая часть черепа которых в коллекции сохранилась лишь частично. У галлимимуса имеются поперечно направленные укороченные базиптеригиодные отростки, с которыми сливается вентральная часть базисфеноидной капсулы, и в области перехода капсульной и закапсульной частей базикrania находятся сходно построенные парабазальные каналы. Лишь разрушенность рассматриваемых участков лишала до сих пор возможности правильной трактовки данных структур у галлимимуса (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972). И в этом случае наблюдается блокировка базиптеригиодного соединения.

У заурорнитоидид также имеются поперечные базиптеригиодные отростки, отличающиеся лишь относительной удлиненностью и шириной, с которыми спереди смыкается вентральная часть базисфеноидной капсулы. Область перехода капсулы к закапсульной части базикrania в общем подобна орнитомимидной, и это дает основание предполагать сходство и в строении парабазальных каналов. Вероятно, сходным было также положение птеригойдов вблизи нижне-боковой части капсулы, что позволяет допускать аналогичное прохождение вперед небной артерии и ветви лицевого нерва.

Во многом близкое сходство в строении парабазальных каналов отмечено и у сегнозаврид. У эрликозавра базисфеноидная капсула отсутствует, базиптеригиодные отростки сильно редуцированы и как бы вытесняются значительным объемным расширением базикrania. Вход в парабазальный канал в отличие от орнитомимидного представлен щелевидным отверстием, ограниченным сзади редуцированным базиптеригиодным отростком. Птеригойды, также надвинутые к переднебоковым краям входных отверстий, по-видимому, подстилают базикраний и не принимают прямого участия в образовании каналов. Как и при капсульном типе, входные отверстия вели в короткие вертикальные каналы, протягивавшиеся в передне-боковой области базикrania, к которой снаружи прилегают начальные участки квадратных флангов птеригойдов. Отходя ниже-передней частью от базикrania, они формируют щелевидное отверстие, пропускавшее вперед небную артерию и ветвь лицевого нерва. Блокировка

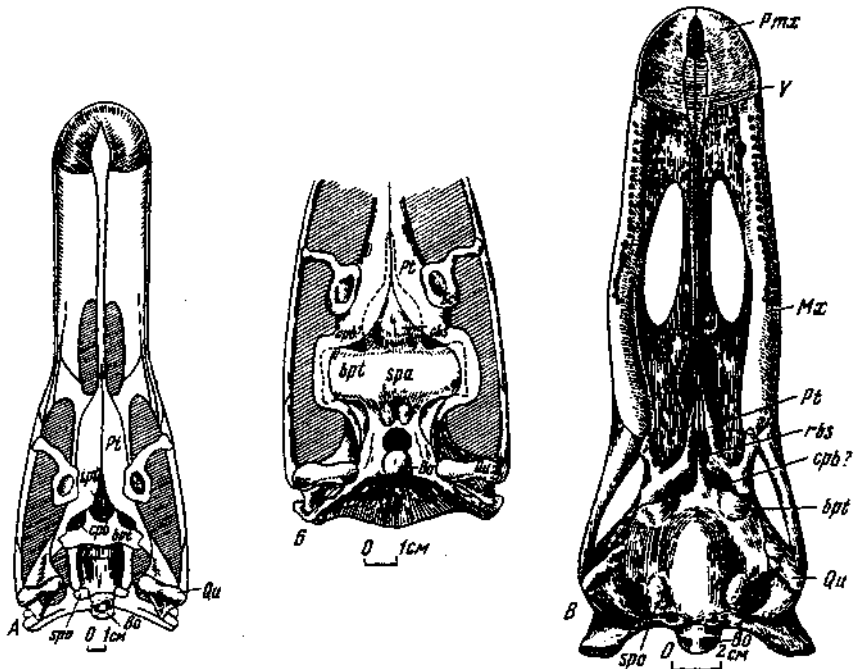


Рис. 7. Вентральная часть базикrania и небный комплекс:

А — *Garudimimus brevipes* (№ 100/13); Б — *Saurornithoides junior* (№ 100/1; птериготы эктоптериготы и базиптериготное сочленение реконструированы, передняя часть небного комплекса не показана); В - *Erlikosaurus andrewsi* (№ 100/111)

базиптериготного соединения, возможно, достигает наибольшей степени не только в силу максимальной редукции базиптериготных отростков, но также появления дополнительного соединения гипертрофированных сошников, рассматриваемых ниже. Межптериготная яма значительно редуцирована.

Примеры строения парабазальных каналов у разных групп хищных динозавров позволяют рассмотреть общие условия их развития. Во-первых, парабазальные каналы данной структуры в трех случаях из четырех связаны с развитием базисфеноидной капсулы (у гарудимимид, орнитомимид, заурорнитоидид). У сегнозаврид (эрликозавра) полностью оформленной базисфеноидной капсулы не было, однако базикраний объемно сильно увеличен. Парабазальные каналы находились в области перехода между капсульной и бескапсульной частями базикrania и при отсутствии внешне наблюдаемых швов протягивались между базисфеноидом и прикрывающим его снизу парасфеноидом. У эрликозавра при отсутствии капсулы каналы приурочивались к передне-боковым частям объемно расширенного базикrania. Межптериготная яма сильно редуцирована. Во-вторых, базиптериготные отростки были всегда направлены поперечно и в большинстве случаев редуцированы в разной степени — наиболее сильно у сегнозаврид, в меньшей мере — у заурорнитоидид. В-третьих, имеет место блокировка базиптериготного соединения, вызванная чаще всего редукцией базиптериготных отростков, дистальные окончания которых утрачивают суставной характер, а также появлением дополнительного соединения птериготидов (и сошников у эрликозавра) с базисфеноидом, способствовавшего блокировке. Таким образом, парабазальные каналы у хищных - динозавров, аналогично видиевым каналам у териодонтов и черепах (Татаринов, 1965, 1966, 1976; Camp, Welles, 1956), формируются в условиях заблокированного базиптериготного соединения.

Характер строения парабазальных каналов у теропод, по-видимому, снимает вопрос о видиевых каналах, признававшихся до сих пор, по крайней мере, у некоторых групп динозавров (Рождественский, 1968; Ostrom, 1961). Недавно было высказано сомнение в правильности их отождествления у гадрозавров и показано развитие сон-

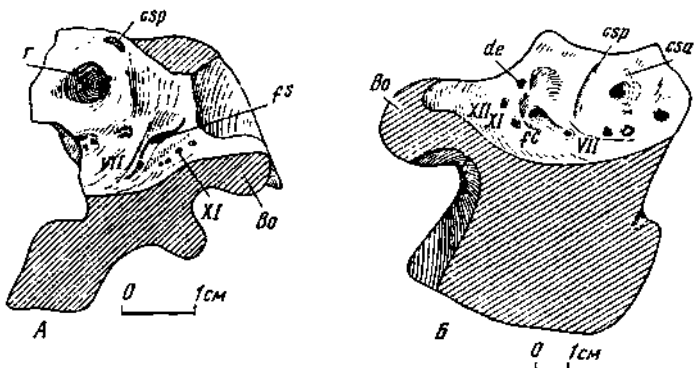
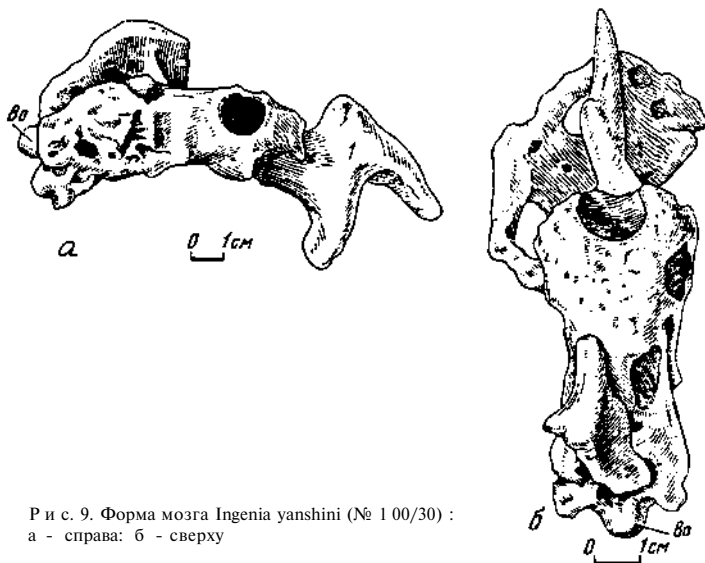


Рис. 8. Ушная область эндокrania:

А - *Ingenia yanshini* Barshold (№ 100/30, сагиттальный разрез, правая половина); Б - неопределенный карнозавр из Джаргалант (№ 100/200, сагиттальный разрез, левая половина)



Р и с. 9. Форма мозга *Ingenia yanshini* (№ 1 00/30) :
а - справа; б - сверху

ных каналов у итемируса (Курзанов, 1976а). Сейчас становится ясным, что предположения о путях прохождения небной артерии и одноименной ветви лицевого нерва, допускавшие присутствие видиевых каналов у орнитомимид и заурорнитоидид (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Barsbold, 1974), не имели под собой основы и были вызваны к жизни главным образом сохранностью существовавшего в то время черепного материала.

Ушная область эндокrania. Строение эндокrania вблизи ушной капсулы впервые было подробно показано на примере хорошо сохранившейся мозговой коробки у итемируса (Курзанов, 1976а). При этом ряд черт был признан специфичным только лишь для узкой группы, в которую входит эта форма. Однако при рассмотрении околоушной области у других хищных динозавров сразу же выясняется общий характер этих особенностей. В этом плане изучались экземпляры мозговой коробки у овираторид, эрликозавра, а также неопределенного карнозавра из Аргалант (отдельно найденная мозговая коробка) (рис. 8).

Мозговая полость в ушной области у перечисленных хищных динозавров становилась особенно высокой из-за значительной вогнутости дна эндокrania, увеличивавшей ее объем, возможно, в связи с сильным развитием мозжечка, что первоначально 2.3ак. 1978

отмечалось на примере итемируса (Курзанов, 1976а). Боковая стенка полости во всех рассматриваемых случаях несла глубокий и обширный карман, вытянутый примерно в направлении парокципитального отростка. Карман имел гладкие стенки, и мере углубления становился более узким, но слегка расширялся на дне. Он вдавался в ушную капсулу между полукружными каналами, охватывавшими его, но прямо связи с ней не обнаруживал. Крупное устье кармана несколько сжато с боков. Карман в подобном положении впервые отмечался в эндокрании у итемируса и был назван внутрислуховым (Курзанов, 1976а).

Немного позади устья кармана и ближе к его нижней части находится довольно крупный выступ, связанный с объемным расширением в данной области лабиринт внутренней уха. Развитие противонаправленных выступов на боковых стенках мозговой полости значительно сужало ее верхнюю часть сразу выше слуховых капсул. Передний полукружный канал отгибал по дуге карман спереди и сверху, сзади же был ограничен нисходящим до уровня вершины выступа *stus communis*. Полукружный канал не наблюдается. Горизонтальный полукружный канал должен был протягиваться сразу под карманом. Положение полукружных каналов дает основание предполагать, что объемное расширение ушной капсулы, фиксируемое упоминавшимся выше выступом эндокrania, соответствовало полости преддверия костного лабиринта. Эндолимфатический проток, по-видимому, отнесен карманом к краю большого затылочного отверстия, как предполагалось у итемируса. Прохождение перилимфатического протока в рассматриваемом случае не выявлено.

Ниже кармана расположено несколько отверстий. У овирапторид в передней группе из трех отверстий самое нижнее и более крупное сквозное представляло выход для лицевого нерва. Два более верхних и мелких, возможно, проводили сосуды. Более задняя группа, расположенная ближе к нижней части преддверия, фиксируемого выступом, также состоит из трех отверстий, предположительно, впускавших в ушную капсулу ветви слухового нерва.

Ниже и сзади выступа, маркировавшего полость преддверия, косо расположено желобообразное углубление, в верхнем заднем конце которого находится довольно крупное яремное отверстие, пропускавшее IX-XI нервы и заднюю мозговую вену. Немного выше дна эндокраниальной полости расположен продольный ряд из четырех отверстий, каудально увеличивавшихся и пропускавших ветви XII нерва, снаружи выходящих через отверстие латеральнее затылочного мышелка.

Расположение отверстий для выхода черепномозговых нервов в рассматриваемой области у неопределенного карнозавра из Аргалант и эрликозавра во многом сходно отмеченному выше. У карнозавра ниже и впереди кармана находилось крупное отверстие для выхода тройничного нерва. У сегнозавра же отверстие для прохождения тройничного нерва в толще кости ведет в три канала, отдельно открывавшихся снаружи. Сзади и выше него расположены два меньших отверстия, из них переднее сквозное пропускало лицевой нерв, заднее - слуховой. Крупное яремное отверстие находилось в углублении сзади эндокраниального выступа, фиксировавшего область преддверия. Выход XII нерва вполне аналогичен отмеченному на примере овирапторид.

Ушная область эндокrania у представителей четырех групп хищных динозавров - итемируса (Курзанов, 1976а) и, как показано, у овирапторид, эрликозавра и карнозавра из Аргалант, обладала принципиально единым планом строения. При первоначальном описании итемируса обширный карман в костном пространстве между полукружными каналами связывался с венозной системой, с существованием в нем венозного синуса. Вместе с тем, допускалось и флоккулярное происхождение кармана. Однако флоккули получают развитие только у млекопитающих, возможное исключение составляют териодонты. У рептилий же намечены только боковые доли мозжечка. Нам кажется более вероятным допущение мозжечкового происхождения карманов (за счет боковых долей, а не флоккулей мозжечка), чем присутствие в нем венозного резервуара. Следует отметить, что стенки кармана вполне гладкие в отличие от стенок кармана у итемируса, что привлекалось в качестве одного из доводов в пользу существования какого-то (скорее всего, венозного) жидкостного мешка в кармане. У одного из териодонтов (Татаринов, 1977) флоккулярная яма находится в близком рассмотренному положении. Еще раньше, до публикации итемирусского материала, в эндокрании у американского дромеозавриды (*Dromaeosaurus*) была отмечена ямка, вполне тождественная по положению среди полукружных каналов рассмотренной выше и связывавшаяся или с обособлением выступов мозжечка, или

с sacculus внутреннего уха (Colbert, Russell, 1969). Последнее, как стало ясно сейчас, отпадает полностью, и тем самым предполагаемый мозжечковый карман отмечается еще у одного представителя хищных динозавров. Положение отверстий дромозавра, пропускавших в данной области ряд черепномозговых нервов, также вполне тождественно рассмотренному.

Строение ушной области эндокrania у ряда различных хищных динозавров совершенно ясно свидетельствует в пользу постоянства ее главных черт. Оно показывает, что мозговая коробка действительно наиболее консервативная часть черепа, в остальном существенно изменявшегося. Следовательно, особенности этой области, считавшиеся уникальными для итемируса (Курзанов, 1976а), возведенного на этом основании в ранг семейства, носят гораздо более общий характер¹.

Форма головного мозга. На единственном примере у овирапторид удалось наблюдать редкий случай сохранения внутренней пластинки твердой оболочки головного мозга (рис. 9). Это показало в общих чертах величину эпидурального пространства и позволило судить об объеме, занятом мозгом. Поверхность внутренней пластинки ясно фиксирует положение и форму больших полушарий, сильно расширенных и выпуклых по отношению к позади расположенным частям мозга. Сами полушария занимают несколько меньше трети всей длины пространства, занятого мозгом. Дорзально между полушариями намечается широкое пологое углубление, отвечающее переднему участку верхней сагиттальной пазухи. Внутренняя пластинка прободена крупными округлыми отверстиями, соответствовавшими зрительным долям и основанию обонятельного тракта. При этом отмечается несимметричное расположение отверстий, отвечающих зрительным долям: левое обращено вбок и вниз, тогда как правое - вбок и назад. Дорзальная поверхность внутренней пластинки с шероховатостью, видимо, отражающей развитие синусов эпидурального пространства. Судя по отдельным костям крыши черепа, само пространство над мозгом было значительным, лишь немногим уступая объему, занятому мозгом.

Костная полость среднего уха. Полость среднего уха с костными стенками впервые была обнаружена у заурорнитойдеса и названа описательно "латеральной депрессией" (Barsbold, 1974). Позднее подобная полость была найдена в черепе у эрликозавра (Barsbold, Perle, 1980). Полость среднего уха у заурорнитойдеса в виде объемистой депрессии, открытой снаружи, занимает значительное пространство в вентро-латеральной части мозгового черепа сзади базисфеноидной капсулы между базиптеригоидными и основанием парокципитальных отростков (рис. 10). В строении полости участвовали различные составляющие черепа, соотношения которых выявляются лишь в общих чертах. Передняя часть полости составлена преимущественно базисфеноидом, ее верхний край — переднеушной костью, задний край — основанием парокципитального отростка, нижний — боковой и основной затылочными костями. Медиальная стенка полости несет пересекавшиеся гребни, по-видимому, связанные с развитием многочисленных воздухоносных синусов; они особенно хорошо видны у эрликозавра. Через синусы шло соединение передней части полости с базисфеноидной капсулой. Намечается такой же проход через синусы медиальной стенки полости, направленный вверх и внутрь, к гипофизной ямке. Предполагается, что через синусы передней части базисфеноида проходили каналы для внутренних сонных артерий. Сразу под верхним краем полости расположено удлиненное отверстие, отождествляемое с выходом для VII нерва. У птиц в сопоставимом положении может находиться также отверстие, соединявшее полость среднего уха с воздушными полостями внутри черепа. Снаружи и выше края полости расположено отверстие для выхода тройничного нерва. Самое заднее окончание полости занято крупным отверстием, соответствовавшим овальному окну, снаружи, возможно, объединенного с круглым, от которого по передней стенке парокципитального отростка протягивается неглубокий стапедальный желоб. Ниже и впереди овального окна, ближе к нижнему краю полости и в значительной мере ограничиваясь им, расположены крупные, хорошо оформленные отверстия, которыми синусы открывались в полость среднего уха.

Полость среднего уха у эрликозавра (рис. 6) во многом идентична рассмотренной у заурорнитойдеса. Вместе с тем сохранность некоторых ее существенных элементов

¹Сходный карман отмечается еще у одной группы теропод - авимимид и более не связывается с развитием жидкостного мешка (Курзанов, 1981).

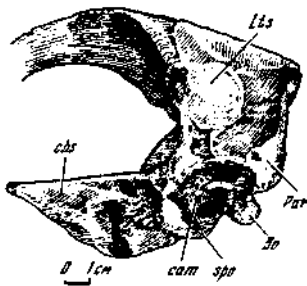


Рис. 10. Полость среднего уха Saurornithoides junior (№ 100/1 слева)

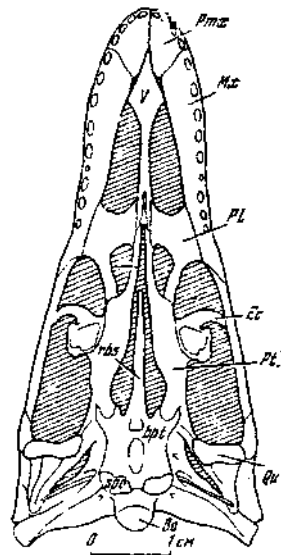


Рис. 11. Череп Dromaeosaurus albertensis Matthew et Brown снизу (Colbert, Russel, 1969)

позволяет более полно представить модификации в строении оформленной костной полости среднего уха у хищных динозавров. Наибольшее внешнее различие состоит в значительном объемном расширении ушной области и основания мозгового черепа что не выражено, во всяком случае, в такой степени, у заурорнитоида. При этом боковые стенки мозгового черепа особенно в нижней части сильно раздуются вбок и становятся выпуклыми. Столь же сильно раздается и область сфеноокципитальных бугров, которые значительно смещаются латерально. Таким образом, рассматриваемая часть базикrania у эрликозабра как бы заполняет все пространство между базиптеригоидными и парокципитальными отростками. Медиальная стенка полости пронизана синусами, что отмечено и у заурорнитоида. Синусы затрудняют опознавание отверстий, через которые в базисфеноиде проходили каналы для внутренних сонных артерий.

По объему полость эрликозабра не уступает заурорнитоида, но края полости в большей степени сближены друг с другом, что делает ее более закрытой, чем у заурорнитоида. Далее, края полости у эрликозабра сложены преимущественно базисфеноидом. Снаружи отверстие полости плотно прикрывалось участком квадратно-птеригоидного соединения (оно не сохранилось у заурорнитоида). Таким образом, наружная крыша полости почти на всем протяжении имела двойную стенку из-за соединения здесь медиального отростка квадратной кости и квадратного фланга птеригоида. Открывалась же полость лишь сзади ствола квадратной кости удлиненно-овальной ушной вырезкой, приблизительно отмечавшей положение наружного уха. То же самое предполагается и у заурорнитоида. В этом плане проступают определенно рептилийные черты в строении полости, хотя высокая степень костного оформления в обоих рассмотренных случаях делает ее более сходной с птичьим средним ухом.

Таким образом, строение полости среднего уха у заурорнитоида и эрликозабра вполне единообразно. Кроме отмеченных отличий следует выделить лишь преимущественное участие базисфеноида в строении полости у последнего. В этом отношении полость отличается от птичьей, сформированной главным образом перитигойкой и боковыми затылочными костями. Следует отметить также закрытость большей части отверстия полости среднего уха квадратно-птеригоидным соединением, причем обе названные кости срастались с его краями. Развитие ушной вырезки сзади ствола квадратной кости свидетельствует о присутствии барабанной полости рептилийного типа.

Среднее ухо без костных стенок. Среднее ухо без костных стенок встречается у разных групп хищных динозавров, судя по всему, оно не имеет прямой связи с присутствием капсульного базикrania, как казалось ранее при первом описании такой ушной полости (Barsbold, 1974). Это хорошо иллюстрируется наличием полости среднего уха без костных стенок у орнитомимид и гарудимимид, обладаю-

ших базисфеноидной капсулой. Среднее ухо без оформленной костями полости известно также у тираннозаврид, дромеозаврид и овираторид, характеризовавшихся бескапсульным базикранием. У всех них полость среднего уха была построена по типу современных рептилий (Janensch, 1935; Wyeth, 1924). На ископаемом материале положение среднего уха подобного типа фиксируется овальным окном, от которого по передне-нижнему краю паракципитальных отростков протягивается ясно обозначенный стапедиальный желоб, вмещавший слуховую косточку. По направлению желоба можно допустить, что наружное ухо находилось сразу за задним краем квадратной кости немного ниже ее верхнего суставного конца, как и в случае развития костных стенок полости у некоторых групп хищных динозавров.

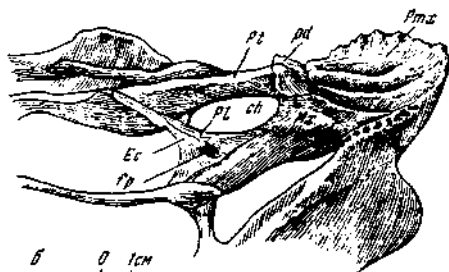
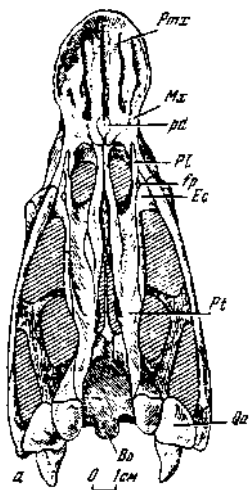
З а к л ю ч е н и е. Теперь становятся более ясными некоторые корреляции в строении основания мозгового черепа у хищных динозавров. По всей вероятности, базисфеноидная капсула действительно имеет "сфеноидное" происхождение и представляет собой полое вздутие, связанное с развитием синусной системы базикrania. Однако функциональное значение капсулы во многом неясно.

Развитие полностью оформленной базисфеноидной капсулы, а также объемное расширение передней части базисфеноида, еще не превратившейся в настоящую капсулу, возможно, обуславливает присутствие парабазальных каналов; как отмечалось, их развитие связано с блокировкой базиптеригоидного сочленения, и в этом плане можно провести параллель с черепахами и териодонтами. Отсутствие капсулы (или объемного расширения передней части базикrania), подвижность базиптеригоидного сочленения, т.е. черты, наиболее ярко выраженные у дромеозаврид и тираннозаврид, вполне коррелируются с отсутствием парабазальных каналов. Оформленная костная полость среднего уха птичьего типа имела у различных групп хищных динозавров. У всех была развита базисфеноидная капсула или же присутствовало объемное расширение передней части базикrania. У орнитомимозавров при хорошей капсуле костная полость не развита. Во внутреннем ухе так называемый "внутрислуховой карман" имел всеобщее распространение и, видимо, был связан с боковыми долями мозжечка.

Небный комплекс. Строение небного комплекса отчетливо разделяется на три типа. При этом нет какого-либо единого критерия, положенного в основу подобного разделения. Вместе с тем среди составляющих комплекса значительные модификации свойственны прежде всего сошникам и в каждом из типов их строение существенно различается. В немалой мере изменчиво строение и других составляющих небного комплекса, по крайней мере, часть из которых более или менее коррелируется с особенностями сошников. Вполне возможно, что за модификациями небного комплекса скрываются более глубокие морфологические особенности.

Первый тип (рис. 11). Характеризуется слившимися воедино, уплощенными сошниками с удлиненными и узкими птеригоидными отростками, разделяющими хоаны. Небные кости формируют базальную часть предглазничной стенки, ограничивают сзади хоаны и покрывают значительное пространство между челюстными костями и птеригоидами. Основное и дополнительное небные отверстия крупные. Птеригоиды пластинчатой формы, эктоптеригоиды с крюковидными скуловыми отростками. Небный комплекс подобного строения считался обычным у хищных динозавров и был более или менее подробно описан у тираннозаврид, дромеозаврид, а в последнее время также у гарудимид (рис. 7а).

Второй тип (рис. 12) небного комплекса, характерный для овираторид, характеризуется сильным развитием небных отростков челюстных костей, формирующих сплошную выстилку передней части неба. Она несет по два продольных выпуклых валика, разделенных узкими желобками и переходившими на небные отростки межчелюстных костей. Задний край челюстных костей вблизи срединной линии образует крупный костный выступ из двух близко расположенных, медиально уплощенных и латерально бугристо-выпуклых треугольных гребней с заостренными вершинами. В узкое пространство между гребнями входят сросшиеся друг с другом сжатые с боков пластинчатые сошники, сильно смещенные назад. Небные кости редуцированы, они слагают базальную часть предглазничной стенки и в плоскости неба занимают крайне незначительное место по заднему краю хоан. Небное отверстие сильно сокращено и представляет собой маленькое пространство в крюковидном отростке эктоптеригоида, замкнутое узкой небной костью. Дополнительное небное отверстие отсутствует. Тела птеригоидов очень массивные, с круто спускающимися наруж-



Р и с. 12. Небный комплекс и его передняя часть *Oviraptor philoceratops* (№100/42):
а - снизу; б — снизу и справа

ными краями, ограничивавшими глубокие продольные вентральные впадины. Эктоптеригоиды сильно смещены вперед, с удлиненными скуловыми отростками, прикрепляющимися к соединению скуловой и челюстной костей.

Третий тип (рис. 7В) небного комплекса обнаружен у эрликозабра. Сошники, сросшиеся воедино, отличаются чрезвычайно удлиненными отростками, почти достигающими базикрания. При этом они срастались так, что формировали пластинчатую v-образную в поперечном сечении структуру, разделявшую удлиненные и крупные хоаны. Задний конец структуры клиновидно сходил на нет, более дорзально соединялся с птеригоидами, вентральнее их v-образная структура слегка расщеплялась и вмещала вентральный край базисфеноидного ростра. Птеригоиды редуцированные, с укороченными сошниковыми отростками, плотно прилежавшие к базикранию. Небные кости формировали задние края хоан и значительно разрастались назад, участвуя в окаймлении дополнительного небного отверстия. Собственно небное отверстие отсутствовало или было сильно редуцировано. Эктоптеригоиды с укороченными скуловыми отростками, соединялись с областью контакта скуловой и челюстной костей.

Таким образом, наибольшие отклонения от общерептилийной нормы выражены в небном комплексе второго и третьего типов. Эти отклоняющиеся черты можно суммировать следующим образом. Изменяются размеры и конфигурация сошников от смещенных назад за пределы ростральной части лицевого отдела (у "овирапторид") до протягивающихся почти до базикрания (у эрликозабра). В первом случае происходит увеличение небных отростков челюстных костей и соединение с сошниками посредством специального раздвоенного зубовидного выступа, во втором - дополнительное соединение птеригоидных отростков сошников с базисфеноидным ростром. У овирапторид редуцируются небные отверстия, скуловые отростки эктоптеригоидов соединяются с областью контакта скуловых и челюстных костей. Все эти черты создают крайне своеобразный облик небного комплекса, показывая широкие возможности его изменения, не уступающие известным модификациям неба у птиц. В небном комплексе у эрликозабра проступают черты, нашедшие дальнейшее осуществление в небе у страусов и особенно у казуаров, обладавших палеогнатическим небом. Судя по всему, палеогнатизм у эрликозабра носит более примитивный характер по сравнению с "настоящим" палеогнатизмом бескилевых птиц. Черты, принимаемые у эрликозабра за исходно палеогнатические, сводятся к следующим: сильное удлинение сошников, вследствие чего их птеригоидные отростки прикрепляются к базисфеноидному ростру (у палеогнат передний конец базисфеноидного ростра находится между дивергирующими птеригоидными отростками сошников); редукция птеригоидов, в особенности, их сошниковых отростков (у палеогнат редукция этих отростков еще более усилена). Вместе с тем, у эрликозабра не выражен ряд типичных палеогнатических черт - соединение небных костей преимущественно с птеригоидами; расхождение птеригоидных отростков сошников.

Нижняя челюсть

Построенная по рептилийному образцу нижняя челюсть у хищных динозавров разделяется на две основные модификации - зубатую и беззубую, из которых последняя свойственна лишь трем группам — орнитомимозаврам, овираторидам и цепагнагидам (рис. 13, 14). У сегнозавров нижняя челюсть лишена зубов в самом переднем окончании, в остальном же она полностью соответствует нормальному зубатому типу. Несмотря на немалые различия, беззубая нижняя челюсть у орнитомимид и гарудимид принципиально также близка к зубатой, тогда как у овираторид и цепагнагид она представляет собой гораздо более существенное отклонение. Поэтому целесообразно объединять орнитомимозавровую нижнюю челюсть с зубатым (нормальным) типом и выделять особо овираторидный, включающий и нижнюю челюсть цепагнагид, рассматриваемую отдельно. При описании удобно придерживаться двух структурных подразделений нижней челюсти - переднего и заднего.

Нормальный тип нижней челюсти. Передний отдел. Передний отдел нижней челюсти занимает немногим большую половину всей ее длины. На значительном протяжении, соответствующем практически длине альвеолярного края, он заметно сужен, наиболее существенно у сегнозаврид. Расширение переднего отдела происходит сразу позади альвеолярного края, где в разной степени, но чаще сравнительно в слабой форме намечается аддукторный выступ к которому прикреплялась ложновисочная мышца - одна из приводивших нижнюю челюсть.

В составе переднего подразделения два главных элемента - зубная и пластинчатая кости. Кроме того, присутствует еще венечная кость, которая служит соединяющим два отдела звеном, топографически входящим в состав обеих частей. Основа переднего отдела - зубная кость - на лингвальной стороне несет продольный меккелев канал, протягивающийся до симфизальной поверхности. Выше отмечалось, что маленький участок переднего окончания нижней челюсти у сегнозавров был беззубым. У орнитомимид и гарудимид плоскость роstralной части нижнечелюстных ветвей повернута вокруг продольной оси кнаружи так, что образует заметно уплощенную совковидную структуру на переднем конце, чего нет у зубатых групп. Передний заостренный конец пластинчатой кости частично закрывает меккелев канал, несет его вентрально смещенное отверстие и находится в разной степени приближения к симфизу. Угловой отросток пластинчатой кости значительно развит. Венечная кость, как связующий элемент, представлена разными частями в обоих отделах. Ее удлиненный и суженный передний отросток проходит до симфиза вдоль альвеолярного края, закрывая основание (межзубные пластины) зубного ряда. В районе аддукторного выступа на границе двух отделов нижней челюсти участок венечной кости лингвально покрыт пластинчатой и открывается сзади нее в виде треугольного сегмента уже в пределах заднего отдела.

Венечная кость - единственный элемент, пересекающий подвижную границу обоих отделов и более или менее устойчиво связывающий их между собой. В отличие от орнитисхий и ящерц венечная кость у хищных динозавров не формирует восходящего венечного отростка, сильно выдающегося за уровень дорзального края нижнечелюстной ветви. Наряду с задне-дорзальными участками зубной и пластинчатой костей она входит в состав аддукторного выступа. Связующая функция венечной кости лучше всего выражена у монгольских тираннозаврид (тарбозавров). Ранее ее передний отросток обычно принимался за производные зубной кости и лишь ее самый задний сегмент отождествлялся правильно (Малеев, 1974; Osborn, 1906; Romer, 1956). Вследствие этого связующая роль венечной кости не учитывалась. У дромеозаврид, орнитомимид и гарудимид передний отросток кости не был столь протяженным. У сегнозаврид венечная кость отсутствовала.

Задний отдел. Преобладающую часть отдела слагает надугловая кость, образующая его дорзальный край до челюстного сустава и латеральную стенку аддукторной ямы. Последняя, как правило, обширная, свидетельствующая о значительной массе прикреплявшихся здесь мышц — аддукторов. Впереди челюстного сустава кость прободена надугловым отверстием, отсутствующим у орнитомимозавров и овираторозавров. Соединение угловой, надугловой и зубной костей обычно несет оформленную в разной степени (чаще небольшую) наружную нижнечелюстную яму. Передний отросток предсочленовой кости значительно удлинен, его расширенное окончание достигает дорзального края нижней челюсти в области аддукторного выступа, фикси-

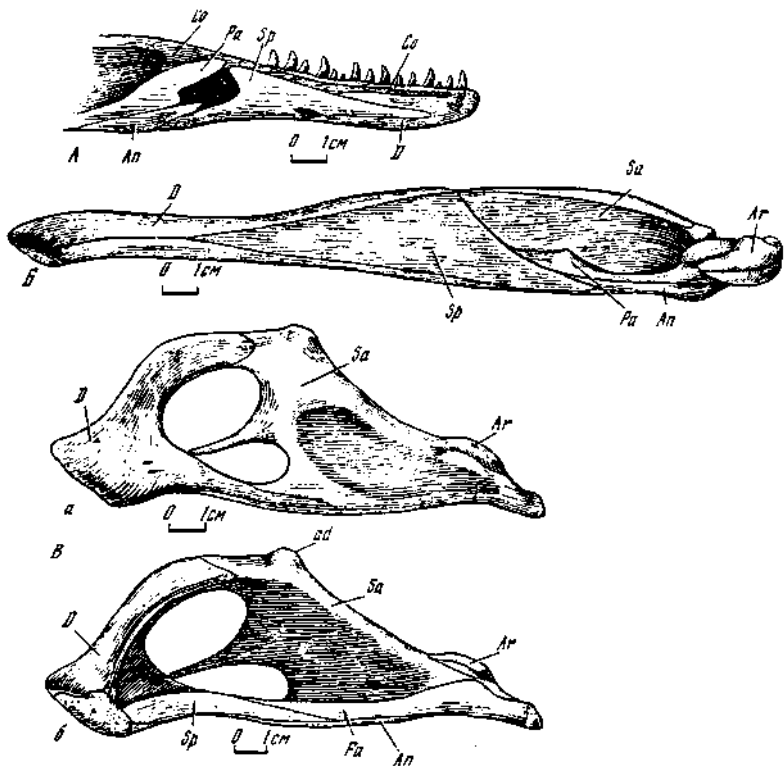


Рис. 13. Нижняя челюсть:

А — *Velociraptor mongoliensis* (№ 100/24, передний отдел левой ветви изнутри); Б — *Garudimimus brevipes* (№ 100/13, правая ветвь изнутри); В - *Oviraptor philoceratops* (№ 100/42); а — снаружи; б — изнутри

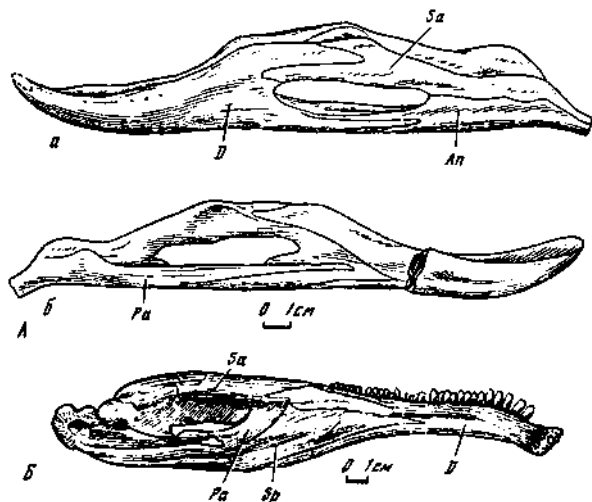


Рис. 14. Нижняя челюсть:

А - *Caenagnathus collinsi* (Sternberg, 1940); а - левая ветвь снаружи; б - левая ветвь изнутри; Б - *Erlikosaurus andrewsi* (№ 100/111, левая ветвь изнутри)

руа на лингвальной поверхности границу между передним и задним отделами. Исключение составляют орнитомимозавры, у которых передний отросток не выходит за пределы вентрального края аддукторной ямы. Челюстной сустав расположен значительно ниже дорзального края заднего отдела. Суставные площадки для мышечков поперечно удлинены. Ретроартикулярный отросток у дремозаврид испытывает значительное расширение, при этом у велоцирапторин он заметно уплощен и слегка вогнут. Заднемедиальный край расширения несет выступ или отросток, иногда столбикообразной формы. По аналогии со сходными структурами у некоторых птиц (Воск, 1960) допускается, что этот выступ упирался в квадратную кость при чрезмерном отведении нижней челюсти, препятствуя таким способом нарушению челюстного сустава (Colbert, Russell, 1969). У орнитомимид расширение ретроартикулярного отростка имело значительную высоту и глубокую впадину, задне-медиальный край которого нес выступ, контролировавший отведение нижней челюсти. Однако у тиранозаврид подобный механизм, возможно, отсутствовал, так как ретроартикулярный отросток довольно незначителен.

Соединение двух отделов нижней челюсти отвечает определенной подвижности между ними. Это обеспечивается пазовым соединением составляющих по дорзальному краю и "скользящими" контактами более вентрально расположенных элементов. В дорзальной части нижнечелюстной ветви соединение элементов имеет следующую последовательность: лабиально-зубная-надугловая, далее венечная; лингвально - пластинчатая-предсочленовная. В случае отсутствия венечной кости, как у сегнозаврид, характер соединения остальных элементов сохраняется. В нижнем краю соединения составляющих элементов следующее: зубная + пластинчатая — угловая (лабиально), пластинчатая-предсочленовная (лингвально). Соединение лингвальных элементов (пластинчатой и переднего отростка предсочленовной кости) происходит по дуге, соответствующей заднему краю пластинчатой кости и представлявшей как бы суставное сочленение. Характер соединения лабиальных и лингвальных элементов дорзального и вентрального краев нижнечелюстной ветви обеспечивает легкое вращательное (и поступательное для отдельных составляющих) движение переднего отдела челюсти относительно заднего.

Овирапторидный тип нижней челюсти. Передний отдел. Передний отдел занимает меньшую половину длины нижней челюсти и состоит почти целиком из зубной кости, слагавшей основу рогового подклювья (рис. 13В). Ростральная часть зубных костей сильно утолщена, особенно в симфизе, и представляет собой ковшевидное вогнутое массивное образование. От него назад отходят два отростка: восходящий — расширенный и вогнутый и нижний — сужающийся и прямой, посредством которых кость соединялась с остальными элементами. Эти два отростка ограничивают спереди крупное нижнечелюстное отверстие. Нижний лингвальный край восходящего отростка на всем протяжении с продольным гребнем. Позади ростральной части зубных костей высота переднего отдела резко возрастает. Пластинчатая кость сильно сужена, без углового отростка, участвует в образовании лингвальной поверхности вентрального края нижнечелюстной ветви. Венечная кость отсутствует.

Задний отдел. Надугловая кость формирует основную часть латеральной поверхности отдела. Она ограничивает задний край нижнечелюстного отверстия, отдавая вперед узкий, удлиненный отросток, разделяющий его на две неравные части. Положение отверстия между элементами двух отделов челюсти, вероятно, отражает его первичную связь с наружной нижнечелюстной ямой, получившей в данном случае крайне сильное развитие. Надугловая кость лингвально образует обширную внутреннюю, лабиально же - наружную аддукторные ямы. В дорзальном краю кости имеется крупный сжатый с боков аддукторный выступ для ложновисочной мышцы. Передний отросток предсочленовной кости прямой, без терминального расширения. Угловая кость слагает вентральный край отдела. Челюстной сустав отличается своей расширенностью и рельефностью частей, срединный выступ сагиттально удлинен. Ретроартикулярный отросток удлиненный, суженный, дорзально слегка вогнутый, с небольшим задне-медиальным выступом.

Соединение двух отделов нижнечелюстной ветви в дорзальном краю пазовое. Окончание восходящего отростка зубной кости расщеплено в парасагиттальной плоскости и вмещает передне-дорзальный отросток надугловой кости. По вентральному краю челюсти линейно вытянутые нижний отросток зубной и пластинчатая кости вмещают угловую. Характер соединений допускает вращательное движение переднего отдела

относительно заднего, при одновременном более или менее поступательном движении составляющих его вентрального края.

Сравнение двух типов и особенности нижней челюсти ценагнатид. При общерептильном характере строения оба типа нижней челюсти хищных динозавров существенно различаются. Несмотря на некоторые расхождения в ряде черт, нормальный тип, включающий и беззубую челюсть орнитомимозавров, характеризуется сравнительно удлиненным и узким на большом протяжении передним отделом, слабым развитием аддукторного выступа, присутствием вечечной (иногда может вторично отсутствовать) и углового отростка пластинчатой костей, незначительной по величине наружной нижнечелюстной ямой и нередко расширенным ретроартикулярным отростком, обеспечивавшим контроль за максимальным отведением челюсти.

Беззубая нижняя челюсть у овирапторид отличается своей высотой ее передний отдел укорочен, аддукторный выступ крупный, полностью отсутствуют вечечная и угловая отростки пластинчатой костей, наружная нижнечелюстная яма сильно увеличена и смещена вперед, ретроартикулярный отросток узкий, лишенный способности контролировать отведение челюсти.

Различия в строении двух типов в принципе мало сказались на соединении «переднего и заднего отделов нижнечелюстной ветви. В обоих случаях характер соединения обеспечивал вращательное движение переднего отдела относительно заднего.

Особое место занимает своеобразная нижняя челюсть у ценагнатид (рис. 14А), которую удобнее рассматривать отдельно. Она отличается удлинённостью и малой высотой, аддукторный выступ умеренно развит. Основа переднего отдела - зубная кость с удлиненной и расширенной ростральной частью, крайне удлиненным симфизом и двумя задними, параллельно направленными верхним и нижним отростками. Окклюзивный край полого вогнут, нижнечелюстная яма узкая, удлиненная, смещена назад. В заднем отделе нижней челюсти у ценагнатид надугловая кость полностью формирует верхний край нижнечелюстной ямы. Передний отросток предсочленовой кости продолжается впереди уровня аддукторного выступа овирапторид.

При пазовом соединении двух отделов нижней челюсти в дорзальной части окончание верхнего отростка зубной кости глубоко расщеплено и вмещает части-верхний отросток предсочленовой. По нижнему краю ветви удлиненные составляющие также формируют пазовое соединение. Вместе с тем глубина пазов дорзального и вентрального соединений, вероятно, должна была уменьшать подвижность в нижнечелюстной ветви.

Тип строения нижней челюсти у овирапторид и ценагнатид одинаковый. Однако в деталях нижняя челюсть у ценагнатид резко отличается от овирапторидной. Соотношение длины переднего и заднего отделов, высота, степень развития аддукторного выступа, форма ростральной части, ее глубина и линейные размеры, длина симфиза, размеры нижнечелюстной ямы и ее положение — практически все основные признаки преобладающей части нижнечелюстной ветви у овирапторов и ценагната, исключая область челюстного сустава, имеют резко различный характер.

Кинетизм черепа

Тероподы обладали кинетическим черепом, имевшим немало общего в отношении подвижности с тем, что установлено у ящеров, характеризовавшихся амфикинетизмом (Иорданский, 1966, 1968; Frazzetta, 1962). Вместе с тем с учетом исходной основы внутричерепной подвижности в черепе тероподового типа выделяются метакинетические черты (Versluys, 1910, 1912).

Метакинетизм теропод рассматривался раньше на очень ограниченном материале (Versluys, 1936). Монгольская тероподовая коллекция в определенной мере устраняет существовавший пробел и позволяет, пожалуй, впервые выявить общие и специфические черты кинетизма у хищных динозавров. Вместе с тем оказалось, что существуют своеобразные модификации в строении черепа, приводившие к почти полному исчезновению кинетизма у отдельных ветвей. До сих пор акинетический череп считался свойственным лишь растительноядным динозаврам.

Метакинетическая структура черепа. В метакинетическом черепе у ящеров выделяют два главных сегмента - максиллярный и затылочный (Versluys, 1910, 1912); последний иногда называют черепномозговым (Ostrom, 1961). Подвижное соединение сегментов характеризуется присутствием основной, метакинетической оси вра-

шения максиллярного сегмента относительно затылочного. Вращение вокруг этой оси обусловлено подвижным метакинетическим соединением, расположенным дорзально в черепе между теменной (максиллярный сегмент) и верхнезатылочной (затылочный сегмент) костями, а также базальным соединением между птеригоидами (максиллярный сегмент) и базисфеноидом (затылочный сегмент), осуществляемым в базиптеригоидном сочленении (Frazzetta, 1962; Russell, 1964). По правилам кинетики вполне возможно было бы выделение, кроме упоминавшейся метакинетической, еще одной оси, проходящей через базиптеригоидное сочленение, однако установленный способ описания кинетизма опирается, главным образом, на приведенную выше терминологию.

В крыше черепа у ящеров выделяется дополнительная мезокинетическая ось, расположенная между лобными и теменными костями. Однако у теропод эти кости чаще всего сращены прочно даже у сравнительно молодых экземпляров. Вместе с тем, подвижность как бы смещена более вперед и фиксируется на границе между лобными и носовыми костями. Например у птиц, эту ось можно назвать прокинетической (Дзержинский, 1972; Воск, 1964). Еще одна ось подвижности - гипокинетическая между небными костями и птеригоидами была впервые выделена в черепе у мозазавров (Russell, 1964). Подвижность между этими костями более или менее характерна и для теропод.

В метакинетическом черепе у теропод один из двух главных структурных сегментов - затылочный - скомпонован из следующих составляющих: комплекса затылочных, чешуйчатых, элементов среднего отдела боковой стенки мозгового черепа и базикрания, т.е. большей части мозговой коробки черепа (без крыши) и чешуйчатых костей. Подвижное соединение максиллярного сегмента с затылочным обеспечивается, как и у ящеров (Frazzetta, 1962), в трех главных пунктах: сверху - метакинетическим соединением, сзади - метакинетической осью, внизу - базальным соединением. В максиллярном сегменте возможно выделение структурных единиц более низкого порядка — секторов, что обусловлено их относительной функциональной самостоятельностью в рамках основной кинетической структуры. В максиллярном сегменте у теропод выделяются следующие единицы:

1. Теменной сектор, состоящий из теменных, лобных и заднеглазничных костей: сочленен подвижно с затылочным сегментом посредством метакинетического соединения и одноименной оси; впереди подвижно соединяется прокинетической осью с верхнечелюстным сектором.
2. Верхнечелюстной сектор, состоящий из межчелюстных, челюстных, носовых, сошников, слезных, предлобных, скуловых и небных костей; сочленен подвижно гипокинетической осью с птеригоидным сектором.
3. Птеригоидный сектор, состоящий из птеригоидов и эктоптеригоидов; отделяется от затылочного сегмента (базисфеноида) подвижным базальным, или базиптеригоидным*, соединением; кроме того, подвижное птеригоидно-квадратное соединение отделяет его от квадратного сектора.
4. Квадратный сектор, состоящий из квадратных и квадратно-скуловых костей; отделяется от затылочного сегмента (чешуйчатых костей и паракципитальных отростков) квадратным суставом.
5. Эпиптеригоидный сектор, состоящий из эпиптеригоидов; подвижно соединен с птеригоидами и связочно с крышей черепа. Кинетическая роль его по сравнению с другими секторами незначительна.

Состав подразделений максиллярного сегмента у разных групп теропод обычно вполне постоянен. Однако у некоторых ветвей отмечены изменения положения подвижных границ, что отражается и на составе не только секторов, но и основных черепных сегментов. У тираннозавриды, возможно, аллозавриды, а также у заурорнитоидад латеросфеноиды и орбитосфеноиды относятся не к затылочному сегменту, а к максиллярному, из-за того, что подвижная граница у них, по-видимому, смещена более вентрально по боковой стенке мозгового черепа. Признаками смещения служат: сильное, почти неразличимое внешне срастание теменных костей с латеросфеноидами (у тираннозавриды и заурорнитоида) и прихотливо изогнутые швы между указанными элементами, а также орбитосфеноидами и лобными костями (у тираннозавриды и, возможно, аллозавриды). С другой стороны, более вентрально расположенная шовная линия между латеросфеноидами и переднеушными костями, хотя подвижность в этой зоне явно ослабевает с возрастом.

Метакинетическая структура черепа и соответствующий тип подвижности характерны для большинства хищных динозавров, обладавших столь казалось бы различным строением черепа - от крупного, высокого, с громадными зубами у тираннозаврид до небольшого, низкого, лишенного зубов у орнитомимид. Основное вращательное движение происходило по метакинетической оси, располагавшейся в наиболее задней области метакинетического соединения (между теменным сектором и затылочным сегментом). По другим подвижным соединениям и осям также осуществлялось движение кинетически самостоятельных секторов максиллярного сегмента. По прокинетической и гипокинетической осям происходило движение верхнечелюстного сектора относительно теменного и птеригоидного, что обуславливалось подвижностью по указанным осям между носовыми и лобными, а также небными и птеригоидами. Эпиптеригоидный сектор, как отмечалось, не играл существенной роли в кинетизме. Подвижность же квадратного сектора определяет несколько особую форму кинетизма — стрепостилию. Как отмечалось, в метакинетическом черепе у теропод квадратный сектор максиллярного сегмента соединен связочно с птеригоидным. Дорзально квадратный сустав подвижно соединяет сектор с затылочным сегментом (чешуйчатыми костями и паракципитальными отростками), что позволяет ему производить вращательные движения вокруг последнего. Эти движения вызывают поступательно-возвратные движения нижней челюсти, сопровождаемые движениями птеригоидного сектора.

Ограничение кинетизма. Череп одного из представителей сегнозавров - эркикозавра, по-видимому, показывает пути частичного исчезновения кинетизма. По ряду черт конструкции данного черепа сохраняет кинетическую структуру. В нем отмечается подвижное соединение теменных и верхнезатылочных костей, что служит одним из главных условий метакинетизма. Однако, как отмечалось выше, базиптеригоидное сочленение заблокировано появлением соединения птеригоидов и сошников с базисфеноидом, и это, естественно, сводит почти на нет возможность какого-либо движения. Даже если связь между задним окончанием сошников и основанием базисфеноидного ростра была недостаточно жесткой, все же это дополнительное соединение между основными сегментами едва ли способствовало подвижности. Однако частные проявления подвижности более или менее сохранялись. Так, условия для прокинетизма оставались достаточными из-за подвижного соединения лобных и носовых костей. Вместе с тем, развитие крупной костной полости среднего уха и площадное срастание с его наружной стенкой медиального отростка квадратной кости и птеригоида должны были полностью исключить поступательно-возвратные движения птеригоидов и подвижность квадратных костей, что означает монимостилию при ограниченно-кинетическом черепе. Поскольку близкой по строению, полостью среднего уха обладали и заурорнитойды, то естественно допустить и у них монимостилию.

Акинетизм. Отсутствие внутричерепной подвижности обнаружено у овирапторид, хотя несколько ранее их черепу приписывалась способность к "инфракинетизму" (Барсболд, 1977). Более совершенный по сохранности черепной материал показывает, что своеобразные модификации ряда черепных структур скорее препятствовали подвижности, чем способствовали появлению новых кинетических возможностей.

Если попытаться выделить в черепе у овирапторид основные подразделения по метакинетическому образцу, то максиллярный сегмент составит у них лишь небольшую часть полного сегмента, тогда затылочный, кроме собственно черепно-мозговых составляющих, включает и элементы максиллярного. Эти изменения в составе сегментов сопровождался исчезновением или, по крайней мере, сильной редукцией метакинетической подвижности (Барсболд, 1977), т.е. сращением верхнезатылочной и теменных костей, базальное же соединение (базиптеригоидное сочленение), как отмечалось ранее, заблокировано. При первом описании подвижности в черепе овирапторид отмечалось, что сокращенный по числу составляющих максиллярный сегмент разделяется на два дополнительных сектора - ростральный и верхнечелюстной, кинетически будто бы самостоятельные (Барсболд, 1977). Возможно, у более молодых форм это в какой-то мере осуществлялось. Однако у взрослых экземпляров такая подвижность исключается в связи с жестким соединением (сращением) задне-боковых краев межчелюстных костей с челюстными. Необходимым условием подвижности этих двух секторов должно быть, кроме того, свободное соединение птеригоидов с зубовидным выступом сошников в области их сращения с челюстными костями. Внешне напоминавшее сустав, это соединение первоначально трактовалось как подвижное, что и определило выделение "инфракинетизма" в черепе овирапторов

(Барсболд, 1977). Материал лучшей сохранности показывает, что такое соединение у взрослой особи, скорее всего, было жестким. В черепе овирапторид отсутствовал также прокинетизм и, скорее всего, ринхокинетизм (подвижность между межчелюстными и носовыми костями), несмотря на птичье во многом строение клюва. Развивающийся у взрослых форм (или самцов) высокий костный гребень также должен был сильно ограничивать ринхокинетизм, так как по сути дела этот гребень служит дополнительной связью между межчелюстными и носовыми костями. Отсюда следует, что первоначальные предположения о синдесмотическом соединении клюва у овирапторид кажутся маловероятными.

Таким образом, своеобразная конструкция черепа у овирапторид, скорее всего, не оставляла места для подвижности. Жесткие связи в массивном комплексе, по всей вероятности, препятствовали протракции и ретракции птеригоидов. Поэтому квадратные кости были достаточно зафиксированными, и, следовательно, имела место монимостилия при акинетическом черепе.

Интрамандибулярная подвижность. Подвижность в нижней челюсти, скорее всего, не имеет особого значения вследствие малой амплитуды, однако при общей постановке вопроса о кинетизме ею нельзя пренебрегать.

В способе соединений двух основных подразделений нижней челюсти — переднего и заднего сегментов, существует общность, создающая более или менее единую кинетическую структуру, несмотря на немалые различия в ее строении у разных групп хищных динозавров. Эта общность состоит в том, что пазовое соединение в дорзальной части нижней челюсти позволяет вращательное движение ее переднего сегмента относительно заднего. Соединение сегментов по вентральному краю, также носившее в общем пазовый характер, допускало вращательное движение по дуге большого радиуса, что в рамках имевших место амплитуд практически означало поступательно-возвратное движение. О том, что нижняя челюсть при разных типах ее строения сохраняла способность к указанной подвижности, дополнительно демонстрируется конфигурацией и положением окончания переднего отростка предсочленовой кости. Оно построено таким образом, что служит как бы суставом, вокруг которого происходит вращательное движение соответствующих составляющих переднего сегмента. Лишь у овирапторид (и, возможно, ценагнатид) этот отросток совершенно видоизменен - выпрямлен и клиновидно заострен, что все же вполне допускает поступательно-возвратные движения на вентральном соединении сегментов нижней челюсти.

Подводя общие итоги по внутрочерепной подвижности, следует отметить ее развитие в форме метакинетизма у многих групп хищных динозавров. Метакинетизм сопровождается стрептостилией. Помимо основной формы подвижности наблюдается и дополнительная в виде прокинетизма, связанного с подвижностью в лицевом отделе между лобными и носовыми костями. Как известно, метакинетизм свойствен черепу хищных ящеров, явления же прокинетизма в более выраженной форме характерны для птиц.

Своеобразные модификации в строении черепа у теропод ограничивают кинетизм вплоть до его исключения. Это достигается не просто зарастанием подвижных швов. Степень кинетизма, как правило, уменьшается и с возрастом животного.

Усиление жесткости соединений в черепе достигалось разными путями, направленными к упрочнению связей между основными кинетическими подразделениями - затылочным и максиллярным сегментами. У овирапторид это достигалось значительным расширением состава первого сегмента за счет второго и повышением жесткости связей в лицевом отделе. В немалой мере этому способствовали специфические преобразования в небном комплексе. У сегнозавров при большем или меньшем сохранении некоторых предпосылок метакинетизма последний практически сведен на нет связями с базикранием, однако прокинетизм мог сохраняться. Ограничение подвижности в черепе сопровождалось монимостилией, связанной с развитием костной полости среднего уха, приводившей к блокировке кости. У овирапторид потеря подвижности приводила к расширению состава затылочного сегмента за счет максиллярного и дальнейшим усилением жесткости соединений в лицевом отделе и базиптеригоидном сочленении. В определенной степени этому способствовали также специфические преобразования в небном комплексе. Акинетизм в данном случае сопровождался монимостилией, тогда как у гадрозавров допускается стрептостилия при внутрочерепной неподвижности (Ostrom, 1961).

Таким образом, череп у хищных динозавров охватывал широкий ряд возможностей - от метакинетизма через ограниченную подвижность к акинетизму. Следует отметить, что череп именно у овирапторид и сегнозавров, обладавших акинетизмом и ограниченной подвижностью, наиболее отличается от типично тероподового.

Посткраниальный скелет

В широком разнообразии посткраниального скелета хищных динозавров явственно проступают черты единой основы. Нередко при описании ископаемого материала особенности посткраниальных структур неоправданно нивелировались, как не имеющие решающего значения, или же их действительно второстепенные признаки преувеличивались с целью обоснования резкой специфики исследуемых сходных форм. К настоящему времени накапливаются многие данные, свидетельствующие об общих и специфических чертах строения тероподового посткраниального скелета. Особенно широкие структурные вариации были свойственны поздним хищным динозаврам, ныне наиболее полно представленными монгольскими формами. Ряд новых сведений способствует более глубокому пониманию сходства и различия, как отдельных составных частей, так и всего скелета в целом, в немалой мере помогая выявить характер развития многочисленных ветвей хищных динозавров.

Осевой скелет. П о з в о н о ч н и к . Устанавливается следующее число позвонков у ряда групп поздних теропод: предкрестцовых 23, крестцовых 5-7, хвостовых едва ли более 40. Среди предкрестцовых к шейному ряду относится 10 или 11 позвонков, к спинному 12 или 13, при этом их общая сумма, по-видимому, не меняется и остается равной 23. Вариации в числе шейных позвонков обусловлены присутствием среди них "переходных" позвонков, отождествление которых основывается на большем или меньшем морфологическом сходстве с типичными элементами обоих рядов. Иногда для определения таких "переходных" позвонков прибегают к предположениям об их функциональной роли.

В целом же на примере поздних теропод, у которых число "переходных" позвонков едва ли превышает один — два, достаточно ясно видно, что отнесение их к шейным или спинным носит вполне условный характер. Более значительным фактом представляется постоянство числа предкрестцовых позвонков независимо от относительного удлинения или укорочения шеи у разных теропод, что отмечалось по данным изучения ряда их групп (Osborn, 1917; Gilmore, 1920; Romer, 1956; Ostrom, 1973). Следует отметить, что сходная картина наблюдается и на границе спинных и крестцовых позвонков; "переходный" последний спинной функционально в большей или меньшей степени входит в состав крестца, хотя его чаще относят к спинным (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Russell, 1972; Малеев, 1974). В любом случае более важно видеть динамику перехода различных составных участков осевого скелета.

Ш е й н ы е п о з в о н к и . Шейные позвонки обычно слабо или умеренно платищельные, в том числе и у многих тираннозаврид, у которых они ошибочно определялись, как опистощельные (Малеев, 1974). Плевроцели присутствуют на всех позвонках. По степени удлиненности тел позвонков и ширине невральных дуг отчетливо различаются три типа шейных позвонков.

Первый состоит из сильно сжатых в передне-заднем направлении, дисковидных в поперечном сечении крупных тел позвонков с высокими невральными дугами. Они характеризуются относительно очень короткая шея тираннозаврид, а также аллозаврид. Для тел позвонков подобного типа свойственна сильная смещенность в вертикальной плоскости суставных поверхностей так, что в каждом из них задняя располагается на гораздо более низком уровне, чем передняя. Такое смещение прослеживается на большем протяжении ряда и лишь к его заднему концу шеи достигается выравнивание уровней. Плоскости суставных поверхностей более или менее параллельны у большинства позвонков и лишь у наиболее передних они сходятся вентрально под острым углом. Остистые отростки сильно развиты, отличались дифференцированностью. Смещенность суставных поверхностей и укороченность тел позвонков должны существенным образом приближать к вертикали наиболее выпрямленный срединный участок шеи у тираннозаврид.

Второй тип шейного ряда представлен умеренно удлиненными и расширенными, относительно низкими и небольшими телами позвонков, наиболее ярко выраженными у дромеозаврид, овирапторид и т.д. Позвонки такого рода формируют шею, относительно

более длинную, чем у тираннозаврид. Для тел позвонков характерны последовательное увеличение размеров задних суставных поверхностей по сравнению с передними. У дромеозаврид плоскости суставных поверхностей ориентированы под разными углами к длинной оси их тела и достигают значительной разницы в одном и том же позвонке. При этом передняя плоскость скошена под меньшим углом, чем задняя и схождение плоскостей дорзальное. Данные по американскому дейнонихусу колеблются в рамках 40-75°, у монгольских дромеозаврид наблюдается близкая картина со всеми переходами между крайними значениями (Ostrom, 1969b). Остистые отростки достаточно развиты, однообразно построены. Шейный ряд заметно отклонялся от вертикали вследствие меньшей, чем у тираннозаврид смещенности суставных плоскостей и большего удлинения тел позвонков.

Третий тип шейной серии состоит из сильно удлиненных позвонков с низкими невральными дугами, значительно расширившимися и удлинявшимися к заднему концу ряда. Такие позвонки наиболее ярко выражены у орнитомимид. Последовательно удлинявшиеся тела позвонков характеризовались сравнительно малой смещенностью суставных плоскостей и их схождением под разными углами. Суставные плоскости задних шейных позвонков становятся все более близкими к параллельным. Остистые отростки заметно редуцированы. Шейный ряд, образованный такими позвонками, отличался от первых двух наибольшей удлиненностью и значительным отклонением от вертикали.

С п и н н ы е п о з в о н к и . Тела спинных позвонков последовательно увеличиваются по длине в каудальном направлении, причем интенсивность этого увеличения сравнительно слабая и, возможно, лишь у орнитомимид она достигает значительной степени. Позвонки почти платицельные или слабо амфицельные, при этом у тираннозаврид передняя вогнутость сильнее задней. В передней части вентральной поверхности тел позвонков развивается утолщенный, сжатый с боков, притупленный в вершине киль, наиболее рельефно выраженный на четырех — пяти передних позвонках. Килеватость отсутствует у орнитомимид и овирапторид. Плевроцели обычно на всех спинных позвонках, однако у примитивных орнитомимид они отсутствуют. Дополнительное соединение (гипосфен-гипантр) имеется в позвонках у тираннозаврид, овирапторид и дромеозаврид, но отсутствует или сильно ослаблен у орнитомимид.

К р е с т ц о в ы е п о з в о н к и . Обычно тела крестцовых позвонков плотно срастаются друг с другом и соединяются с подвздошными костями при помощи поперечных отростков (диапофизов) и существенно модифицированных крестцовых ребер. Тела позвонков более или менее однообразны по строению. Невральные дуги в основании срощены друг с другом, зигапофизы в срединном комплексе позвонков обычно не выделяются. Плевроцели имеются почти на всех телах. Поперечные отростки срединной компактной части крестцового ряда вентрально срощены с крестцовыми ребрами, медиально — с основаниями невральных отростков. Крестцовые ребра обычно сильно укорочены, особенно у передних позвонков, однако у сегнозавров они выделяются значительной удлиненностью. У примитивных орнитомимид найдены сильно редуцированные утонченные ребра переднего крестцового позвонка, прилегающие к медиальной поверхности подвздошных костей.

В литературе общее число крестцовых позвонков даже по одной и той же группе теропод дается по-разному. К примеру, по орнитомимидам известны следующие данные о числе крестцовых позвонков: четыре (Gilmore, 1920), пять (Osborn, 1917; Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972), шесть (Parks, 1933; Russell, 1972). Если исходить из того, что функционально крестцовыми следует считать срощенные между собой и соединенные с подвздошными костями позвонки, то их число у поздних теропод равняется шести. У овирапторид ингеней их число достигает даже семи, т.е. у поздних линий явно намечается тенденция к формированию синсакрума, ось симметрии которого приближалась к горизонтالي.

Х в о с т о в ы е п о з в о н к и . По ряду существенных черт выделяются три модификации хвостовых позвонков. Первая из них наиболее распространена и представляет собой как бы типовой пример хвостовых позвонков у теропод, хотя они немало изменяются в рамках данной модификации у разных форм. Как и позвонки двух других модификаций, они платицельные, последовательно уменьшаются в размерах, плевроцели в них отсутствуют. Хотя изменения в ряду позвонков нарастают казды большей частью постепенно, тем не менее можно выделить границу перехода между передним и задним отделами хвоста, отличающуюся своим местоположением у разных групп.

За признаки перехода принимаются отсутствие или сильная редукция поперечных отростков, относительное удлинение тел позвонков, резкое понижение невральных отростков. На этой основе у тираннозаврид и орнитомимид переход намечается между 15-м и 16-м позвонками. Как правило, после перехода позвонки испытывают значительное боковое сжатие. Характерно также сильное удлинение презигапофизов, достигающих у названных групп длины почти всего позвонка.

Вторая модификация позвонков хвостового ряда найдена у овирапторид. Она отличается большим однообразием, постепенностью изменения черт позвонков на протяжении всего ряда. Почти на всех позвонках, исключая самые задние, отмечено присутствие плевроцелей и поперечных отростков. Тела позвонков, а также презигапофизы более укорочены, чем в рассмотренных выше случаях. Вследствие значительного большего единообразия позвонков точная граница между передним и задним отделами хвоста не фиксируется.

Третья модификация хвостовых позвонков впервые установлена у дейнонихуса (Ostrom, 1969a) и полностью подтверждена на примерах монгольских дромеозаврид. Начиная с первого позвонка заднего отдела (или, возможно, последних переднего), происходит необычно сильное удлинение передних концов презигапофизов, имеющих форму длинных костяных струн. Постзигапофизы сохраняют вполне нормальное строение. Каждый презигапофиз образует струну из сдвоенных ветвей, плотно соединенных на большем протяжении. Струны протягиваются вперед вдоль хвостового ряда не менее, чем на длину 8-10 позвонков, причем струны у более передних из них расположены над струнами задних. В аналогичные костные струны из сдвоенных ветвей продолжаются и передние окончания вентральной части шевронов, преимущественно заднего отдела хвоста. В итоге по обе стороны невральных дуг и шевронов образуются компактные тяжи, составленные из плотно упакованных костных струн и протягивающиеся на протяжении длины почти всего хвоста. Позвонки как бы одеты в оболочку из этих струн, несомненно, придававшую прочность и жесткость хвосту. Струны презигапофизов и шевронов представляют окостеневшие сухожилия хвостатых мышц (Ostrom, 1969a, b).

Надо отметить, что позвоночник у хищных динозавров отражает специфику функций, свойственных его разным частям. Три модификации шейных позвонков, формировавшие ряды, неодинаковые по длине и различной степени изогнутости, достаточно ясно отражают величину нагрузки (вес головы), а также в известной мере гибкость и ориентировку шеи у различных групп. У тираннозаврид, обладавших крупным и потому тяжелым черепом, шея наиболее укорочена, дисковидные позвонки составляют ряд, наиболее приближавшийся к вертикали. Удлиненная, несущая малую нагрузку, полуизогнутая, состоящая из удлиненных тел позвонков шея у орнитомимид представляет полную противоположность тираннозавридной. Шея у дромеозаврид (Ostrom, 1969b) и овирапторид занимала, вероятно, какое-то среднее положение между этими типами. Отсутствие у спинных позвонков смещения и скошенности суставных поверхностей, а также их параллельное положение показывает более или менее горизонтальную ориентировку спинного ряда. Хвостовые позвонки свидетельствуют в пользу того, что ряд, составленный ими, имел горизонтальную ориентировку наподобие несущей фермы, а не служил третьей опорой бипедального животного, как традиционно считается. Удлиненность презигапофизов, усилившая прочность соединения позвонков, отсутствие каких-либо следов опорной функции хвостовых позвонков укрепляет такое мнение. У дромеозаврид костные тяжи хвоста должны были придавать ему соответствующую жесткость, столь необходимую для динамического балансирования. Хвостовой ряд более укороченных позвонков у овирапторид, несущих на большем его протяжении поперечные отростки, вероятно, был связан с более мощной хвостовой мускулатурой, обеспечивавшей латеральные изгибы хвоста. При такой структуре хвоста инерционность его дистальной части должна была существенно уменьшаться по сравнению с выше рассмотренными модификациями.

Грудина. Грудина у теропод, да и у динозавров в целом практически не была еще известна в ископаемом состоянии. В монгольской коллекции этот пробел устраняется несколькими примерами, относящимися к семействам дромеозаврид и овирапторид (рис. 15).

Грудина представляет собой уплощенное, пластинчатое, щитоподобное образование двусторонне-симметричного строения, вентрально выпуклое и вогнутое дорзально. Конфигурация грудины довольно сложная, ее краниальный край может быть сравни-

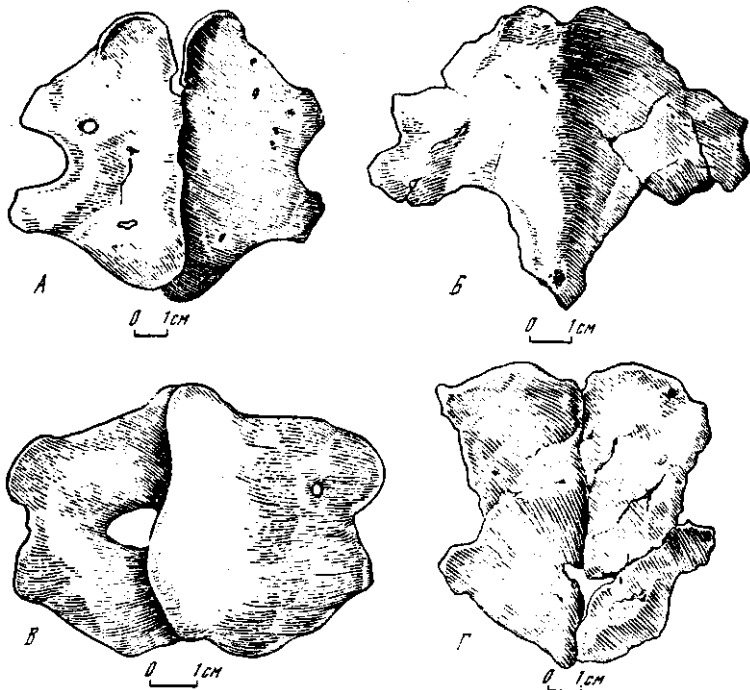


Рис. 15. Грудина спереди:

А — *Oviraptor philoceratops* (№ 100/42); Б — *Ingenia yanshini* (№ 100/30); В — *Ingenia yanshini* (№ 100/33); Г — *Velociraptor mongoliensis* (№ 100/25)

тельно выпрямленным, как у дромеозаврид, или же образующим пологие и широкие вырезки по обе стороны срединного выступа, как у овираторид. Этот край специально приспособлен для соединения с периферией коракоидов и несет узкие бороздки, куда вкладываются края последних. У овираторид периферия коракоида, вероятно, перекрывала край вырезки грудины, бороздка же появляется значительно медиальнее, в районе среднего выступа она очень расширена и принимает лишь часть периферии коракоида. Боковые края грудины характеризуются еще более сложным очертанием, тем не менее можно выделить в них две неодинаковые по размерам вырезки - переднюю и заднюю. У дромеозаврид эти вырезки почти одинаковы по величине и глубине; у овираторид передняя ограничена дугой малого радиуса, задняя же глубокая и широкая, охватывает большую часть каудального края грудины. Боковые края в особенности в каудальной части сильно утончаются и, вероятно, переходили в хрящевое продолжение, столь характерное для грудины у рептилий. Вырезки бокового края разделяются лопастевидным выступом грудины. Край передней вырезки довольно утолщенный, особенно у овираторид. Каудальный край грудины у дромеозаврид в виде округленного выступа, у овираторид же вследствие очень глубокой задней вырезки этот край сильно сокращен по длине и образует суженный лопастевидный выступ. Боковые с вырезками края грудины служили местом прикрепления спинных ребер. Вместе с тем не совсем ясным остается значение вырезанности боковых краев грудины при прикреплении ребер, равно как и присутствие лопастевидного участка, разделяющего вырезки. Можно допустить, что соединение их с концами ребер осуществлялось хрящем и сложная конфигурация краев связана с костью-хрящевым переходом.

У одного из овираторид грудина состояла из двух половин примерно симметричного строения. Более выпуклая правая половина довольно широко перекрывает периферийную зону левой. Краниальный край имеет отмеченные выше вырезки для принятия коракоидов, но бороздки, вмещавшие их края, отсутствуют, а краниальный срединный выступ грудины оформлен крайне нерельефно. Каждая из половин с отверстием (возможно, фонтанели), из них левое очень крупное, правое же небольшое. Как

известно, в состав грудины входят слившиеся концы грудных ребер, образующие ее парную закладку. В данном случае, по всей вероятности, имеет место недоразвитие грудины, что может считаться аномальным явлением для вполне взрослого экземпляра.

При сопоставимых размерах грудина у овирапторид была более расширенной латерально, но сокращенной кранио-каудально, чем у дромозаврид. Срединный выступ краниального края выражен более резко и обособлен по рельефу от смежной части грудины. Вдоль срединной линии на вентральной поверхности грудины протягивается продольный перегиб, местами отмеченный ругозистостью. Периферия срединного выступа также несет шероховатость. Все это предполагает, что к широкой вентральной поверхности грудины прикреплялись сильно развитые грудные мышцы.

Шейные ребра. Первые шейные ребра отличаются укороченностью, значительным расширением проксимальной части, несущей сочленовные фасетки, сближенные друг с другом. На более задних ребрах капитулярная и туберкулярная сочленовные поверхности отдаляются, при этом первая смещается все более вниз; ребра удлиняются, становятся более утолщенными. Возможно, эпистрофией уже нес первую пару уменьшенных шейных ребер, так как его диапофизы и парапофизы достаточно развиты.

Спинные ребра. Первое в ряду ребро наиболее укорочено, в отличие от шейных оно характеризуется сильным удлинением капитулярного и расширением туберкулярного отростков, из них последний находится выше и латеральнее основания первого. У последующих ребер варьирует конфигурация проксимальной части в результате большего удлинения капитулярного отростка и изменения угла сопряжения с туберкулярным. Сами ребра быстро удлиняются, максимум удлинения приходится на шестую - восьмую пару, после чего ребра относительно быстро укорачиваются. У орнитомимид дорзо-латеральная поверхность ребер сильно расширена и характеризуется Т-образным поперечным сечением.

У современных рептилий в вентральной части туловища между дистальными концами ребер и грудиной находятся стернальные (абдоминальные) ребра, состоящие из двух сегментов - латерального и вентрального, соединенного с грудиной (Romer, 1956). Остатки стернальных ребер встречены у американского дейнонихуса (Ostrom, 1969b) и монгольского велоцираптора.

Брюшные ребра. Развитие брюшных ребер крайне характерно для хищных динозавров. Брюшные ребра известны у тираннозаврид, теризинозаврид, дромозаврид, овирапторид, орнитомимид и сегнозаврид. Общее число брюшных ребер достигает не менее 12-14 пар. Каждое ребро состоит из двух сегментов - латерального и медиального, соединившихся друг с другом путем наложения сходящихся на нет их противонаправленных окончаний. Как правило, ребра утончаются по мере продвижения назад. Наиболее утолщенные передние ребра сращены попарно, при этом у разных групп число таких пар неодинаково, чаще одна-две пары. Медиальное попарное соединение остальных ребер подвижное, левосторонние перекрывают правосторонние. Кроме того, каждая пара имеет соединение с предыдущей путем приращения шероховатой головки (медиального окончания) левостороннего ребра с расширением головки правостороннего. В результате образуется сплетение ребер, соединенных не только попарно, но и со смежными парами. По всей вероятности, соединения характеризовались определенной подвижностью, допускавшей изгибы брюшной поверхности. Соединение пар ребер между собой указанным способом, по-видимому, ранее ускользало от внимания, так как при описаниях и изображениях пары ребер даются разобращенными между собой (Малеев, 1974; Romer, 1956).

Плечевой пояс и передняя конечность. **Скапулокораконид.** Обычно кораконид составляет примерно третью или четвертую часть длины всей структуры. Это выпуклое кнаружи, нередко утолщенное в центре и утончающееся по периферии образование, у ряда форм, возможно, переходившее по краям в хрящ. Скапулокораконидный шов более или менее прямой. Кораконидное отверстие косо пронизывает кость. Ниже изади кораконидного отверстия по наружной поверхности кораконида расположена выпуклость с заостренной вершиной, несущей следы прикрепления сухожилий двуглавой мышцы. Гленоидная впадина довольно глубокая и широкая, слегка обращенная наружу, с выпуклыми гребневидными краями. Супрагленоидное утолщение в форме гребня или выступа, разделенного вдоль по вершине скапулокораконидным швом. Внутренняя поверхность скапулокораконида широко вогнутая.

Лопатка с расширенной вентральной частью и суженной дорзальной ветвью, края которой часто субпараллельны друг другу. От гленоидной впадины, захватывая нижнюю часть задней половины дорзальной ветви, простирается утолщение, рельефно выраженное на ее внутренней поверхности. Акромиальный отросток хорошо развит. Его передний край нередко значительно утончен, возможно, переходил в хрящ.

У разных групп хищных динозавров при общем типе строения скапулокоракоида наблюдались и немалые отличия, преимущественно в форме и пропорциях отдельных элементов структуры. Так, у теризинозаврид коракويد пропорционально очень крупный, широкий, тогда как лопаточная ветвь сильно укорочена и по длине даже меньше коракоида, что необычно для теропод. К примеру, скапулокоракоид у дейнохейрид, вполне сопоставимый по общим размерам с теризинозавровым, вполне соответствует общему типу и состоит из относительно узкой и удлиненной лопатки и относительно небольшой коракоидной части. Кроме того, вблизи переднего края лопаточного расширения около скапулокоракоидного шва у теризинозаврид располагалось округлое отверстие, не отмеченное у других теропод, через которое, по-видимому, проходили кровеносные сосуды и нервы. Тираннозавриды характеризуются сильно удлиненной лопаточной ветвью, слегка расширяющейся дорзально. У мелких теропод - целурид, дромеозаврид, овирапторид - скапулокоракоида обычного типа с удлиненной лопаточной ветвью и относительно небольшим коракоидом. Однако у овирапторид отмечено необычное строение переднего края акромиального отростка, который значительно утолщен и уплощен спереди с образованием хорошо выраженной узкой продольной площадки (рис. 16). К ней, как оказалось, плотно прилегает ветвь сросшихся ключиц, соединяющих таким образом скапулокоракоида. У других теропод подобной площадки не образуется, однако в плечевом поясе у археоптерикса (Ostrom, 1976 a, c) отмечается совершенно сходные по положению и форме сочленовные площадки, что дает веское основание считать их местом присоединения ключиц.

К л ю ч и ц ы. Ключицы в ископаемом состоянии у динозавров, в том числе и у хищных, находили редко и плохо сохранившимися. У двух представителей теропод - овиратора и сегнозавра — ключицы первоначально описывались, как межключицы (Osborn, 1924; Samp, 1936). Лишь последние находки овирапторид дали полное представление о строении этого элемента у теропод (рис. 17).

Ключицы у овирапторид по общим очертаниям вполне сходны с вилочкой (furcula) у птиц и представляют собой V-образную сросшуюся структуру с широко расходящимися дорзально вогнутыми ветвями, концы которых клиновидно уплощаются. Область расхождения ветвей с клювовидным каудально направленным укороченным отростком расширена. Уплощенными концами ветвей ключицы (рис. 18) ложились на акромиальные отростки лопаток, соединяя скапулокоракоида. В этом положении клювовидный задний отросток располагался между близко расположенными коракоидами и, вероятно, имел с ними связь.

В соединении ключиц со скапулокоракоидами привлекает внимание специальное приспособление, отмечавшееся выше — передние края акромиальных отростков уплощены с образованием площадки треугольного очертания, принимающей наружный конец ключицы. Предполагается, что эта площадка служит признаком сохранения ключиц в плечевом поясе динозавров. Однако у других теропод краевая часть акромиона не имеет следов сочленовной площадки, зачастую она явственно уплощена вплоть до состояния тонкой лопасти, что, возможно, говорит об отсутствии ключиц или же допускает лишь лигаментарное соединение с ними. Следует отметить, что сходная по строению вилочка у птиц своими концами соединяется с коракоидами, а не с акромиальными отростками лопаток, имеющими соответствующие суставные площадки.

У археоптериксов найдены ключицы (Ostrom, 1976 a, c), чрезвычайно сходные с овирапторидными, однако способ соединения с плечевым поясом остался неизвестным. До тех пор, пока не выяснилось специфическое соединение ключиц с акромиальными отростками у овирапторид.

П л е ч е в а я к о с т ь. Различия в строении плечевой кости составляют одну из основ при выделении хватательной (относительно сильно развитой) и нехватательной (относительно слабо развитой) передней конечности у теропод. В первом случае крайне характерно присутствие высокого и протяженного дельтовидного гребня, имевшегося у большинства теропод. Вместе с тем, в случае нехватательной передней конечности дельтовидный гребень был слабо развит, что наблюдается у дейнохейрид и орнитомимид.

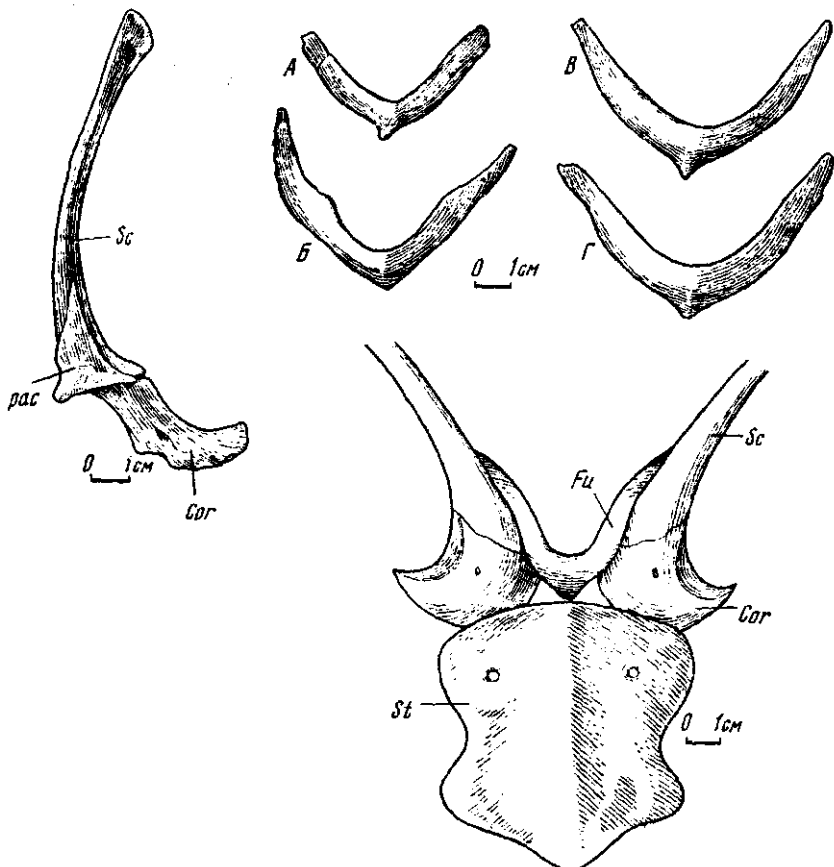


Рис. 16. Правый скапулоракоид *Oviraptor philoceratops* (№ 100/42, спереди)

Рис. 17. Ключицы спереди:

А — *Oviraptor philoceratops* (№ 100/36); Б — *Oviraptor philoceratops* (№ 100/42); В — *Ingenia yanshini* (№ 100/30); Г — *Ingenia yanshini* (№ 100/33)

Рис. 18. Соединение ключиц, скапулоракоидов и грудины у овирапторид (схематическая реконструкция)

Дельтовидный гребень у тираннозаврид был сравнительно высоким, однако существенно укороченным, что сразу же отличает его от структуры развитого типа. При достаточном развитии дельтовидный гребень занимает около трети всей длины плечевой кости, а у теризинозаврид даже немногим более половины. В случае ослабления гребень обычно не выходит за пределы одной трети, у тираннозаврид - даже четверти длины всей кости. Характерной особенностью служит также степень сигмоидальной изогнутости плечевой кости, что наиболее резко выражено у теризинозаврид и мелких теропод и практически утрачено в нехватательной передней конечности. Достаточная оформленность суставной головки, в особенности у теропод с развитой передней конечностью, свидетельствует о хорошей подвижности в плечевом суставе. Дистальный блок плечевой кости был значительно расширенным и передне-заднеуплощенным. В этом случае мышелки дистального конца имели достаточное развитие и характеризовались смещенностью вперед, вследствие чего эпиподии в нормальном положении должны были быть несколько согнутыми в локтевом суставе. В конечности же нехватательного типа дистальный блок расширен и уплощен, слабо развитые мышелки обращены более дистально и, следовательно, конечность характеризовалась большей выпрямленностью.

Предплечье. Локтевая кость более массивная, чем лучевая, чаще выпрямленная, у орнитомимид и дейнохейрид слегка выгнутая вперед. Ствол кости трехсторонне-уплощенный в связи с расположением лучевой кости и соответствующих групп мышц. Вырезка локтевого сустава довольно глубокая: ее суставная поверхность треугольно-округлая, подразделяется на медиальную и латеральную части, из них латеральная входит между мышелками плечевой кости, имеет скорее не суставную, а опорную функцию и представляет собой новообразование архозавров, отмечаемое у текодонтов, динозавров, крокодилов (Romer, 1956). Олекранон развитый. Дистальный конец кости нередко уплощен, его присуставная зона со следами прикрепления мышц - разгибателей и сгибателей кости.

Лучевая кость сигмоидально изогнутая (теризинозавриды), выпрямленная (дромеозавриды, овираториды), слабо вогнутая вперед (дейнохейриды, орнитомимиды). Проксимальный и дистальный концы уплощены и расширены в пересекающихся под разными углами плоскостях. Присуставные края дистальной части со следами прикрепления луче-локтевых или луче-карпальных связок.

Кисть. Кисть у хищных динозавров имеет тенденцию к сокращению числа пальцев. В общем для наиболее ранних теропод характерна пятипалая кисть, для поздних же в связи с редукцией боковых пальцев в большинстве случаев устанавливается трехпалость и редко двупалость. Редукцию числа пальцев кисти можно рассматривать, как общую закономерность в развитии группы. В последние годы выяснилось, что эта общая тенденция осуществляется на основе двух разных типов строения карпальных элементов, приводивших в итоге к двум разным модификациям кисти, функциональные возможности которых были во многом неодинаковы. Как оказалось, структура запястья определяется шкивным и нешкивным характером его составляющих.

Шкивная структура запястья (рис. 19). В основе ее выделения лежит специфическое строение карпальных элементов, впервые подробно (хотя и не без отдельных ошибок) показанное на примере кисти американского дромеозавриды — дейнонихуса (Ostrom, 1969b). Она описана также у овираторид и теризинозаврид (Барсболд, 1976б). Число карпальных элементов в этом типе кисти испытывает сокращение и в наиболее выраженной форме достигает двух — дистального и проксимального. При этом точное отождествление карпальных элементов большей частью едва ли возможно. Тем более не поддается учету возможность слияния отдельных карпальных элементов при их численном сокращении.

Дистальный карпальный элемент имеет форму половины шкива (рис. 20), дуговая, обращенная к предплечью часть которого несет продольный желоб, ограниченный валикообразными краями. Пястная сторона полушквива с двумя суставными поверхностями, соответствовавшими проксимальным окончаниям метакарпальных костей, с которыми они прочно соединены. Проксимальный элемент заметно уменьшен, по форме округленно-конический, основанием неподвижно прикрепляется к дистальному суставному концу лучевой кости. Судя по прикреплению, проксимальный элемент может быть отождествлен с *os radiale*. Этот элемент входил в желоб шкива, тем самым формируя подвижное соединение. Шкив с прочно прикрепленной к нему кистью мог двигаться относительно неподвижного проксимального карпального элемента вдоль дуги окружности, размеры которой ограничивались длиной продольного желоба. Хотя желоб как будто бы ограничивал движение шкива с кистью преимущественно плоскость шкива (Барсболд, 1976б), ширина желоба и округленно-коническая форма проксимального карпального элемента свидетельствуют в пользу достаточной степени свободы движения и в иных плоскостях. По всей вероятности, шкивное запястное соединение вполне позволяло и вращательные движения кисти.

Шкивное строение запястья, но с большим числом дистальных карпальных элементов, найдено у теризинозаврид. В этом случае шкив состоит из двух дистальных элементов, больший (медиальный) из которых, возможно, гомологичен единому шкиву, рассмотренному выше. Меньший (латеральный) элемент, служащий продолжением большего, плотно входит в широкую вырезку последнего. Дуговой желоб отличается значительной шириной и на проксимальной поверхности меньшего элемента почти сходит на нет. Все это должно было также обеспечивать значительную степень свободы движения в запястье. Ширина желоба в определенной мере свидетельствует о достаточных размерах дистального элемента, число которого могло быть и более одного.

Нешкивная структура запястья (рис. 19Б). Такой тип структуры запястья определяется наличием большего числа карпальных элементов, не формиру-

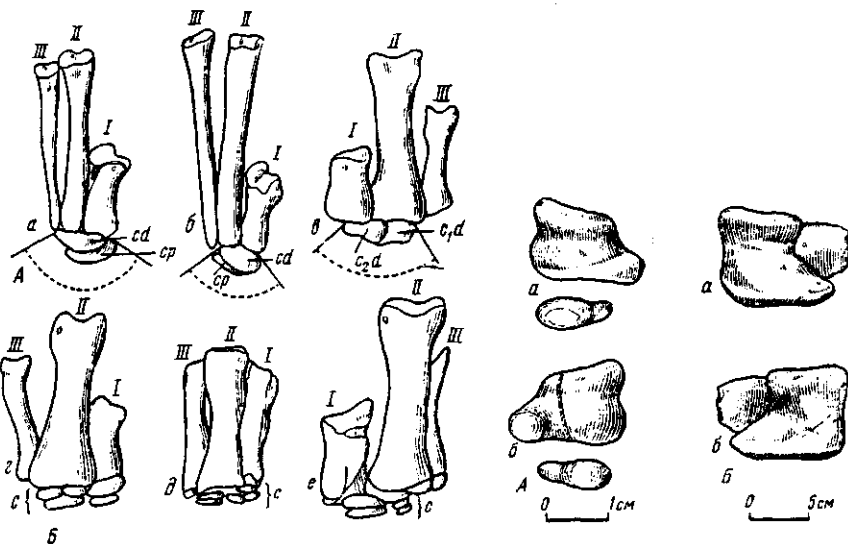


Рис. 19. Строение пясти и запястья (вид сверху, без масштаба, реконструкция) :

А - в шкивной типе: а - у велоцираптора; б - овиратора; в - теризинозавра; Б - в нешкивном типе: г - у аллозавра (Marsh, 1877); д - орнитомима (Romer, 1956); е - тарбозавра

Рис. 20. Строение запястного шкива (схематизировано) :

А - у неопределенного монгольского дромеозаврида: а - с проксимальной стороны; б - с дистальной стороны; Б - у теризинозавра: а - с проксимальной стороны; б - с дистальной стороны

ющих шкив. Он известен у тираннозаврид, орнитомимид, а также у более древних групп. Число карпальных элементов в этом типе не достигает такого сильного сокращения, как в шкивной структуре и в большинстве случаев равняется четырем — шести. В нешкивном запястье точное отождествление элементов также затруднено. Элементы запястья обычно уплощены, более или менее однообразны по форме и составляют дистальный и проксимальный ряды. Нередко дистальный элемент, начинающий ряд, соответствующий по положению первой метакарпальной кости, может выделяться более крупной величиной. В проксимальном ряду запястья суставным поверхностям лучевой и локтевой костей отвечают уплощенные элементы, которые нередко отождествляются с *radiale* и *ulnare*. Иногда между ними выделяют *os intermedium*. Независимо от того, насколько обоснована подобная гомологизация, нешкивная структура запястья вполне сохраняет свое единообразие у различных групп. Двурядная карпальная структура не меняется и при возможно минимальном числе элементов, равном четырем, отмеченному у монгольских тираннозаврид (тарбозавров). У орнитомимид в запястье предположительно было пять элементов (Osborn, 1917).

Не вызывает сомнений, что нешкивная структура карпальных элементов была гораздо менее компактной и обеспечивала меньшую подвижность, чем шкивная. Предполагается, что такая структура была более ограничена во вращательных движениях кисти, требующих большого совершенства суставного соединения в запястье.

Пясть. Позднемезозойские хищные динозавры характеризуются обычно присутствием трех элементов в пясти (рис. 19). Из них первый наиболее укорочен, чаще всего составляет по длине примерно половину второго, третий же значительно редуцирован. Однако у дейнохейрид и орнитомимид все составляющие пясти примерно равны по длине. Кроме того, первый метакарпальный элемент у большинства меловых теропод сильно уплощен медно-дорзально, тогда как у орнитомимид и, в особенности, у дейнохейрид подобная скошенная уплощенность выражена существенно слабее. Проксимальная суставная поверхность первого элемента характерной треугольной или трехлучевой формы, при этом у упомянутых выше двух групп центральная часть поверхности с широкой вогнутостью, отсутствующей у других теропод. Асимметричный суставной дистальный блок нередко обращен несколько медиально, что слегка отклоняет первый палец от второго.

Второй метакарпальный элемент обычно наиболее удлинён и довольно утолщён, дистальный суставной блок умеренно асимметричен. У овирапторид ингений второй элемент заметно редуцирован и утончен.

Третий метакарпальный элемент обычно наиболее редуцирован, чаще более укорочен, чем второй, однако у дейнохейрид он намного длиннее. Наибольшая степень редукции отмечена у тираннозаврид, у которых третий элемент превращён в "грифельную" косточку, лишённую пальца. Значительная редукция известна также у дромеозаврид и овирапторид, однако соответствующий палец сохраняется полностью. Проксимальная суставная поверхность кости при её меньшей редукции треугольная, при большей — латерально сильно сжатая.

Как явствует из строения запястья, в особенности, шкивного типа, подвергшийся значительной редукции третий метакарпальный элемент практически был выключен из суставного соединения с ним. Во всяком случае, запястье не имеет такой связи с третьим элементом, как с первыми двумя, что особенно хорошо видно на примере у дромеозаврид и овирапторид.

Пальцы кисти. Общая фаланговая формула кисти у позднемезозойских теропод 2—3—4, однако разнообразие в строении пальцев, как оказалось, достаточно велико (рис. 21). Вместе с тем ряд черт прослеживается через все разнообразие вполне устойчиво.

Первый палец или уступает по длине остальным, особенно существенно второму (дромеозавриды, заурорнитоидиды, тираннозавриды, некоторые овирапториды), или близко приближается к их длине (орнитомимиды, дейнохейриды), или же превосходит другие (ингений). Характерно, что базальная фаланга первого пальца наиболее удлинена по сравнению с остальными (исключая когтевые). Из остальных пальцев кисти второй или наиболее удлинён, или приблизительно равен третьему (в этом случае они примерно одинаковы и по степени редукции), или же длиннее третьего, но короче первого. Отмеченные признаки II и I пальцев для приведенных групп располагаются в одинаковой последовательности. Третий палец наиболее редуцирован, нередко значительно утончен, однако все фаланги сохраняются. Заметная степень редукции третьего пальца у г поздних групп теропод широко распространена, однако лишь у двух групп заходит достаточно далеко. Как отмечалось, тираннозавриды практически лишены третьего пальца (присутствует лишь проксимальная часть базальной фаланги), а в кисти овирапторид ингений и второй, и третий пальцы испытывали нарастающую редукцию, однако они сохранили все фаланги. Весьма распространено удлинение предкогтевых фаланг, имеющее место и у некоторых хищных птиц. Отступление от этого правила наблюдается у ингений, фаланги которых в дистальном направлении уменьшаются вполне последовательно и, возможно, у теризинозаврид, судя по единственному второму пальцу с почти равновеликими предкогтевой и базальной фалангами. За исключением указанных групп, базальная фаланга второго пальца, а также базальная и вторая фаланги третьего пальца наиболее коротки. Фаланги у многих групп характеризуются хорошо развитыми расширенными гинглимоидными суставами. Вместе с тем у дейнохейрид, орнитомимид и тираннозаврид суставные блоки разработаны гораздо слабее.

Разнообразие пальцев кисти у хищных динозавров в значительной мере обязано когтевым фалангам, форма и размеры которых изменялись в широких пределах. Ныне не будет преувеличением сказать, что почти каждая более или менее обособленная группа хищных динозавров характеризуется специфическим строением когтевых фаланг (Taquet, 1976). Только длина когтевых фаланг варьировала от 1,0-1,5 см у некоторых овирапторид до 50-60 см и, возможно, более у теризинозаврид. Вместе с тем, отчетливо проявляются общие черты когтевых фаланг хищных динозавров. Как правило, они в большей или меньшей степени сжаты с боков, нередко дистально заострены, по-разному, но в большинстве случаев достаточно сильно изогнуты, вентральные и дорзальные бугры для прикрепления связок сгибателей и разгибателей часто хорошо развиты.

На фоне рассмотренных общих черт ярко выделяются отличительные особенности, свойственные многим группам. Дромеозавриды имели наиболее сжатые с боков и крюковидно изогнутые и заостренные когтевые фаланги с крупными связочными буграми, тогда как у орнитомимид они были более выпрямленными, со сравнительно слабым развитием бугров. Дейнохейриды отличались крупными, массивными, утолщенными когтевыми фалангами. Теризинозавриды, пожалуй, не имели себе равных по величине гипертрофированных когтевых фаланг, к тому же сильно расширенных и слабо изогну-

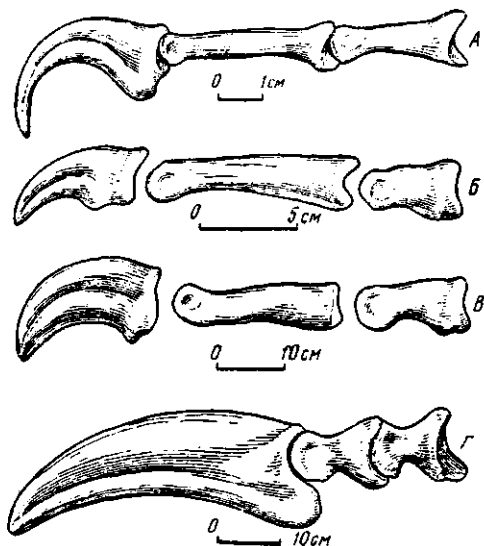


Рис. 21. Второй палец кисти изнутри:

А — *Velociraptor mongoliensis* (Ostrom, 1969b); Б — *Gallimimus bullatus* (Osmolska, Roniewicz, et Barshold, 1972); Б' - *Deinocheirus mirificus* (Osmolska, Roniewicz, 1970); Г — *Therizinosaurus cheloniformes* Maleev (Барсболд, 1976в)

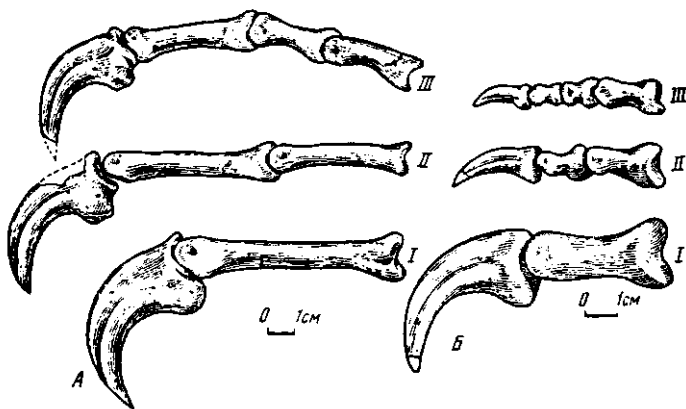


Рис. 22. Пальцы правой кисти изнутри:

А - *Oviraptor philoceratops* (№ 100/42) : Б — *Ingenia yanshini* (№ 100/30)

тых. У собственно овирапторов когтевые фаланги вполне соответствовали общетероподовому стандарту, однако у ингений вследствие необычно сильной редукции второго и третьего пальцев кисти когтевые фаланги крайне уменьшены и кроме того, отличаются значительной выпрямленностью и слабым развитием связочных бугров (рис.22).

В заключение можно сказать, что все разнообразие в строении кисти у хищных динозавров удастся сводить к двум модификациям, в основе которых лежит шкивная или нешкивная структура запястья. Ранее считалось, что снабженная изогнутыми когтями кисть у хищных динозавров выполняла функции захватывания добычи. Некоторое отклонение первого пальца иногда неправильно рассматривалось, как противопоставление остальным, вероятно, по примеру высших приматов, что способствовало укоренению понятия о "хватательной" кисти у теропод. И сейчас, возможно,

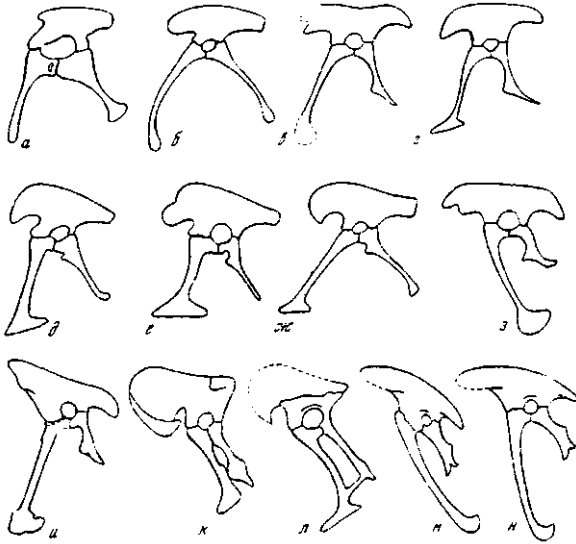


Рис. 23. Модификации заурисхиевого (преимущественно тероподового таза, вид слева, без масштаба:

а — брахионилеический таз текодонта (Colbert, 1964); препубический таз: б — подокезаврид (Colbert, 1912); в — заурорнитоидид; г — овирапторид; д — аллозаврид (Gilmore, 1920); е — тираннозаврид; ж — орнитомимид; з — опистопубический таз дромеозаврид; и — реконструкция таза дейнонихуса (Ostrom, 1976b); опистопубический таз: к — сегнозаврид; л — энигмозаврид; м — археоптерикса (берлинский экземпляр); н — реконструкция таза археоптерикса (Ostrom, 1976a)

не стоит отказываться от этой концепции, хотя кисть у теропод первоначально скорее была приспособлена к раздиранию тела жертвы, чем к выполнению хватательного действия. Если считать, что заостренные, сильно изогнутые когти на удлиненных передкогтевых фалангах способствовали удерживанию, т.е., захватыванию жертвы передними конечностями, то в этом смысле кисть у дромеозаврид и у заурорнитоидид безусловно заслуживает такого определения. Удалось показать, что наиболее ярко выраженная хватательная кисть имеет в запястье шкивную структуру, допускавшую более совершенную подвижность. Взаимосвязь между повышенной степенью "хватательности" и более совершенной структурой запястья кажется вполне закономерной. Однако "хватательность" не всегда должна пониматься буквально. Есть существенные отклонения, и лучший пример — кисть у теризинозаврид. Уже наличие громадных когтей, превосходивших общую длину всех остальных структур в кисти, полностью исключает какую-либо хватательную функцию. Тем не менее, шкивная структура свидетельствует в пользу "хватательной" основы, на которой такая кисть развивалась. Раздельный шкив в запястье у теризинозаврид, состоящий из двух частей, вполне ясно показывает его относительную примитивность по сравнению с единым шкивом у дромеозаврид и овирапторид. Таким образом, на основе шкивной структуры запястья первоначально развивалась кисть хватательного типа, получившая ряд отклонений у различных специализированных групп, в том числе и у теризинозаврид. Необходимо отметить, что у всех групп с явно выраженным хватательным типом кисти мускулатура передних конечностей усилена, что ясно отражено в рельефности костей плеча (крупные дельтопекторальные гребни) и предплечья, а также черты явного ослабления передней конечности, равно как и сравнительно малая степень сгибания пальцев (Ostrom, 1969b; Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Osmolska, Roniewicz, 1970), отнюдь недостаточная для какого-либо захватывания, свидетельствует в пользу нехватательного типа кисти у обеих групп. Ослабление передних конечностей у орнитомимид и дейнохейд-

Вторая модификация кисти строилась на нешкивной основе. Она характерна для орнитомимид, тираннозаврид и, вероятно, дейнохейрид. Кисть у первой и последней групп по ряду признаков довольно сходна, хотя размеры их совершенно несопоставимы. Это сходство, отмеченное выше, а также черты явного ослабления передней конечности, равно как и сравнительно малая степень сгибания пальцев (Ostrom, 1969b; Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Osmolska, Roniewicz, 1970), отнюдь недостаточная для какого-либо захватывания, свидетельствует в пользу нехватательного типа кисти у обеих групп. Ослабление передних конечностей у орнитомимид и дейнохейд-

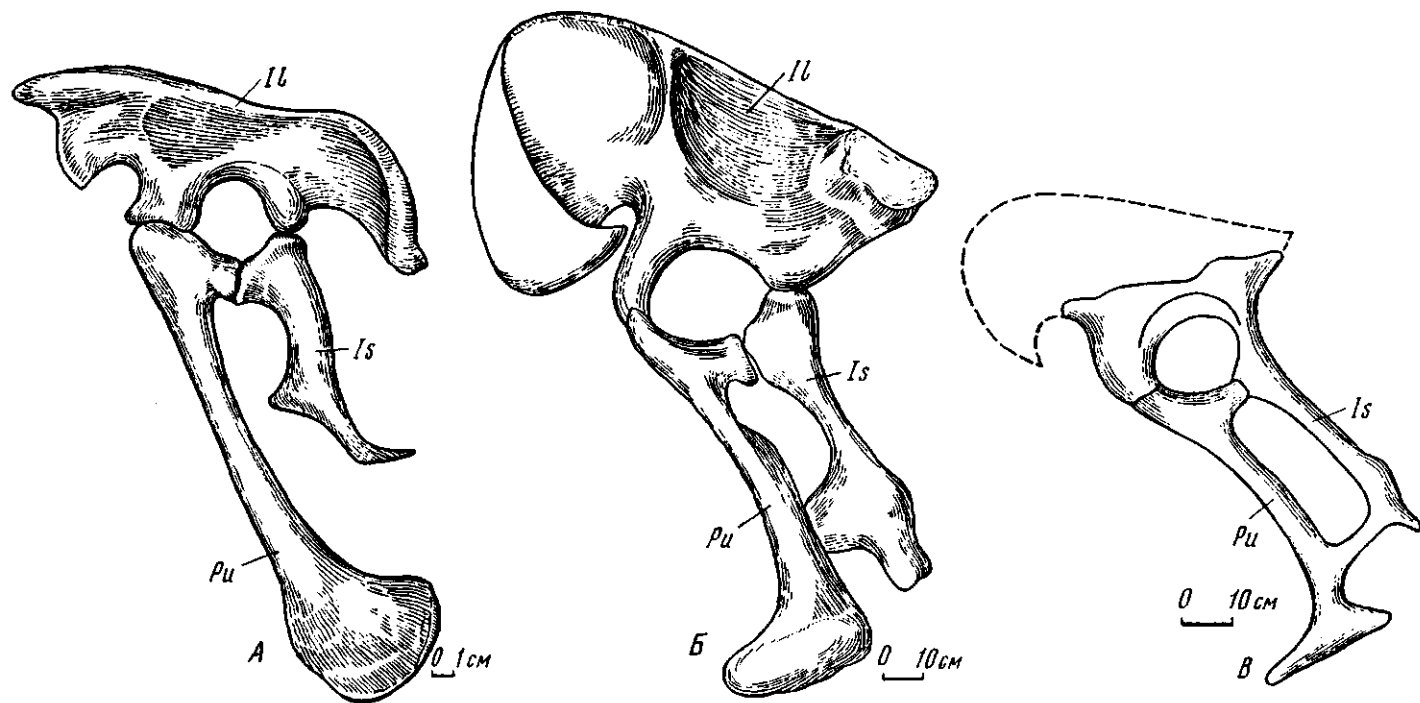


Рис. 24. Опистопубический таз слева:

А - *Adasaurus mongoliensis* Barsbold, gen. et sp. nov. (№ 100/10); Б - *Segnosaurus ghalbinensis* Perle (№ 100/80); В - таз энigmatозавра (№ 100/84)

рид ясно выражено в утончении костей плеча и предплечья, развитии у них менее совершенных суставных блоков (Барсболд, 1976а; Osmolska, Roniewicz, 1970; Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972). Присутствие в кисти у орнитомимид нешквивной структуры запястья (у дейнохеирид соответствующие кости пока не найдены) дозволяет достаточно полно характеризовать тип кисти у этих теропод.

Неплохим дополнением к сказанному служит кисть у тираннозаврид. Она отличается двупалостью, иллюстрирующей дальнейшее углубление специализации передней конечности. Однако эта конечность подвержена еще и прогрессирующей репродукции, приведшей к ее ослаблению. Кисть остается нехватательной и в ее основе, как отмечалось, лежит нешквивная структура запястья. Кисть у тираннозаврид служит примером сохранения примитивных черт при общей специализации (Барсболд, 1976а).

Обе модификации кисти у хищных динозавров, безусловно, отражают специфику развития их ветвей в различных адаптивных зонах. Нешквивная структура, по-видимому, ближе к более примитивному исходному типу, на основе которого в дальнейшем происходило прогрессивное развитие, приведшее к высокоспециализированным вариациями хватательной кисти.

Тазовый пояс и задняя конечность. Та з. Еще в начальные периоды изучения динозавров придавалось таксономическое значение их тазу (Seeley, 1888), положенному в основу принятого и в настоящее время разделения на зауриский и орнитиский. В последние годы делались попытки более детального рассмотрения каждого из двух первоначально выделенных типов таза. С позиции современной науки к числу заслуживающих внимания обобщений следует отнести выделения брахиоилии и долихоилии в рамках заурисхивевого таза (Colbert, 1964). Были введены названия препубического и опистопубического таза, характерных для двух основных подразделений динозавров (Charig, 1972). Последние годы ознаменовались новыми находками в Монголии, немало расширившими существующие представления о морфологии таза у хищных динозавров. Речь идет о специфических тазовых структурах дромеозаврид и сегнозавров (Барсболд, 1976а; Перлэ, 1979; Барсболд, Перлэ, 1979; Barsbold, 1979; Barsbold, Perle, 1980). Перечисленные выше данные обосновывают разделение заурисхивевого таза у хищных динозавров на несколько основных модификаций (рис. 23, 24), отражающих главные тенденции развития группы. Однако вначале следует кратко рассмотреть и уточнить значение ряда понятий, применяемых в дальнейшем.

Брахиоилию определяет преимущественно укороченность переднего фланга подвздошной кости, ярко выраженная у наиболее древних групп хищных динозавров (Colbert, 1964), которые не входят в состав подотряда Theropoda. В таком случае брахиоилическими являются не только ранние хищные динозавры и зауроподы, но и некоторые поздние текодонты. Представители же собственно теропод обладали долихоилией, т.е. удлиненным передним флангом подвздошной кости, характерным для самых различных их групп. Таким образом, брахиоилия и долихоилия дают возможность демаркировать наиболее древние группы хищных динозавров и устанавливать более приемлемую основу для выделения среди них собственно тероподовых и нетероподовых линий.

"Названия препубического и опистопубического были введены при рассмотрении особенностей заурисхивевого и орнитисхивевого типов динозаврового таза с целью обобщенного определения ориентации лобковой кости (Charig, 1972). Однако появление нового монгольского материала дает основание употреблять эти названия в рамках только лишь заурисхивевого таза хищных динозавров (Barsbold, 1979). Такое применение терминов способствует их большей конкретизации, отражая действительное положение вещей — переднюю и заднюю ориентацию лобковой кости в заурисхивеом типе таза. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что подмеченные ранее морфологические особенности динозаврового таза зачастую рассматривались изолированно. На самом деле картина, вероятно, гораздо сложнее и выражается в различных комплексах признаков структур заурисхивевого таза. Корреляции этих признаков пока еще улавливаются с трудом, однако ныне совершенно ясно, что заурисхивеый (трехлучевой) таз хищных динозавров и ряда других архозавров подразделяется на препубическую и опистопубическую формы. В рамках обоих типов целесообразно выделение долихоилии, брахиоилии, а также совершенно специфического явления — алтыилии (Barsbold, 1979). При этом брахиоилия, как отмечалось, встречается у хищных динозавров и поздних текодонтов раннего этапа эволюции, не относящихся к собственно тероподовым линиям. Следовательно, последние характеризовались тремя основны-

ми модификациями таза: препубической и опистопубической долихоилией и альти-илией, возможно, связанной только с опистопубической формой таза. Ниже следует рассмотрение этих модификаций (рис. 23, 24).

Препубическая долихоилия. Нормальный тероподовый таз, наиболее широко распространенный у более прогрессивных хищных динозавров, обладал ярко выраженной долихоилией и обычной передне-нижней ориентацией лобковой кости. Такой таз был свойствен подокезавридам, целуридам и т.д. и ряду более поздних ветвей — тираннозавридам, орнитомимидам, овирапторидам, заурорнитоидам. Подвздошная кость с удлиненными передними и задними флангами, относительно высокая у крупных и низкая у мелких теропод. Передние фланги за исключением концевых краев вплотную прилегают к не выступающим выше них остистым отросткам крестцовых позвонков, в заднем же направлении подвздошные кости постепенно расходятся. Передний край подвздошной кости двураздельный, как у тираннозавриды или же цельный, как у орнитомимида и овирапторида. Задний фланг имеет различную конфигурацию, обычно более суживается, чем передний. Лобковая ножка более удлинена, чем седалищная. Лобковая кость с удлиненным стволем и дистальным окончанием различной формы, чаще передне-заднеудлиненной, или башмаковидной. У тираннозавриды дистальное образование очень крупное, продольно сильно удлиненное, массивное. У орнитомимида и особенно овирапторида дистальное башмаковидное образование сильно уменьшается и приобретает более тонкие очертания. В передне-дорзальной части дистального утолщения присимфизальный край узкий. Седалищная кость в разной мере короче лобковой, иногда она относительно длинная, выпрямленная, с небольшим проксимально смещенным обтюраторным отростком, что свойственно тираннозавридам и орнитомимидам. Кроме того, встречается укороченная седалищная кость со слегка выгнутым вперед стволем и крупным, расположенным на середине ее длины обтюраторным отростком, характерная для овирапторида и заурорнитоида.

Опистопубическая долихоилия (рис. 24). Эта модификация была впервые выявлена на примере таза у монгольских дромеозавриды, в частности, у адазавра и велоцираптора, а также у других родственных видов и служит яркой характеристикой семейства (Барсболд, 1976а). Она отличается от нормального типа прежде всего задне-нижней направленностью лобковой кости, обособывающей ее большее своеобразие. Вместе с тем подвздошная кость по общему очертанию вполне сходна с более низким вариантом таковой у нормального, т.е. препубического долихоилического таза. Край переднего фланга двураздельный, задний же отличается необычной утолщенностью. Лобковая кость с удлиненным стволем и округленным и сжатым с боков дистальным окончанием, составляющим, помимо обратной ориентации кости, еще одну ее отличительную особенность. Седалищная кость значительно короче лобковой, с дистально смещенным крупным обтюраторным отростком, как и в случае препубической долихоилии.

Альти или я (рис. 24 Б, В). К этой модификации отнесен своеобразный тип; крупного таза, впервые описанный у монгольских сегнозавров (Перлэ, 1979; Барсболд, Перлэ, 1979; Barsbold, 1979). Подвздошная кость с сильно расширенным, высоким, крыловидно наружно отогнутым передним флангом, конфигурация и размеры которого совершенно необычны для таза хищных динозавров. Задний фланг сильно укорочен, что также несвойственно для других теропод. Отогнутость переднего и сокращенность заднего флангов подвздошных костей в тазу заурискиевского типа до сих пор была известна лишь у зауропод.

В верне-заднем крае альтилического таза присутствует крупный массивный кубовидный выступ, служивший, по всей вероятности, местом прикрепления бедренно-хвостовых мышц и тем самым предположительно компенсировавший редуцированность заднего фланга. Подвздошные кости широко расставлены, т.е. находятся на значительном расстоянии от остистых отростков крестцовых позвонков, выступавших выше дорзального края подвздошных костей. Лобковая ножка сравнительно удлинена. Лобковая кость с удлиненным стволем и крупным дистальным окончанием, сжатым с боков, передняя часть которого была удлинена, задняя сильно укорочена. Отмечается также другая разновидность дистального окончания в виде некрупного, довольно низкого башмаковидного утолщения передне-верхний присимфизальный край которого с продольным широким углублением. Седалищная кость короче лобковой, с крупным, сильно выступающим обтюраторным отростком, соединявшимся или прочно сраста-

шимся с лобковой костью выше ее дистального конца. Задний край кости напротив обпораторного отростка с отчетливо выраженной пологой выпуклостью. Дистальный! конец седалищной кости в разной степени расширенный, прямой.

В Таким образом, заурисхийский таз у хищных динозавров претерпел большие изменения. Брахиоилия, характерная для наиболее ранних стадий развития группы и свойственная также поздним текодонтам (Colbert, 1964), свидетельствует не только об их генетической общности, но также в определенной мере отражает начальные этапы становления специфического "трехлучевого" заурисхического таза, ставшего основой "для дальнейших преобразований. Следующим этапом в этом направлении было развитие нормальной, или препубической долихоилии, на более поздних этапах определявшей многообразие форм тазовых структур у различных групп теропод. Общепринятое "до сих пор представление о заурисхическом тазе хищных динозавров основывается именно на подобной долихоилии. Как и нормальная долихоилия, брахиоилия находила свое выражение в препубической форме таза, обычной среди теропод. Однако выявляется еще одна форма - опистопубическая, ставшая известной в рамках заурисхического таза лишь недавно. У дромеозаврид поворот лобковой кости произошел без видимых существенных изменений в остальных структурах, т.е. без нарушения долихоилии. Однако альтилия представляет собой уже совершенно новую модификацию, отражающую глубокие морфологические изменения опистопубического заурисхического таза хищных динозавров. Вместе с тем альтилия показывает определенное сходство подвздошных костей у специфических теропод и зауропод, тем самым, возможно, свидетельствуя в пользу единства происхождения подобных структур у обеих крупных групп заурисхий.

Бедренная кость. В большинстве случаев бедренная кость в разной степени длиннее голени, лишь у тираннозаврид немного короче. Для поздних теропод наиболее характерна сигмовидная изогнутость бедренной кости - ее ствол в сагиттальном плане изогнут выпуклостью вперед. Головка проксимального эпифиза с ясно обозначенной шейкой направлена медиально к телу кости и к мышелкам дистального эпифиза. Это приводит к тому, что бедренная часть ориентирована в парасагиттальной плоскости, что связано с "нерасставленной" позицией задних конечностей. Вследствие этого вес тела передавался через дорзальный край ацетабулярного отверстия таза на суставной блок бедренной кости. Нерасставленность пропозиев ограничивала их движение главным образом вертикальной плоскостью. Большой трохантер располагался на одной линии с головкой и рельефно слабо обособлен от продолжения дорзальной поверхности шейки. Впереди большого трохантера, отделяясь от него вертикально направленной шейкой, находится малый трохантер в виде выпуклого утолщенного ругозистого гребня, проксимально достигающего одинакового с большим уровня. Наружная поверхность большого трохантера образует круто нисходящую расширенную ругозистую площадку. На медиальной поверхности ствола кости несколько ниже суставной головки располагается четвиртинный трохантер в форме продольного гребня или нередко слабой выпуклости, отмеченной ругозистостью. У теропод четвиртинный трохантер обычно смещен проксимально и находится на уровне четвертой или пятой части длины бедренной кости, что в норме считается характерным для бипедальных групп. Наибольшее отклонение фиксируется у овираторид, у которых четвертый трохантер располагается почти на половине длины кости, при этом он у них выражен наиболее слабо. Дистальный эпифиз с развитыми мышелками, межмышелковая борозда глубокая и узкая, чаще слабо выражена на передней поверхности эпифиза, которая может быть уплощенной, как у овираторид или значительно вогнуто-выпуклой вследствие сильного развития межмышелковой борозды, как у тираннозаврид. Передняя поверхность дистального эпифиза у орнитомимид отличается от всех указанных форм — дистальный край без мышелковой борозды, вместе с тем средняя часть эпифиза продольно-выпуклая, вдоль его медиального края протягивается глубокая борозда, отсутствующая у других теропод, сам же край развит в виде сильного уплощенного ругозистого гребня. Этот медиальный краевой гребень сильно удлинен у тираннозаврид, короткий и выпуклый у овираторид, слабо выражен у дромеозаврид.

Голень. Большая берцовая кость значительно массивнее малой, с прямым стволом и расширениями на концах, ориентированными в субперпендикулярных плоскостях. Проксимальный конец более расширенный и утолщенный, с отогнутым кнемиальным гребнем. Проксимальная суставная поверхность состоит из двух выпуклых мышелков, из них медиальный удлинен в передне-заднем направлении, латеральный —

округлый, сильно выступающий наружу. Ниже него на уровне верхней трети или четверти длины всей кости развит высокий продольный гребень, к которому прилежит малая берцовая кость. Дистальное расширение большой берцовой кости характеризуется утолщенностью, сходящейся на нет к латеральному краю, что обусловлено спецификой мезотарзального соединения.

Малая берцовая кость по длине немного уступает большой, с дистально сильно суженным стволком. Проксимальное расширение утолщено и слегка вогнуто изнутри. В проксимальной трети или четверти длины кости находится гребневидная ругозистая выпуклость (прикрепление малого разгибателя стопы), ниже которой утончение ствола становится более равномерным.

Мезотарзальное сочленение. Для теропод, равно как и для всех динозавров, характерно мезотарзальное соединение, свойственное архозаврам и многим лепидозаврам (Romer, 1956). Однако у теропод структура мезотарзального соединения отличается высокой специфичностью. У поздних линий это простая и компактная структура, образованная двумя проксимальными (астргал и пяточная кость) и дистальными тарзальными элементами. Тело астрагала имеет форму асимметричного цилиндра, что характерно для теропод, и крайне высокий восходящий отросток. Пяточная кость, как правило, сильно редуцирована, плотно соединена с астрагалом и ее роль в мезотарзальном соединении, по-видимому, носит подчиненный характер. Оба проксимальных тарзальных элемента представляются как бы насадками с округленными суставными поверхностями, неподвижно установленными на дистальных концах костей голени. Такая структура обеспечивает жестко ограниченное в степенях свободы, направленное движение (Bakker, Galton, 1974; Charig, 1972; Krebs, 1965), важное при быстрой локомоции по твердому субстрату. Кроме того, мезотарзальное соединение связывается с пальцеходением, нерасставленной позицией конечностей и бипедализмом (Charig, 1972), характерными для теропод.

Мезотарзальное соединение у теропод, археоптерикса и птиц принципиально сходно. Вместе с тем характер его строения немало отличается от разных модификаций мезотарзального соединения у других зауриских, а также орнитиских. Мезотарзальное соединение у прозауропод и зауропод носило более сложный характер, как и у большинства текодонтов. Астргал подвижно соединялся с пяточной костью, а также с большой берцовой посредством проксимального выступа, входившего в соответствующее углубление (Charig, Attridge, Crompton, 1964; Hughes, 1963). У орнитиских астрагал без восходящего отростка, хотя и плотно срашен с пяточной костью.

У псевдозухий и современных крокодилов астрагал и пяточная кость, обладающая хорошо развитым бугорком для прикрепления икроножной мышцы, соединены подвижно (Romer, 1956; Bakker, Gallon, 1974). Структурно пяточная кость входит в состав стопы, тогда как астрагал функционально относится к голени в противоположность тероподам, у которых обе кости функционально относятся к голени. Псевдозухиево-крокодиловый тип соединения не ограничивал подвижность, и его характер свидетельствует в пользу стопохождения при частично или широко расставленных конечностях (Charig, 1972; Ostrom, 1976a). Этот тип послужил исходным для построения мезотарзального типа (Walker, 1964, 1972), однако против этого свидетельствует то, что трудно включить пяточную кость в состав голени, чтобы не изменить первичных функций приведения и отведения стопы (Krebs, 1963, 1965, 1973). Сейчас стали известны псевдозухии лагерпетон и лагозухус (Romer, 1971, 1972), у которых развито мезотарзальное соединение, в силу чего вопрос об исходном типе ставится несколько иначе. На ранней стадии эволюции зауриский допускается развитие примитивного прозауроподового типа мезотарзального соединения с отсутствием восходящего отростка астрагала, отмечаемого у единичных, отнесенных к тероподам триасовых зауриских (Huene, 1942; Raath, 1969; Bakker, Galton, 1974).

Стопа. Можно выделить три основных типа строения стопы. Первый представлен нормальной тероподовой стопой, характеризовавшейся, как нередко отмечалось ранее, "птичьим" строением, хотя привычное название группы и означает "звероногие". Второй тип был обнаружен сравнительно недавно и представляет собой специфическую структуру с хищническим когтем. Третий тип, не совсем обычный для хищных динозавров, известен у сегнозавров.

Нормальная стопа (рис. 25). У поздних теропод стопа морфологически четырехпалая, функционально же скорее трехпалая. Она характерна для большинства

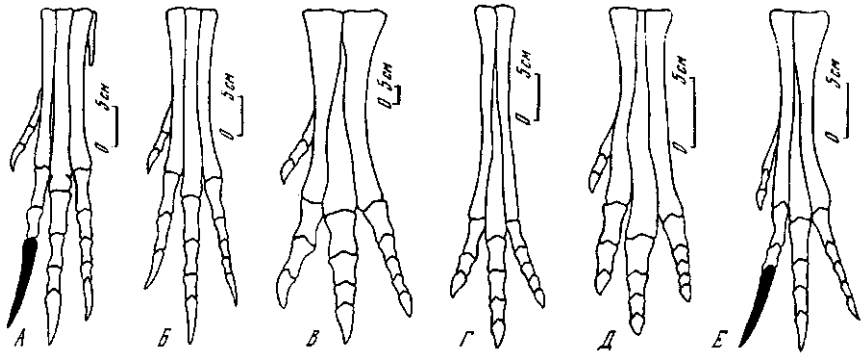


Рис. 25. Модификации нормальной стопы и стопы с отгибающимся вторым пальцем (вид спереди, схематизировано, хищнический коготь зачернен):

А — велоцираптор; Б — овираптор; В — тарбозавр; Г — галлимимус; Д — гарудимимус; Е — J-I-уоррнитоидес

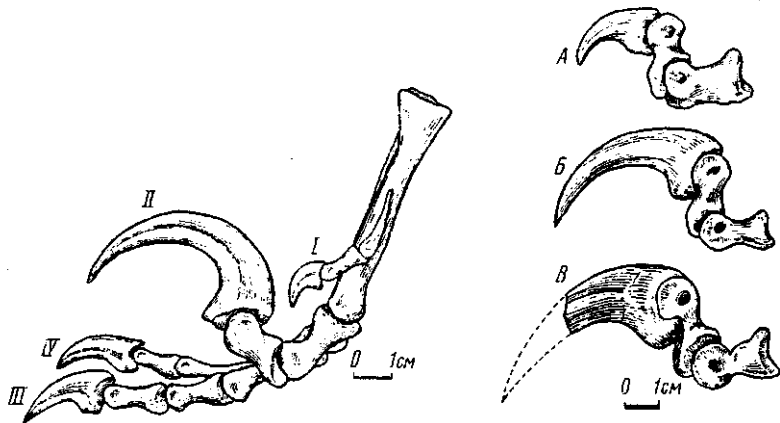
групп и ее многочисленные вариации свойственны тираннозавридам, орнитомимидам, овирапторидам, целуридам и т.д. Стопа подобного типа в общем действительно сходна с птичьей компактной сжатой плюсной и расходящимися пальцами с заостренными когтевыми фалангами.

Плюсна состоит из трех вполне развитых (II, III, IV) метатарзальных и двух (I и V) рудиментарных костей. Распознаются две модификации в ее строении. В первой из них III метатарзальная кость почти не испытывает проксимального сжатия, во второй она сильно сжата. В первом случае эта кость принимает немалое участие в формировании проксимальной суставной поверхности метатарзуса, тогда как во второй она практически исключалась из сустава. Соответственно I и IV метатарзальные кости в проксимальной части или полностью разделялись III метатарзальной, или же соединялись. Плюсна первой модификации наиболее ярко представлена у овирапторид и аллозаврид, ее отличает, кроме того, умеренная удлиненность или даже некоторая укороченность. Плюсна же у тираннозаврид и орнитомимид служит лучшим примером структуры с проксимальной редукцией III метатарзальной кости, ей также свойственно значительное удлинение. Вместе с тем, как выяснилось недавно, у более примитивных монгольских орнитомимид (гарудимимид) третий метатарзальный элемент практически не был проксимально сжатым и характеризовался значительной укороченностью. Дистальные головки основных метатарзальных костей, как правило, характеризуются выпуклой суставной поверхностью. I и V метатарзальные кости представлены лишь рудиментами соответственно проксимальной и дистальной частей. При этом первая кость несет редуцированный палец, а пятая полностью лишена его. У прогрессивных орнитомимид в противоположность примитивным (гарудимимидам) I метатарзальная кость полностью отсутствует (Барсболд, 1981).

Фаланговая формула стопы 2-3-4-5-0. Первый палец был существенно недоразвитым, не достигавшим субстрата. Нередко его считали противопоставленным, или обращенным назад по отношению к остальным пальцам, что, безусловно, неправильно. Сочленовная поверхность остаточного метатарзального элемента совершенно ясно опровергает возможность такого положения, более характерного настоящей птичьей стопы. Второй, третий и четвертый пальцы вполне развиты и служили опорой через третий палец, иногда бывший более удлиненным. Фаланги четвертого пальца наиболее укорочены. Когтевые фаланги довольно однообразны по форме. У первого пальца они сжаты с боков, у остальных вентрально несколько уплощены, при этом наибольшая степень уплощения характерна для орнитомимид.

Стопа с отгибающимся пальцем (рис. 26, 27). Впервые стала известна у американского дromeозавриды - дейнонихуса (Ostrom, 1969 a, b) и была неоднократно описана на монгольском материале, добавившем сюда еще и заурорнитоидид (Barsbold, 1974).

И в данном типе возможно выделение двух модификаций метатарзуса: с почти несжатым третьим элементом, характерным для дromeозаврид и с сильно сжатым, свойственным заурорнитоидидам. В обоих случаях метатарзус не отличался значи-



Р и с. 26. Правая стопа дromeозаврида с отгибающимся вторым пальцем и хищническим когтем (изнутри, реконструкция с учетом данных Ostrom, 1969b).

Р и с. 27. Отгибающийся второй палец правой стопы с хищническим когтем, вид изнутри:

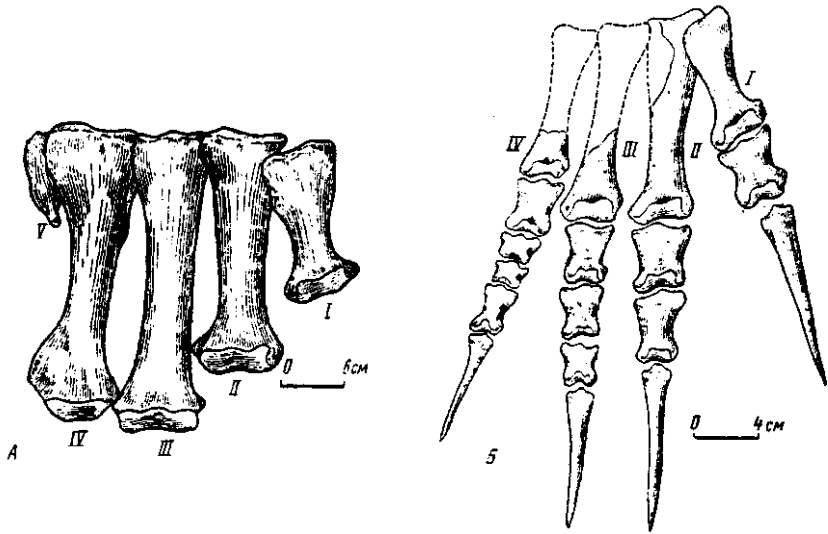
А - *Adasaurus mongoliensis* (№ 100/20); Б - *Velociraptor mongoliensis* (№ 100/25); В - неопределенный монгольский дromeозаврида (№ 100/12)

тельной удлинненностью. К числу существенных особенностей относится хорошо разработанный дистальный гинглимоидный составной блок II метатарзальной кости, тогда как третья и четвертая обладали выпуклыми суставными головками.

В фаланговой формуле стопы изменений нет. Вместе с тем ее второй палец отличается крайне специфическим строением. Его фаланги заметно укорочены и базальная принимает участие в формировании гинглимоидного сустава со своей метатарзальной костью — на проксимальной суставной поверхности она несет срединный гребень, в норме отсутствующий у этого пальца. Дистальный блок с сильно развитыми и обращенными дорсально гинглимоидными дугами. Наиболее отклоняется строение предкогтевой фаланги — ее проксимальная суставная поверхность с сильно развитой вентральной частью, языковидно вытянутой назад значительно дальше уровня укороченного и глубокого вырезанного дорсального края. Вследствие этого формируется специфический сустав, непохожий на обычный, обеспечивавший сильное отгибание назад предкогтевой фаланги. Этому способствовала и дорсальная обращенность гинглимоидных дуг базальной фаланги. Когтевая фаланга сильно заострена и сжата с боков, она почти в два-три раза превосходит по длине обычные когтевые фаланги. По всей вероятности, палец с хищническим когтем не участвовал в локомоции и в обычных условиях находился в отогнутом состоянии, не касаясь субстрата. Третий и четвертый пальцы были примерно одинаковы по длине и осуществляли опорную функцию при передвижении. Ось тяжести тела проходила между этими пальцами, существенно не отличавшимися по остальным признакам от одноименных пальцев нормальной тероподовой стопы.

Стопа третьего типа (рис. 28) известна у монгольских сегнозавров (Перлэ, 1979; Барсболд, Перлэ, 1979). Она существенно отличается от двух других типов. В метатарзус сегнозаврового типа входит не менее четырех элементов, V метатарзальная кость рудиментарна. Метатарзус отличается укороченностью, относительной утолщенностью составляющих, практически не выраженной компактностью строения, что сразу выводит его за рамки птичьего типа. I метатарзальная кость относительно крупная, расширенная, чего нет у других модификаций стопы, ее проксимальная часть с глубокой латеральной вогнутостью, которой она соединялась со смежным элементом. Дистальные суставные головки выпуклые, расширенные. Фаланговая формула не изменяется. Первый палец был наиболее укороченным, однако мог касаться субстрата. Остальные пальцы более или менее близки по длине, ось тяжести проходила через третий палец. Крайне специфично присутствие в четвертом пальце сильно укороченных, проксимально-дистально уплощенных фаланг, ранее встречавшихся у других хищных динозавров. Когтевые фаланги в различной степени сжаты с боков.

З а к л ю ч е н и е. Три типа стопы у хищных динозавров различаются между собой



Р и с. 28. (топа сегнозавров спереди:

А - правый метатарзус *Segnosaurus ghalbinensis* Perle (№ 100/80); Б — правая стопа (частично реконструированная) *Erlikosaurus andrewsi* Perle (№ 100/111)

столь существенно, что функциональные возможности каждой из них должны быть достаточно специфическими. Нормальная функционально трехпалая стопа поздних теропод представляет собой закономерное осуществление тенденции к сокращению пальцев исходной пятипалой стопы более ранних групп. Во второй половине мезозоя вырабатывается компактная стопа птичьего строения, в наиболее специализированной форме известная у тираннозаврид, прогрессивных орнитомимид и т.д. Проксимальное сжатие III метатарзальной кости и удлинение метатарзуса следует рассматривать, как дальнейший шаг в достижении совершенной опорной структуры, необходимой для быстрого передвижения по субстрату. У некоторых форм развивалась стопа близкого строения, но без проксимальной сжатости III метатарзального элемента, что свойственно более ранним и более примитивным группам (аллозавриды, гарудимимиды).

Стопа с отгибающимся пальцем происходит от нормальной стопы, приобретает чрезвычайно специфическое новообразование в виде модифицированного второго пальца с хищническим когтем. С его приобретением стопа становится орудием защиты и нападения (Ostrom, 1969 a, b), что, вероятно, несколько не ухудшило способности к маневренному и быстрому передвижению. Площадь соприкосновения с субстратом даже уменьшилась вследствие исключения пальца с хищническим когтем.

Стопа сегнозаврового типа принципиально отлична от двух других. Прежде всего, она некомпактна и укорочена, что свидетельствует в пользу иного, вероятно, менее совершенного способа локомоции. Эта стопа сходна с таковой у ряда орнитопод, к примеру, у гадрозавров, что подтверждается не только общим сходством этой структуры у названных групп, но и дисковидно уплощенными и укороченными фалангами пальцев. Поэтому есть основания предполагать, что стопа у сегнозавров связана с примерно сходным амфибиотическим образом жизни, по-видимому, не требовавшим совершенного, легкого и быстрого бега.

Функциональные особенности посткраниальных структур

Шейные позвонки. Естественный изгиб шеи в немалой степени зависит от размеров и, следовательно, веса головы, а также длины и гибкости шейного ряда позвонков (рис. 29). Вместе с тем с характером изгиба связана различная подвижность определенных участков шейных позвонков.

С увеличением и утяжелением черепа относительная длина шеи уменьшается и в этом плане тираннозавриды, пожалуй, не имели себе равных. Это выражается в сокращении не числа позвонков, а их длины. При наибольшем укорочении шея у тираннозаврид

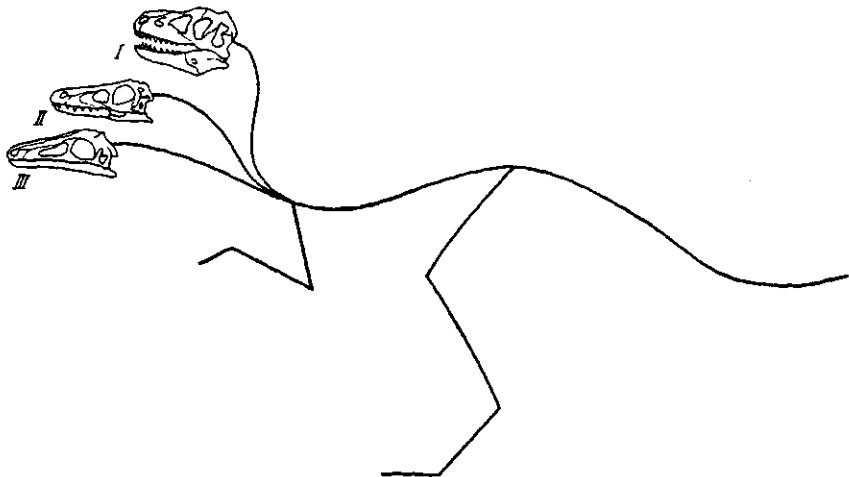


Рис. 29. Предполагаемая поза тела и постановка головы (хвост показан не полностью):

I — крупного хищного динозавра типа тираннозаврид; II — умеренно крупного или мелкого хищного динозавра типа дромеозаврид; III — умеренно крупного беззубого динозавра типа орнитомимид

приближалась к вертикали, что связано с резко различным уровнем передних и задних суставных поверхностей позвонков. Ясно, что более вертикальное положение шеи отвечает несению и большей нагрузке. Шея образует естественный изгиб сигмоидного характера, и к вертикали приближается выпрямленный участок между изгибами. Судя по укороченности первых позвонков, сигмоидный характер естественного изгиба был сравнительно слабо выражен, и шея в целом была мало гибкой.

Тираннозавриды резко отличались от орнитомимид, обладавших удлиненной и гибкой шеей. Очень малый череп у орнитомимид создавал незначительную нагрузку на его предположительно мускулистую шею. Судя по положению суставных поверхностей, естественный изгиб шеи соответствовал пологой сигмоиде, при этом передние и последние позвонки, бывшие достаточно удлиненными, ориентировались более горизонтально и между ними протягивался основной участок шеи, сопрягавшийся с ними по изгибам дуги с большим радиусом. Предполагается, что шея у орнитомимид была более гибкой. Возможность большей подвижности выражается в том, что у передних позвонков презигапофизы отличаются существенной удлиненностью, что допускает повороты и вращение головы и шеи с большей амплитудой. Суставные фасетки зигапофизов ориентированы под большим углом к сагиттальной плоскости позвонков, что приближает их к горизонтали и способствует боковым движениям начального участка шейного ряда. Это явление отмечается и у других групп теропод с относительно удлиненной шеей. Выпрямленный участок сигмоиды между изгибами несет зигапофизы с фасетками, обращенными несколько медиально, что способствует вращательным движениям вокруг продольной оси. Задние позвонки показывают некоторое сокращение длины презигапофизов и более горизонтальное положение их суставных фасеток, что в большей мере отвечает сгибанию и разгибанию и боковым движениям шеи, нежели вращательным. Это относится и к укороченной шее тираннозаврид, но подобные черты в удлиненной шее у орнитомимид выражены гораздо более отчетливо. Как показывают материалы монгольской коллекции, орнитомимиды достигали гигантских размеров, почти не уступая тираннозавридам. При этом череп их по мере увеличения размеров тела пропорционально сильно уменьшался. Шейные ребра были достаточно развитыми и прочно прикреплялись к позвонкам, что свидетельствует в пользу сильной мускулатуры, значительно превосходившей потребности поддержания головы. Развитие шейных мышц, по-видимому, отражает усиление гибкости и подвижности шеи у орнитомимид, частично сходных в этом отношении с длинношеими бегающими птицами. Другие группы — дромеозавриды, овирапториды — по структуре шеи и ее ориентировке занимают некоторое промежуточное положение между короткошеими тираннозавридами и длинношеими орнитомимидами.

Спинные позвонки. Серия спинных позвонков формирует более или менее горизонтальный ряд, точнее, слабо выпуклую арку (в противовес традиционным реконструкциям бипедальных динозавров, якобы опиравшихся хвостом о субстрат), что дополнительно доказывает расположение суставных поверхностей позвонков строго на одном уровне. Суставные фасетки зигапофизов, обращенные более медиально, обуславливают в большей мере способность к сгибанию и разгибанию спины в сагитальной плоскости, чем к значительным боковым изгибам на всем протяжении спинного ряда. Кроме того, присутствие у дромеозаврид и тираннозаврид межпозвонкового соединения типа гипосфен—гипантр (Ostrom, 1969 а, б; Малеев, 1974), равно как и развитие мощных межкостных связок, места прикреплений которых найдены по краям остистых отростков практически у всех теропод (а также крокодилов), свидетельствуют о значительном общем ограничении подвижности в спине. Подобные связки хорошо развиты у современных страусов, благодаря которым позвонки, особенно на заднем участке спины, превращены в прочный, малоподвижный стержень, направленный горизонтально (Ostrom, 1969 б).

Хвостовые позвонки. Поперечные отростки у преобладающего большинства теропод развиты в передней части хвоста, что имеет место и у млекопитающих, тогда как у рептилий они прослеживаются на большем протяжении всего хвостового ряда позвонков (Ostrom 1969 б). Развитие поперечных отростков связывают с присутствием прикреплявшихся к ним боковых сгибателей хвоста. Кроме того, в передней части хвоста у наземных позвоночных всегда развиты дорзальные и вентральные мышцы, играющие разную роль, но в основном служившие поднимателями и опускателями позвонков (Miller, 1969). У ящериц выделяют дорзальные разгибатели в области остистых отростков и вентральные сгибатели, расположенные вблизи гемальных отростков. Эти мышцы у теропод группировались преимущественно в передней части хвоста, о чем, в частности, свидетельствует большое развитие здесь невральных и гемальных дуг позвонков. У большинства теропод наиболее "активная" часть хвоста занимала существенно меньше передней половины его длины. Вместе с тем развитие зигапофизов и шевронов почти на всем протяжении хвоста достаточно ясно показывает, что и задний его отдел также обладал определенной межпозвонковой подвижностью. Удлинение и сближение презигапофизов, приподнятых к дорзальной поверхности позвонков, вероятно, увеличивало жесткость конструкции хвоста. Для всех позвонков характерно расположение суставных поверхностей на одном уровне, что отражает, по-видимому, или отсутствие, или незначительность его естественного изгиба.

Овирапториды отличаются значительным развитием поперечных отростков на значительной части хвоста. Кроме того, остистые отростки у них существенно удлинены, что обычно характерно для хвоста водных рептилий (Romer, 1956). Поперечные отростки, как отмечалось, связаны с развитием боковых сгибателей, и их усиление у овирапторид, возможно, связано с превращением хвоста в плавательный орган. Боковые сгибания хвоста в такой плотной среде, как вода, требуют не только большой силы от сгибателей; он должен активно преодолевать сопротивление среды, для чего сгибатели должны протягиваться вдоль возможно большего числа позвонков. Только при выполнении таких условий функционирование хвоста будет достаточно эффективным. Возможно, укорочение тел позвонков, свойственное овирапторидам, а также гадрозаврам, способным к плаванию, связано с усилением межпоперечных хвостовых мышц, прикреплявшихся через один — два позвонка к поперечным отросткам. В результате увеличивается частота прикрепления мышц на единицу длины, что обеспечивает выигрыш в силе.

Структура хвостовых позвонков у дромеозаврид представляет собой крайнюю степень специализации, выраженную в развитии окостеневших нитей, в которые как бы продолжают презигапофизы и шевроны. Плотно упакованные костные тяжи придают хвосту жесткость, вероятно, не достигаемую обычными средствами. Вместе с тем допускается ограниченная межпозвонковая подвижность вследствие того, что окостеневшие нити не срастались между собой, позвонки хорошо обособлены друг от друга даже в дистальной части хвоста и нет слияния шевронов с телами позвонков. Окостеневшие нити связываются с сухожилиями хвостовых сгибателей и разгибателей (Ostrom, 1969 а, б). Подниматели и опускатели также группировались преимущественно в основании хвоста. Следовательно, упруго жесткая хвостовая структура у дромеозаврид по подвижности подчинялась главным образом переднему отделу. Подобный специфический орган напоминал по своей упруго жесткой

конституции стек, разве что гораздо более массивный, и при нормальном передвижении занимал, по-видимому, более или менее горизонтальное положение, во всяком случае, находился на весу. Дж. Остром допускает, что высокий инерционный момент хвоста коррелятивно связан с подвижностью и маневренностью дромеозаврид и способствовал резким поворотам при беге.

Общность структуры хвоста у теропод показывает приспособление к выполнению его главной функции — балансирования при бипедальном передвижении. Понятно, что такое функционирование требует прежде всего более или менее горизонтального положения, точнее, положения на весу самого балансира, служившего противовесом предкрестцовой части осевого скелета. На этой основе развиваются различные специфические приспособления, рассмотренные выше. Разнообразие функций и положение на весу хвоста у теропод приходит в противоречие с привычным представлением о нем, как о третьей опоре тела бипедального животного, широко принятом в традиционных реконструкциях динозавров. Впрочем, данное заключение далеко не ново: так, А. Ромер (Romer, 1956) уже писал о хвосте бипедальных динозавров, прежде всего, как о балансира при локомоции.

При бипедальном передвижении наиболее выгодными были дифференцированная подвижность и гибкость осевого скелета. Действительно, опорный участок его, представленный крестцом, прочно связанным с тазом, был неподвижным. Спинные позвонки как бы образуют конструкцию вынесенной фермы, поддерживающей внутренности и ориентированной по горизонтали от своего неподвижного основания (Ostrom, 1969 b). Боковые изгибы нецелесообразны при двуногохождении и спина была способна лишь к ограниченному сгибанию и разгибанию. Путем сопряжения по дуге осуществляется переход от туловища к гибкой и подвижной шее. Балансом, служившим также противовесом предкрестцовой части тела, был хвост, обычно державшийся на весу. Вполне возможно, что реконструкции галопирующих динозавров Т. Баккера (Bakker, 1975) не во всем являются беспочвенной фантазией, и, по крайней мере, тероподы были действительно подвижными двуногоходящими животными, хвост которых и в покое не всегда служил лишь пассивной опорой.

Общая ориентировка осевого скелета у теропод, определяющая постановку тела, представляется следующей; в различной степени сигмоидально изогнутая шея, от сравнительно укороченной, приближенной к вертикали до удлиненной пологой, подвижность которой соответственно увеличивалась; почти горизонтально расположенные, ограниченно подвижные спинные позвонки, переходящие в компактный крестец, представлявший неподвижную основу осевого скелета; наконец, гибкий хвост, в большинстве случаев державшийся на весу и обладавший разной степенью инерционности.

Передняя конечность. Структура передней конечности у теропод ясно показывает общность основы, приспособленной к выполнению интенсивных и разнообразных движений. Однако у разных групп передняя конечность нередко весьма отлична. В этом плане одним из лучших примеров служит развитие дельтовидного гребня плечевой кости, достигавшего у многих групп теропод одинаково высокого уровня. Это свидетельствует в пользу значительного развития грудных мышц, обусловливавших интенсивность и силу движений передних конечностей у таких хищников, как дромеозавриды, овираториды и, особенно, теризинозавриды. Как известно, грудная мускулатура в совокупности с другими мышцами плечевого пояса выполняет существенную роль в приведении и сгибании передней конечности. Сильно развитыми были и мышцы, обеспечивавшие обратные движения, что подтверждается, например, усилением трехглавой мышцы, следы прикрепления которой особенно заметны у теризинозаврид и других перечисленных выше хищников с сильным развитием грудной мускулатуры. Об этом свидетельствует присутствие широкой грудины у дромеозаврид и овираторид.

Передние конечности у теропод обладали довольно значительной подвижностью, определяемой достаточно совершенным строением плечевого сустава. Гленоидная впадина обычно глубокая и обращена наружу, суставная головка плеча хорошо выражена и все это вместе взятое обеспечивало выполнение довольно многообразных движений, в том числе и вращательных по длине оси конечности. У групп с усиленной функцией передней конечностей характерны значительное дистальное расширение плечевой кости и обращенность мышелков вперед, что определяет согнутость конечностей в локтевом суставе в спокойном положении.

По всем рассматриваемым аспектам орнитомимиды, дейнохейриды и тираннозаври-

ды во многом составляют противоположность вышеперечисленным группам. У тиранозаврид это объясняется крайней редукцией передних конечностей, ослабившей и ограничившей, но не устранившей полностью их функций. У орнитомимид крупные, а у дейнохейрид даже гипертрофированные передние конечности кажутся непропорционально ослабленными и потому гораздо менее эффективными в силе и интенсивности движений. Суставные соединения у групп с ослабленной функцией передних конечностей представляются менее совершенными, менее способными к вращательным движениям, в том числе и вокруг оси; в спокойном положении передние конечности были более выпрямленными, слабо эффективными в выполнении функций приведения и отведения, сгибания и разгибания, в особенности, сопряженных с большими усилиями.

Большое значение в определении функций передних конечностей обычно придается кисти. При этом шкивной характер запястья отчетливо определяет функциональные возможности данной структуры. Главный вид движений кисти в таком запястье определяется шкивной бороздой. Амплитуда бокового движения кисти в запястье почти в точности определяется отрезком окружности, занятой рабочей поверхностью шкива, и во всех случаях эта дуга не превышала 180°. Сгибание и разгибание кисти также определялись строением шкивной борозды, в основном ее шириной, отвечавшей степени свободы движений. Шкивной механизм при своей простоте и упорядоченности входящих в него структур обеспечивал разнообразную фиксированную подвижность в запястье (Ostrom, 1969 b, 1974 a).

Нешкивной механизм запястья уступает рассмотренному в совершенстве как структуры, так и производимых движений. Он существенно менее компактен, соответственно его подвижность носит менее фиксированный, менее упорядоченный характер.

Трехпалость, типичную для поздних теропод, вероятно, следует рассматривать как наиболее хорошо приспособленную для специфического способа "хватания". Возможно, такое количество пальцев отражает собой наилучшее решение, при котором "хватательная" способность кисти держится на достаточно высоком уровне. Само "хватание" у теропод было совсем не таким, как у млекопитающих с брахиальной локомоцией — приматов и отчасти неполнозубых (ленивцев). В отличие от них, у теропод при так называемом "хватании" скорее всего доминировал ударно-прокалывающий захват, имеющий большее сходство с действием когтистых лап задних конечностей хищных птиц. Лишь в этом специфическом смысле можно рассматривать кисть у теропод как "хватательную", точнее, захватывающую, или зацепляющую, структуру. Подобная способность кисти наиболее ярко выражена в строении пальцев, расходящихся при разгибании, снабжении их заостренными когтевыми и удлиненными предкогтевыми фалангами, что характерно и для некоторых хищных птиц (Ostrom, 1969 b). Противопоставление первого пальца кисти остальным неизвестно у теропод, хотя именно об этом писалось в связи с ее "хватательной" способностью (Osborn, 1917). Явственное же расхождение первого пальца связано с медиальным обращением дистального блока метакарпальной кости. Гинглимоидные суставы фаланг пальцев не допускают обхватывающего сгибания (Ostrom, 1969 b; Osmolska, Roniewicz, 1970), характерно для кисти лазающих животных.

В рамках "хватательного" типа находится, как отмечалось, место и для кисти дромеозаврид, теризинозаврид и овирапторид, столь развивающихся по строению и размерам пальцев. Кисть у дромеозаврид, бесспорно, наилучшим образом соответствовала этому типу. Заостренность и загнутость их когтевых фаланг, по-видимому, делает ударно-прокалывающий захват особенно эффективным. При достаточной изогнутости когтя заостренный конец при сгибании предкогтевой фаланги все более обращается назад, способствуя более глубокому вонзанию и, тем самым, более прочному захвату. В прямой связи с большим изгибом когтевых фаланг находится и степень развития бугорков для прикрепления сильных сгибателей пальцев; одновременно, когтевые фаланги сильно сжаты с боков.

Гигантские, уплощенные с боков когтевые фаланги в кисти у теризинозаврид едва ли были приспособлены к прокалывающему захвату, как у дромеозаврид. Вместе с тем укорочение фаланг пальцев указывает на возможное приспособление к нанесению удара гигантскими когтями (передние конечности у теризинозаврид, по-видимому, отличалась силой).

Другое отклонение встречается у специализированных овирапторид - ингений,

у которых кисть в целом сохраняет черты "хватательного" типа, однако необычно сильная редукция второго и третьего пальцев должна была уменьшать их участие в основной функции, отводя им скорее роль опор, удерживающих кожистую перепонку. У более примитивных овирапторид - собственно овирапторов - пальцы кисти находятся в рамках "хватательной" нормы.

Кисть у теропод с ослаблением функций передних конечностей, имея в основе "нехватательный" тип строения, также обладала значительным разнообразием. Слабо изогнутые когтевые фаланги у орнитомимид обладали мало рельефными бугорками для прикрепления сгибателей, что составляет прямую противоположность структурам дромеозаврид. С учетом ослабленности передних конечностей и малой сжатости когтевых фаланг можно вполне уверенно считать, что кисть у орнитомимид совсем не была приспособлена к ударно-прокалывающему захвату. У тираннозаврид общая редукция передних конечностей сильно ограничивала и функции кисти, лишенной к тому же третьего пальца. Нарастание редукции передних конечностей, прослеживаемое и у более ранних крупных хищников - аллозаврид и мегалозаврид и достигшее максимума у тираннозаврид, также происходило в рамках нешкивного запястья, обеспечивавшего меньшую эффективность в "хватании". Кисть у дейнохейрид имеет ряд как бы противоположных черт, выражающихся в общем ослаблении передних конечностей и отклонении кисти от "хватательного" типа в связи с развитием крупных массивных изогнутых когтевых фаланг. По всей вероятности, такая кисть могла производить лишь в общей форме те движения, которые требовались бы при исполнении ударно-прокалывающего захвата. Крупные передние конечности обладали немалым инерционным моментом, но по мощности мышц и степени приспособленности структуры в целом к такому захвату дейнохейриды сильно уступали теризинозавридам. Вероятно, кисть у дейнохейрид в большей или меньшей мере сохранила возможность произведения в какой-то форме ударных движений, хотя эффективность их едва ли была особо высокой. Вместе с тем, форма ударных движений передних конечностей не всегда связана с обязательным нападением на жертву, и можно найти немало других сфер их применения, как раз не требующих особой силы, к примеру, хотя бы раскапывание термитников и т.д. (Рождественский, 1970).

Задняя конечность. Структура задней конечности у теропод отражает общность ее основы в приспособлении к бипедальной локомоции. Хорошо оформленная головка бедренной кости, обращенная медиально и ориентированная почти перпендикулярно к длинной оси ствола, показывает передачу основной нагрузки вдоль этой оси и отражает нерасставленную постановку конечностей. Коленный изгиб также проходил в парасагитальной или близкой ей плоскости, следовательно, ось головки бедренной кости была перпендикулярна (или близка к этому) плоскости сгибания в коленном суставе (Ostrom, 1969b).. Такое положение проподий свойственно обычно конечностям птиц и млекопитающих. Зафиксированные в породе следы динозавров также вполне свидетельствуют в пользу подобной постановки конечностей и у этих животных (Ostrom, 1969b, 1972; Bakker, Galton, 1974). Известно, что нерасставленная позиция конечностей представляет собой одно из немногих анатомических признаков в пользу эндотермии динозавров (Ostrom, 1969b, 1972; Bakker, 1971a; Bakker, Galton, 1974).

У бипедальных теропод четвертый трохантер в большинстве случаев значительно смещен проксимально, что связано с увеличением роли бедренно-хвостовых ретракторов, по-видимому, выигрывавших в скорости за счет силы вследствие укорочения плеча рычага, что существенно для подвижных форм. Толчок при шаге передавался через конечность на головку бедренной кости не в медиальном направлении, как бывает при горизонтальном положении бедра, а на верхний край вертлужной впадины (Bakker, Galton, 1974), что одновременно создает лучшие предпосылки для поддержания веса тяжести. В этом случае парасагитальное положение бедра повышало эффективность движения конечности при отталкивании. Ранее считалось, что бипедальная локомоция дает выигрыш в расходовании энергии перед четвероногохождением, однако, как оказалось, этого не происходит и выигрыш состоит в большей маневренности (Bakker, 1972; Bakker, Galton, 1974). Вся структура задних конечностей у теропод, совершенных бипедальных животных, была направлена на достижение максимума в этом выигрыше. Это находит отражение и в строении стопы, функционально трехпалой, первоначально приспособленной к передвижению по более или менее твердому субстрату с опорой на пальцы. Характерно, что стопа у большинства

теропод отличается компактностью и суженностью, что свойственно современным птицам и многим млекопитающим. Специализация стопы выражена у ряда хищных динозавров; так, у прогрессивных орнитомимид отсутствует первый палец, плюсна испытывает пропорционально наибольшее удлинение, наблюдаемое среди теропод. Эти черты наравне с вентральным уплощением когтевых фаланг стопы свидетельствуют о приспособлении к быстрому бегу. Однако стопа других групп - дромеозаврид и заурорнитомид - имеет резкие отличительные особенности из-за развития отгибающегося второго пальца с хищническим когтем (Ostrom, 1969a, b; Varsbold, 1974). Предкогтевая фаланга с этим когтем могла сильно отгибаться вследствие специфического строения сустава между ней и базальной фалангой, т.е. палец мог как бы убираться назад и в спокойном состоянии не касаться субстрата своим заостренным, сильным удлиненным когтем. Стопа в локомоторном отношении становилась двупалой, и это, возможно, было одновременно приспособлением к быстрому маневренному бегу, так как площадь опоры стопы при этом сокращается. Вместе с тем стопа приобрела дополнительную функцию, как эффективное орудие нанесения ударов, раздирающих тело жертвы или врага. Допускается, что удар "хищническим" когтем наносился одной конечностью, в то же время как вторая выполняла функцию опорную. Это предполагает высокую степень равновесия и подвижности животного (Ostrom, 1969b). Однако более вероятно, что когти обеих задних конечностей пускались в ход одновременно, для чего хищник должен был повиснуть на жертве, уцепившись за нее передними лапами, или же вместе с ней упасть на спину, что делают в схватке некоторые кошачьи. В уникальной находке сцепившихся скелетов хищного велоцираптора и растительноядного протоцератопса положение задних конечностей хищника свидетельствует в пользу именно такого предположения (Барсболд, 1974).

З а к л ю ч е н и е. Естественный изгиб шеи немало зависит от размеров и, следовательно, веса головы, а также длины и гибкости шейного ряда позвонков. Увеличение черепа сказывается на уменьшении относительной длины шеи, ее ориентировка все более приближается к вертикали. При уменьшении черепа происходит обратное явление — удлинение шеи и ее ориентировка по пологой сигмоиде.

Спинные позвонки формируют ограниченно подвижный ряд, определявший постановку тела теропод, которое не было наклонено назад и вниз с упором на хвост, как принято при традиционных реконструкциях бипедальных динозавров. У большинства теропод наиболее активная часть хвоста занимала меньше передней половины его длины. В определенной мере это также противоречит тому, чтобы считать хвост преимущественно опорным органом. Вместе с тем у овирапторид "активность" хвоста чрезвычайно усилена практически на всем его протяжении, что отвечает функции как плавающего органа. У дромеозаврид наблюдается резкое усиление жесткости и упругости хвостового ряда позвонков, что превышает его в совершенный динамический балансир.

В определении функции передней конечности немалая роль принадлежит шкивному или нешкивному характеру кисти, с чем связано усиление или ослабление передней конечности в целом и степень совершенства ее "хватательности".

Структура задней конечности отражает единство ее основы в приспособлении к бипедальной локомоции, совершавшейся при нерасставленной постановке задних конечностей, обычно свойственной птицам и млекопитающим.

ГЛАВА II

КЛАССИФИКАЦИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ЭКОЛОГИЯ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ

Рассмотрение вынесенных в заголовок вопросов на новой, более широкой основе становится возможным прежде всего в результате резкого увеличения разнообразия позднемезозойских хищных динозавров, наблюдаемого за последнее время. В этом плане меловые группы Монголии в большинстве случаев имеют решающее значение. Обширный материал по тероподам позволяет не только демонстрировать исключительное своеобразие их поздних ветвей, но существенно раздвигает рамки сравнительной анатомии хищных динозавров, способствуя более глубокому пониманию исторического развития всей группы.

КЛАССИФИКАЦИЯ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ

Краткий исторический очерк. Отряд динозавров был установлен Р. Оуэном более ста лет назад. По мере накопления данных разнообразие динозавров, в том числе и хищных групп, быстро возрастало. Росло и число выделенных на крайне недостаточном фактическом материале таксонов, особенно, низших. За столетие сфера исследования распространилась на западноевропейские, североамериканские, африканские, центральноазиатские фауны, создававшие все более расширяющуюся основу для классификации¹.

Увеличение знаний о разнообразии динозавров, хищных и растительноядных, способствовало более широким обобщениям, устанавливавшимся в двух главных направлениях. Первое носило более узкий характер и ставило сравнительно частную задачу выделение новых таксонов преимущественно семейственного ранга. Это было как бы продолжением таксономических работ раннего этапа исследований, но на более высоком уровне. Второе направление более отвечало созданию филогенетической классификации. Работы Хюне (Huene, 1909, 1914a, b, 1915, 1920, 1932, 1956) определяли основополагающий путь в классификации зауриский и плодотворность его идеи нашла выражение в дальнейших исследованиях (Romer, 1956; Основы палеонтологии, 1964 и, т. д.). Хотя понятие о тероподах в системе Хюне исключалось, тем не менее оно учитывалось в схемах исследователей, воспринявших его основные идеи. Перспективным оказалось и выделение вслед за Хюне инфраотрядов зауриский, хотя ранг и связи таксонов выше семейства трактовались иногда существенно иначе, чем первоначально. Выделение двух главных ветвей хищных динозавров - карнозавров и целурозавров, отнесение их в целом к тероподам (рассматриваемых в рамках подотряда) — вот основа общепринятой классификации, независимо от того, какое место определялось всем им среди зауриский и какой ранг придавался каждому из выделяемых подразделений. Тероподы как самостоятельная группа были выделены задолго до работ Ф. Хюне (Marsh, 1881) и многие старые авторы (Matthew, 1915; Abel, 1919) предпочитали принимать ее.

Хюне усматривал родственные связи между "карнозаврами" в широком смысле — как триасовыми, так и послетриасовыми и линией прозаувропод и заувропод, что привело к разделению теропод на две группы, так как целурозавры считались обособленной линией. Другая концепция, допускавшая единство теропод, оставляла открытым вопрос об их связи с ранними заурискими. Колберт (Colbert, 1964, 1970) сделал перспективным шаг для преодоления трудностей подобного плана, разделив ранних хищных динозавров на палеопод, связанных родством с прозаувроподами, и собственно теропод.

Предлагаемая в настоящей работе классификация основывается на этом разделении и рассматривает теропод как единый ствол хищных зауриский, прогрессивно развивающихся в течение большей части мезозоя.

Поступление новых данных. Дальнейшее совершенствование классификации определялось прежде всего значительным расширением разнообразия позднемезозойских теропод, в особенности, из позднего мела Монголии. Материал последних лет гораздо полнее отражает не только специфику поздних ветвей. Его представительность сужает в ряде случаев казавшиеся слишком большими разрывы между ветвями и, что крайне важно, намечает возможные связи различных линий теропод. Новый материал позволил гораздо больше узнать о морфологии теропод и углубить понимание их эволюции. Рамки общепринятой таксономии оказались слишком тесными и новые данные должны были раздвинуть их.

Многообразии поздних монгольских теропод отчетливо выражено в установлении ряда их семейств, особенно, позднемеловых. Неполнота первоначального материала по хищным динозаврам, найденного в период открытия центральноазиатских фаун на территории Монголии, почти полвека не давала возможности разобраться в положении этих теропод в системе. Овираптор, велоцираптор, заурорнитомис, равно как и алектрозавр и другие формы со смежной территории Китая так и оставались тероподами вообще, место и связи которых не были очерчены в общей таксономии группы со времени их первого описания исследователями центральноазиатских экспедиций (Osborn, 1924; Gilmore, 1933). Первоначальные представления о положении этих

¹ Списки публикаций и выделенных таксонов приведены в известных сводках (Romer, 1956; Основы палеонтологии, 1964; Kuhn, 1965, 1966, а также Steel, 1969, 1970; White, 1973; Olshevsky, 1978 и др.).

родов в системе теропод, опиравшиеся хотя и на явно новый, помимо Монголии еще нигде не встречавшийся, но часто несовершенный по сохранности материал, в дальнейшем оказались непригодными. Тем не менее, из одной крупной сводки в другую продолжали переключивать одни и те же семейства, к которым относили все впоследствии выделенные виды (см., к примеру, Huene, 1956; Romer, 1956; Piveteau, 1955; Основы палеонтологии, 1964; Kuhn, 1965., 1966 и др.).

Положение стало меняться в последние годы в связи с анализом новых данных по монгольским тероподам. Существенную роль в этом сыграла работа, прямо не относящаяся к ним, по описанию одного из американских дromeозаврид (Ostrom, 1969a, b), пожалуй, впервые давшая отчетливое представление о важной группе поздних хищных динозавров, ранее выделенных в качестве подсемейства (Matthew, Brown, 1922). Дж. Остром обосновал отнесение этой группы к самостоятельному семейству, что подтверждается и на монгольском материале (Барсболд, 1976a), причем оно становится, пожалуй, одним из наиболее обоснованных семейств, распространенных в Северной Америке и Центральной Азии. Накопление информации все продолжалось, появились новые роды, объединяемые в новые семейства, и разнообразие поздних теропод быстро увеличивалось. Публикации последних лет достаточно ярко отражают эту тенденцию и одновременно находящее все более прочную основу представление о связях тероподовых фаун Центральной Азии и Северной Америки (Рождественский, 1965, 1970, 1971; Russell, 1967, 1972; Osmolska, Roniewicz, 1970; Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Barsbold, 1974; Барсболд, 1976a, 1977; Перлэ, 1979). Рассматривалось также положение теропод среди заурисхий и их родственные связи (Charig, Attridge, Crompton, 1964; Walker, 1964), что в основном подтвердило обособленность и внутреннее единство теропод. В этом плане, как отмечалось, наиболее перспективной представляется концепция Колберта (Colbert, 1964, 1970) об отделении теропод от палеопод.

При пересмотре классификации теропод, уточнения и дополнения, произведенные в отношении семейств, были наряду с разделением теропод и палеопод, пожалуй, наиболее важными результатами.

Семейства теропод. Вне рамок нового монгольского материала, но с учетом неполной ревизии преимущественно ранних послетриасовых ветвей Колбертом и Расселлом (Colbert, Russell, 1969) была предложена следующая классификация теропод:

Подотряд Theropoda	
Инфраотряд Coelurosauria	Семейство Dromaeosauridae
Семейство Podokesauridae	Инфраотряд Carnosauria
Семейство Segisauridae	Семейство Megalosauridae
Семейство Coeluridae	Семейство Allosauridae
Семейство Ornithomimidae	Семейство Spinosauridae
Инфраотряд Deinonychosauria	Семейство Tyrannosauridae

Авторы не привели каких-либо аргументов, но можно предположить, что компсогнатида и прокомпогнатида, ранее принимавшиеся как семейства, по-видимому, рассматриваются недействительными, а относившиеся к ним виды разделяются между целуридами и подокезавридами, что на уровне валидных родов кажется приемлемым лишь отчасти.

Как видно из приведенной схемы, поздне меловые группы представлены довольно скромным числом семейств. Монгольская тероподовая коллекция в систематическом отношении значительно расширяет именно этот интервал. В дополнение к уже имеющимся семействам в последнее время прибавлены заурорнитониды, овирапториды, гарудимиды, дейнохейриды, теризинозавриды, сегнозавриды, элмизавриды и авимимиды (Barsbold, 1974; Барсболд, 1976a, b; Osmolska, Roniewicz, 1970; Перлэ, 1979; Osmolska, 1980; Курзанов, 1981). Число семейств поздних теропод ныне превысило десять, при этом практически все известные поздне меловые ветви теропод широко представлены в Монголии, вне ее в этом интервале распространено всего четыре-пять семейств — дromeозавриды, орнитомимиды, тираннозавриды, возможно, заурорнитониды, а также неизвестные пока в Монголии цепагнагиды; все эти семейства описаны из Северной Америки. Ранние же группы теропод в Монголии до сих пор не найдены и постановка исследований в этом направлении становится важной проблемой.

Здесь надо отметить, что из нынешнего числа монгольских тероподовых групп лишь дейнохейриды, гарудимимиды, сегнозавриды, элмизавриды и авимимиды стали извест-

ны в последнее время. Представители остальных семейств были найдены еще во время работ Центральноазиатских экспедиций (1922-1925 гг.) и Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР (1946, 1948-1949 гг.), однако установление их таксономического положения задержалось на долгие годы. И лишь поступление нового материала сдвинуло, наконец, с места изучение этих динозавров. Можно вспомнить, что овирапторид относили к орнитомимидам - старое предположение Осборна (Osborn, 1924), прошедшее через десятилетия и многие сводки, пока последние новые данные не исправили положение. При этом потребовалась немалая работа над орнитомимидами, как монгольскими, так и над североамериканскими (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Russell, 1972). Теризинозаврид (Малеев, 1954) относили к морским черепахам (Основы палеонтологии, 1964), позднее в них опознали хищных динозавров (Рождественский, 1970), хотя имевшийся в то время материал был сильно ограниченным, и лишь новые сборы подтвердили правильность последнего заключения (Барсболд, 1976). Далее, заурорнитоидес лишь в последнее время был определен как представитель самостоятельного семейства (Barsbold, 1974) и еще недавно его относили к дромеозавридам (Colbert, Russell, 1969; Ostrom, 1969a, b). Североамериканских ценагнатид вначале относили к птицам (Sternberg, 1940; Stacraft, 1971) и лишь недавно было высказано предположение о принадлежности их к тероподам, объединяя с монгольскими овирапторами в семействе ценагнатид (Osmolska, 1976). Однако более правильно считать ценагнатид вторым самостоятельным семейством единой группы овирапторозавров (Барсболд, 1981).

Инфраотряды. Применение этого ранга позволяет очерчивать общее направление в развитии основных линий теропод. Как отмечалось, инфраотряды среди зауриский были выделены Хюне (Huene, 1914, 1920), при этом карнозавры в начале были отделены от целурозавров и в ранге инфраотряда включены в группу, объединявшую прозауропод и зауропод (подотряд Pachypodosauria). Целурозавры и карнозавры в качестве двух основных подразделений теропод вошли в научный обиход, равно как и соответствовавшие им описательные понятия "мелкие" и "крупные" тероподы. Позднее двум высшим подразделениям теропод придавался ранг надсемейств (Основы палеонтологии, 1964), что в принципе не изменяло общего содержания двураздельной классификации. Однако присвоение такого ранга кажется не совсем удачным, главным образом, из-за крупных специфических различий целурозавровых и карнозавровых линий. Их прогрессивное развитие в позднем мезозое привело к осуществлению крайне узких специализаций, тенденции к которым оказались заложеными достаточно рано. Некоторые линии, реализовавшие близкие тенденции, развивались параллельно. Предлагаемая классификация сохраняет подход Хюне и его последователей и основывается на выделении инфраотрядов, объединяющих семейства, осуществлявшие подобные тенденции. Число инфраотрядов значительно увеличивается, инфраотряды отражают крупные эволюционные сдвиги, произошедшие в линиях теропод, и в этом отношении применение подобного ранга в классификации представляется вполне оправданным. Семейства отражают развитие групп в определенных жизненных зонах, что достаточно ясно показано высокой специфичностью приспособлений каждого из них.

Таксономическая представительность классификации. Ряд более ранних семейств, не встреченных в Монголии, не мог быть подвергнут сколько-нибудь существенной ревизии из-за отсутствия новых данных. Исходя из общепринятого подхода - опоры на достаточно валидные таксоны, в предлагаемой классификации заранее оговаривается неопределенность таких групп - это, прежде всего, сегизавриды и спинозавриды. Ныне, когда знания о тероподах стали более глубокими, неопределенность положения этих двух групп бросается в глаза.

Включение в число теропод своеобразной ветви — сегнозавров, в последнее время заметно расширило границы группы¹. Можно допустить на основании особенностей таза, автоподий и т. д., что и сегизавриды, и спинозавриды представляют или какие-то довольно значительные отклонения в развитии ветвей теропод, или вообще выходят за пределы группы. Все это приводит к тому, что сегизаврид и спинозаврид целесообразнее пока отнести к хищным динозаврам неопределенного систематического положения.

Во многом неясно также соотношение между мегалозавридами, аллозавридами и

¹ Определенная условность отнесения сегнозавров (Segnosauria) к тероподам сохраняется; возможно, это эквивалентная им по рангу группа.

цератозавридами. В смысле типового материала первые из них европейские формы, представлены крайне фрагментарно, остальные, происходящие из Северной Америки, хорошо известны. Нередко предпочитают выделять мегалозаврид в широком смысле, включая аллозаврид, но отделяя цератозаврид. Поскольку, однако, твердых оснований для принятия такой позиции все же нет, в приводимой ниже классификации сохранены все три семейства. По-видимому, карнозавровые ветви, как показывают новые данные (Welles, 1970; Madsen, 1974, 1976a, b), были гораздо более разнообразными, чем обычно представлялось. Объединение дейнохейрид и теризинозаврид в составе одного инфраотряда носит весьма условный характер и основывается практически на единственной особенности - гипертрофии передних конечностей (Барсболд, 1976б, 1977).

Положение компсогнатид стало более ясным после детального повторного изучения (Ostrom, 1978) и это семейство сохранено в предлагаемой системе. Заурорнитоидид, условно относившихся к дейнонихозаврам (Барсболд, 1976а), возможно, целесообразнее включать в состав целурозавров. Сюда же, вероятно, следует относить и элмизаврид. Систематическое положение авимимид, еще одного семейства мелких теропод, выделенного совсем недавно, менее определенно, может быть, и их следует относить к целурозаврам, отделяя от беззубых орнитомимид и гарудимимид, примерно так, как и поступает первоисследователь этой группы (Курзанов, 1981).

Предлагаемая классификация охватывает 19 семейств теропод, объединяемых в семь инфраотрядов, из которых четыре установлены преимущественно на монгольском материале. Карнозавры и целурозавры сохраняются в нашей системе, но в гораздо более узком смысле, чем обычно принималось. Это позволяет сохранить "равновесие" таксонов в схеме. Дейнонихозавры, выделенные недавно на основании преимущественно американских дромеозаврид (Ostrom, 1969a; Colbert, Russell, 1969), находят подтверждение и на монгольском материале.

Число более или менее валидных видов теропод, имеющих существенное значение для сравнительной анатомии группы, едва ли превышает 45—50. Из почти половина (около 20, при этом наиболее обоснованные виды) происходит из позднего мезозоя (преимущественно позднего мела) Монголии. В целях удобства в приводимой ниже классификации сохранены традиционные названия "мелкие" и "крупные" тероподы, не имеющие таксономического значения.

ПОДОТРЯД THEROPODA

Мелкие тероподы:

Инфраотряд Coelurosauria Huene, 1914

Семейство Podokesauridae Huene, 1914

Compsognathidae Huxley, 1870

Coeluridae Marsh, 1881

Saurornithoididae Barsbold, 1974

Elmisauridae Osmolska (in print)

Avimimididae Kurzanov, 1981

Инфраотряд Deinonychosauria Colbert et Russell, 1969

Семейство Dromaeosauridae Matthew et Brown, 1922

Подсемейство Dromaeosaurinae Matthew et Brown, 1922

Подсемейство Velociraptorinae Barsbold, subfam. nov.

Инфраотряд Oviraptorosauria Barsbold, 1976

Семейство Oviraptoridae Barsbold, 1976

Подсемейство Oviraptorinae Barsbold, 1976

Подсемейство Ingeniinae Barsbold, 1981

Семейство Caenagnathidae Sternberg, 1940

Крупные тероподы:

Инфраотряд Carnosauria Huene, 1920

Семейство Ceratosauridae Marsh, 1884

Семейство Megalosauridae Huxley, 1870

Семейство Allosauridae Marsh, 1887

Семейство Tyrannosauridae Osborn, 1906

Инфраотряд Ornithomimosauria Barsbold, 1976

Семейство Ornithomimidae Marsh, 1890

Семейство Garudimimididae Barsbold, 1981

- Инфраотряд Deinocheirosauria Barsbold, 1976
Семейство Deinocheiridae Osmolska & Roniewicz, 1970
Семейство Therizinosauridae Maleev, 1954
Инфраотряд Segnosauria Barsbold et Perle, 1980
Семейство Segnosauridae Perle, 1979
Семейство Enigmosauridae Barsbold et Perle, fam. nov.
Theropoda incertae sedis
Семейство Segisauridae Camp, 1936
Семейство Spinosauridae Stromer, 1915

Эволюция хищных динозавров

Основные аспекты. Три аспекта представляются особо существенными при рассмотрении исторического развития хищных динозавров. Первый — многообразие теропод, в особенности их поздних линий. Второй аспект связан с ранним заложением основных эволюционных тенденций, определяющих развитие теропод. Третий аспект отражает генетическую общность хищных динозавров.

Многообразие теропод ясно выражено предлагаемой классификацией. Как отмечалось, существующий ныне материал по монгольским хищным динозаврам не позволяет прямо подойти к изучению ранней эволюции группы, однако он значительно расширяет общепринятые представления о поздней эволюции хищных динозавров. В прошлом ограниченность этих представлений длительно сохранялась из-за казавшегося сравнительно незначительным таксономического разнообразия позднемезозойских ветвей. Монгольский тероподовый материал позволяет рассмотреть с существенно более широких позиций именно позднюю эволюцию хищных динозавров. Представительность и широта этого материала демонстрируется тем, что он включает не только все известные до сих пор позднемеловые группы (за исключением ценангитид), но и целый ряд сугубо монгольских ветвей, и общее число валидных семейств теропод в данном интервале в настоящее время превышает десять. При этом вне Монголии обнаружено не более трети этого числа. Отсюда видно, каким многообразием характеризовались монгольские позднемеловые тероподы.

В результате углубления представлений о морфологической эволюции хищных динозавров становится все более ясным, что поздняя эволюция теропод обусловлена теми тенденциями, формирование которых обозначилось на достаточно ранних этапах их истории. Конечно, не все закладывавшиеся тенденции были в одинаковой мере осуществлены в процессе развития теропод. Можно ожидать также открытия новых, неизвестных еще в настоящее время ветвей. Однако на примере позднемезозойских групп хищных динозавров становится вполне возможным улавливать существенные стороны их исторического развития, в особенности те эволюционные тенденции, которые были реализованы к концу мезозоя. Достаточно полное представление о конечных этапах эволюции теропод дает известную возможность проследить ретроспективно как эти тенденции проявлялись в начальные этапы. Таким образом, выявляется общий характер эволюции многочисленных ветвей хищных динозавров. Это позволяет высказать некоторые соображения о родственных связях древнейших заурисхий и месте среди них теропод. Среди отмечавшихся выше аспектов эволюции генетическая общность хищных динозавров и в целом близкое родство тероподовых ветвей относятся к числу наиболее сложных и значительных.

Родственные связи древнейших заурисхий. В основе разработанных Хюне (Huene, 1914, 1920, 1932, 1956) представлений о ранней эволюции заурисхий лежит принятие родства триасовых "карнозавров" и прозаурупод. Считалось, что после триаса дивергируют две главные линии, ведущие к "настоящим" карнозаврам и зауруподам позднего мезозоя. Целурозавры же, составлявшие в конце триаса достаточно обособленную линию, эволюционировали отдельно вплоть до конца мела. Поэтому линии "карнозавров" и прозаурупод — заурупод рассматривались как филогенетически связанные, и их объединение было формализовано в рамках подотряда Pachypodosauria. Целурозавры же представлялись самостоятельным таксоном эквивалентного ранга (Huene, 1914, 1932, 1956). Такая позиция позволяет обходиться без традиционного понятия о тероподах, первоначально рассматривавшихся как более или менее единая ветвь хищных динозавров (Marsh, 1881). Однако концепция Хюне несет в себе внутренние противоречия. Сомнения вызывает самое главное в ней — принятие пря-

мых связей триасовых и послетриасовых "карнозавров" и оторванность позднемезозойских "настоящих" карнозавров от целурозавров, т. е. отрицание теропод. Вместе с тем родство прозауропод и триасовых "карнозавров", по-видимому, неплохо обосновано; в равной мере большинство авторов считает связанными близким родством послетриасовые хищные ветви - "настоящих" карнозавров и целурозавров.

Отмеченные противоречия пытались обойти принятием трех главных эволюционных линий в развитии заурисхий: целурозавров, "карнозавров" в широком смысле и прозауропод - зауропод. Считалось, что все они установились в триасе и продолжались в течение мезозоя, за исключением прозауропод, не перешедших границы триаса и юры. Линии целурозавров и карнозавров, а также базальная часть третьей — собственно прозауроподы, принимались достаточно близкими (зауроподы рассматривались как далеко отходящая ветвь) и объединялись в составе подотряда Theropoda (Romer, 1956). Подобная группировка носит частично "вертикальный" и частично "горизонтальный" характер, так как объединяет все три линии триасового и две линии послетриасового (целурозавров и собственно карнозавров) этапов. Одновременно линия прозауропод — зауропод разрывается на две части, поскольку зауроподы выделены в самостоятельный подотряд. Следовательно, в системе Ромера тероподам придется крайне широкий смысл, вместе с тем его система устраняет предполагавшийся Хюне разрыв между целурозаврами и "настоящими" карнозаврами, хотя сохраняет архаичную идею о наличии прямого родства триасовых и послетриасовых "карнозавров".

По существу мало чем отличается от рассмотренного и схема, принимающая целурозавров и "карнозавров" в широком смысле как теропод, а прозауроподам отводящая "промежуточное" положение между тероподами и зауроподами, придающая всем трем крупным группам ранг подотряда (Основы палеонтологии, 1964). В тероподовой части этой схемы "карнозавры" триаса и позднего мезозоя рассматриваются как единая линия. Одновременно признается и связь триасовых "карнозавров", но употребление совершенно неясного (и по существу неправильного в данном смысле) термина "промежуточное положение" в отношении прозауропод лишь усиливает их неопределенность. В этой схеме сохраняется отзвук идеи Хюне об "изначальности" хищных динозавров и дальнейшем развитии их связей через "промежуточных" прозауропод к зауроподам, что сейчас едва ли может быть принято (Charig, Attridge, Crompton, 1964).

Таким образом, проблема состоит преимущественно в установлении степени родства триасовых "карнозавров" с прозауроподами, а также с "настоящими" карнозаврами позднего мезозоя. Видимо, неплохое решение состоит в признании сравнительно близкого родства и, следовательно, объединении триасовых "карнозавров" с прозауроподами (Colbert, 1964, 1970). Такая схема родственных связей в главных чертах учитывает существенные особенности морфологической эволюции хищных заурисхий раннего этапа. Выделение Колбертом брахиоилического и долихоилического типов тазового пояса у хищных заурисхий послужило основой для разделения их на две группы. Подобный подход позволил более обоснованно проводить демаркацию ранних и поздних хищных заурисхий, в равной мере открывая возможности для более ясной оценки собственно теропод. Хотя концепция Колберта о выделении типов тазового пояса, кажется, не вызвала особого воодушевления у ряда исследователей (см. например, Charig, Attridge, Crompton, 1964), после обнаружения новейшего монгольского материала этот путь должен оцениваться как несомненно плодотворный. Известно, что еще с начального периода изучения динозавров они подразделяются по типу тазового пояса (Seeley, 1888), и этот принцип сохраняют силу и поныне в разделении заурисхий и орнитисхий. Упомянутые работы Колберта опирались на традиционный подход, и ставшее известным широкое разнообразие тазовых структур поздних теропод показывает, что его возможности еще далеко не исчерпаны. В отношении же триасовых групп заурисхий различия в строении таза — брахиоилиа и долихоилиа, оказываются едва ли не единственной основой, позволяющей удовлетворительно оценивать родство этих динозавров как между собой, так и с послетриасовыми хищными группами.

Иные взгляды на возможное происхождение и степень родства заурисхий в целом, но достаточно близкие в части связей их хищных групп, были изложены Черигом и др. (Charig, Attridge, Crompton, 1964). Триасовые "карнозавры" объединялись ими с прозауроподами, собственно же тероподы (по мнению авторов, мегалозавриды и тираннозавриды позднего мезозоя, а также целурозавры) отделялись от первых и составляли единую ветвь. Как и у Колберта триасовые "карнозавры" отделяются от

"настоящих", послетриасовых. Эта позиция в целом поддерживается и Уокером (Walker, 1964), хотя в остальном его интерпретации существенно отличны.

Палеоподы и тероподы. Как показано Колбертом (Colbert, 1964, 1970), брахиоилия свойственна прозауроподам и триасовым "карнозаврам", что дало основание предполагать их родственную связь, таксономически выраженную выделением подотряда Palaeopoda. Послетриасовые "настоящие" карнозавры и начавшие свое развитие еще в триасе целурозавры, характеризующиеся долихоилией, выделяются в подотряд Theropoda. Разделение по типу строения таза древних заурисхий само по себе крайне существенно, однако далеко не решает всего круга вопросов, связанных с происхождением и эволюцией обеих групп. Поэтому необходимо более внимательно обратиться к особенностям морфологического развития палеопод и теропод.

Обе группы заурисхий имели сходство по ряду значительных признаков. Очень важно отметить, что уже на ранних этапах эволюции у них проявлялись сходные тенденции, выражавшиеся в развитии скоррелированных между собой черт у каждой из двух групп — приспособление к плотоядности, укорочение передних конечностей, бипедализм разной степени совершенства и вытекающие отсюда последствия. Едва ли эти признаки имеют характер только лишь общих адаптаций к сходным требованиям среды. Они свидетельствуют об общности самой основы, на которой осуществлялись рано заложенные сходные эволюционные тенденции, вместе с тем достаточно рано начавшие испытывать расхождение. По крайней мере в позднем триасе (а этот временной интервал в настоящее время охватывает основной фактический материал по древнейшим заурисхиям, в том числе и по хищным) палеоподы и тероподы уже достигли значительной степени дивергенции, указанием чего служат брахиоилия и долихоилия, с сохранением общего эволюционного направления — плотоядности и бипедализма. Поэтому едва ли можно утверждать, что сходство палеопод и теропод только лишь конвергентно. Если принять это мнение, то признание полифилии заурисхий, как идеи, высказываемой уже давно, будет необоснованно. К примеру, Ромер (Romer, 1956) допускает возможность развития заурисхий от двух или более групп текодонтов. Предполагаемые связи отдельных заурисхий с различными псевдозухиями также приводят к взглядам о возможной полифилии группы в целом (Charig, Attridge, Crompton, 1964). Однако брахиоилия известна у бипедальных псевдозухий (Colbert, 1964), согласно наиболее распространенной точке зрения, давших предков заурисхий, т. е. вероятно, брахиоилия является исходным типом в строении таза у всех заурисхий. Среди них она сохранилась в дальнейшем лишь у одной ветви - палеопод, тогда как тероподы характеризовались долихоилией, по-видимому, производной по отношению к брахиоилии. Вероятно, брахиоилические палеоподы и долихоилические тероподы развивались параллельно от общих брахиоилических предков. Нельзя не отметить, что долихоилия была благоприятной для многообразных модификаций, свидетельствующих о пластичности данного типа структуры. По всей вероятности, долихоилия наиболее отвечала одной из главных тенденций в эволюции теропод - усовершенствованию бипедализма (Colbert, 1964), и в этом плане она имела значительные преимущества перед брахиоилией, соответствовавшей несовершенному бипедализму предполагаемых предков заурисхий.

Скорее всего дивергенция палеопод и теропод произошла еще до позднего триаса, хотя свидетельств об этом на сегодня еще нет. Поздний триас уже можно считать этапом эволюции разошедшихся ветвей заурисхий. Находки вполне установившихся палеопод и теропод (целурозавров) служат тому доказательством. Более того, достаточно установленное в общих чертах сходство внутри самих палеопод (брахиоилия, пропорции передних конечностей, строение автоподий) не скрывает различий, несмотря на недостаточную пока фиксированность, свидетельствующих в пользу довольно далеко зашедшей познетриасовой дивергенции внутри группы. Допускаемая вероятность приспособления палеопод к различной пище — растительноядной и плотоядной, различные способы локомоции - несовершенный бипедализм и возможное четвероногохождение, дают основание усматривать во всем этом проявления их дифференциации. Подобные явления достаточно известны на примерах ранних стадий эволюции палеогеновых млекопитающих, приведшей к формированию таксономически четко обособленных групп — хищных и растительноядных (Maug, 1963). В случае с палеоподами определенные эволюционные тенденции тероподового характера, отмечающиеся у их хищных групп, приводили к проявлению неродственного сходства в ряде черт, что в известной мере скрывало различную основу, на которой осуществлялась

морфологическая эволюция палеопод и теропод. Подобное сходство усложняет рассмотрение связей ранних хищных зауриский, заставляя предполагать прямую генетическую преемственность у параллельно специализированных групп различной степени родства, с одной стороны, хищных палеопод, т. е. прозауропод, или триасовых "карнозавров" и, с другой — собственно карнозавров. Как заметил тот же Майр, опытный систематик должен увидеть в намечавшейся дифференциации возможное разделение некогда единой группы, и Колберт (Colbert, 1970) сделал соответствующий шаг в отношении палеопод, подразделив их на платезавров (с тенденцией к растительноядности и четвероногохождению) и тератозавров (хищных двуногоходящих). Расплывчатые границы этих групп и не совсем ясная принадлежность к каждой из них отдельных семейств палеопод не играют в данном случае решающего значения, так как важно наметить лишь принципиально возможный путь в направлении эволюции этих зауриский. Платезавры выходят за рамки нашей темы, тератозавры же имеют прямое отношение при определении особенностей раннего этапа эволюции хищных зауриский, включающих и собственно теропод.

В этом плане необходимо уточнить вопрос о линии развития собственно карнозавров. Выше отмечалось, что триасовые "карнозавры" относятся к палеоподам и, следовательно, отделяются от базальной части тероподового ствола. Предков карнозавров обычно видели в целурозаврах, существовавших еще в триасе. Такая позиция отражает представление о целурозаврах как наиболее древней и обособленной группы зауриский начальной радиации, предки которых считались общими и для всех остальных линий зауриский - прозауропод, зауропод и "карнозавров" в широком смысле (Huene, 1932, 1956). Однако мнение о том, что карнозавры произошли от целурозавров, основанное лишь на большей древности последних и общности облика бипедальных хищников (Colbert, 1964), наталкивается на ряд трудностей. Карнозавры пока неизвестны из триаса, тем не менее далеко зашедшая специализация их наиболее ранних послетриасовых ветвей ясно показывает, что направление их эволюции было существенно иным, чем у триасовых (равно как и послетриасовых) целурозавров. Следовательно, можно предположить, что расщепление двух длительно развивающихся тероподовых линий произошло на более ранних стадиях радиации зауриский, чем принимается ныне по датированным находкам.

Общность ряда эволюционных тенденций палеопод и теропод основана на их предполагаемом родстве, т. е. возможном происхождении от общих предков. Эволюция теропод осуществлялась в направлении приобретения все усовершенствованного бипедализма и хищничества. В значительной мере это отражается в строении таза, в котором долихоилия более соответствовала указанным тероподовым адаптациям, чем брахиоилия. Другие существенные признаки сходства скелетных структур подтверждают общее генетическое родство все более отдалявшихся групп, развитие которых стало происходить уже на различном субстрате. В этом плане палеоподы выступают, вероятно, на путях "инадаптивной" эволюции по отношению к тероподам, вставшим уже в конце триаса, как показывают целурозавры, на путь прогрессивной, "адаптивной", эволюции. Это расхождение носило глубокий характер, обеспечивавший не только выживание теропод после триаса, но и широкую радиацию в течение позднего мезозоя. Относительную прогрессивность теропод показывает их родство с птицами, широко дискутируемое в последние годы.

Ранняя радиация теропод скорее всего происходила в конце триаса; к примеру, целурозавры были хорошо обособлены и направление их эволюции достаточно оформлено. Ранние линии теропод в триасовый этап развития уже далеко отошли от примитивных палеопод и, вероятно, полностью освоили адаптивную зону, в которой плотоядность и совершенствовавшийся бипедализм в рамках долихоилии стали общей основой их дальнейшего прогресса. Столь ранний выход в эту адаптивную зону определил во многом последующую эволюцию целурозавров (в широком смысле - всех теропод) в течение позднего мезозоя в условиях "все более усложнявшейся жизни" (Colbert, 1964). Собственно карнозавры, имевшие общих с целурозаврами предков, развивались в иной адаптивной зоне, но также шли по пути плотоядности и совершенного бипедализма, что вызвало в их структурной организации ряд общих преобразований. Специфические структурные особенности, рано и устойчиво определявшиеся у целурозавров и карнозавров — размеры тела и черепа, пропорции передних конечностей, существенные элементы в строении препубического таза - зачастую прямо противоположны у обеих групп. Это дает основание считать, что расхождение ряда

параллельных ветвей происходило гораздо раньше, чем принимается по находкам остатков карнозавров. Последние могли осуществить эволюционный прорыв в соответствующую зону раньше, возможно, где-то вблизи границы триаса и юры, если даже не в позднем триасе.

Общие эволюционные тенденции оказывали на развитие прогрессивных групп теропод значительное влияние и на протяжении позднего мезозоя. Эволюция их протекала по многосложному плану, о чем свидетельствуют также находки в Монголии новых групп теропод, неизвестных ранее - дейнохейрид, теризинозаврид, сегнозаврид и т. д. (Osmolska, Roniewicz, 1970; Малеев, 1954; Основы палеонтологии, 1964; Рождественский, 1970; Барсболд, 1976а, в; Перлэ, 1979). Ограничиваться выделением только крупных (карнозавры) и мелких (целурозавры) теропод теперь уже невозможно. Выделение своеобразных "некарнозавровых" крупных и "нецелурозавровых" мелких теропод углубляет общее понимание эволюции хищных динозавров. Хотя понятие о мелких и крупных тероподах в связи с установлением новых групп стало, пожалуй, еще более условным, чем ранее, тем не менее полностью отказываться от него нет смысла - в целях краткости вполне можно применять эти обобщенные названия.

Параллелизмы в структурной эволюции теропод. Вначале необходимо рассмотреть общие и специфические черты в развитии различных тероподовых ветвей. В линиях мелких и крупных теропод общность их исходной основы устанавливается, прежде всего, в формировании долихоилии. Переднезаднее удлинение подвздошной кости в этом типе таза, свойственном большинству ныне известных теропод, связывается с усовершенствованием топографии групп мышц, главным образом, разгибателей, получивших большое развитие и участие в локомоторных функциях (Colbert, 1964). Вероятно, долихоилический таз представляет собой более совершенную структуру, лучше соответствовавшую бипедальной постановке тела и локомоции теропод в противоположность брахиоилии палеопод, обладавших несовершенным двуногохождением. Механизм подобного улучшения еще неизвестен и самые приемлемые реконструкции мышц локомоторных структур у теропод (Romer, 1923, 1927; Ostrom, 1969; Russell, 1972), равно как и у других динозавров, остаются во многом предположительными; неясна качественная сторона усовершенствования и интенсификация функций при долихоилии. Однако невыясненность "технической" сущности долихоилии не снижает ее прогностической ценности. Вымирание палеопод и последующее длительное развитие собственно теропод, совершенных двуногоходящих хищников, вероятно, было обязано функциональным потенциям долихоилии, адаптивная перспективность которой проявилась в многообразии форм строения таза у различных позднемезозойских линий теропод. Эти модификации достигли значительной амплитуды и у мелких, и у крупных теропод, тем не менее сохранился ряд определенных черт для каждого из них. К примеру, у мелких теропод подвздошная кость остается низкой, седалищная испытывает существенное сокращение, сопровождаемое развитием крупного и расширенного, низко расположенного обтюраторного отростка, характерного для поздних линий, в той или иной степени связанных с собственно целурозаврами. У карнозавров и других крупных теропод подвздошная кость относительно высокая, седалищная не укорачивается, обтюраторный отросток располагается более проксимально, лобковая кость с крупным дистальным окончанием, в подобной пропорции не встречаемым у мелких теропод. Одновременно долихоилия характеризуется тенденцией к увеличению числа крестцовых позвонков, которых имелось пять-семь у поздних групп и, вероятно, не менее четырех у ранних. При брахиоилии, по-видимому, имеется не более трех крестцовых позвонков (Colbert, 1964).

Помимо долихоилии обнаруживается значительное число других структурных черт, отражающих общность тенденций в развитии пиний теропод. В этом плане немалое значение следует придавать строению автоподий. Давно известно, что в структуре стопы на протяжении всей долгой истории развития теропод прослеживается тенденция к редукции боковых пальцев, приводящая, в особенности на поздних стадиях к формированию "птичьего" типа ее строения. Эта тенденция осуществляется у всех известных линий значительной редукцией первого пальца и полной утратой пятого. У прогрессивных орнитомимид отсутствует и первый палец, хотя у примитивных он сохранялся. В кисти у теропод происходит редукция наружных пальцев, вследствие чего на поздних стадиях эволюции формируется трехпалость. Третий палец, как правило, несет признаки дальнейшей редукции, но все же он у преобладающего большинства линий полностью сохранялся. У тираннозаврид редукция приводит к сохранению лишь двух пальцев.

Нарастающая редукция пальцев стопы и кисти у разных ветвей теропод служит отражением общих тенденций в их эволюции, основанных на генетическом родстве всей группы. Однако эти тенденции в определенной мере распространяются и на остальные группы ранних заурисхий, не относящихся к тероподам. Можно полагать, что подобные явления также основываются на их общем родстве (как отмечалось, тероподы и палеоподы развивались параллельно от общих предков) и связаны с усовершенствованием на общей основе локомоторных и хватательных для передних конечностей функций. У теропод эти тенденции послужили основой для приобретения дополнительных многообразных специализаций, что столь ясно демонстрируется примерами морфологического разнообразия в строении автоподий, достигнутого на стадиях поздней эволюции тероподовых линий. Достаточно упомянуть развитие крайне модифицированного второго пальца стопы с "хищническим" когтем у некоторых мелких теропод и полное отсутствие первого пальца стопы у прогрессивных орнитомимид. Что же касается редукции наружных пальцев, то эта тенденция предположительно более отвечала дальнейшему усовершенствованию ее первично "хватательного" характера, сохранявшего общий структурный план при последующих эволюционных преобразованиях. Хорошей иллюстрацией этому служит различное строение трехпалой кисти с усиленной "хватательной" способностью у дromeозаврид, ослабленной у орнитомимид, предположительно приспособленной к плаванию у овирапторид (могли быть перепонки), с громадными когтевыми флангами у теризинозаврид и т. д.

Редукция пальцев стопы коррелирована с редукцией соответствующих метатарзальных элементов, из которых первый и пятый испытывают четко прослеживаемую тенденцию к сокращению, способствующую формированию стопы "птичьего" типа. Это явление у отдельных поздних линий (авимимид) может пойти еще дальше с образованием проксимально сращенной плюсны, в целом сходной с цевкой у птиц (Курзанов, 1981).

Три основных метатарзальных элемента у разных линий сохраняют единый структурный план, выражающийся в относительном удлинении плюсны и тесном расположении по отношению друг к другу его составляющих. При этом обнаруживаются два возможных варианта в создании опоры для эпиподия. Первый состоит в сильном сужении проксимального конца третьего (среднего среди основных) метатарзального элемента, почти исключая его из участия в образовании суставной эпиподальной поверхности стопы, что характерно для собственно карнозавров, прогрессивных орнитомимид и заурорнитомимид. В этом случае опора создается, преимущественно вторым и четвертым метатарзальными элементами. Однако и здесь не обходится без отклонений - у заурорнитомимид четвертый элемент сильно расширен проксимально, вследствие чего он и формирует основную площадь всей опоры, тогда как у названных крупных теропод оба элемента входят в сустав почти на равных условиях. При втором варианте третий метатарзальный элемент испытывает лишь относительно малое сжатие, полноправно участвуя в создании опоры наряду с двумя смежными костями. Такая структура стопы свойственна ряду мелких теропод, начиная с наиболее древних собственно целурозавров. Отмеченные в стопе явления редукции сопровождаются сокращением числа тарзальных элементов. Как правило, на поздних стадиях сохраняется лишь два тарзальных элемента — медиальный и латеральный, вполне сходно построенные у различных тероподовых линий.

Сохранение единой основы в развитии способной к столь разным специализациям структуры, как кисть, подтверждается общностью шкивного строения карпальных костей, позволявших ее свободные движения в разных плоскостях, но, вероятно, ограничивавших вращение. Вместе с тем у тираннозаврид, кисть которых в сокращении числа наружных пальцев (до двух) достигла наивысшей степени, имеется четыре карпальных элемента достаточно несовершенной топографии, соответствовавшие примитивному, нешкивному типу, свойственному как более ранним, так и некоторым поздним хищным группам. Ныне известно, что хищники с нешкивной кистью обладали ослабленными передними конечностями с нехватательной кистью. У некоторых крупных "нешкивных" теропод (собственно карнозавров) четко прослеживается тенденция к прогрессирующей редукции передних конечностей, в другой группе этих теропод (орнитомимид) передняя конечность, не подвергаясь особой редукции, всеми чертами характеризует значительное функциональное ослабление. В настоящее время неизвестны случаи, в которых усиленная передняя конечность у теропод имела бы нешкивное строение запястья.

Нередуцированность передних конечностей также принадлежит к числу четко выраженных тенденций у большинства теропод. Известные в настоящее время группы мелких теропод достаточно ясно характеризуются подобной тенденцией, в последнее же время были обнаружены крупные тероподы, развивавшиеся в аналогичном направлении - теризинозавриды и дейнохейриды. Это явление в эволюции крупных теропод коррелируется с другими существенными признаками, к числу которых следует отнести развитие уже упоминавшейся шкивной структуры запястья, отвечавшей функциональному совершенствованию и усилению передней конечности и кисти. С другой стороны, устанавливается связь между нередуцированностью передних конечностей и относительной удлинненностью шеи, а также сравнительно небольшими размерами черепа. Вместе с тем существовали и иные направления - у дейнохейрид при нередуцированности конечностей отмечается их общее ослабление и кисть основана на нешкивном типе запястья. Собственно карнозавры характеризовались сильно редуцированными (особенно на поздних этапах эволюции) передними конечностями, укороченной шеей, сильно увеличенным черепом, становившимся более высоким. У мелких же теропод с небольшим черепом он относительно низкий, хотя на поздних этапах эволюции у отдельных групп их намечается тенденция к значительному увеличению, как общих размеров, так и высоты черепа ("высокоголовые" дромеозавриды).

Следует отметить постоянство общего числа шейных и спинных позвонков, которое у рептилий обычно подвержено существенным колебаниям. Устанавливаемое постоянство основано на данных по наиболее поздним группам различных теропод. Однако не исключается полностью возможность нарушения его у более ранних групп.

Особенности развития сегнозавров. В историческом развитии поздних хищных групп особое место принадлежит недавно открытым позднемеловым сегнозаврам, структурная эволюция которых во многом крайне специфична. Развитие этой группы, по-видимому, шло не по пути совершенствования бипедальной локомоции на основании долихоилии, столь ярко выраженной у большинства тероподовых линий. Сегнозаврам свойствен совсем иной тип таза, отличительные признаки которого легли в основу выделения альтиилии. Однако функциональные особенности подобного типа таза пока еще остаются неясными. Если при сравнении брахио- и долихоилии можно допустить преимущество второй перед первой в плане усовершенствования бипедального передвижения, то в случае альтиилии можно утверждать лишь ее крайнее своеобразие, отражавшее специфические особенности локомоции. Существенно, что стопа сегнозавров значительно отличается от "птичьего" типа своей относительной укороченностью и сравнительно крупной первой метатарзальной костью, в сумме придающими стопе облик некомпактной структуры. Укороченность, дисковидность фаланг четвертого пальца стопы также не характерна для теропод и, как отмечалось, встречается у орнитопод. Все эти черты в совокупности с альтиилией свидетельствуют в пользу существенного морфологического отклонения линии сегнозавров от общего тероподового потока. Развитие сегнозавров, по-видимому, определялось совсем иной адаптивной зоной, в которой достижение совершенного бипедализма или не было доминирующим эволюционным направлением, или осуществлялось совсем другим путем. Вместе с тем у сегнозавров обнаруживаются специфические признаки, выраженные в ряде других тероподовых линий. К их числу следует отнести особенности основания черепа и среднего уха, имевшиеся также у орнитомимид, гарудимимид и заурорнитоидид. Существующие в настоящее время данные свидетельствуют в пользу известной редукции передних конечностей у сегнозавров. Наконец, в их крайнее своеобразное тазе лобковые кости переориентированы, т. е. таз характеризовался опистопубической формой, что характерно также для дромеозаврид. Среди "настоящих" теропод относительно укороченная и некомпактная плюсна известна у более ранних групп, к примеру, аллозаврид. По-видимому, все вышесказанное служит проявлением единой основы, на которой происходило развитие поздних хищных групп, в том числе и сегнозавров, представлявших наиболее отклоняющуюся ветвь теропод. При этом специфические черты сегнозавров, формирующие их отличие от ряда теропод, должны были закладываться достаточно рано.

Линии развития теропод. Изучая пути эволюции теропод, необходимо различать общие тенденции, осуществлявшиеся на разной основе, от общих же, развивавшихся на единой основе. Именно с этой точки зрения разделение палеопод и теропод, равно как и выделение различных линий внутри теропод, приобретают большую обобщен-

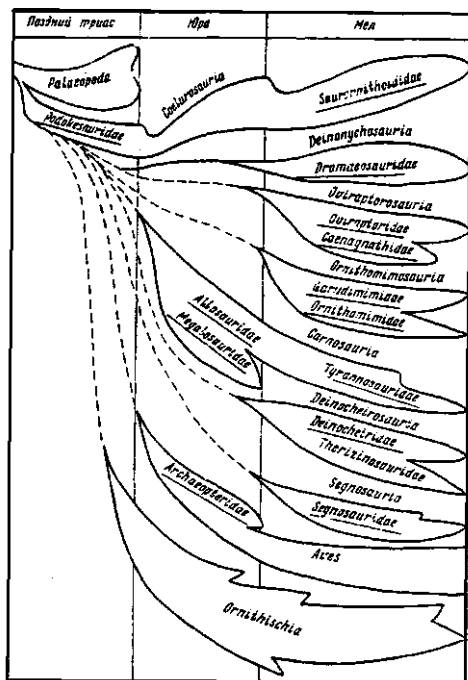


Рис. 30. Филогения основных групп хищных динозавров и их предполагаемые связи с орнитомимиды и птицами

ность. Общее направление в эволюции теропод, обусловленное их генетическим родством, было более перспективным, чем у палеопод, не перешедших границы триаса. Тероподы же в течение большей части мезозоя, развиваясь по ряду параллельных линий, оказались способными к осуществлению множества узких специализаций, приведших на поздних стадиях эволюции к обширному многообразию. Поток тероподовой эволюции имел отклонения, обусловленные сдвигом в особые адаптивные зоны, примером чему служат сегнозавры. Тем не менее именно благодаря этому многообразию все явственной обрисовывается единство всех линий тероподового ствола, рано обособившегося от палеопод (рис. 30).

Ветви целурозавров (подокезавриды, компсогнатида, целуриды, заурорнитиды, элмизавриды, авимимиды) составляют единственную линию из известных ныне среди теропод, перешедшую границу триаса и юры и продолжавшую свое дальнейшее восхождение до конца мезозоя в направлении приобретения все более узких специализаций. Эволюция целурозавров после триаса происходила скорее всего в рамках той же довольно обширной адаптивной зоны, в которой она началась. Это подтверждается тем, что послетриасовые целурозавры, в общем продолжаящие одну и ту же эволюционную линию, что и ранние ветви, лишь глубже осуществляли те морфологические тенденции, которые уже были заложены на более примитивном уровне еще у подокезавриды. Так, целуриды, а после них и элмизавриды, оставались мелкими хищниками с более глубокой редукцией боковых пальцев стопы и кисти, чем подокезавриды, у которых это явление лишь намечалось. В позднем мезозое линия целурозавров испытывает радиацию, наметившую основу для дальнейшей дивергенции на новые ветви и линии более узко специализированных форм. К началу мела целуриды вымирают, и на эволюционной сцене их место занимают другие группы, развивавшиеся в направлении параллельных специализаций с приобретением и углублением ряда усовершенствований. Так, авимимиды представляют линию с еще большим приближением строения плюсны к птичьему типу. Заурорнитиды формируют другую линию с полостью среднего уха (как у птиц) и отгибавшимся пальцем стопы с хищническим когтем. Вероятно, это связано с выходом заурорнитидид в новую адаптивную зону, где они

имели преимущество перед менее специализированными поздними целурозаврами. Вместе с тем, если не принимать в расчет указанных усовершенствований, то зауронитомиды отличаются от целурид разве только лишь усилением ранее отчетливо намеченных специализаций, характерных для всех целурозавров.

Линия дейнонихозавров известна пока в мелу; она характеризовалась рядом особенностей, обусловивших ее сходство с целурозаврами. Однако глубокие отличия в строении опистопубического таза свидетельствуют о ее более раннем заложении. Вместе с тем дейнонихозавры с приобретением параллельных целурозавровым специализаций, наиболее ярким свидетельством чему служит присутствие отгибавшегося второго пальца стопы с хищническим когтем. В совокупности с тазом, в котором имело место обращение лобковой кости, эти существенные преобразования отражают развитие дейнонихозавров в адаптивной зоне, немало отличной от целурозавровой. Среди дейнонихозавров на наиболее поздних стадиях развития наблюдается сильная редукция хищнического когтя стопы до размеров обычных, хотя специфическая структура фаланг полностью сохраняется. Дейнонихозавры дивергировали на несколько ветвей, различавшихся деталями в строении стопы, а также относительной высотой черепа. Все это показывает расщепление дейнонихозавров по близким параллельным направлениям в конце мела.

Овирапторозавры - следующая линия высокоспециализированных мелких теропод, генетически предположительно связанных с целурозаврами. Наряду с чертами, свидетельствующими о достаточно раннем эволюционном сдвиге, овирапторозавры несут в посткраниальном скелете немало признаков целурозавровой организации, подвергшихся значительной модификации. Овирапторозавры, как и рассмотренные выше дейнонихозавры, демонстрируют известное явление "мозаичной" эволюции, когда с несомненно прогрессивными признаками соседствуют многие черты, отражающие более примитивный характер. У овирапторов наибольшие изменения, в противовес дейнонихозаврам, затронули череп. Отсутствие зубов, присутствие массивного клюва, как у цератопсид и значительные модификации в строении небного комплекса и нижней челюсти отражают переход этих своеобразных хищников в адаптивную зону, вероятно, не свойственную для большинства теропод. Первично "хватательная" тероподовая трехпалая кисть, возможно, преобразовывалась в плавательный орган. По-видимому, овирапторозавры смогли осуществить прорыв в действительно новую адаптивную зону и пройти в число первых амфибионтов среди теропод. Вместе с тем не совсем ясно положение с ценангатидами, вероятно, они были ветвью, параллельной овирапторидам и развивавшейся в несколько иной адаптивной зоне.

Перейдем к рассмотрению развития крупных теропод. Уже отмечалось, что в эволюции собственно карнозавров (мегалозаврид, цератозаврид, аллозаврид, тираннозаврид) явственно прослеживаются тенденции как общего тероподового, так и крайне специфического характера. Однако общие черты, связанные с усовершенствованием бипедализма и плотоядностью, совсем не обязательно должны свидетельствовать об их прямой филогенетической связи с собственно целурозаврами. Как показано ранее, на фоне осуществления "тероподовых" тенденций собственно карнозавры выделялись столь существенными специфическими чертами, как длительно прослеживаемая редукция передних конечностей, присутствие нешкивного типа кисти, определенное увеличение черепа, укорочение шеи и т. д. Все это предполагает довольно раннюю дивергенцию карнозавров вследствие эволюционного сдвига и заметного отхода от линий мелких теропод. С позиций осуществления эволюционных тенденций собственно карнозавров кажется вполне обоснованным рассматривать мегалозаврид в широком смысле (т. е. включая цератозаврид и аллозаврид) и тираннозаврид как два этапа в эволюции единой линии, направление развития которой вполне сохранялось в течение всего позднего мезозоя. В этом отношении сменявшие друг друга ветви карнозавров находятся в одинаковом положении с линией собственно целурозавров, также составлявших крупный ствол с приобретением внутри параллельных специализаций. "Карнозавровые" особенности получают у тираннозаврид, главным образом, лишь более глубокое выражение, чем у мегалозаврид. Нараставшая редукция передних конечностей и все предположительно связанные с этим явление корреляции в структурных комплексах карнозавров отражают развитие этих хищников в направлении гигантизма, проявлявшегося уже на ранних стадиях их эволюции.

Орнитомимозавры — вторая группа беззубых теропод, которых ранее относили к целурозаврам в широком смысле, т. е. к мелким тероподам. Представленные извест-

ным семейством орнитомимид, а также гарудимимидами эти беззубые хищники в своем строении отражают как бы соединение "целурозавровых" и отчасти "карнозавровых" тенденций: с одной стороны, небольшой череп, удлиненная шея, нередуцированные передние конечности, с другой — таз, построенный по "карнозавровому" типу, примитивное нешкивное запястье. Доминирующим признаком, вероятно, следует считать все же строение препубического долихоилеического таза, поскольку другие структурные комплексы, достаточно жестко сцепленные друг с другом, могли подвергаться значительной модификации, как это демонстрируют все тероподы позднего этапа эволюции. Поэтому предполагается, что орнитомимозавры могли иметь более близкие связи с крупными тероподами, нежели с мелкими. Направление столь своеобразной специализации должно было установиться достаточно рано, и развитие орнитомимозавров шло по пути все большего ее усиления, о чем свидетельствует полная утрата первого пальца стопы у наиболее продвинутых из них, тогда как у примитивных он еще присутствует. Явление сходной специализации, отличающейся лишь глубиной выражения, показывает эволюцию двух параллельных ветвей орнитомимозавров, существовавших одновременно, в позднем мезозое Монголии. Мнения о систематическом положении орнитомимид были противоречивыми — их издавна относили к мелким тероподам (Matthew, 1915), и эта точка зрения считается общепринятой. Однако были и попытки отнести их к крупным тероподам (Abel, 1919). По-видимому, орнитомимозавры представляли рано обособленную линию, в большей мере отвечающую условиям адаптивной зоны, развитие в которой способствовало гигантизму. Поздние представители специализированных монгольских орнитомимид по величине почти не уступали своим современникам — тираннозавридам. С другой стороны, несмотря на нередуцированность (в смысле уменьшения в размерах) передних конечностей, их функциональное ослабление ставит орнитомимозавров ближе к карнозаврам, чем к мелким тероподам. Другие яркие признаки, свойственные орнитомимозаврам, свидетельствуют в пользу их развития в ином направлении, чем собственно карнозавры. Допустимо считать, что эти структурные особенности — малый череп, удлиненная шея и передние конечности и т. д. развивались параллельно таковым у разных групп мелких теропод при сходных требованиях среды и, естественно, на основе генетической общности тероподового ствола.

Рассмотрение следующей линии крупных теропод — дейнохейрозавров, условно включающих дейнохейрид и теризинозаврид, наталкивается на ряд трудностей из-за отсутствия более полных морфологических данных. Однако можно с уверенностью утверждать, что они как крупные хищники развивались без редукции передних конечностей, осуществляя общую тероподовую тенденцию формирования трехпалой кисти. У теризинозаврид усиленная передняя конечность построена на основе шкивного механизма запястья, тогда как у дейнохейрид структура кости отвечала более примитивному нешкивному типу, сходному с орнитомимидным, и характеризовалась функциональной ослабленностью. Таким образом, передние конечности дейнохейрозавров вполне соответствовали двум структурным модификациям тероподового характера, вместе с тем существенно выделяясь развитием крупных или даже гигантских когтей, отражающих их крайне узкую специализацию. Рассматриваемые признаки дейнохейрозавров заставляют предполагать, что они развивались более или менее параллельно линиям теропод с нередуцированными передними конечностями. Однако дейнохейрозавры осваивали специфическую адаптивную зону, значительно отличающуюся от собственно карнозавровых, равно как и от зон мелких теропод. Можно предположить, что дейнохейрозавры должны были рано встать на путь самостоятельного развития. Среди крупных теропод они далеко отстоят от собственно карнозавров и орнитомимозавров, хотя дополнительные данные в будущем могут привести к совсем другим заключениям.

Линия сегнозавров ныне представляется, пожалуй, наиболее специфической. Ее представители плохо поддаются даже условному отнесению к крупным или мелким тероподам хотя бы на основании общих размеров. В рамках общетероподовых тенденций сегнозаврам свойственны черты наибольшего отклонения, лучше всего выраженные в альпийили тазового пояса. Вместе с тем обращенность лобковой кости свидетельствует о частично сходных перестройках, произошедших в тазу у дейнонихозавров и сегнозавров, однако на этом их сходство заканчивается. Если у первых переориентировка произошла в рамках долихоилии, то у вторых таз претерпевает коренные изменения. По-видимому, это означает не только довольно раннее обособление сегно-

завров от общего потока тероподовых линий, но и существенный сдвиг в сторону от основных направлений их эволюции. Сегнозавры развивались в условиях крайне узкой адаптивной зоны, возможно, не характерной в целом для теропод. Модификации в строении сегнозаврового таза показывают выделение, по крайней мере, двух линий, вероятно, осуществлявших параллельные специализации.

Подведем основные итоги. Накопившиеся данные достаточно ясно свидетельствуют против "двухлинейной" — только карнозавры и целурозавры — позиции в представлениях об эволюции теропод. Эти рамки кажутся уже слишком тесными и пересмотр можно сделать, базируясь преимущественно на материале по поздним стадиям развития теропод. Нет оснований сомневаться в том, что дальнейшее изучение раннего этапа принесет еще немало нового. Пока же ясно одно — взаимоотношения внутри теропод в эволюционном плане были гораздо более сложными и многообразными, чем представлялось в рамках традиционных понятий о двух "линиях". Новые данные позволяют обосновывать концепцию о многолинейном параллельном развитии хищных динозавров.

С самого начала появления зауриский тероподы встали на путь усовершенствования бипедализма. Хищные палеоподы в этом направлении не имели таких перспектив вследствие "инадаптивности" существенно важных структур, определявших бипедальную локомоцию. Морфологическая эволюция палеопод совершалась в определенной мере параллельно развитию теропод. Единый ствол теропод расплелся на ряд линий, осуществлявших в течение позднего мезозоя параллельные специализации, обусловленные сравнительно ранним выходом представителей этих линий в узкие адаптивные зоны. Некоторые из них отличались крайним своеобразием, приведшим к существенному отклонению таких групп, как сегнозавры. Несмотря на специфичность, приобретаемые адаптации совершались на единой структурной основе, не заслоняемой всем многообразием модификаций у поздних линий. Последний этап развития теропод характеризуется ускорением эволюции, наблюдаемым на примерах дейнонихозавров, орнитомимозавров и овирапторозавров при одновременном параллельном развитии внутри каждой из групп более близкородственных ветвей. Наряду с параллелизмами более общего тероподового характера, они подчеркивают многоярусность явлений параллельной эволюции. Специализации на позднем этапе отличались большей углубленностью, соответствовавшей условиям новых адаптивных зон, по которым широким фронтом распределялись достигшие относительно высокого прогресса поздние тероподовые линии.

Родственные связи теропод

В последнее время выдвигается немало интересных интерпретаций, рассматривающих с разных, нередко противоположных позиций, проблемы родственных взаимоотношений динозавров. Вкратце эти связи замыкаются следующим кругом основных вопросов: текодонты (среди них чаще всего псевдозухии) и динозавры; степень родства зауриский и орнитиский; предполагаемые связи динозавров (теропод) и птиц.

Текодонты отличаются от динозавров структурой тарзальных и тазобедренных суставов, отвечающих расставленным конечностям и стопохождению (Charig, Reig, 1970; Bakker, 1971a, b; Bakker, Galton, 1974; Walker, 1961, 1964). Псевдозухиево-крокодилоидный тип тарзального сустава не был столь жестко фиксированным, как мезотарзальный у динозавров (Krebs, 1963, 1965, 1973; Romer, 1972; Charig, 1972; Reig, 1970; Thulborn, 1971; Ostrom, 1976a). Расставленности конечностей соответствовало перфорированное ацетабулярное отверстие в отличие от перфорированного у динозавров (Romer, 1956; Thulborn, 1975). Более ранние текодонты, в том числе и псевдозухии, имеют большее отличие от динозавров, однако некоторые поздние представители (типа лагерпетон и лагозухус) с мезотарзальным соединением выглядят как "почти динозавры" (Romer, 1971; Bakker, Galton, 1974). Считается маловероятным, что сходные скелетные адаптации и суставные соединения у динозавров могут быть результатом конвергентного развития нерасставленной позиции конечностей у различных текодонтов и потому динозавры, по-видимому, монофилетическая группа. Это доказывается большим сходством ранних зауриский и орнитиский (Casamiquela, 1967; Vonaparte, 1969; Thulborn, 1970a, b, 1975; Galton, 1970a, 1971, 1972; Bakker, Galton, 1974).

Признавая это сходство и общее отличие динозавров от текодонтов, ряд исследователей придерживается полифилетического взгляда на происхождение динозавров.

Речь идет не только об орнитиских и зауриских (Romer, 1956), но и подразделениях внутри каждой из этих групп. Иногда полагают, что зауроподы, тероподы, прозауроподы и орнитиски произошли от разных текодонтных предков (Charig, Attridge, Crompton, 1964; Thulborn, 1975). Сходство отдельных ранних орнитиских и зауриских еще не свидетельствует в пользу сходства всех динозавров триасового этапа, развивавшихся во многих самых разных направлениях (Romer, 1971). Вместе с тем сходство различных групп динозавров связано не с "прозауроподовой стадией", которая, как считают, составляла единую основу динозавровых ветвей, а с "текодонтно-динозавровым переходом" в их развитии (Thulborn, 1975). Высказывается мнение, что трудно вывести мезотарзальное соединение динозавров от крокодилоидного типа, свойственного поздним псевдозухиям (типа *Euparkeria*) и крокодилам (Krebs, 1963, Reig, 1970; Thulborn, 1971). Отсюда вывод, что динозавры не происходили от таких псевдозухий (Krebs, 1963, 1974). Отмечается также, что мезотарзальное соединение служит единственным и едва ли не самым серьезным доводом в пользу монофилии динозавров (Thulborn, 1975).

В последнее время сходство теропод и археоптерика было показано с наибольшей детальностью, которую только допускали существовавшие материалы (Ostrom, 1973, 1974, 1975, 1976a). Отдельные анатомические (нерасставленность конечностей), гистологические (плотность гаверсовых систем) и экологические (соотношение хищник-жертва) данные интерпретировались в пользу теплокровности динозавров (Ostrom, 1969, 1972; Bakker, 1971, 1972; Ricqles, 1967), отрицаемой рядом исследователей (Будыко, 1978; Feduccia, 1973; Bennet, Dalzell, 1973; Thulborn, 1973 и др.). На признании теплокровности динозавров и родства с ними птиц основано выделение или полностью самостоятельного класса динозавров, или частично объединяемого с птицами (Bakker, Galton, 1974; Thulborn, 1971, 1975; Galton, 1970a, b).

Монгольский тероподовый материал показал морфологическое разнообразие скелетных структур хищных динозавров в широком спектре модификаций. В этой области удалось расширить фактическую основу при рассмотрении очерченных выше проблем.

В представлениях о монофилии динозавров обычно признается возможное происхождение опистопубического орнитисиевого таза от препубического заурисиевого (Charig, 1972) посредством переориентировки лобковых костей. Примеры подобного обращения ранее не были известны, если не считать подвергавшегося сомнению переориентированного положения в тазу у археоптерика, наиболее четко фиксируемого у берлинского экземпляра. Определенное внешнее сходство таза у орнитиских и птиц нередко служило одной из основ принятия близких связей между ними. Вместе с тем гомологизация лобково-костных структур в тазу орнитисиевого типа рассматривалась по-разному. Так, препубис иногда отождествляли с лобковой костью, считая постпубис новообразованием (De Beer, 1964). Более распространенное противоположное мнение состоит в том, что постпубис гомолог лобковой кости рептилий, тогда как препубис относится к новообразованиям (Huene, 1909; Abel, 1909; Romer, 1927, 1956; Galton, 1970b). Постпубис у орнитиских отождествляется с лобковой костью птичьего таза, а препубис — с пектинеальным отростком последнего. При этом задний поворот лобковых костей в орнитисиевом и птичьем тазах связывался с развитием бипедализма и допускался как однократное явление в эволюции группы, имевшей общего предка. Эта позиция предполагает родственную связь орнитиских и птиц (Galton, 1970b).

Однако явление переориентировки лобковых костей, как отмечалось, имеет место и в заурисиевом тазу, причем двух совершенно различных типов — долихоилеского и археоптериков. В силу этого, возможность обращения положения в тазу у археоптерика получает существенное подкрепление. При этом таз археоптерика полностью соответствует опистопубической долихоилии, ранее выделенной у дромозаврид (Барболд, 1976a).. Надо отметить, что у пятого эйштатского экземпляра археоптерика принимается лишь частично обращение положение лобковых костей (Wellnhöfer, 1974). Дж. Остром (Ostrom, 1976a) в своей последней сводке о происхождении птиц также принимает лишь частичное обращение лобковых костей у археоптериков. На основании изучения дополнительных материалов по американскому дромозавриду дейнонихусу, Остром (Ostrom, 1976) придает также частично обращенное положение его лобковым костям. Отдавая должное Дж. Острому в разработке этой интересной проблемы, все же замечу, что связь между приведенными выше примерами неслучайна и безусловно отражает его взгляд о близком родстве между мелкими хищными динозаврами типа дейнонихус и археоптериком (Ostrom, 1973, 1976a). Неполные данные,

которыми располагал Остром по динозавровой (тероподовой) части поднимаемой проблемы (тазовые кости дейнонихуса фрагментарны) и невозможность полностью отрицать заднее положение лобковых костей у археоптерикса, по-видимому, заставили его принять половинчатое решение — предположить поворот лобковых костей вперед как у дейнонихуса, так и археоптерикса. Этим было преодолено самое существенное препятствие на пути устанавливаемого родства между мелкими тероподами (типа дейнонихус) и археоптериксом, которое в остальном показано с большой убедительностью.

Другой исследователь, придерживающийся совершенно иной концепции — родства крокодилов и птиц (Walker, 1977), предложил искусственно повернуть лобковые кости у одного из древних крокодилов (*Hallopus*) назад по типу археоптериковских, тем самым пытаясь прочнее обосновать свою точку зрения. Совершенно очевидно, что и Остром и Уокер в стремлении доказать правоту именно своей концепции, резко отличавшейся от другой, поступили в общем вполне единообразно — приняли лишь то, что казалось отвечающим их позиции (в данном случае пошли против фактов). Однако надо учесть, что явление опистопубии еще не было известно исследователям, незнакомым с монгольским материалом. Уокер (Walker, 1977) даже сделал упреждение на том, что для признания родства теропод (заурусский) и птиц необходимо, чтобы в тазу у первых лобковые кости испытали переориентировку, чего, как казалось ему, не может быть.

Первые сомнения в обращенном положении лобковых костей в тазу у археоптерикса, традиционно устанавливаемом на основании берлинского экземпляра, появились при изучении тейлорского экземпляра (Ostrom, 1970a, 1972a), у которого дистальная часть лобковой кости сохранилась в положении, параллельном бедренной кости; имеются и другие доводы в пользу невозможности столь сильного обращения лобковой кости в тазу у археоптерикса. Совершенно ясно, что положение дистальной части лобковой кости у тейлорского экземпляра могло как раз отражать сильное смещение и потому не может служить доводом против него. Остром (Ostrom, 1976a) считает также, что детальное, в том числе и рентгеноскопическое, изучение экземпляра археоптерикса показывает наличие разломов в основании лобковых костей и таза в целом, свидетельствующих о возможности перемещения отдельных структур. Однако ископаемому скелетному материалу свойственны многие разломы и без каких-либо существенных сдвигов и перемещений, так что приводимые данные также не являются, на мой взгляд, достаточно вескими. Существующий археоптериковский материал вполне допускает принятие не только частичной (Ostrom, 1976a), но более значительной перероентации лобковых костей аналогично положению, имеющему место у берлинского экземпляра, а также в тазу у дейнонихозавров и сегнозавров. Установление заурусиевых опистопубических структур различных типов у хищных динозавров, а также у археоптерикса, служит неплохой иллюстрацией их родства и путей возможного перехода заурусиевого таза в орнитисхивей. Следует отметить, что именно заурусиевому тазу была свойственно высокая степень вариабельности. Вероятно, модификации тазовых структур были связаны с изменениями в мускулатуре, и в этом плане опистопубический заурусиевый таз мог бы более напоминать орнитисхивей (Барсболд, Перлз, 1979). Галтону (Galton, 1970b) принадлежит замечание, кажущееся сейчас не лишенным интереса, что предки орнитисхий и птиц должны обладать удлиненным передним крылом подвздошной и обращенным назад лобковыми костями. Это в точности соответствует явлению опистопубической долихоилии, найденной в тазовом поясе монгольских дромеозаврид. Судя по всему, перероентации в тазовом поясе совершались многократно в эволюции заурусхий.

К числу других признаков, заслуживающих пристального внимания, следует отнести развитие у некоторых теропод костного гребня, покрытого роговым шлемом и оформленной костной полости среднего уха, имеющих и у ряда птиц. У сегнозавров впервое отмечено строение небного комплекса, предположительно характеризовавшегося чертами, свойственными исходному типу палеогнатического неба казуаров.

Помимо таза в числе доводов морфологического характера, обычно рассматривавшихся в качестве свидетельства против принятия тероподового происхождения археоптерикса, приводились ныне полностью потерявшие силу представления об отсутствии ключиц и окостеневшей грудины у теропод. Еще давно отмечалось присутствие частично сохранившейся ключицы у сегнозавра (Camp, 1936). Овирапториды обладали сращенными V-образными ключицами, обладавшими большим сходством с по-

дальной структурой у археоптерикса и сравнимыми с вилочкой у птиц. Существенно, что специфический способ соединения V-образных ключиц с акромиальными отростками, найденный впервые у овирапторид, почти наверняка свойствен и археоптериксу. Уплощенная грудина ныне известна у дромеозаврид и овирапторид.

Подведем основные итоги. Переориентация в тазу лобковых костей происходила неоднократно в процессе эволюции у разных групп заурисхий. Возможность осуществления подобной тенденции у нескольких ветвей, по-видимому, свидетельствует об их сравнительно близком генетическом родстве и, следовательно, происхождении от единой предковой группы. Вероятно, орнитисхий с таким тазом возникли еще в триасе, указанием на что служат находки в верхнем триасе достаточно дифференцированных орнитисхий (Crompton, Charig, 1962; Charig, Attridge, Crompton, 1964; Galton, 1972). Орнитисхий испытывали глубокие морфологические преобразования, вызванные эволюционным сдвигом, открывшим им вход в адаптивные зоны, отвечавшие специфическому образу жизни, растительности и т. д. Развитие других групп, перестройки таза которых осуществлялись в рамках заурисхивого типа, шло в своеобразных адаптивных зонах, способствовавших осуществлению параллельных специализаций тероподовых линий. Вместе с тем структурные модификации характеризовались иногда значительной амплитудой, хорошо демонстрируемой дейнонихозаврами и сегнозаврами с опистопубической формой таза. Первые, несмотря на немалые преобразования, продолжают оставаться во многом сходными с линиями целурозавров, вторые же представляют существенное отклонение от главного эволюционного направления теропод. Линия археоптерикса оставалась морфологически крайне близкой к тероподам. В ней нашли яркое выражение практически все черты, реализованные разными ветвями поздних теропод (Ostrom, 1976a), и это явление свидетельствует в пользу близкого родства археоптерикса и теропод. Археоптерикс едва ли мог начать восхождение непосредственно от псевдозухий, как широко принято считать (Beer, 1954, 1964; Vock, 1965, 1969; Piveteau, 1955; Romer, 1966 и др.), не пройдя динозавровой или точнее, тероподовой стадии. Как самостоятельная, линия археоптерикса предположительно сформировалась где-то на границе триаса и юры среди других параллельных линий поздних теропод, однако отделяясь от родственных ветвей все возрастающим эволюционным сдвигом, приведем их к развитию в специфической адаптивной зоне, несвойственной тероподам.

В параллельных линиях послетриасовых хищных динозавров "диффузно" распространяется ряд "птичьих" черт. Ни в одной из линий поздних теропод нет полного набора подобных признаков, причем четко выделяются два аспекта: 1) одни признаки имеют всеобщее развитие у хищных динозавров, составляя тем самым тероподовую основу их строения — это птичий тип стопы, а также строение передних конечностей и т. д., характерные для поздних линий (Барсболд, 1977); 2) другие признаки более специфичны — среднее ухо птичьего типа отмечено у заурорнитоидид и сегнозавров, v-образные ключицы — у овирапторид (и археоптериксов) и т. д. Можно допустить, что в линии, подобной археоптериковой, как бы совместились воедино главнейшие черты птичьего характера (Simpson, 1946; De Beer, 1956, 1964). Это означает, что в динозавровых, точнее — тероподовых линиях достаточно рано намечается "орнитизация", в процессе которой уже в начальные стадии послетриасового развития теропод формировались линии, приведшие в итоге к птицам. Вполне допустимо, что археоптерикс представляет лишь одну из них, возможно, туниковую, но независимо от степени отклонения от "настоящих" птиц, он в достаточной мере указывает на близость их к тероподам.

Вместе с тем бескилевая грудина и палеогнатическое небо у некоторых хищных динозавров, вероятно, свидетельствуют, что переход к птицам мог совершаться более чем одной из параллельных линий, восходивших к тероподам пограничного триасо-юрского интервала. В таком случае, бескилевые птицы могут представлять собой линию, отошедшую достаточно рано от общих тероподовых предков и развивавшуюся во многом параллельно килевым птицам, но во все более отклонявшейся адаптивной зоне.

В общей форме филогенетическая схема тероподовых ветвей представляется рядом параллельных линий, восходивших к единой предковой группе и характеризовавшейся многообразными модификациями и неодинаковой степенью расхождения в процессе эволюции. По-видимому, археоптерикс не столько звено в последовательном ряду Pseudosuchia - Coelurosauria - Archaeopteryx — Aves (Ostrom, 1973, 1976a), сколько одна из параллельных линий, абберрантно развивавшихся на общей с тероподами основе и отражающих родство теропод и птиц (см. рис. 30).

Межконтинентальные связи динозавровых фаун

Монгольские динозавровые фауны представляют лишь меловой (в большей мере даже только позднемеловой) этап их эволюции. Непродолжительность временного интервала, достижение большинством форм примерно одинакового эволюционного уровня и немало переработанный на местной почве облик монгольских динозавровых фаун не могли не повлиять на глубину охвата прослеживаемых связей. В равной мере ограничением служит относительно небольшое число сравниваемых фаунистических элементов (семейств, родов). Вместе с тем динозавровые фауны Монголии изучены ныне гораздо полнее, чем раньше, и это обуславливает необходимость рассматривания их связей в свете новых (преимущественно по хищным группам) данных. Общий обзор развитая и связей динозавровых фаун Азии был дан недавно (Рождественский, 1971, 1974).

В формировании сообществ меловых динозавровых фаун Монголии наряду с относительно недавними пришлыми элементами большую роль, по-видимому, сыграли более ранние, уже сильно видоизмененные, ставшие туземными корни, пока не получившие достаточного освещения вследствие пробелов в геологической летописи Центральной Азии. Другими словами, рассматриваемому интервалу предшествовала длительная предыстория вселения и дальнейшего развития своеобразных фаун, испытавших значительную переработку до того момента, с которого они становятся доступными исследованию.

Ограниченная пока информация о фаунах раннего мела Монголии свидетельствует об уже установившихся связях центральноазиатских и североамериканских теропод (орнитомимиды, дромеозавриды), а также некоторых орнитопод. При этом если несомненно близкие тероподовые ветви обоих регионов по степени специализации находятся на одинаковом уровне и остаются тем самым нейтральными в плане определения их филетических и зоогеографических связей, то игуанодонты рассматриваются как расселившиеся из Северной Америки (Gilmore, 1909) через Европу (Casier, 1960) в Центральную Азию и давшими здесь начало большой ветви орнитопод - гадрозаврам (Рождественский, 1952а, б, 1961, 1964, 1966, 1974; Brett-Surman, 1979). Однако эта ветвь получила исключительно пышное развитие не в Центральной Азии, где в середине мела произошел переход от игуанодонтид к гадрозаврам (Рождественский, 1966, 1974), а в Северной Америке, на территории которой подобного перехода не обнаружено, хотя раннемеловые игуанодонтиды там найдены (Ostrom, 1970b).

Пситтакозавриды представляют другую группу орнитопод, центральноазиатское происхождение которой свидетельствует о раннем появлении в этом регионе примитивных звеньев главного ствола эволюции орнитиский, давших начало ряду своеобразных азиатских ветвей. Пситтакозавриды и цератопсии рассматриваются ныне в качестве различных, немало разошедшихся ветвей, восходящих, однако, к общей предковой группе (Russell L. S., 1970; Maryanska, Osmolska, 1975), в противовес распространенной версии о близких генетических связях между ними (Romer, 1956; Gregory, 1927; Young, 1958; Чжао-Си-Цзинь, 1962), хотя ответвление протоцератопсид, равно как и цератопсии в целом, от пситтакозаврид отрицалось на разных основаниях и ранее (Рождественский, 1955, 1960, 1964; Steel, 1969).

Допускается также, что в Центральной Азии происходила ранняя радиация анкилозаврид, имевшая место предположительно в начале мела. Во всяком случае, эти орнитиский появляются в Северной Америке значительно позднее (Maryanska, 1977).

Таким образом, в конце раннего мела выявляются не только следы гораздо ранних зоогеографических связей Центральной Азии и Северной Америки, в немалой степени определявшие характер фаун этапа поздней эволюции, но и достаточно раннее заложение в центральноазиатском регионе начальных стадий радиации нескольких крупных орнитиский ветвей.

Развитие позднемеловых групп в общем указывает на существование связей между фаунами обоих континентов. Фиксируются новые элементы, к примеру, пахицефалозавры, недавно еще считавшиеся преимущественно североамериканской группой и ныне найденные в Монголии (Maryanska, Osmolska, 1974) и в более раннее время - в Европе (Galton, 1971). Поздние анкилозавры представлены различными родами общего происхождения и сравнение азиатских и североамериканских представителей семейства допускает возможность эмиграции более примитивных центральноазиатских форм, близких к *Talarurus*, а также *Pinacosaurus*, в Северную Америку (Maryanska,

1977), хотя вопреки отдельным утверждениям (Charig, 1973), общих форм на обоих материках нет. Более тесные связи отмечены среди гадрозавров, у которых в отдельных случаях на обоих материках встречены близкие виды (Рождественский, 1952б, 1957а, б, в). Основные ветви цератопсий (Lull, 1933), как и гадрозавров, характерны для позднего мела Северной Америки, хотя протоцератопсиды распространены на обоих континентах и представлены разными родами, не обнаруживающими прямой филогенетической связи. Наиболее известный монгольский представитель семейства - *Protoceratops andrewsi* — долго считался примитивной формой, давшей начало североамериканским цератопсидам (Brown, Schlaikjer, 1940; Granger, Gregory, 1923). Однако ныне показано, что он не был столь примитивным и не мог быть прямым предком "рогатых" динозавров (Maryanska, Osmolska, 1975). Допускается, что их предками могли быть примитивные протоцератопсиды, более сходные с центральноазиатскими *Microceratops Bohlin*, 1953, мигрировавшие в Северную Америку предположительно в начале позднего мела (Maryanska, Osmolska, 1975).

Таким образом, существенные звенья в развитии ряда поздних ветвей орнитисхий, по-видимому, закладывались на центральноазиатской почве в конце мезозоя и несли на себе ясный отпечаток более ранних зоогеографических связей с Северной Америкой. Обращение к позднемеловым хищным динозаврам во многом подтверждает эту картину. На обоих континентах вполне прослеживаются более ранние связи в развитии дromeозаврид. Вместе с тем среди дromeозаврид наблюдается большее расхождение в монгольских ветвях — помимо "высокоголовых" форм присутствуют еще и "узкоголовые" (*Velociraptor*) а также формы с редуцированными хищническим когтем стопы (*Adasaurus*), неизвестные в Северной Америке. Очень сходны тираннозавриды, в конце мела включавшие близкие роды (*Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*), а возможно, и виды (Малеев, 1955а, б, в). Среди них монгольский *Alectrosaurus* является наиболее ранним и относительно более примитивным представителем семейства, распространенного на обоих материках. Прогрессивные орнитомимиды продолжали свое развитие, достигнув хорошо известного на североамериканских и центральноазиатских примерах уровня высокой специализации. Однако находка примитивной ветви гарудимимид в первой половине позднего мела Монголии в свою очередь свидетельствует о длительном, более раннем, чем известно ныне, развитии группы, возникшей, вероятно, в Центральной Азии. То же относится и к заурорнитоидам, позднемеловым целурозаврам в узком смысле слова, по-видимому, представлявшим ветвь центральноазиатского и североамериканского распространения (Barsbold, 1974).

На этом достоверные звенья тероподовых связей в позднем мелу обрываются, и остается целый ряд ветвей хищных динозавров, известных пока только из позднего мела Монголии (дейнохейриды, теризинозавриды, овиратториды, сегнозавриды, элмизавриды, авимимиды). Возможно, еще одну специфическую азиатскую ветвь представляли чилантайзавры (Hu, 1964), по существующим данным не подпадающие ни под одну из известных групп хищных динозавров, в том числе и дейнохейрозавров, хотя попытки сблизить их с последними и предпринимались (Рождественский, 1970). Находки единичных крупных когтевых фаланг в Нигерии, Забайкалье, Казахстане (Ricqlès, 1967; Рождественский, 1970), по размерам не уступающих таковым у некоторых из дейнохейрозавров, свидетельствуют пока лишь в пользу развития и широкого распространения каких-то крупных динозавров с редуцированными передними конечностями, но не обязательно близкородственных монгольским дейнохейрозаврам.

Данные по монгольским зауроподам (Osborn, 1924; Gilmore, 1933; Bohlin, 1953; Novinski, 1971; Borsuk-Bialynicka, 1977) пока недостаточны для каких-либо конкретных заключений в рассматриваемом направлении. Можно утверждать лишь, что в Центральной Азии имело место развитие двух (*Atlantosauridae* и *Gamarasauridae*) главных линий зауропод (Borsuk-Bialynicka, 1977), распространенных в более раннее время в Северной Америке, а также на других материках.

Существенно большее разнообразие по сравнению с поздними хищными ветвями Северной Америки, по-видимому, подтверждает немалую степень автохтонного развития центральноазиатских заурисхивейских групп в течение конца мезозоя. Сравнительно недавно вселившихся хищных ветвей, возможно, было и не так уж много, что хорошо согласуется с данными и по орнитисхиям. Главные стадии иммиграции, заложившие основы развития центральноазиатских фаун, вероятно, проходили гораздо раньше, преимущественно в домеловое время, тогда как в конце мезозоя фаунистический обмен, главным образом, с Северной Америкой, не приводил к каким-либо крупным

сдвигам в относительно автохтонном развитии меловых монгольских фаун. В североамериканском же регионе положение было несколько иным, причем здесь доступен наблюдению гораздо более длительный интервал развития, практически с конца триаса. Предполагается, что гадрозавры, анкилозавриды, протоцератопсиды и прогрессивные орнитомимиды, составляющие значительную часть динозавровых фаун конца мезозоя, развивались в начале в Центральной Азии и получили дальнейший расцвет на североамериканской почве. И хотя фаунистические связи, безусловно, не носили однонаправленного характера, уровень автохтонности центральноазиатских фаун гораздо выше, чем у североамериканских и в большей степени определялся ранней иммиграцией предковых групп, позднемезозойские ветви которых становились уже собственно центральноазиатскими. Это в значительной мере справедливо и для хищных групп динозавров.

Замечания по экологии теропод

Основные экологические типы теропод. В области экологии теропод, равно как и динозавров в целом, часто выдвигались более или менее удачные предположения, касавшиеся образа жизни животных. Если исключить наиболее фантастические из них, то общим недостатком многих, пусть неплохих, экологических представлений чаще всего было их слабое морфолого-функциональное обоснование. Новые сведения о поздних тероподах, опирающиеся на лучшее знание их морфологических и функциональных особенностей, раскрывают отчасти и новые возможности в обосновании представлений об их образе жизни. В этом плане, по-видимому, пока нет другого подхода, как опираться на определенные морфологические структуры или их комплексы с последующей попыткой возможного функционального истолкования. При этом черты узкой специализации оказываются крайне полезными по сравнению с признаками общего характера, поскольку они сильно ограничивают и тем самым конкретизируют круг возможных функциональных интерпретаций.

В цепи пищевых взаимоотношений хищные динозавры занимали, безусловно, наиболее высокий трофический уровень. Их общая организация достаточно ясно свидетельствует о приспособлении к плотоядности. Вместе с тем тероподы занимали по части хищничества, несомненно, широкий спектр экологических ниш, во многом предшествуя пришедшим после них формам.

В экологии динозавров неизвестно, были ли они экотермическими животными с рептилийным уровнем метаболизма, как традиционно считалось, или же эндотермическими, более или менее сопоставимыми с птицами и млекопитающими, как допускает ныне ряд исследователей (Russell, 1965; Bakker, 1971a, b, 1972, 1974, 1975a, b; Bakker, Galton, 1974 и др.).

Этот вопрос оживленно обсуждается с выдвиганием многих, нередко противоположных интерпретаций (Будыко, 1979; Bennet, Dalzell, 1973; Feduccia, 1973, 1974; Thulborn, 1973; Bennet, 1974; Ostrom, 1974b; Farlow, 1976a, b и др.). Мы здесь рассматриваем более частные вопросы и пытаемся проанализировать несколько наиболее хорошо изученных групп теропод для обоснования выводов о возможном образе их жизни на основе преимущественно новых морфологических данных. При этом не затрагиваются вопросы окружающей среды, климата и т. д., да и не представляется необходимым касаться их в плоскости данного исследования.

Экологические типы и образ жизни теропод. Тираннозавриды могли быть падальщиками. Это допущение противоречит общим традиционным представлениям о крупных хищных динозаврах, как атакующих хищниках. Известно, что тираннозавриды заканчивали линию крупнейших хищников, когда-либо появлявшихся в истории эволюции органического мира. Вместе с тем подобные оценки нередко носят случайный, как бы импульсивный характер. Специфические структурные признаки тираннозаврид вполне допускают питание падалью. Об этом свидетельствуют черты заметного ослабления метакинетизма, план которого, однако, четко отражается в строении черепа. Ясно, что кинетизм становился практически излишним при таком неактивном (в смысле преодоления сопротивления жертвы) способе питания. Притупленность зубов отчасти также служит одним из доводов в этом направлении. Далее, передний и задний сегменты нижней челюсти соединены между собой крайне прочной связью — тонкой и удлиненной венечной костью. Такое несовершенное соединение крупнейших (в длину значительно более 1 м) нижних челюстей, несмотря на остальные формы соединений и связок, должно было резко ограничивать прочность нижней челюсти на

излом при боковых нагрузках, совершенно неизбежных при преодолении сопротивляющейся жертвы, пытавшейся вырваться из пасти. При этом жертва, скорее всего, также относящаяся к динозаврам, едва ли была слишком малой и слабой. Следовательно, сопротивление схваченной пастью жертвы должно было создавать большую опасность повреждения челюстного аппарата, практически единственного эффективного органа нападения у тираннозаврид. Редукция передних конечностей и их почти полное исключение из сферы каких-либо более или менее значительных вспомогательных функций (нешкивной тип кисти вообще плохо приспособлен к хватанию) сильно ограничивают атакующие возможности, тираннозаврид и делают их в чем-то подобным хищным птицам, к примеру, грифам. По удачному выражению Колберта, тираннозавриды наиболее ярко выраженные хищники в том смысле, что они как бы представляли пасть, поставленную на две конечности. Мы считаем, что тираннозавриды могли поедать падаль, но охотиться и, тем более, вступать в борьбу, по крайней мере, с достаточно крупной жертвой вряд ли были в состоянии. Увеличение высоты черепа могло способствовать усилению сжимающего действия челюстей (через усиление челюстных аддукторов), что было бы небесполезным при питании трупами крупных животных. Высокоподнятая над землей голова и совершенный бипедализм обеспечивали как широкий обзор местности, так и хорошие локомоторные возможности, необходимые этим падальщикам для эффективных поисков пищи с охватом значительных площадей. Тем более кажется просто фантастическим предполагающийся ударный способ умерщвления жертвы зубами верхних челюстей, усиливавшийся еще инерцией удара и весом тела якобы нападавших тираннозаврид (Ефремов, 1954), поскольку никакие зубы, ни челюсти, на череп в целом не выдержали бы возникавших при ударе нагрузок. В пище же для падальщиков и во времена динозавров, как и во все последующие, недостатка, вероятно, не было, особенно, если учесть, что современникам тираннозаврид были зауроподы, крупнейшие наземные животные. Так что тираннозавриды могли бы неплохо справляться с санитарными функциями.

Возникает вопрос, все ли крупные хищники питались только трупами павших животных. Можно предположить, что падальедение совпадало с определенными тенденциями в развитии карнозавров, и выход в эту узкую адаптивную зону наиболее оформился лишь у самых поздних их линий, т. е. тираннозаврид. К примеру, ранние аллозавриды, как более примитивные, могли и не быть падальщиками в достаточно законченной форме.

Дромеозавриды вполне могли быть хищниками, находившими себе добычу в активной охоте. Во всяком случае, весь комплекс средств - заостренные зубы, совершенный метакинетизм, изогнутые острые когти и сильные передние конечности с кистями хватательного, шкивного типа и хищнический коготь стопы явно свидетельствуют в пользу атакующего способа добычи пищи. Уникальная находка сцепившихся скелетов хищного велоцираптора и растительоядного протоцератопса (Kielan-Jaworowska, Barsbold, 1972; Барсболд. 1974) позволила более определенно судить об образе жизни дромеозаврид. Прежние предположения о способах применения дромеозавридами своих наступательных средств, в частности, их хватательные способности конечностей и, в особенности, хищнического когтя стопы подтвердились найденным материалом. Примечательно, что эта находка служит яркой иллюстрацией к толкованию экологии дромеозаврид, данному чуть ранее Дж. Остромом (Ostrom, 1969a, b). По-видимому, дромеозавриды вели активный поиск добычи, возможно, даже преследовали ее перед нападением, во всяком случае, они были маневренными животными, что доказывается такой специфической структурой, обладавшей высокими инерционными свойствами, как хвост, служивший динамическим стабилизатором, в особенности, при резких остановках и поворотах (Ostrom, 1969a, b). Вместе с тем можно предположить, что в поздних линиях у дромеозаврид происходит некоторый сдвиг в сторону изменения способа питания. У "высокоголовых" представителей наблюдается дальнейшее увеличение высоты черепа, ослабевает кинетизм и, наиболее примечательное, хищнический коготь стопы сильно редуцируется до размеров обычного. Все это могло бы отражать снижение уровня активного хищничества и переход к падальедению, что вызвало определенное сходство в отдельных чертах с тираннозавридами (Colbert, Russell, 1969). Наряду с этим ветвь "узкоголовых" дромеозаврид, представленных монгольским велоцираптором, одним из партнеров в упоминавшейся выше схватке, сохраняла все черты нападающего хищника.

Орнитомимозавры представлены двумя ветвями, экологические возможности кото-

рых были, скорее всего, специфическими. Вместе с тем они характеризовались рядом общих черт — слабым челюстным аппаратом, одетым в роговой клюв, испытывающий расширение в ростральной части; соединение сегментов нижней челюсти было несовершенным, как и у тираннозаврид; передние конечности с кистью нешкивного типа испытывали явное ослабление, при этом их когти отличались большей выпрямленностью, тогда как когти стопы были расширенные. Ветвь прогрессивных орнитомимид, по-видимому, выделялась способностью к быстрому бегу по твердому субстрату, о чем свидетельствуют их сильно удлиненные метаподии и отсутствие первого пальца стопы. Можно допустить, что они были обитателями сравнительно сухих стадий и открытых пространств, экологически сближаясь со страусами. Пищей могли служить растения, мелкие животные (рептилии, млекопитающие, насекомые), добываемые с земли. Ветвь примитивных гарудимимид, напротив, характеризовалась укороченностью метаподии, сохранением первого пальца стопы, а также других отменявшихся выше черт, указывающих на меньшую способность к быстрому и легкому бегу. Они могли предпочитать более обводненные стадии, затопляемые пространства, как голенастые птицы. Пищей могли служить мелкие позвоночные и беспозвоночные, добываемые с земли и воды. По-видимому, подобный образ жизни не требует у обеих ветвей орнитомимозавров особого участия их передних конечностей в добыче пищи.

Овирапторидам, второй группе беззубых терапод, был свойствен челюстной аппарат, совершенно противоположный орнитомимидному. Их роговой клюв отличался массивностью, укороченностью, изогнутостью, во многом напоминая клюв крупных попугаев или некоторых орнитисхий - пситтакозавров и протоцератопсов. Челюстной аппарат, судя по всему, был способен к созданию сильных сжимающих усилий, что находит подтверждение в развитии необычно крупного аддуктивного выступа для прикрепления приводящих нижнюю челюсть мышц. Сила создаваемого челюстями давления должна была значительно увеличиваться в связи с крайне малыми размерами пасти, т. е. уменьшением площади давления. Все это свидетельствует в пользу питания достаточно твердыми пищевыми объектами, требовавшими размельчения путем раздавливания их. При первой находке этих своеобразных теропод сочли похитителями яиц рогатых динозавров — протоцератопсов, что и нашло отражение в их названии — *Oviraptor philoceratops* (Osborn, 1924). Однако ныне есть больше оснований считать, что пища овирапторид должна была быть более твердой, чем яйца. Ею скорее были крупные пресноводные моллюски — тригоноидиды и другие с твердой раковиной, в изобилии обитавшие в водоемах позднего мела или, что менее вероятно, какие-то плоды и твердые части растений. Кисть у более специализированных овирапторид характеризовалась крайне сильным утончением второго и третьего пальцев, но без утери фаланг, что наводит на мысль о возможном присутствии кожистой (плавательной?) перепонки. Хвост с удлиненными остистыми отростками, расширявшими его, отличается способностью к более интенсивному боковому изгибанию на большем протяжении его длины, что может быть приспособлением для выполнения функций плавательного органа. Овирапториды могли бы быть амфибионтами, не столь обычными среди хищных динозавров, питавшимися моллюсками, что требовало бы у них отмеченных выше адаптаций к водному образу жизни. Возможно, развитие у овирапторид очень крупных "открытых" глазниц, обеспечивающих высокую подвижность глаз, как у некоторых ночных птиц (совиных), представляет приспособление или к ночному образу жизни, или к видению в толще воды при нырянии за моллюсками.

Таким образом, рассмотрение только четырех морфологически более изученных групп поздних теропод показывает значительный диапазон занимавшихся ими экологических ниш и соответственно, особенностей образа жизни, поведения, использования ресурсов окружающей среды. Примечательно, что такое экологическое разнообразие основывается на морфологическом единстве хищных динозавров.

Вне рамок анализа остаются чрезвычайно интересные формы, об экологии которых нелегко строить даже самые общие предположения. В их числе "страшнорукие" дейнохейриды и теризинозавриды, остающиеся в этом плане наиболее непонятными. Громадные, сжатые с боков, слабо изогнутые когтевые фаланги на укороченных пальцах кисти "хватательного" типа с учетом сильных передних конечностей у теризинозаврид невольно вызывают представления о них, как носителях каких-то устрашающих средств нападения, которыми они тем не менее могли и не обладать. У дейнохейрид крупные массивные когтевые фаланги нехватательной кисти кажутся совершенно противоречащими их ослабленным удлиненным передним конечностям, функции

которых столь же неизвестны, как и у теризинозаврид. К разряду не менее загадочных структур относится и нижняя челюсть некоторых сегнозавров с роговым клювом в ростральной части и мелкими ослабленными зубами в "щелочной" области. Как известно, челюстной аппарат одновременно с клювом и зубами - обычная черта орнитиский - цератопсий, орнитопод, аллозавров и стегозавров. Означает ли присутствие такого, не свойственного хищным динозаврам челюстного аппарата, что сегнозавры перешли на растительную пищу? Ожидается, что все эти вопросы станут яснее с накоплением более полного материала. Какой бы ни был ответ на этот вопрос, совершенно ясно, что многообразие экологических типов хищных динозавров соответствовало многообразию занимавшихся ими экологических ниш.

Г Л А В А III

БИОСТРАТИГРАФИЯ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО МЕЛА МНР И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ

Наиболее полные разрезы меловых континентальных отложений, содержащих остатки хищных динозавров (равно как и других фаун и флор), распространены в гобийской части страны. Начиная с первого этапа открытая центральноазиатских фаун на территории МНР, в результате палеонтологических исследований был поставлен вопрос о стратиграфии отложений континентального мела, к которым были приурочены крупнейшие местонахождения наземных фаун (Berkey, Morris, 1927; Andrews, 1927). Стратиграфическое изучение мелового интервала продолжалось через все этапы палеонтологического исследования гобийских районов. Оно прошло через первые частные схемы подразделений меловых континентальных толщ в рамках ограниченного числа местонахождений (Berkey, Morris, 1927; Spock, 1930; Morris, 1936) к попыткам более широкого развертывания стратиграфических построений (Ефремов, 1949, 1954а, б; Малеев, 1952, 1956; Рождественский, 1954, 1957б; Новожилов, 1954), постепенно приобретаая все более региональный характер (Туришев, 1954, 1955, 1956; Маринов, 1957; Васильев и др. 1959а, б). История вопроса и эволюция стратиграфических представлений получила достаточно полное освещение (Маринов, 1967; Барсболд, 1972б; Мартинсон, 1975; Шувалов, 1975; Gradzinski et al., 1969, 1977), что позволяет избежать здесь каких-либо повторений. Исследования последнего десятилетия были наиболее плодотворными — создавалась достаточно обоснованная и детальная схема стратиграфического подразделения меловых отложений МНР (Мартинсон, Сочава, Барсболд, 1969; Мартинсон, 1973, 1975; Барсболд, 1970, 1972а, б; Шувалов, 1970а, б, 1975; Сочава, 1969, . 1975; Gradzinski, 1970; Gradzinski, Kazmierczak, Lefeld, 1969; Lefeld, 1965, 1971; Kielan-Jaworowska, 1974а, б; Gradzinski, Kielan-Jaworowska, Maryanska, 1977).

С учетом последних данных в этой области подразделения континентального мела в палеонтологически наиболее интересней и потому наиболее изученной гобийской части страны возможно свести к последовательным горизонтам, объединяющим соответствующие свиты (сверху вниз):

Верхний мел	Примерная ярусная датировка
Нэмэгтский	верхний сенон (до верхней части Маастрихта)
Джадохтский	нижний сенон—кампан (его нижняя часть)
Баяширэнский	сеноман—турон
Сайншандский	альб—сеноман (скорее верхняя часть апт-альбского интервала)
Нижний мел	
Хухтэкский	апт-альб
Шинэхудукский	готерив-баррем
Даганцабский	титон—валанжин

Следует отметить, что определимые остатки динозавров ниже цаганцабского горизонта не установлены, в самом цаганцабском горизонте найдены остатки неопisanного питтакозавра, возможно, наиболее древнего из известных. В отношении же хищных динозавров нижним пределом на сегодня является хухтэкский горизонт. Следовательно, монгольские тероподовые фауны охватывают лишь верхнюю часть нижнего мела и распространены главным образом в рамках верхнего мела.

Фауноносные отложения, относящиеся к выделяемым горизонтам, имеют отчасти определенное территориальное распространение. Сайншандский горизонт, вероятно, относится к верхней части нижнего мела, и в ближайшем будущем необходимо провести уточнения, требующие детального изучения палеонтологических остатков.

Выделение горизонтов имеет коррелятивные цели (Мартинсон, 1975) и основывается на объединении равно- или близковозрастных свит для стратиграфического сопоставления в пределах территории всей страны; оно строится на основании биостратиграфической последовательности фаунистических комплексов, в которых место и роль тероподовых фаун существенно возросли.

Нельзя не отметить, что в стратиграфическом подразделении и особенно корреляции на разных уровнях (внутри и вне страны) существует ряд непреодоленных еще затруднений. Отнесение у соответствующим горизонтам ряда ниже- и верхнемеловых свит нередко имеет условный характер; не удается обособованно увязать верхнемеловые стратиграфические подразделения юго-востока и юго-запада страны; и, наконец, самое главное — сопоставление с международной шкалой в ярусном подразделении зачастую сугубо условно. Это основная сложность, преодолеть которую нелегко, и принципиальный характер ее состоит, очевидно, в трудностях сопоставлений морских и континентальных фаун, на которых построены соответственно эталонная и местная стратиграфические схемы.

Существует также необходимость детализации и уточнения местных геологических стандартов, на которые опирается региональная стратиграфия. В последней сводке (Мартинсон, 1975). по-видимому, не считается необходимым выделение соответствующих горизонтов по верхнему мелу, хотя по юре и нижнему мелу они признаны целесообразными. Поскольку с точки зрения геологии и стратиграфии между отмеченными интервалами и представляющими их комплексами отложений нет какой-либо принципиальной разницы, то лучше сохранять единый подход к объединяющим их подразделениям. Поэтому нами принимаются горизонты и для верхнего мела (Барсболд, 1970, 1972а, б).

Биостратиграфия и распространение тероподовых фаун. Характеристика распространения тероподовых фаун, или комплексов, дается в соответствии с последовательностью выделяемых горизонтов. При этом отмечаются основные местонахождения и свиты, отложения которых вмещают эти фауны. Общий состав находимых органических комплексов в настоящее время стал довольно большим из-за выявления многих новых групп и приведение его здесь не является целью, поскольку ныне существует уже обширная литература по этому вопросу. Ссылки на литературу делаются в дальнейшем и при обособовании возраста вмещающих толщ и, следовательно, отнесения их к выделяемым горизонтам. Следует также учитывать, что на одном и том же местонахождении могут быть представлены несколько стратиграфических уровней. Широкая известность и зафиксированность в литературе, на которую делаются ссылки, меловых местонахождений позволяет обходиться без каких-либо указаний на их расположение.

Хухтэкский горизонт. В настоящее время известны лишь представители орнитомимид, а также дромеозаврид, более точно не определимые. Орнитомимиды по признакам строения стопы и отчасти таза представляют собой прогрессивную ветвь, распространенную преимущественно в позднем мелу Центральной Азии и Северной Америки. Местонахождения Хурэн-Дух (орнитомимиды) и Хобур (дромеозавриды), вероятно, следует относить соответственно к хухтэкской и хулсынгольской свитам нижнего мела (Васильев и др., 1959а, б; Шувалов, 1970б; 1975; Мартинсон, 1975).

Сайншандский горизонт. Тероподы из этого горизонта пока неизвестны, да и другими группами он крайне слабо охарактеризован. Одновременная свита имеет распространение в районах месторождений Хара-Хутул, Алу-Улан-Цан, Дзун- и Барун-баян и др. на юго-востоке МНР. К горизонту могут быть отнесены отложения ближайших северных окрестностей местонахождения Ногон-цав, выделяемых в качестве лушиульской свиты (Мартинсон, 1975).

Баянширэнский горизонт. Состав комплекса стал устанавливаться в последнее время. Это сегнозавры (*Segnosaurus* и *Erlisosaurus*), дромеозавриды, орнитомимиды, гарудимимиды. За пределами страны, но близко к ее юго-восточным границам в местонахождении Ирэн-Дабасу найдены орнитомимид *Archaeornithomimus*. а также тираннозаврид *Alectrosaurus*.

Наиболее специфичны в комплексе, сегнозавры, пока известные только из этого

горизонта на юго-востоке страны. Дромеозавриды представляют "высокоголовную" ветвь, распространенную в Монголии в составе других комплексов, а также в мелу, в том числе и позднем, Северной Америки. Среди орнитомимозавров большой интерес представляет гарудимимус, первый действительно примитивный представитель семейства. Второй представитель группы относится к его прогрессивной ветви. Остатки электрозавра были повторно найдены на юго-востоке страны, что дало возможность не только уточнить его принадлежность к поздним карнозаврам, но, что более важно, включить в состав рассматриваемого комплекса археорнитомимуса, в свое время одну из первых находок этих теропод за пределами Северной Америки. Археорнитомимус рассматривался как более примитивный по сравнению с североамериканскими формами (Russell, 1972), однако в то время черты настоящей примитивности орнитомимозавров еще не были столь хорошо известны, как ныне на примере гарудимимуса. Археорнитомимус в целом довольно типичный представитель прогрессивной ветви, но по ряду черт он может уступать наиболее высокоспециализированным монгольским и североамериканским формам.

Тероподовая фауна баянширэнского горизонта во многом своеобразна и не имеет полных аналогов ни внутри, ни за пределами страны. Присутствие таких широко распространенных форм, как дромеозавриды, несколько не заслоняет специфического характера горизонта, определяемого прежде всего сегнозаврами. В этом же плане немалый вес принадлежит и примитивным орнитомимозаврам. Представители же их прогрессивной ветви имеют большое сходство с некоторыми из североамериканских форм конца мелового периода, чем с монгольскими. Нахождение электрозавра дало основание к сопоставлению горизонта с формацией Ирэн-Дабасу, выделенной еще исследователями Центральноазиатских экспедиций (Gilmore, 1933; Morris, 1936).

Отложения представляющей горизонт баянширэнской свиты формируют ряд крупных месторождений на юго-востоке: Хара-Хутул, район Тариац, Могойн-Булак, Байшин-Цав, Амтгай, Урилбэ и т. д. На юго-западе к горизонту могут быть отнесены отложения в разрезе местонахождения Ширэгин-Гашун. Различными авторами возрастная датировка горизонта устанавливается со значительной долей условности.

Выше фауноносных отложений баянширэнского горизонта залегают толщи джавхлантской свиты, возраст которой остается невыясненным и в лучшем случае основывается на стратиграфических показаниях подлежащей баянширэнской свиты. Сугубо условно проводится сопоставление джавхлантской свиты с составляющими джадохтского горизонта.

Джадохтский горизонт. Фауна этого горизонта включает первых хищных динозавров, найденных свыше полувека назад на территории МНР. В настоящее время установлено более широкое распространение фаунистических групп горизонта и в его составе выделены два близких, но все же разновозрастных комплекса, характеризующих две последовательно залегающие свиты — джадохтскую и стратиграфически более высоко расположенную барунгойтскую. Первая из них выделялась еще в период открытия центральноазиатских фаун на территории МНР как формация Джадохта (Berke, Morris, 1927), это название широко применяется и в более поздних работах (Gradzinski, Kazmiecak, Lefeld, 1969; Gradzinski, Jerzykiewicz, 1972; Lefeld, 1971; Kielan-Jaworowska, Barsbold, 1972). Целям единообразия названий на русском языке более соответствует принятие этого подразделения под наименованием джадохтской свиты.

В собственно джадохтском комплексе среди теропод установлены дромеозаврид *Velociraptor*, заурорнитоидид *Saurornithoides mongoliensis* и овирапторид *Oviraptor*, впервые открытые еще исследователями Центральноазиатских экспедиций. В барунгойтском же комплексе присутствует овирапторид *Ingenia*, а также найдены остатки дромеозаврид, сходных с велоцираптором, но более точно пока не определенных.

Джадохтский велоцираптор представляет "узкоголовых" Дромеозаврид, пока единственно известных из рассматриваемого комплекса. Овирапториды характеризуют оба последовательных комплекса, при этом в джадохтском присутствует более примитивный овираптор, тогда как в барунгойтском — более специализированная *Ingenia*. Заурорнитоидиды стратиграфически, возможно, были более широко распространенными, так как известны и из нэмэгэтского горизонта. Таким образом, оба комплекса характеризуются близкими связями входящих в них форм и только лишь на данных по тероподам едва ли можно было разделять их. Однако с учетом нетероподовых динозавров и результатов изучения млекопитающих, которыми богаты обе свиты горизон-

та (в толщах других верхнемеловых горизонтов остатки млекопитающих почти неизвестны), а также пресноводных фаун (Gradzinski, Kielan-Jaworowska, Maryanska, 1977; Maryanska, Osmolska, 1974, 1975) такое подразделение получает более или менее веское обоснование. При этом заключение о возрасте млекопитающих дается на основании сравнения с североамериканскими формами (Kielan-Jaworowska, 1969, 1970, 1971 1974 а, б, 1975 а, б).

Фауноносные отложения джадохтской свиты формируют крупные местонахождения на юге страны — Байн-Дзак (Шабарак-Усу в американских публикациях), Тугрикин-Ширэ, открытый недавно Дзамын-Хонд. Барунгойотская свита слагает известные юго-западныетустонахождения Хермин-Цав и Хулсан.

Нэмэгэтский горизонт. Тероподовый комплекс состоит из тираннозаврид (Tarbosaurus, Alioramus), орнитомимид (Gallimimus), заурорнитотид (Saurornithoides), дромеозаврид (Adasaurus), дейнохейрозавров (Therizinosaurus, Deinocoelurus). Монгольские тираннозавриды конца мела близки к североамериканским. Выше отмечалось, что один из более ранних представителей семейства (алектрозавр) присутствует в байнширэнском комплексе. Орнитомимиды представлены прогрессивной ветвью, также сходной с североамериканскими. Дромеозавриды относятся к "высокоголовым", обычно имеющим широкое стратиграфическое распространение, однако нэмэгэтский вид представляет специфическую линию семейства, "хищнический" коготь стопы которого испытывал сильное уменьшение до размеров обычного. Такие дромеозавриды пока известны только в рассматриваемом комплексе. Нэмэгэтский заурорнитотид значительно крупнее джадохтского. Однако наиболее специфическими элементами являются крупные тероподы — дейнохейрозавры с редуцированными передними конечностями и гигантскими когтевыми фалангами. Они представлены двумя семействами, ныне известными только в данном комплексе на юго-западе страны. Крупные когтевые фаланги по отдельности находились также в Забайкалье, Казахстане, Нигерии (Рождественский, 1970; Riegles, 1967), однако их отличие от монгольских довольно явное, что наводит на мысль о существовании в разных областях нескольких, возможно, одновременных ветвей теропод с гигантскими когтями.

Нэмэгэтский тероподовый комплекс довольно своеобразен и существенно отличается от стратиграфически более ранних собственно джадохтского и барунгойотского. Он характеризует более верхнюю часть мелового разреза Монголии. При этом в последнее время по данным пресноводных фаун и литолого-тафономическим особенностям предлагается подразделить на две части отложения, увенчивающие верхнемеловой разрез и ранее относившиеся к единой нэмэгэтской свите юго-запада МНР. Нижняя часть отложений составляет главные костеносные поля крупных местонахождений группы Нэмэгэту (собственно Нэмэгэту, Алтан-Ула, Цаган-Хушу, Гурилын-Цав, Бугин-Цав и т. д.). Именно в этих отложениях содержится богатая динозавровая и, в частности, тероподовая фауна, создавшая известность этому обширному району после исследований Палеонтологической экспедиции АН СССР (Ефремов, 1949, 1954а; Рождественский, 1957б). Верхняя часть представлена отложениями различного генезиса, в отношении остатков динозавров существенно обедненными. Подобные толщи имеют выходы, в частности, в местонахождении Ногон-Цав (здесь они выделялись под названием ногонцавской свиты; Барсболд, 1970, 1972 б), а также в верхней части мелового разреза местонахождений Бугин-Цав, Хайч и Наранбулак. Выделение верхней части нэмэгэтских отложений, отличающихся от нижней более богатой фауной, приближает нас к установлению верхней границы мелких толщ, перекрывающихся палеогеновыми отложениями.

Региональная корреляция и ярусная датировка. Стратиграфия континентального мела Монголии, ныне довольно детально разработанная в тех интервалах, где содержатся помимо беспозвоночных и позвоночных, наиболее нуждается в широкой межконтинентальной корреляции. Условия и возможности в этом отношении весьма неодинаковы. При всем разнообразии органических остатков в меловых отложениях МНР, широкое региональное сопоставление подразделений мела для стратиграфических целей нередко затруднено. Причиной тому прежде всего специфика субуго континентального мела Монголии и заключенных в нем органических групп по сравнению с международными стратиграфическими стандартами, основанными главным образом на морских отложениях и соответствующих фаунах. Далее, трудности биостратиграфического сопоставления с далеко отстоящими регионами на основании различных органических групп приводят к противоречивой интерпретации. По-видимому, в отношении

более или менее обоснованной корреляции предпочтение надо отдавать биостратиграфическим показаниям тех групп, генетические связи которых, особенно в межконтинентальном плане, вырисовываются хотя бы отчасти. В этом смысле среди монгольских меловых фаун на первое место выдвигаются динозавры и млекопитающие, при этом фауны второй половины мела, как более разнообразные, имеют определенное преимущество. Межконтинентальная корреляция монгольских меловых подразделений на основании отмеченных фаун ориентируется ныне главным образом на североамериканские фауны и их стратиграфические эквиваленты. По беспозвоночным же корреляция на аналогичном уровне ограничена, хотя по ряду интервалов разрабатываются достаточно широкие сопоставления. Примером могут служить уже отмечавшиеся данные по пресноводным фаунам (преимущественно моллюскам) Средней и Центральной Азии.

В региональной и межконтинентальной корреляции меловых монгольских подразделений ныне достигнут определенный прогресс. Однако нижняя часть мела Монголии практически исключается из сопоставлений. Ярусная датировка в применении к монгольским подразделениям остается во многом лишь условной.

В нижнемеловой части обрисовывается возможно сопоставление хухтэксского горизонта, широко распространенного в МНР (Каландадзе, Курзанов, 1974), с формацией Кловерли (Moberly, 1960; Ostrom, 1970 b) на основании прогрессивных орнитомимид, а также дромеозаврид в возрастном интервале, укрупняемом для горизонта до апта-альба (Барсболд, Воронин, Жегалло, 1971; Мартинсон, 1971, 1975; Мартинсон, Шувалов, 1973; Шувалов, 1970 а, б, 1974, 1975). Данные по раннемеловым млекопитающим не противоречат такой датировке (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Dashzeveg, 1975). Вместе с тем пситтакозавров, находимых в этом горизонте, иногда считают характерными для более древнего, неокомского возраста (Рождественский, 1971, 1974), что, по-видимому, не совсем согласуется с их отношением к широкому стратиграфическому распространению (Шувалов, 1974).

В верхнемеловой части сопоставления с североамериканскими стандартами более или менее возможны лишь для ее второй половины. Это связано с тем, что нижняя часть верхнемелового разреза в сравнимых областях Северной Америки представлена преимущественно морскими толщами (Cobban, Reeside, 1952; Russell L. S., 1930, 1964; Russell D. A., 1967), тогда как в Монголии соответствующие интервалы или лишены остатков динозавров (сайншандский горизонт), или же их присутствие не дает особо многого при биостратиграфических построениях и внутри страны (баянширэнский горизонт). Вместе с тем вторая половина верхнего мела и в Северной Америке, и в Монголии содержит разнообразную фауну как динозавров, так и млекопитающих.

По данным немногочисленных сборов пресноводных фаун, известных в Северо-Восточном Китае, а также в Южном Приморье (Gtabau, 1923; Suzuki, 1943; Якушина, 1964; Мартинсон, Сочава, Барсболд, 1969) и с учетом стратиграфического положения опорной сайншандской свиты условная датировка сайншандского горизонта в пределах альб-сеномана, но склоняющаяся более к нижнемеловому интервалу, кажется более или менее приемлемой (Мартинсон, Сочава, Барсболд, 1969; Барсболд, 1970, 1972б; Мартинсон, 1975; Шувалов, 1975; Сочава, 1975).

Баянширэнский горизонт, содержащий на юго-востоке специфическую фауну теропод и динозавров в целом, немало различающуюся от комплексов юга и юго-запада, характеризуется присутствием более примитивных орнитомимозавров. Подобные общие указания на основе тероподовых фаун в совокупности с данными по пресноводным группам, а также стратиграфическим положением опорной для горизонта одноименной свиты обосновывают его более древний возраст по сравнению с нэмэгтским и, возможно, также джадохтским горизонтами в противовес одной из наиболее ранних датировок (Малеев, 1952).

Данные по анкилозаврам баянширэнского и джадохтского горизонтов, а также протоцератопсидам из местонахождения Ширэгин-Гашун на юго-западе, отложения которого сопоставимы (Барсболд, 1972 а, б; Шувалов, 1975) с толщами баянширэнской свиты юго-востока, рассматриваются как свидетельства в пользу большей древности баянширэнского горизонта (Рождественский, 1971, 1974; Maryanska, Osmolska, 1975; Maryanska, 1977). Пресноводные фауны (преимущественно моллюски) дают определенную возможность для сопоставления с аналогичными данными по Средней Азии. При этом сопоставляемые фаунистические комплексы в Фергане и Восточном Приарале (Сочава, 1965; Мартинсон, 1965) соответствуют токубайской (альб-сено-

ман), а также яловачской и бастобинской свитам (нижний сенон), принимавшимся условно маркирующими интервал баянширэнского горизонта (Барсболд, 1970, 1972б; Мартинсон, 1973, 1975; Сочава, 1975). В силу этого предположительная датировка горизонта с учетом стратиграфического положения отнесенной к нему одноименной свиты может отвечать широкому интервалу от сеномана до нижнего сенона, в нашем случае условно сужаемого до сеномана-турона.

Джадохтский горизонт по фауне примитивных млекопитающих допускает сопоставление с более или менее близкими североамериканскими группами. При этом за основу принимается заключение о том, что фауны нижней части горизонта, содержащиеся в отложениях джадохтской свиты, заполняют пробел между альбскими формами из Тринити-Сэндстоун штата Техас и кампанскими из отложений формации Джадис-Ривер штата Монтана (Kielan-Jaworowska, 1968, 1969, 1970). Отсюда возраст низов джадохтского горизонта, т. е. собственно джадохтской свиты не без доли условности определяется в рамках интервала коньяк—сантон (Kielan-Jaworowska, 1969, 1970, 1974 а, б, 1975 а, б).

Датировка верхней части джадохтского горизонта, представленной барунгойтской свитой, также основана на данных фауны млекопитающих Монголии и Северной Америки с учетом связей между более ранними (джадохтскими) и более поздними (барунгойтскими) формами внутри самого горизонта. В Северной Америке стратиграфическими аналогами барунгойтской свиты будут формации Аппер-Милк-Ривер, Джадис-Ривер, Олдмэн (Cobban, Reeside, 1952; Russell, 1964, 1970; Ostrom, 1965; Morriss, 1967; Sloan, 1970; Fox, 1970, 1971, 1972), отсюда ее возраст принимается в пределах кампана (Kielan-Jaworowska, 1974 а, б, 1975 а, б; Gradzinski, Kielan-Jaworowska, Maryanska, 1977). Таким образом, нижние и верхние возрастные границы джадохтского горизонта считаются соответствующими нижнему сенону и кампану.

Сопоставления нэмэгэтского горизонта строятся преимущественно на данных по связи динозавровых фаун, линии развития которых нисходят к более ранним комплексам. Вместе с тем специфичность теропод и других динозавров, характер комплексов пресноводных фаун и стратиграфическое положение представляющих горизонт отложений нэмэгэтской и ногонцавской свит свидетельствуют о том, что нэмэгэтский горизонт увенчивает верхнемеловой разрез на юго-западе МНР, по-видимому, занимая наиболее высокое стратиграфическое положение в Центральной Азии (Барсболд, 1969, 1972 б). Верхняя часть континентального мела Монголии с крайне редкими находками млекопитающих должна сопоставляться с соответствующими подразделениями в Северной Америке. Отсутствие в МНР настоящих цератопсид и близкое сходство монгольских и североамериканских тираннозаврид и гадрозавров наводило на мысль о возможности сопоставления с формацией эдмонтон, коррелирующей с более нижней частью формации ланс (Cobban, Reeside, 1952; Russell, 1964; Russell, Chamney, 1967), и датировке нэмэгэтских отложений Маастрихтом (Рождественский, 1957 а, б, 1965, 1968, 1974). Биостратиграфические данные по пресноводным фаунам также привели к принятию подобного возраста, иногда обозначававшегося верхним сеноном (Мартинсон, Сочава, Барсболд, 1969; Барсболд, 1970, 1972 б; Станкевич, Сочава, 1974; Мартинсон, 1973, 1975; Шувалов, 1975; Kielan-Jaworowska, Sochava, 1969). Сопоставления с формацией эдмонтон (исключая ее верхнюю часть, как относящуюся к группе ланс) и ее эквивалентами (Сент-Белли-Ривер и др.) ныне представляются обоснованными и по более новым данным о монгольских динозавровых фаунах (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972). Вместе с тем датировки сопоставляемых североамериканских подразделений постепенно уточняются, и стратиграфический уровень, соответствующий эдмонтонскому этапу, определяется ныне в интервале верхний кампан - 'нижний Маастрихт, что подтверждается и радиологическими данными (Morriss, 1967). Подобный интервал и принят для нэмэгэтских фаунистических комплексов (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; Maryanska, Osmolska, 1974, 1975; Gradzinski, Kielan-Jaworowska, Maryanska, 1977; Maryanska, 1977).

Таким образом, региональная и межконтинентальная корреляция меловых стратиграфических горизонтов Монголии, объединяющих выделенные к настоящему времени свиты, проводится на основании различных фаун. Наиболее нижний из объединяющих фауноносные отложения хухтэский горизонт в рамках апт-альбского интервала более или менее соответствует стратиграфическому уровню формации Кловверли в штате Монтана. Следующий, сайншандский горизонт вблизи границы нижнего и среднего мела датируется альб-сеноманом на основании сходства пресноводных моллюсков с распро-

страненными в Северо-Восточном Китае и, как отмечалось, скорее относится к нижнему мелу. Баянширэнский горизонт, по данным пресноводных фаун, также условно соответствует интервалу сеноман-нижний сенон, устанавливаемому для токубайской, яловачской и бастобинской свит в районах Средней Азии (Фергана, Южное Приаралье) и, возможно, отвечает интервалу сеноман-турон. Нижняя часть джадохтской свиты одноименного горизонта датируется с долей вероятности нижним сеноном при сопоставлении с Северной Америкой, однако его взаимоотношения с баянширэнским горизонтом не совсем ясны. По всей вероятности, баянширэнский горизонт и представляющая его одноименная свита действительно древнее джадохтской свиты, что подтверждает сеноман-туронский возраст первой. Барунгойотская свита, отвечающая верхней части джадохтского горизонта, принимается соответствующей кампану при сопоставлениях с Северной Америкой. Аналогичная корреляция приводит к принятию интервала кампан - низы Маастрихта для нэмэгэтского горизонта.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематическая часть содержит описание всех хищных динозавров, известных в настоящее время в Монголии. Описание строится на основе коллекции монгольских теропод, наиболее полно представляющей широкое разнообразие поздних ветвей хищных динозавров. Из приведенных ниже лишь характеристика североамериканских ценагнатид (*Caenagnathidae*), отсутствующих в Монголии и относимых к овирапторозаврам, основывается на литературных данных.

В сводке содержатся наиболее полные для настоящего времени сведения о таксонах различного ранга. Они включают пересмотренное определение подотряда Theropoda, а также характеристику инфраотрядов, семейств, подсемейств и т. д. Для сравнения использовались все данные по хищным динозаврам, известные по литературе. Всего описывается 7 инфраотрядов, 12 семейств из 19 известных, 4 подсемейства, 14 родов и 16 видов.

ПОДОТРЯД THEROPODA

Хищные двуногоязвщие зауриский различной величины. Предглазничные отверстия присутствуют. Базисфеноидная капсула и базиптеригонидные отростки разной степени развития. Базиптеригонидные соединения от подвижного до заблокированного. Полость среднего уха иногда с костными стенками. Птеригонидные отростки сошников разного удлинения. Позвонки чаще платицельные. Ключицы и грудина иногда присутствуют. Коракоиды чаще небольшие, лопатки суженные, с развитыми акромиальными отростками. Передние конечности иногда редуцированные. Кисть чаще трехпалая, третий палец в разной степени редуцирован. Запястье шкивного или нешкивного строения. Таз в форме препубической и опистопубической долихоилии, реже альтиилии. Задние конечности чаще функционально трехпалые, первый палец стопы в различной степени редуцирован, второй палец иногда отгибающийся, с хищническим когтем. Поздний триас - мел.

С о с т а в. Семь инфраотрядов

ИНФРАОТРЯД COELUROSAURIA HUENE, 1914

Coelurosauria: Huene, 1914, с. 154; 1956, с. 417; 1956, с. 610; Рождественский, Татарин, 1964, с. 530; Барсболд, 1976б, с. 74.

Coeluroidea: Nopcsa, 1928, с. 183.

Д и а г н о з. Мелкие, реже умеренно крупные зубатые тероподы. Таз препубический.

С о с т а в. Шесть семейств: Podokesauridae Huene, 1914; Compsognathidae Huxley, 1870; Coeluridae Marsh, 1881; Saurornithoididae Barsbold, 1974; Elmsauridae Osmolska (in print); Avimimididae Kurzanov, 1981*.

С р а в н е н и е. Развитие препубического таза является отличительной особенностью целурозавров от наиболее сходных по величине и строению дейнонихозавров.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний триас - мел; Северная Америка, Западная Европа, Центральная Азия.

СЕМЕЙСТВО SAURORNITHOIDIDAE BARSBOLD, 1974

Saurornithoididae: Barsbold, 1974, с. 7.

Д и а г н о з. Мелкие и умеренно крупные целурозавры. Череп небольшой, с удлиненной лицевой частью, сильно вытянутыми предглазничными отверстиями, базисфеноидной капсулой и костной полостью среднего уха. Максиллярные отверстия удлинен-

* Два последних семейства отнесены к инфраотряду условно; их авторские описания во время завершения рукописи находились в печати и потому не включены в систематическую часть.

ные, крупные. Наружные носовые отверстия в задне-вентральной части ограничены челюстными костями. Скуловая кость слабо расширяется при отхождении задних отростков. Зубы мелкие, тесно расположенные, преимущественно с задней зазубренностью. Хвостовые позвонки без окостеневающих сухожилий. Стопа с отгибающимся вторым пальцем.

С о с т а в . Один род *Saurornithoides* Osborn, 1924.

С р а в н е н и е . Удлиненный череп с вытянутыми дополнительными предглазничными отверстиями и отгибающийся палец стопы отличают заурорнитоидид от наиболее сходных целурид, а также других семейств целурозавров.

З а м е ч а н и я . Систематическое положение заурорнитоидид длительно оставалось неясным. Предполагалось относить их к дромеозавридам, а также выделять среди них как самостоятельное подсемейство (Colbert, Russell, 1969; Ostrom, 1969a, 1976a) или относить к семейству Troodontidae (Russell, 1948, 1969). Однако препубличный таз заурорнитоидид четко отличает их от дромеозаврид, также обладающих стопой с отгибающимся вторым пальцем (Барсболд, 1976 б). Семейство Troodontidae, основанное на крайне недостаточном материале (типовой экземпляр - единственный зуб, отличный от зубов заурорнитоидид, см. Leidy, 1856) занимает неопределенное (если вообще валидное) систематическое положение.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Южная и Юго-Западная Монголия.

Р о д *Saurornithoides* Osborn, 1924

Saurornithoides: Osborn, 1924, с. 3; Barsbold, 1974, с. 7.

Т и п о в о й в и д - *Saurornithoides mongoliensis* Osborn, 1924; верхний мел, формация Джадохта; Южная Монголия.

Д и а г н о з . См. диагноз семейства.

С о с т а в . Два вида: *Saurornithoides mongoliensis* Osborn, 1924 и *S. junior* Barsbold, 1974.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Сенон; Южная и Юго-Западная Монголия.

***Saurornithoides mongoliensis* Osborn, 1924**

S. mongoliensis: Osborn, 1924, стр. 3, фиг. 3-4.

Г о л о т и п - AMNH № 6516; череп плохой сохранности и остатки посткраниального скелета; верхний мел, формация Джадохта, местонахождение Баин-Дзак, Южная Монголия.

Д и а г н о з . Мелкие заурорнитоидесы с 17-18 в верхней и 27-28 зубами в нижней челюстях. На 5 мм длины заднего края верхнечелюстного зуба, приходится 12 зубчиков.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижний сенон; Южная Монголия.

М а т е р и а л . Голотип.

***Saurornithoides junior* Barsbold, 1974**

S. junior: Barsbold, 1974, с 8, рис. 1-6, табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 2; табл. III, табл. IV, фиг. 2-3.

Г о л о т и п - ПСТ ГИН АН МНР, № 100/1; неполный череп и передние части нижних челюстей; крестцовые позвонки; неполная серия хвостовых позвонков; фрагменты правой голени и метатарзуса; верхний сенон, Нэмэгэтская свита; местонахождение Бугин-Цав, Юго-Западная Монголия.

Д и а г н о з . Умеренно крупные заурорнитоидесы с 19-20 в верхней и 33-35 зубами в нижней челюстях. На 5 мм длины заднего края зубов приходится соответственно 12 и 15-17 зубчиков.

О п и с а н и е . Череп с удлиненной сужающейся лицевой частью. Максиллярные отверстия расширяются сзади. Предчелюстные кости без нижних отростков: Челюстные кости ограничивали задне-нижнюю часть наружных носовых отверстий и формировали их вогнутые расширенные вентральные края. В основании черепа находится крупная полая базисфеноидная капсула с сужавшимися передним (базисфеноидным) отростком, дорзально несшим узкую продольную борозду, отмечающую основание сфеномоида. Гипофизная ямка находится сразу выше заднего окончания борозды. В задне-вентральной части капсулы вбок отходят укороченные, расширенные, горизонтально нап-

равленные базиптеригоидные отростки, предположительно принимавшие участие в формировании входных отверстий парабазальных каналов. В нижней части боковых стенок мозгового черепа расположены крупные продолговатые полости среднего уха, ограниченные сзади парокципитальными отростками. Медиальная стенка полости среднего уха несет ряд отверстий, из которых наиболее заднее, прилегающее непосредственно к передней стенке парокципитального отростка, отождествляется с овальным окном. Ниже верхнего края полости и впереди овального окна располагается выход для VII нерва. Ниже и впереди овального отверстия в задне-нижней части полости уха находится крупное отверстие, предположительно отождествляемое с отверстием воздушных синусов базисфеноида. Крупное, отверстие на боковой стенке мозгового черепа сразу выше верхнего края полости связано с выходом V нерва. Боковая стенка сложена переднеушной и латеросфеноидом, формировавшими неподвижное соединение с теменной костью. Впереди латеросфеноидов в проксимальном окончании прохода для обонятельных нервов находится маленькая непарная кость, предположительно отождествляемая с пресфеноидом.

Передний отдел нижней челюсти удлиннен и сужен, состоит преимущественно из зубной кости. Пластинчатая кость с крупным задне-нижним отростком и удлиненным, клиновидно суженным передним концом, несшим отверстие для входа в меккелев канал, протягивающийся до симфиза. Зубы мелкие, тесно расположенные, более задние загнутые, с гладким передним и зубчатым задним краями, на 5 мм длины которых в верхней и нижней челюсти приходится соответственно 12 и 15—17 зубчиков. В верхней челюсти 19-20, в нижней 33-35 зубов.

Шесть сращенных крестцовых позвонков. Хвостовые позвонки платищельные, без окостеневающих сухожилий, передние более укороченные, задние последовательно увеличивавшиеся. Шевроны у позвонков переднего отдела вытянуты дорзо-вентрально, в заднем отделе они последовательно укорачиваются вплоть до уплощенных продолговатых структур.

Мезотарзальный сустав типично тероподового облика, представлен астрагалом с высоким восходящим отростком и пяточной костью, соединенными с дистальным концом большой берцовой; к последней плотно прилегает окончание узкой малой берцовой кости. В проксимальной части плюсны вторая и особенно четвертая метатарзальная кости утолщенные, окончание третьей же сильно сжато с боков и отнесено назад, тогда как смежные кости соприкасаются с другими спереди.

Сравнение. Отличается от *S. mongoliensis* более крупными размерами и большим числом зубов.

Распространение. Верхний сенон; Юго-Западная Монголия.

Материал. Кроме голотипа, остатки посткраниального скелета одного экземпляра № 100/2.

ИНФРАОТРЯД DEINONYCHOSAURIA COLBERT ET RUSSELL, 1969

Deinonychosauria: Colbert, Russell, 1969, с 45; Барсболд, 1976б, с. 74.

Диагноз. Мелкие и умеренно крупные зубатые тероподы. Таз опистопубический. Стопа с отгибающимся вторым пальцем.

Состав. Семейство Dromaeosauridae Matthew et Brown, 1922.

Сравнение. Опистопубический таз и стопа с отгибающимся пальцем служат отличительными признаками дейнонихозавров от остальных теропод.

Распространение. Мел; Северная Америка, Центральная Азия.

СЕМЕЙСТВО DROMAEOSAURIDAE MATTHEW ET BROWN, 1922

Dromaeosaurinae: Matthew, Brown, 1922, с 367;

Dromaeosauridae: Ostrom, 1969b, с. 11.

Типовой род — *Dromaeosaurus* Matthew et Brown, 1922

Диагноз. Череп варьирует по высоте. Базисфеноидная капсула отсутствует. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Передний и задний отделы нижнечелюстной ветви соединены веночной костью. Хвостовые позвонки с окостеневающими сухожилиями, без плевроцелей. Ключица отсутствует. Лобковая кость с округлым латерально уплощенным дистальным окончанием. Седалищная кость укорочена, с крупным оппораторным отростком. Кисть со шкивным запястьем. В стопе третья метатарзальная кость проксимально иногда сильно сжатая.

Состав. Два подсемейства: Dromaeosaurinae Matthew et Brown, 1922 и Velociraptorinae subfam. nov.

З а м е ч а н и я . Строение черепа у дромеозаврид во многом вполне отвечает общему типу, наблюдаемому у зубатых теропод (целурозавры, карнозавры), у которых большей частью отсутствует базисфеноидная капсула и базиптеригоидное сочленение носит подвижный характер. Как и у тираннозаврид, вечная кость связывает передний и задний отделы нижнечелюстной ветви; как у большинства теропод, ключица отсутствует. Стопа характеризуется развитием отгибающегося пальца, имеющимся и у зурорнитоид. Наибольшие отличительные черты дромеозаврид относятся к их тазовой области и выражаются в обращенном положении лобковой кости и латерально-уплощенной конфигурации ее дистального окончания. Довольно специфично сильное окостенение сухожилий хвостовых позвонков, что не встречается у других теропод.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Мел; Северная Америка, Центральная Азия.

ПОДСЕМЕЙСТВО DROMAEOSAURINAE MATTHEW ET BROWN, 1922.

Dromaeosaurinae: Matthew et Brown, 1922. с 367.

Диагноз. Умеренно крупные дромеозавриды с высоким, относительно крупным черепом.

Состав. Три рода: Dromaeosaurus Matthew et Brown, 1922; Deinonychus Ostrom, 1969; Adasaurus gen. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Мел; Северная Америка, Центральная Азия.

Род *Adasaurus Barsbold, gen. nov*

Родовое название от ада, монг. - злого духа в народной мифологии.

Типовой вид — *Adasaurus mongoliensis* sp. nov.; верхний сенон, Нэмэгэльская свита; Юго-Западная Монголия.

Диагноз. Когтевая фаланга отгибающегося второго пальца стопы сильно уменьшена.

Состав рода. Род монотипический.

Сравнение. От других представителей подсемейства адазавры отличаются сильной редукцией "хищнической" когтевой фаланги стопы.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний сенон; Юго-Западная Монголия.

Adasaurus mongoliensis sp. nov.

Рис. 24А, 27А

Голотип - ПСТ ГИН АН МНР, № 100/20; неполный череп и остатки посткраниального скелета; верхний сенон, Нэмэгэльская свита; местонахождение Бугин-Цав, Юго-Западная Монголия.

Описание. Вторая метатарзальная кость значительно утончена, "хищническая" когтевая фаланга отгибающегося второго пальца стопы редуцирована до размеров, сопоставимых с когтевыми фалангами опорных пальцев.

З а м е ч а н и я . Большое сходство адазавра с другими представителями подсемейства освобождает от повторения общих черт черепа (см. Colbert, Russell, 1969; Ostrom, 1969 b). Дополнительные различия могут проявляться лишь в общих пропорциях тела различных дромеозаврин.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний сенон; Юго-Западная Монголия.

Материал. Кроме голотипа, задние конечности и остатки посткраниального скелета (без передней части) экземпляра № 100/51.

ПОДСЕМЕЙСТВО VELOCIRAPTORINAE BARSBOLD SUBFAM. NOV.

Диагноз. Мелкие дромеозавриды с низким, относительно небольшим черепом.

Родовой состав. Один род *Velociraptor* Osborn, 1924.

Сравнение. Отличаются от дромеозаврин меньшими размерами и, в особенности, небольшим низким черепом.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Центральная Азия.

Род *Velociraptor* Osborn, 1924

Velociraptor: Osborn, 1924, с. 1.

Типовой вид — *Velociraptor mongoliensis* Osborn; верхний мел, формация Джадохта; Южная Монголия.

Диагноз. См. описание вида.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Поздний мел; Южная Монголия.

Velociraptor mongoliensis Osborn, 1924

Velociraptor mongoliensis: Osborn, 1924, с. 1, фиг. 1-2; Suess, 1977, с. 174, рис. 2.

Голотип - AMNH 6515; частично разрушенный череп и фаланги кисти; нижний сенон, джадохтская свита; местонахождение Баин-Дзак, Южная Монголия.

Описание. Череп низкий, с удлиненной лицевой частью. Максиллярные отверстия округлые, небольшие. Межчелюстные кости с нижними отростками. Базисфеноидная капсула отсутствует. Базиптеригоидные отростки направлены вниз и вперед. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Костная полость среднего уха отсутствует. Боковая стенка мозгового черепа сложена переднеушной костью и латеросфеноидом, формировавшими подвижное соединение с теменной костью. От овального окна отходит удлиненная бороздка, ограничивающая верхнезаднюю часть полости среднего уха и предположительно заключающая слуховую косточку. Впереди и ниже овального окна находится отверстие для выхода лицевого нерва. Венечная кость при соединении переднего и заднего отделов нижнечелюстной ветви образует подвижное пазовое соединение. Зубы относительно крупные, редко расположенные, с передней и задней зазубренностью. Посткраниальный скелет легкий. Десять шейных, 13 спинных и пять сросшихся крестцовых позвонков. За исключением самых первых, презагаофизы и шевроны хвостовых позвонков с удлиненными костными нитями, представлявшими окостеневающие сухожилия хвостовых мышц. Эти костные нити, протягивающиеся на длину 8-10 позвонков, складываются в плотно упакованные костные тяжи, симметрично протягивающиеся вдоль поперечных отростков. Грудина уплощенная, крупная, в форме щита. По дорзально-боковым краям грудины развиваются неглубокие желоба, по которым происходило ее соединение с коракоидами. Ключицы отсутствуют. Брюшные ребра состоят из узких латеральных и медиальных сегментов. Скапулокоракоид с округленно-расширенной коракоидной частью и узкой, удлиненной лопаточной ветвью. Подвздошная кость удлиненная, низкая, с раздвоенным передним флангом и утолщенным задне-вентральным краем. Лобковая кость с удлиненным стволем, ориентированным назад и вниз, с латерально-уплощенным округленным дистальным окончанием. Седалищная кость укорочена, параллельна лобковой, с крупным обтураторным отростком. Передние конечности нередуцированные, плечевая кость с крупным дельтовидным гребнем. Кисть шкивного строения, "хватательного" типа. Третья метатарзальная кость утончена в стволе, более короткая, чем третья и четвертая. Второй палец стопы сформирован по отгибющемуся типу и несет крупную "хищническую" когтевую фалангу.

Замечания. Низкий череп, редко расположенные зубы и легкий посткраниальный скелет отличают велоцираптора от дромеозавра и дейнонихуса.

Распространение. Нижний сенон, джадохтская свита; район Баин-Дзака и Тугрикин-Ширэ; Южная Монголия.

Материал. Полный скелет с черепом одного (№100/25) и частично разрушенный череп и остатки посткраниального скелета второго экземпляра (№ 100/24).

ИНФРАОТРЯД OVIPTOROSAURIA BARSBOLD, 1976

Oviraptorosauria: Барсболд, 1976 б, с. 74.

Диагноз. Мелкие и умеренно крупные беззубые тероподы с изогнутым укороченным клювом. Нижняя челюсть с крупными боковыми ямами. Таз препубический.

Состав. Два семейства: Oviraptoridae Barsbold, 1976 и Caenagnathidae Sternberg, 1940.

Сравнение. Изогнутый укороченный клюв и нижняя челюсть с крупными боковыми ямами отличают овираторозавров от всех теропод.

Распространение. Поздний мел; Центральная Азия.

СЕМЕЙСТВО OVIPTORIDAE BARSBOLD, 1976.

Oviraptoridae: Барсболд, 1976а, с. 685.

Типовой род — *Oviraptor* Osborn, 1924.

Диагноз. Череп высокий, сильно фенестрированный, челюсти с укороченной окклюзивной частью. Базисфеноидная капсула отсутствует. Сошники, сросшиеся с челюстными костями, при помощи парного зубовидного выступа соединяются с птеригоидами, разделяющими хоаны. Базиптеригоидное соединение неподвижное. Нижняя челюсть с сильно выпуклым окклюзивным краем и высоким аддукторным выступом. Отростки зубной кости участвовали в формировании краев прободенной насквозь нижнечелюстной ямы. Позвонки, включая и хвостовые, с плевроцелями. Ключица имеется. Лобковая кость с небольшим дистальным башмаковидным окончанием. Седалищная кость укорочена, с крупным обтураторным отростком. Кисть со шкивным запястьем. В стопе третья метатарзальная кость проксимально почти не сжата, первый палец редуцирован.

Состав. Два подсемейства: *Oviraptorinae* Barsbold, 1976 и *Ingeniinae* Barsbold, 1981.

Замечания. Беззубость - единственное, что характерно для овирапторид, и для орнитомимид. В остальном же признаки этих двух групп различаются крайне сильно. Так, у овирапторид окклюзивная часть челюстной укорочена, клюв был массивным и изогнутым, череп высоким, сильно фенестрированным, базисфеноидная капсула отсутствовала, базиптеригоидное соединение было заблокированным, тогда как у орнитомимид соответствующие признаки по своему характеру полностью противоположны. Строение небного комплекса у овирапторид представляет собой исключительное явление среди теропод и динозавров в целом. Сошники полностью срастаются с птеригоидами, что нетипично для теропод. Различия в строении нижней челюсти у овирапторид и орнитомимид столь же контрастны. В посткраниальном скелете у овирапторид отмечены черты, неизвестные у других теропод - развитие ключиц (вилочки) по птичьему типу, а также плевроцелей почти по всему позвоночному столбу, включая и хвост.

Распространение. Поздний мел; Южная и Юго-Западная Монголия.

ПОДСЕМЕЙСТВО OVIPTORINAE BARSBOLD, 1976

Oviraptoridae: Барсболд, 1976а, с. 685.

Диагноз. Умеренно крупные овирапториды с нередуцированными вторым и третьим пальцами кисти.

Состав. Один ряд *Oviraptor* Osborn, 1924.

Распространение. Ранний сенон; Юго-Западная Монголия.

Под *Oviraptor* Osborn, 1924

Oviraptor: Osborn, 1924, с. 7, Барсболд, 1976б, с. 68.

Типовой вид — *Oviraptor philoceratops* Osborn, 1924; нижний сенон, джадохтская и барунгойтская свиты; Южная и Юго-Западная Монголия.

Диагноз. Овирапторины, вторая и третья пальцы кисти которых с крупными, сжатыми с боков когтевыми фалангами.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Ранний сенон; Юго-Западная Монголия.

Oviraptor philoceratops Osborn, 1924

Oviraptor philoceratops: Osborn, 1924, с 7, фиг. 6—8; Барсболд, 1976б, с. 68.

Голотип - AMNH 6517; неполный череп и остатки посткраниального скелета; нижний сенон, джадохтская свита (формация Джадохта); район Баин-Дзака (Шабарак-Усу), Южная Монголия.

Описание. Предчелюстные кости, составлявшие основу массивного рогового надклювья, формировали переднюю часть крупного срединного продольного гребня с решетчатыми стенками, располагавшегося над наружными носовыми отверстиями. В строении его задней части участвовали фенестрированные носовые и лобные кости.

Передняя часть дорзального гребня несет узкие продольные парные карманы (или отверстия), предположительно ведущие в канал внутри переднего края гребня. Возможно, через них проходила глазничная ветвь тройничного нерва с сопровождающими сосудами. Зубовидный выступ в области срастания сошников и небных отростков челюстных костей располагался сразу сзади окончания парных продольных валиков небной поверхности. Выступ состоял из парных пластинчатых половин, расширявшихся к основанию и заостренных к вершине, выпуклых снаружи и медиально уплощенных. Между составляющими половинами выступа, разделяя хоаны, вклинивались сросшиеся воедино сошниковые отростки птеригоидов. Птеригоиды чрезвычайно массивные, вентрально вогнутые, с ниспадавшими наружными краями. Восходящий отросток эктоптеригоида упирался снизу в область соединения челюстной, скуловой и слезной костей. Суженные небные кости соединялись сзади с эктоптеригоидными, окаймляя снаружи внутренние носовые отверстия. Из-за переднего смещения эктоптеригоидов аддукторные вырезки продольно сильно вытянуты. Суставная поверхность квадратной кости с двумя крупными выпуклыми мышелками, разделенными глубокой впадиной. Базиптеригоидные отростки обособлены очень слабо, расширенная птеригоидная часть сочленения непосредственно охватывает передне-нижнюю часть базикrania, по-видимому, неподвижно соединяясь с ним. Зубная кость формирует укороченную массивную основу для рогового подклювья с валикоподобным внутренним утолщением, наиболее выпуклым в симфизальной области, отличавшейся укороченностью. Два задних удлиненных отростка зубной кости окаймляют переднюю большую половину смещенного вперед крупного нижнечелюстного отверстия сердцевидного очертания. Сзади оно ограничивалось надугловой костью, отдававшей вперед узкий длинный отросток, подразделявший отверстие на две неравные части. Аддукторный выступ расположен примерно в середине длины нижней челюсти, сзади нижнечелюстного отверстия. Передний отросток предсочленовой кости достигает уровня заднего края отверстия. Суставная поверхность сочленовой кости расширена, округлого очертания с выпуклым продольным гребнем, разделяющим наружную меньшую и внутреннюю большую суставные площадки. Ретроартикулярный отросток удлиненный, массивный.

Шесть крестцовых позвонков. Хвостовые позвонки укорочены, плевроцели отсутствуют лишь у самых последних из них. Грудина из пластинчатых парных элементов, соединенных сагиттально. Образованная ключицами вилочка U-образной формы, с широко расходящимися ветвями, каждая из которых соединялась с отвернутым кнаружи краем акромиального отростка лопатки. Подвздошная кость с расширенным передним и суженным задним фалангами. Лобковая кость с небольшим ступенчатым дистальным окончанием. Клиновидно расширенный обтюраторный отросток расположен на середине длины всей кости. Первая метакарпальная кость более чем вдвое короче второй и третьей. Пальцы кисти удлинены, из них вторая и третья почти равновелики, предкогтевые фаланги у них наиболее длинные. Когтевые фаланги сильно изогнуты, сжаты с боков, расширенные, дистально заостренные, с крупными бугорками для прикрепления связок сгибателей пальцев.

З а м е ч а н и я . Меньшие по размерам экземпляры, найденные западнее основных районов распространения находок овирапторов, предположительно отнесены к более молодым возрастным стадиям. Наиболее полно сохранившийся череп одного из них (№ 100/36) не имеет признаков сильно развитого гребня. Возможно, он был слабо выражен у молодых форм и не сохранялся в ископаемом состоянии. Костный гребень у овирапторов по общей форме, но не по составу слагающих элементов и расположению на черепе, во многом напоминал аналогичный гребень у казуаров. Фенестрация костной стенки гребня у овирапторов свидетельствует о наружном покрове, состоявшем из твердой (роговой) ткани. Рыхлость костной стенки гребня свидетельствует об обильном кровоснабжении, обычно имеющемся к примеру, у птиц, в присутствии наружного рогового покрова.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижний сенон, джадохтская и барунгойтская (нижняя часть) свиты; районы Баин-Дзак (Шабарак-Усу), Хермин-Цав, Южная и Юго-Западная Монголия.

М а т е р и а л . Черепа и посткраниальные скелеты двух экземпляров (один из них — ПСТ № 100/42 — хорошей сохранности), а также скелетные остатки более мелких особей (предположительно более молодые возрастные стадии).

ПОДСЕМЕЙСТВО INGENIINAE BARSBOLD, 1981

Диагноз. Мелкие овирапториды с сильно редуцированным вторым и третьим пальцами кисти.

Состав. Один род *Ingenia* Barsbold, 1981.

Сравнение. Ингениины отличаются от овирапторин значительно меньшими размерами и кистью с сильно редуцированными вторым и третьим пальцами.

Распространение. Поздний сенон, Юго-Западная Монголия.

Род *Ingenia* Barsbold, 1981

Ingenia: Барсболд, 1981, с. 35.

Типовой вид - *Ingenia yanshini* Barsbold, 1981; верхний сенон, барунгойотская свита, Юго-Западная Монголия.

Диагноз. Ингениины, вторые и третьи пальцы кисти которых несли уменьшенные, слабо изогнутые когтевые фаланги.

Состав рода. Род монотипический.

Распространение. Поздний сенон, Юго-Западная Монголия.

Ingenia yanshini Barsbold, 1981

Ingenia yanshini: Барсболд, 1981, с. 35, рис. 10.

Голотип - ПСТ ГИН АН МНР, № 100/30; нижняя челюсть и неполный посткраниальный скелет; верхний сенон, барунгойотская свита, местонахождение Хермин-Цав; Юго-Западная Монголия.

Описание. Первая метакarpальная кость менее чем в двое короче-второй и третьей, последовательно сильно редуцированных. В трехпалой кисти второй и третий пальцы прогрессивно короче, чем первый и сильно утончены, однако число составляющих их фаланг сохраняется полностью. Дистально фаланги этих пальцев укорачивались, но когтевые фаланги незначительно длиннее предкогтевых. Когтевая фаланга первого пальца относительно мало сжатая с боков и более изогнута, тогда как у второго и третьего они значительно сужены и мало изогнуты.

Замечания. Большое сходство с овирапторами освобождает от повторения тех общих черт в строении черепа и посткраниального скелета, которые уже были приведены в описании первого вида. У ингений кости были более массивными, чем ожидалось бы в пропорции к их меньшей величине. Как правило, эпифизы у них более расширены и утолщены. Из-за степени сохранности черепного материала костный гребень у ингений не наблюдался (возможно, он вообще отсутствовал).

Распространение. Верхний сенон, барунгойотская свита (верхняя часть); районы Хермин-Цав и Бугин-Цав, Юго-Западная Монголия.

Материал. Помимо голотипа, остатки черепа и посткраниального скелета четырех экземпляров (№ 100/30-100/33).

СЕМЕЙСТВО CAENAGNATHIDAE STERNBERG, 1940

Caenagnathidae Sternberg, 1940, с. 81; Csercraft, 1971, с. 805; Барсболд, 1981, с. 36.

Диагноз. Нижняя челюсть с удлиненной вогнутой окклюзивной частью и невысоким аддукторным выступом. Отростки зубной кости частично участвуют в формировании нижнечелюстного отверстия.

Состав. Один род *Caenagnathus* Sternberg, 1940.

Сравнение. У цеагнагид окклюзивная часть нижней челюсти низкая, удлиненная, с вогнутым дорзальным краем, невысоким аддукторным выступом в противоположность соответствующим признакам у овирапторид. Кроме того, у цеагнагид верхний отросток зубной кости практически полностью исключен надугловой костью из участия в образовании края нижнечелюстной ямы, тогда как у овирапторид подобного явления нет.

Замечания. Вначале цеагнагид отнесли к птицам (Sternberg, 1940; Russel, 1964; Csercraft, 1971), хотя нередко подчеркивались его рептилийные черты (Wetmore, 1956, 1960), представлявшие достаточными для отнесения их к орнитомимидам (Romer, 1956). Необычность самого типа строения нижней челюсти, выраженная в спе-

цифических чертах челюстного сустава, нижнечелюстной ямы и окклюзивной части вызывали противоречивые толкования, как в пользу отнесения ценагнатид к птицам, так и к динозаврам (Wetmore, 1960; Cracraft, 1971), однако неполнота материала не позволяла прийти к обоснованному решению. И лишь недавно было обращено внимание на поразительное сходство нижней челюсти ценагнатид и овирапторид, ставшее возможным благодаря новым находкам представителей последних в Монголии (Osmolska, 1976).

Это сходство было принято Х. Осмульской столь большим, что ценагнатид предлагалось не только относить к тероподам, но и включить в их состав овирапторов. Допускалось, что эта группа может занимать и более высокий таксономический ранг (Osmolska, 1976). Однако ко времени опубликования статьи Х. Осмульской семейство овирапторид было уже выделено, но без учета ценагнатид в составе инфраотряда овирапторозавров (Барсболд, 1976а, б). Ценагнатиды отнесены к тероподам в качестве второго семейства овирапторозавров.

Удлиненность окклюзивной части и невысокий аддукторный выступ, характеризующие нижнюю челюсть также у орнитомимид, имеют мало общего со специфическими чертами подобной структуры у ценагнатид.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Мел; Канада.

Р о д *Caenagnathus* Sternberg, 1940

Caenagnathus Sternberg, 1940, с. 81, рис. 1-5; Wetmore, 1960, с. 5; Cracraft, 1971, с. 806, рис. 1-2, табл. 92, фиг. 1-2.

Т и п о в о й в и д - *Caenagnathus collinsi* Sternberg, 1940, кампан, формация Олдман; Альберта, Канада.

Д и а г н о з . См. описание *C. collinsi* Sternberg, 1940.

С о с т а в р о д а . Два вида: *C. collinsi* Sternberg, 1940 и *C. sternbergi* Cracraft, 1971.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Кампан; Альберта, Канада.

***Caenagnathus collinsi* Sternberg, 1940**

Caenagnathus collinsi: Sternberg, 1940, с. 81, рис. 1-5; Wertmore, 1960, с. 5; Cracraft, 1971, с. 806, рис. 1-2 табл. 92, фиг. 1-2.

Г о л о т и п - NCP-3605/8776; почти полностью сохранившаяся нижняя челюсть; кампан, формация Олдман; район Стевивиль, Альберта, Канада.

О п и с а н и е . Зубная кость занимает не менее 2/3 длины всей нижней челюсти. Ее окклюзивные края на всем протяжении равномерно и полого вогнуты. Вследствие протяженного симфиза, занимающего больше четверти длины всей нижней челюсти, ее передняя часть удлинена и вогнута, с неглубокими продольными желобами в симфизальной поверхности, предположительно связанными с утолщенной рамфотеккой. Невысокий аддукторный выступ находится на уровне задней трети всей длины нижней челюсти, располагаясь примерно над серединой удлиненной и узкой нижнечелюстной ямы. Ее верхний наружный край образован надугловой костью. Отростки зубной кости участвуют в формировании преимущественно передне-нижнего участка края ямы.

Соединение горизонтально направленного верхнего отростка зубной кости с надугловой имеет сложнорасщепленный пазовый характер. В нижнечелюстном суставе продольная выпуклость разделяет расширенную медиальную суставную площадку от значительно уменьшенной латеральной. Ретроартикулярный отросток утолщенный. Предчленовная кость с удлиненным клиновидным передним отростком, протягивающимся до уровня заднего окончания окклюзивного края.

З а м е ч а н и я . Целесообразно дать более детальное, чем на надвидовом уровне, сравнение нижних челюстей ценагнатусов и овирапторов, чтобы показать их сходство и различия. Как отмечалось, сходство между ними состоит в развитии двух отростков зубных костей, наличии крупных нижнечелюстных отверстий, особых аддукторных выступов, а также в специфике нижнечелюстного сустава. В этих рамках имеются существенные различия, дополняющие рассмотренные выше.

Ценагнатусы

пологая вогнутость по всему окклюзивному краю;
симфиз протяженный;
нижнечелюстное отверстие суженное, удлиненное;
верхний наружный край отверстия сложен надугловой костью;
аудукторный выступ на расстоянии задней трети длины нижней челюсти и над серединой нижнечелюстного отверстия;
верхний отросток зубной кости горизонтально направлен;
передний отросток предсчелювной кости немного переходит за уровень переднего края нижнечелюстного отверстия;
надугловая кость без отростка, разделяющего нижнечелюстное отверстие;
нижнечелюстное отверстие значительно смещено назад.

Овирапторы

маленькая вогнутость в самой передней части края, выгнутого на большем протяжении;
симфиз укорочен;
отверстие широкое, округленное, двураздельное сзади;
верхний край отверстия целиком сложен зубной костью;
выступ на середине длины нижней челюсти и сзади отверстия;
отросток направлен по дуге вверх и назад
отросток достигает уровня заднего края нижнечелюстного отверстия;
кость отдает узкий удлиненный отросток, разделяющий отверстие;
отверстие смещено вперед

Распространение. Кампан, формация Олдман; район Стевивиль, Альберта, Канада.

Материал. Голотип.

Caenagnathus sternbergi Cracraft, 1971

Caenagnathus sternbergi: Cracraft, 1971. с 806, рис. 2.

Голотип - NMC 2690; задний конец правой нижнечелюстной ветви; кампан, формация Олдман; район Стевивиль, Альберта, Канада.

Замечания. Крайняя ограниченность данных по второму виду *C. sternbergi* Cracraft, 1971, выделенному по фрагменту кости с нижнечелюстным суставом, немного отличавшейся в пропорциях, делает нецелесообразным его описание.

ИНФРАОТРЯД CARNOSAURIA HUENE, 1920

Carnosauria: Huene, 1920, с. 211; Romer, 1956, с. 613; Барсболд. 1976б, с. 74;
Deinodontoidea: Рождественский, Татаринов, 1964, с. 585.

Диагноз. Гигантские хищные зубатые динозавры с крупным высоким черепом. Таз препубический. Передние конечности редуцированные.

Состав. Четыре семейства: Megalosauridae Huxley, 1870; Ceratosauridae Marsh, 1884; Allosauridae Marsh, 1877; Tyrannosauridae Osborn, 1906]

Сравнение. Гигантские размеры тела, крупный и высокий череп резко выделяют карнозавров среди других теропод. В отличие от дейнохейрозавров карнозавры характеризовались редукцией передних конечностей.

Распространение. Поздняя юра-мел; Северная Америка, Европа, Азия.

СЕМЕЙСТВО TYRANOSAURIDAE OSBORN, 1906

Tyrannosauridae: Osborn, 1906, с. 281

Диагноз. Базисфеноидная капсула отсутствует. Базиптиригоидное сочленение подвижное. Венечная кость соединяет обособленные передний и задний отделы нижней челюсти. Лобковая кость с очень крупным дистальным окончанием. Седлищная кость с проксимально смещенным обтураторным отростком. Ключицы отсутствуют. Передние конечности сильно редуцированы. Кисть без шкивного запястья, с двумя пальцами. В стопе третья метатарзальная кость проксимально сильно сжата.

Родовой состав. Восемь родов: Aublysodon Leidy, 1868 (*Gorgosaurus* Lambe, 1914); *Albertosaurus* Osborn, 1905; *Tyrannosaurus* Osborn, 1905; *Alectrosaurus* Gilmore, 1933; *Tarbosaurus* Maleev, 1955; *Daspletosaurus* Russelle, 1970; *Alioramus* Kurzanov, 1976.

Сравнение. Отсутствие базисфеноидной капсулы и подвижное базиптиригоидное сочленение отмечены, помимо тираннозаврид, только у аллозаврид и предполагаются у мегалозаврид и цератозаврид. Соединение переднего и заднего отделов ниж-

ней челюсти венечной костью пока обнаружено лишь у тираннозаврид, но может иметься и у других карнозавров. Ключицы, по-видимому, отсутствуют у всех карнозавров. Дистальное окончание лобковой кости у тираннозаврид пропорционально значительно более крупное, чем у других представителей группы. Наиболее резкое отличие тираннозаврид состоит в чрезвычайно сильном уменьшении передних конечностей и двупалом строении кисти, представляющих собой крайнюю степень редукции этих структур, отмеченную у карнозавров. От аллозаврид, по ряду черт очень близких, тираннозавриды отличаются также сильной проксимальной сжатостью третьей метатарзальной кости. Отсутствие рогоподобных выступов на черепе отличает тираннозаврид от цератозаврид.

Распространение. Поздний мел; Северная Америка, Центральная Азия.

Род *Tarbosaurus* Maleev, 1955

Tarbosaurus: Малеев, 1955б, с. 780; 1974, с. 139; Рождественский, Татарин, 1964, с. 539; Рождественский, 1965, с. 101.

Типовой вид - *Tarbosaurus efremovi* Maleev, 1955; верхний сенон, Нэмэгэртская свита; Юго-Западная Монголия.

Диагноз. См. описание вида.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Поздний сенон; Юго-Западная Монголия.

***Tarbosaurus efremovi* Maleev, 1955**

Tarbosaurus efremovi: Малеев, 1955б, с. 780, рис. 1.

Голотип — № 551-2, ПИН; череп и посткраниальный скелет; верхний сенон, Нэмэгэртская свита; Южная Монголия.

Описание. Череп массивный, высокий, сжатый с боков. Максиллярные отверстия относительно небольшие. Предчелюстные кости с нижними отростками. Челюстная кость крупная, высокая. Базисфеноидная капсула отсутствует. Базиптеригоидные отростки массивные, удлинённые, направлены вниз и вперед. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Парабазальный канал и костная полость среднего уха отсутствуют. Боковая стенка мозгового черепа сложена переднеушной костью и латеросфеноидом, соединявшимися швом сложной конфигурации между собой и теменной костью. Венечная кость почти достигает нижнечелюстного симфиза, пазовым подвижным соединением связывает передний и задний отделы нижней челюсти. Зубы крупные, с передней и задней зазубренностью, с притуплённой вершиной. Посткраниальный скелет отличается гигантскими размерами. Десять шейных, 13 спинных и 5 сросшихся крестцовых позвонков. Хвостовые позвонки с удлинёнными презигапофизами. Грудина отсутствует. Скапулокаракоиды относительно крупные преимущественно за счет удлинённых лопаточных ветвей. Седалищная кость умеренно высокая, с двупалым передним и суженным задним фалангами. Лобковая кость с массивным дистальным окончанием, в передне-заднем протяжении достигающим 2/3 длины ствола кости. Седалищная кость немного короче лобковой, с проксимально смещённым обтюраторным отростком и суженным дистальным окончанием. Кисть нешкивного характера, с редуцированной третьей метакarpальной костью и остатком базальной фаланги третьего пальца. Третья метатарзальная кость проксимально сильно сжата с боков и практически выключена из тарзального сустава.

Сравнение. По абсолютным размерам тарбозавры вполне соизмеримы с американскими тираннозаврами, однако череп у первых менее массивен и более вытянут, конфигурация составляющих элементов мозговой коробки несколько иная, зубы сильнее сжаты с боков. От представителей других близких родов тираннозаврид — альбертозавра и дасплетозавра - тарбозавры отличаются общими пропорциями, отсутствием костных выступов на черепе, различным соотношением и конфигурацией составляющих элементов его ростральной и глазничной частей, формой и строением зубов (Russell, 1970).

Замечания. А. К. Рождественский (1965) сводит различных монгольских тираннозаврид к одному виду *Tarbosaurus bataar* (Малеев, 1955), что в рамках определенного материала кажется заслуживающим внимания. Вместе с тем существуют формы, немало различающиеся как от тарбозавра, так и от тираннозавра, главным об-

разом, более легким скелетом и несколько иными пропорциями конечностей, числом зубов и других деталей строения, видимых на примере алиорамуса (Курзанов, 1974). Все это предполагает значительное разнообразие тираннозаврид в целом и их монгольских представителей в частности. Однако систематическая самостоятельность некоторых тираннозаврид должна уточняться на основе более полного материала.

Сжатость приводимой характеристики тарбозавра обусловлена имеющимися в литературе его детальными описаниями (Малеев, 1974).

Распространение. Верхний сенон; районы Нэмэгэту, Бугин-Цав, Ингени-Хобур, Юго-Западная Монголия.

Материал. Полный череп и посткраниальный скелет хорошей сохранности одного (№ 100/59), а также черепа и фрагменты скелета нескольких экземпляров различной сохранности.

ИНФРАОТРЯД ORNITHOMIMOSAURIA BARSBOLD, 1976

Ornithomimosauria: Барсболд, 1976б, с. 74.

Диагноз. Беззубые тероподы крупной величины с удлиненным выпрямленным клювом. Таз препубический.

Состав. Два семейства: *Ornithomimidae* Marsh, 1890 и *Garudimimidae* Barsbold, 1981.

Сравнение. От беззубых овираторозавров отличаются более крупными размерами и удлиненным выпрямленным клювом.

Распространение. Мел; Северная Америка, Центральная Азия.

СЕМЕЙСТВО ORNITHOMIMIDAE MARSH, 1890

Ornithomimidae: Marsh, 1890, с. 84.

Диагноз. Умеренно крупные и крупные орнитомимозавры. Предхвостовые позвонки с плевроцелями. Подвздошная кость удлиненная. Плюсна удлиненная, с проксимально сжатым третьим элементом. Первый палец стопы отсутствует.

Состав. Пять родов: *Ornithomimus* Marsh, 1890; *Struthiomimus* Osborn, 1917; *Dromiceiomimus* Russell, 1972; *Archaeornithomimus* Russell, 1972; *Gallimimus* Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972.

Распространение. Ранний (апт-альб) и поздний мел; Северная Америка, Центральная Азия.

Род *Gallimimus* Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972

Gallimimus: Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972, с. 105.

Типовой вид - *Gallimimus bullatus* Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972; верхний сенон, Нэмэгэльская свита; Юго-Западная Монголия.

Диагноз. См. описание вида.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Поздний сенон; Юго-Западная Монголия.

***Gallimimus bullatus* Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972**

Gallimimus bullatus: Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972, с. 105, рис. 1-18, табл. XXIX-LIII.

Голотип. №100/11, ГИН АН МНР; череп и частично неполные посткраниальный скелет; верхний сенон, Нэмэгэльская свита; местонахождение Цаган-Хушу, Юго-Западная Монголия.

Описание. Череп с открытой сзади базисфеноидной капсулой, расположенной впереди базиптеригоидных отростков и дорзально перекрывающей межптеригоидную яму. Вследствие этого базисфеноид вентральной частью капсулы дополнительно соединяется с птеригоидами, что должно хотя бы частично блокировать базиптеригоидное сочленение. Межптеригоидная яма значительно редуцирована. Входное отверстие пара-базального канала расположено впереди основания базиптеригоидных отростков. Костное основание клюва удлиненное, слегка расширенное. Пластинчатая кость не достигает симфиза. Венечная кость отсутствует. 10 шейных, 13 спинных и 6 крестцовых позвонков. Хвостовые позвонки с удлиненными презапофизами. Предхвостовые позвонки с плевроцелями. Ключица и грудина отсутствуют. Скапулокораконд с удли-

ненной лопаточной ветвью. Подвздошная кость с цельным передним и суженным, с параллельными нижним и верхним краями, задним флангами. Лобковая кость удлиненная, с проксимально смещенным обтюраторным отростком и крюковидно изогнутым дистальным окончанием. Плечевая кость с ослабленным дельтовидным гребнем. Кисть нешкивного типа, метакарпальные кости почти равновеликие, когтевые фаланги слабо изогнутые.

С р а в н е н и е . Орнитомимиды представляют собой группу в общем довольно однообразного строения, различия внутри которой проявляются, главным образом, в пропорциях частей их скелета. Так, у галлимимуса соотношение длины шейных и спинных позвонков (85%) больше, чем у других видов (у струтиомимуса, к примеру, это соотношение равно 76%). Крестец у галлимимуса также отличается большим удлинением по отношению к длине бедренной кости. Кроме того, у монгольской формы невральные отростки крестцовых позвонков не срастаются полностью даже у взрослых особей в отличие от наблюдаемого у орнитомимуса и струтиомимуса. Отношение предплечья к плечевой кости достигает у галлимимуса 66%, тогда как у перечисленных американских видов 70% и даже 91% (у дромицеомимуса).

З а м е ч а н и я . Базисфеноидная капсула установлена пока лишь у монгольских орнитомимид, но ее присутствие предполагается и у американских видов, и она доселе не обнаружена скорее всего из-за степени сохранности черепного материала.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний сенон; районы Нэмэгэту, Бугин-Цав и Ингэни-Хобур; Юго-Западная Монголия.

М а т е р и а л . Помимо голотипа, черепа и посткраниальные скелеты двух (№ 100/10, 100/12) и фрагментарные остатки нескольких экземпляров.

СЕМЕЙСТВО GARUDIMIMIDAE BARSBOLD, 1981

Garudimimidae: Барсболд, 1981, с. 30.

Д и а г н о з . Умеренно крупные орнитомимозавры. Предхвостовые позвонки без плевроцелей. Подвздошная кость укороченная. Плюсна укороченная, ее третий элемент проксимально почти несжатый. Первый палец стопы присутствует.

С о с т а в . Один род *Garudimimus* Barsbold, 1981

С р а в н е н и е . Гарудимимиды резко отличаются от орнитомимид сохранением первого пальца стопы, укороченностью плюсны и малой сжатостью третьего метатарзального элемента.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Центральная Азия.

Род *Garudimimus* Barsbold, 1981

Garudimimus: Барсболд, 1981, с. 30.

Т и п о в о й в и д - *Garudimimus brevipes* Barsbold. 1981. Сеноман—турон, баянширэнская свита; Юго-Восточная Монголия.

Д и а г н о з . Подвздошная кость высокая, со значительно суженным задним флангом. Третий тарзальный элемент соединялся преимущественно с проксимальной суставной поверхностью третьей метатарзальной кости.

С о с т а в . Род монотипический.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

***Garudimimus brevipes* Barsbold, 1981**

Garudimimus brevipes: Барсболд, 1981, с. 30, рис. 1 - 4.

Г о л о т и п - ПСТ ГИН АН МНР, № 100/13; череп, фрагменты осевого скелета, таз и неполные конечности; сеноман-турон, баянширэнская свита; местонахождение Байшин-Цав, Юго-Восточная Монголия.

О п и с а н и е . Базисфеноидная капсула, открытая сзади, соединялась с медиальными краями птеригонидов, дорзально перекрывая редуцированную межптеригонидную яму. Базиптеригонидное сочленение предположительно неподвижное. Входное отверстие парабазального канала ограничено сбоку нижним краем квадратного фланга птеригоида, сзади — птеригонидным отростком, медиально-вентральным краем основания базисфеноидной капсулы. Канал укорочен и направлен вначале вертикально, затем он проникал в пространство между квадратным флангом птеригоида и основанием базисфеноидной капсулы. Отсюда возможен проход дорзальнее подстилавшего капсулу пте-

ригоида между передне-нижним краем его квадратного фланга и вентро-латеральной частью капсулы. Эпиптеригоид в виде клиновидной пластины, вентрально расширенной. В нижней челюсти пластинчатая кость заканчивалась клиновидно, не достигая симфиза. Венечная кость отсутствовала. Ретроартикулярный отросток расширенный, с дорзально открытым углублением. Спинные и крестцовые позвонки без плевроцелей. Крестцовых позвонков шесть. У первого из них ребро обособлено от диапофиза и своим дистальным концом прислонено к медиальной поверхности подвздошной кости. Подвздошная кость высокая в передней части, немного короче локтовой, ее дорзальный край округленно-выпуклой конфигурации. Задний фланг кости суженный, с субпараллельными верхним и нижним краями. Бедренная кость незначительно короче большой берцовой. Два тарзальных элемента (III и IV), из которых третий (III) ложился на проксимальные суставные поверхности преимущественно третьей и лишь частично второй метатарзальных костей. Четвертый тарзальный элемент полностью соединился с одноименной метатарзальной костью. В стопе пять составляющих: три основных (II, III, IV) и две остаточных (I, V) метатарзальных кости. I метатарзальная кость с редуцированным, дистально клинообразным стволом, латерально прилегавшим ко II метатарзальной кости. Дистальная головка с выпуклой суставной поверхностью, обращенной немного медиально. Из трех основных элементов плюсны II наиболее укорочен, его проксимальный конец спереди расширен, сзади заметно сужен. III наиболее удлинен и утолщен, в дистальной части слегка изогнут, в проксимальной почти не сжат и полностью разделяет смежные метатарзальные элементы. IV метатарзальная кость по длине занимала промежуточное положение между II и III, ее проксимальный конец расширен. Дистальные головки костей с выпуклыми суставными поверхностями, сагиттально слабо разделенными бороздкой. V метатарзальная кость сильно редуцирована до состояния узкого, сжатого с боковой рудимента, примененного к IV метатарзальной кости. Первый палец стопы наиболее редуцирован, его когтевая фаланга заметно сжата с боков. Фаланг каждого из пальцев прогрессивно уменьшались в дистальном направлении, что наиболее выражено у IV пальца. Его когтевая фаланга (у других пальцев когтевые фаланги неизвестны) с уплощенной вентральной поверхностью.

З а м е ч а н и я . По развитию и строению базисфеноидной капсулы, открытой сзади, череп у гарудимимуса во многом похож на галлимимусовый. Удалось уточнить, что у последнего эпиптеригоиды были приняты за так называемые базиптеригоидные ветви птеригоидов (Osmolska, Roniewicz, Barsbold, 1972). У представителей обоих семейств развивались парабазальные каналы одинакового строения. Укороченность подвздошной кости и плюсны, несжатость третьей метатарзальной кости и полное разделение ею второй и четвертой метатарзальных костей, не соприкасавшихся друг с другом, соединение третьего тарзального элемента преимущественно с проксимальной суставной поверхностью третьей метатарзальной кости служат существенными отличительными признаками гарудимимусов.

Базисфеноидная капсула закрытого типа, предположительно заблокированное базиптеригоидное сочленение и сходный тип парабазальных каналов характерны, помимо гарудимимуса и галлимимуса, также для заурорнитоидид. Строение стопы у гарудимимуса имеет немало черт, широко распространенных у теропод в целом. К ним относятся развитие первого пальца стопы, укороченная плюсна и проксимальная несжатость третьей метатарзальной кости. Эти признаки свидетельствуют о примитивности гарудимимид, тогда как орнитомимиды несут черты гораздо более высокой специализации.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Нижний сенон; Юго-Восточная Монголия.

М а т е р и а л . Голотип.

ИНФРАОТРЯД DEINOCHEIROSAURIA

Deinocheirosauria: Барсболд, 1976б, с. 7.

Д и а г н о з Гигантские тероподы (предположительно с черепом умеренного размера) с нередуцированным плечевым поясом и передними конечностями с крупными когтями.

С о с т а в . Два семейства: Therizinosauridae Maleev, 1954 и Deinocheiridae Osmolska et Roniewicz, 1970.

С р а в н е н и е . От крупных теропод (собственно карнозавров) отличаются нередуцированными плечевым поясом и передними конечностями с крупными когтями.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Центральная Азия.

СЕМЕЙСТВО DEINOCHIRIDAE OSMOLSKA ET RONIEWICZ, 1970

Deinochiridae: Osmolska et Roniewicz, 1970, с 5.

Д и а г н о з . Эпифизы передних конечностей умеренно расширенные, дельтовидный гребень сравнительно слабо развитый, кисть предположительно с нешкивным запястьем, относительно равноразмерными метакarpальными костями и массивными изогнутыми когтевыми фалангами.

С о с т а в . Один род *Deinochirus* Osmolska et Roniewicz, 1970.

З а м е ч а н и я . При первом описании дейнохейриды были сначала отнесены к подсемейству *Megalosauroidae* Walker, 1964 в составе инфраотряда *Carnosauria*, хотя авторы (Osmolska, Roniewicz, 1970) и видели черты их значительного отличия. Ныне это положение пересмотрено в связи с уточнением объема инфраотрядов (Барсболд, 1976б).

Ослабление передних конечностей и равноразмерность метакarpальных костей характерны для орнитомимид, однако общие крупные размеры и массивные изогнутые когтевые фаланги служат отличительными особенностями дейнохейрид.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Западная Монголия.

Р о д *Deinochirus* Osmolska et Roniewicz, 1970

Deinochirus: Osmolska et Roniewicz, 1970, с. 7.

Т и п о в о й в и д - *Deinochirus mirificus* Osmolska, 1970; верхний сенон, Нэмэгт-ская свита; Юго-Западная Монголия.

Д и а г н о з . См. диагноз семейства.

С о с т а в . Монотипический род.

Deinochirus mirificus Osmolska et Roniewicz, 1970

Deinochirus mirificus: Osmolska et Roniewicz, 1970, с. 8, рис. 1-4, табл. I-V.

Г о л о т и п - ПСТ ГИН АН МНР, № 100/18; правый и левый скапулоракоиды, правая и левая плечевые кости, правое и левое предплечье, правое и левое запястья, фаланги пальцев (правые когтевые фаланги отсутствуют).

О п и с а н и е . Лопатка длиной 1190 мм¹, с умеренно расширенной вентральной частью, умеренно крупным акромиальным отростком и суженной удлиненной дорзальной ветвью. Задний утолщенный край вентрального расширения лопатки спереди становится более тонким. Дорзальная ветвь лопатки с более или менее параллельными передним и задним краями. Коракоид длиной 340 мм, умеренно расширенный; его наружный край несильно выпуклый. Коракоидное отверстие округлое на латеральной и в виде глубокой борозды на медиальной поверхностях. Прикреплению двуглавой мышцы соответствует слабо выраженная пологая выпуклость. Гленоидная впадина неглубокая, слегка обращена наружу. Супрагленоидное утолщение в виде слабой выпуклости.

Плечевая кость удлиненная (938 мм), с относительно тонким стволом и умеренно расширенным проксимальным концом. Дельтовидный гребень сравнительно невысокий, протягивающийся на расстоянии около 1/3 длины всей кости от проксимального конца. Дистальный конец плечевой кости слабо расширен и мало уплощен спереди назад. Мышечки расположены более дистально. Надмышечки развиты слабо. Локтевая кость удлиненная (688 мм), относительно тонкая, с умеренно расширенным локтевым отростком. Проксимальная суставная поверхность кости слабо дифференцирована и участвует в формировании неглубокого ослабленного локтевого сустава. Лучевая кость длиной 630 мм, тонкая, слабо выгнутая вперед, с незначительно расширенными суставными концами. Пясть состоит из трех элементов. Первая метакarpальная кость длиной 214 мм, наиболее укороченная, массивная, уплощенная дорзо-вентрально, с двураздельной проксимальной суставной поверхностью. Дистальная суставная головка асимметричная, сагиттальная впадина смещена вентрально. Медиальная боковая связочная ямка глубокая, латеральная — мелкая. Вторая метакarpальная кость длиной 230 мм, со слегка вогнутой проксимальной суставной поверхностью четырехугольного очертания. Дистальная суставная головка выпуклая, со смешенной вентрально, слабовыраженной сагиттальной впадиной. Боковые связочные ямки умеренно глубокие.

¹ Промеры сделаны по костям левой половины.

Третья метакарпальная кость длиной 246, 0 мм, наиболее утонченная, с трехраздельной проксимальной суставной поверхностью. Дистальная суставная головка с более крупным латеральным мышелком и глубокой сагитальной впадиной. Медиальная связочная ямка более мелкая, чем латеральная.

Первый палец более массивный, с удлиненной первой фалангой (320, 0 мм). Ее проксимальная суставная поверхность вогнутая, дистальная головка симметрично разделенная сагитальной бороздой, с глубокими боковыми связочными ямками. Базальные фаланги второго и третьего пальцев последовательно укороченные (соответственно 140, 0 и 110, 0 мм), с также вогнутой проксимальной суставной поверхностью и симметричными дистальными суставными головками, с неглубокими боковыми связочными ямками. Вторая фаланга третьего пальца более укороченная (104, 0 мм) и утонченная, чем первая, с выпуклым сагитальным гребнем проксимальной суставной поверхности. Предкогтевые фаланги второго и третьего пальцев (длина соответственно 226, 0 и 186, 0 мм) с удлиненными и тонкими стволами, формирующие хорошо развитые гинглимоидные суставы. Когтевые фаланги массивные, латерально мало сжатые, сильно изогнутые, дистально заостренные, в порядке последовательности пальцев слегка уменьшающиеся. Проксимальные суставные поверхности с выпуклым гребнем.

З а м е ч а н и я . Известные к настоящему времени крупные когтевые фаланги, найденные по отдельности (Рождественский, 1970; Ricqlès, 1967), более или менее сходные с дейнохейрусовыми, хотя, по-видимому, имеются отличия в деталях формы и строения. Крупные размеры отдельно взятых фаланг еще не решают полностью вопросов сходства и различия. По всей вероятности, существовали гигантские хищные динозавры с необычно крупными когтями и нередуцированными передними конечностями, возможно, не относившиеся к дейнохейрозурам. Дейнохейрус значительно превосходит чилантайзава (Hu, 1964) по величине плечевой кости, а также по существенным отличительным чертам — конфигурации и размерам дельтовидного гребня и т. д.

Предположительное отсутствие шкивного типа запястья у дейнохейруса находит подтверждение в особенностях строения проксимальных суставных поверхностей метаподий, а также в общем функциональном ослаблении передних конечностей, напоминающих в этом плане орнитомимид и тираннозаврид, у которых шкив не развит.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний сенон; районы Апан-Ула и Ингени-Хобур; Юго-Западная Монголия.

М а т е р и а л . Голотип.

СЕМЕЙСТВО THERIZINOSAURIDAE MALEEV, 1954

Therizinosauridae: Малеев, 1954, с. 106, Барсболд, 1976б, с. 76.

Д и а г н о з . Эпифизы передних конечностей значительно расширенные, дельтовидный гребень сильно развитый, кисть со шкивным запястьем, разноразмерными метакарпальными костями и громадными, сжатыми с боков когтевыми фалангами.

С о с т а в . Один род *Therizinosaurus* Maleev, 1954.

С р а в н е н и е . По крупной величине костей передних конечностей и плечевого пояса теризинозавры наиболее сходны с дейнохейридами, отличаясь чертами функционального усиления передних конечностей (расширенностью эпифизов, сильным развитием дельтовидного гребня, шкивным запястьем), размерами и особенностями строения пястья и когтевых фаланг.

З а м е ч а н и я . Впервые теризинозавриды были описаны на основании трех когтевых фаланг (две из них фрагментарные) и предположительно отождествлялись с гигантскими морскими черепахами, сходными с протестегидами из позднего мела Северной Америки. "Черепахоподобный ящер", как назвал его Е. А. Малеев (1954), по мнению первоисследователя, заслуживал выделения в качестве центральноазиатского семейства черепах. В. Б. Суханов (1964) относил теризинозавра к черепахам неясного систематического положения. А. К. Рождественский (1970), основываясь на сравнении различных крупных когтевых фаланг, счел возможным отнести теризинозавра к хищным динозаврам. Не последнюю роль при этом сыграло нахождение дейнохейруса, еще одного представителя теропод с крупными когтями. В работе, посвященной дейнохейрусу (Osmolska, Roniewicz, 1970), также сказано о принадлежности теризинозавра к тероподам. Теризинозавры с нередуцированными передними конечностями и плечевым поясом резко противопоставляются крупным тероподам, у которых подобные струк-

туры подвержены нарастающей редукции. В этом плане теризинозавриды более сходны с мелкими тероподами, развивавшимися без редукции передних конечностей.

Теризинозавриды отнесены к данному инфраотряду пока условно на основании лишь размеров передних конечностей. Возможно, они формируют ветвь, не связанную близким родством с дейнохейридами.

Распространение. Поздний мел: Юго-Западная Монголия.

Род *Therizinosaurus* Maleev, 1954

Therizinosaurus: Малеев, 1954, с. 106; Суханов, 1964, с. 425; Барсболд, 1976в, с. 78.

Типовой вид - *Therizinosaurus cheloniformis* Maleev, 1954; верхний сенон, Нэмэгэцкая свита; Юго-Западная Монголия.

Диагноз. См. диагноз семейства.

Состав. Монотипический род.

Therizinosaurus cheloniformis Maleev, 1954

Therizinosaurus cheloniformis: Малеев, 1954, с. 106, рис. 1; Суханов, 1964, с. 425; Барсболд, 1976в, с. 78, рис. 1-10.

Голотип - № 551-483, ПИН; три когтевые фаланги кисти (две из них неполные); верхний сенон, Нэмэгэцкая свита; район Нэмэгэту, Юго-Западная Монголия.

Описание. Лопатка длиной 670 мм¹, с сильно расширенной вентральной частью, широко акромиальным отростком и суженной, относительно короткой и уплощенной дорзальной ветвью. Задний край вентрального расширения лопатки сильно утолщенный, акромиальный - тонкий, вероятно, переходивший по периферии в хрящевое обрамление. Вблизи переднего края лопаточного расширения около скапулокоракоидного шва расположено округлое отверстие, не отмеченное у других теропод, через которые предположительно проходили кровеносные сосуды и нервы. Дорзальная ветвь лопатки почти с параллельными передним и задним краями. Коракоид длиной 360 мм, с расширенной, выпуклой наружной поверхностью, образующей в районе скапулокоракоидного шва пологую вогнутость, переходящую к лопаточному расширению. По периферии коракоида, особенно вблизи скапулокоракоидного шва его край становится очень тонким и, как в случае с лопаточным краем, возможен переход в хрящ. Коракоидное отверстие крупное, косо пронизывающее утолщенную костную ткань выше коракоидной части гленоидной впадины. Место прикрепления двуглавой мышцы обозначено крупным бугром с уплощенной вершиной. Гленоидная впадина глубокая и широкая, слегка обращена наружу, с выпуклыми утолщенными гребневидными краями. Супрагленоидное утолщение в форме выпуклого гребня, разделенного вдоль по вершине скапулокоракоидным швом.

Плечевая кость крупная, длиной 760 мм, массивная, с сильно расширенным проксимальным концом. Дельтовидный гребень высокий, сильно утолщенный, вершина его находится примерно на расстоянии 1/3 длины плечевой кости от проксимального конца, тогда как длина гребня не менее 2/3 всей кости. Дистальный конец плечевой кости также сильно расширен и уплощен спереди назад. Мышечки вынесены на переднюю сторону дистального расширения. Надмышечки сильно расширенные, выступающие за пределы суставного блока. Локтевая кость с удлинненным (620, 2 мм) стволom и расширенным локтевым отростком. Проксимальная суставная поверхность кости подразделяется на две части: латеральная — треугольного очертания, дорзально ограниченная вырезкой для проксимального конца лучевой кости, слабо вогнутая; медиальная образует полунную вырезку, охватывающую локтевой мыщелок плечевой кости. Дистальный конец локтевой кости расширен и утолщен, повернут внутрь примерно на 30° по отношению к плоскости проксимального конца. Лучевая кость длиной 550, 4 мм слабо сигмоидально изогнута, с расширенным, уплощенным с боков проксимальным и массивным утолщенным дистальным концами.

Запястье состоит из шкива, в строении которого принимают участие два дистальных карпальных элемента. Первая дистальная карпальная кость высотой 82, 3 мм и шириной 85, 3 мм имеет две суставные поверхности на дистальном конце. Медиальная — треуголь-

¹ Промеры здесь и далее сделаны по костям **правой** передней конечности и правой половины плечевого пояса, сохранившимся наиболее полно.

ного очертания, прилегает к проксимальной поверхности первой метакарпальной кости и занимает несколько меньшую площадь, чем латеральная, имеющая сложную конфигурацию и прилегающая к суставной поверхности второй метакарпальной кости. Указанные две поверхности разделяются косо ориентированным выступом, образующимся при их пересечении. Проксимальная поверхность первой кости запястья выпуклая, разделенная широким поперечным пережимом, составляющим суставную поверхность шкивной борозды. Латеральный край кости с прямоугольной вырезкой, плотно вмещающей край второй дистальной кости запястья, высота которой 56, 0 мм, а шириной — 59, 3 мм. При этом дорзальный край этой кости значительно более утолщен, тогда как вентральный сужен. Поперечный пережим проксимальной поверхности второй дистальной карпальной кости не выражен, дистальная поверхность уплощена. При соединении обеих костей запястья шкивная суставная поверхность продолжается с первой на вторую. Проксимальная карпальная кость, входившая в шкивную борозду, не сохранилась.

Пясть состоит из трех элементов. Первая метакарпальная кость длиной 145, 5 мм, наиболее короткая, сильно расширенная и косо уплощенная. Латеральная сторона кости более широкая, особенно в проксимальной части, медиальный край сильно суженный. Проксимальная суставная поверхность первой метакарпальной кости трехраздельного строения. Дистальная суставная головка асимметричная, повернута несколько медиально, сагиттальная впадина широкая и глубокая. Боковые связочные ямки очень слабо выражены. Вторая метакарпальная кость длиной 286, 8 мм, наиболее удлиненная и массивная, ее проксимальная суставная поверхность скошенно-четырёхугольная, уплощенная. Суставная поверхность дистальной головки с почти симметричными мышелками, разделенными глубокой и широкой сагиттальной впадиной. Боковые связочные ямки очень слабо выражены. Третья метакарпальная кость длиной 191, 6 мм, с наиболее тонким стволom и трехраздельной проксимальной суставной поверхностью. Дистальная суставная головка резко асимметричная, с глубокой и широкой сагиттальной впадиной. Боковые связочные ямки очень слабо выражены.

В коллекции представлен полностью лишь второй палец правой кисти, состоящей из трех фаланг. Базальная и средняя предкогтевые фаланги близки по длине (соответственно 141, 7 и 143, 8 мм) и форме, массивные и укороченные. Их проксимальные суставные поверхности почти симметричные, с выпуклым сагиттальным гребнем, который у базальной фаланги более высокий. Дорзальные края сагиттальных гребней сильно выступающие и утолщенные, здесь прикреплялись сухожилья разгибателя пальцев. Дистальные головки фаланг почти симметричные, у базальной фаланги сагиттальный желоб значительно глубже и шире, чем у предкогтевой. Боковые связочные ямки слабо выражены, образованы гребневидными выступающими краями суставных мышелков. Когтевая фаланга гигантского размера (длина около 520 мм), умеренно изогнутая, очень широкая, сильно сжатая и уплощенная с боков, ее поперечное сечение очень узкое, ланцетовидного очертания. Дистальный конец когтевой фаланги был заостренным (сохранился у фрагмента когтевой фаланги ПСТ 100/16). Проксимальный сустав когтевой фаланги симметричный, поперечный пережим разделяет его поверхность на две неравные части, в верхней сагиттальный гребень более выпуклый, чем в нижней. Размеры отдельно найденных когтевых фаланг (ПСТ № 100/16, 100/17) свидетельствуют о возможной принадлежности их соответственно первому и третьему пальцам кисти.

З а м е ч а н и я . В настоящее время известны находки крупных когтевых фаланг из разных мест - Казахстана, Забайкалья, Нигерии (Рождественский, 1970; Ricqlès, 1967), однако почти втрое уступающих по длине теризинозавровым. Кроме того, немалое отличие составляют форма и большая степень изогнутости подобных фаланг. Крупная когтевая фаланга, отнесенная ранее к кисти алектрозавра (Gilmore, 1933), на самом деле не принадлежит ему (Перлз, 1977) и, следовательно, поднимавшийся вопрос о сходстве в этом плане (Рождественский, 1970) теризинозавра и алектрозавра ныне полностью отпадает. Довольно крупными когтевыми фалангами обладали чилантайзавры (Hu, 1964), однако отличие их от теризинозавровых вполне отчетливо. Специфичное строение передних конечностей у теризинозавра свидетельствует о том, что его нельзя идентифицировать с чилантайзавром и алектрозавром. До находки более полного материала по теризинозавру это считалось возможным (Барсболд, 1976). Нахождение различных крупных когтевых фаланг свидетельствует о разнообразии гигантских хищных динозавров с нередуцированными передними конечностями, однако заметно отличавшихся от теризинозавра.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Западная Монголия.

Материал. ПСТ ГИН АН МНР, № 100/15 - правый и левый скапулокоракويدы (левый плохой сохранности), правая и левая плечевые кости, правое предплечье и левая локтевая кость, две правые дистальные карпальные кости, правая кисть с фалангами второго пальца, в том числе и когтевой, обломки спинных и брюшных ребер; № 100/17 — когтевая фаланга без дистальной части; № 100/16 — когтевая фаланга без проксимальной части.

ИНФОРМАНТ *SEGNOSAURIA* BARSBOLD ET PERLE, 1980

Segnosauria: Barsbold, Perle, 1980, с. 187.

Диагноз. Зубатые тероподы средней и крупной величины. Таз опистопубический, альтиалический. Стопа некомпактного строения.

Состав. *Segnosauridae* Perle, 1979 и *Enigmosauridae* fam. nov.

Сравнение. Альтилия опистопубического таза и некомпактное, нептичье строение стопы резко отличают сегнозавров от остальных теропод.

Распространение. Поздний мел; Центральная Азия.

СЕМЕЙСТВО *SEGNOSAURIDAE* PERLE, 1979

Segnosauridae: Перлэ, 1979, с. 45.

Диагноз. Нижняя челюсть, суженная в переднем отделе. Шейные позвонки крупные, удлиненные. Лобковая кость с латерально уплощенным эллипсоидальным обтюраторным отростком.

Состав. Два рода. *Segnosaurus* Perle, 1979 и *Erlikosaurus* Perle, 1980.

Распространение. Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

Род *Segnosaurus* Perle, 1979

Segnosaurus: Perle, 1979, с. 45; Barsbold, Perle, 1980, с. 188.

Типовой вид — *Segnosaurus ghalbiensis* Perle, 1979; верхний мел, баянширэнская свита; Юго-Восточная Монголия.

Диагноз. Нижнечелюстные зубы небольшие, тесно расположенные, передние из них слегка загнутые, задние выпрямленные. В передней части нижней челюсти развивается небольшая диастема. Когтевые фаланги стопы, мало сжатые с боков.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. См. сравнение вида.

Распространение. Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

Segnosaurus ghalbiensis Perle, 1979

Segnosaurus ghalbiensis: Перлэ, 1979, с. 46, рис. 1-7; Barsbold, Perle, 1980, с. 188, рис. 1.

Голотип - ПСТ ГИН АН МНР № 100/80; нижняя челюсть, остатки плечевой кости, предплечье, отдельные фаланги пальцев и когтевая фаланга кисти, почти полный таз, неполная правая бедренная кость, остатки туловищных ребер, неполные хвостовые позвонки; верхний мел (сеноман—турон), баянширэнская свита; местонахождение Амтгай, Юго-Восточная Монголия.

Описание. Окклюзивный край нижней челюсти в передней части слегка вогнутый. Зубная кость с крупным угловым отростком. Пластинчатая кость, не достигающая симфиза, с удлиненными, крыловидно суженными передним и угловым отростками. Передний и задний отделы нижней челюсти не формируют пазового соединения. Аддукторный выступ слабовыраженный. Симфиз укороченный. 24—25 небольших зубов в каждой нижнечелюстной ветви. Передние зубы слегка изогнутые, задние - уменьшенные, выпрямленные. Беззубый участок в передней части нижней челюсти соответствует ширине примерно четырех присимфизальных зубов. Шейные позвонки с непропорционально массивными телами и низкими невральными дугами. Шесть сросшихся крестцовых позвонков с расширенными телами, с сильно удлиненными поперечными отростками. Неравные отростки относительно суженные, достигающие дорзального края подвздошных костей и сросшиеся вершинами. Проксимальные хвостовые позвонки платицельные, с крупными телами, низкими невральными дугами и массивными зигапофизами. Презигапофизы обращены дорзомедиально, широко расставлены, постзигапо-

физы направлены вниз и наружу, сближены. Задние хвостовые позвонки с короткими массивными телами.

Коракоид сильно расширен, прямоугольного очертания. Место прикрепления двуглавой мышцы четко обозначено бугорком. Коракоидное отверстие небольшое. Лопатка выпрямлена, проксимально уплощена. Акромиальный гребень резко выражен и вытянут по всему контакту с коракоидом. Дорзальный и вентральный края лопатки почти параллельны. Нижний дистальный конец лопатки формирует большую часть гленоидной впадины, направленной назад и наружу.

Передние конечности несколько укороченные. Плечевая кость массивная, с расширенными эпифизами. Дельтовидный гребень смещен проксимально, умеренно развитый. Локтевая кость значительно массивнее и немного длиннее лучевой, локтевой отросток сильно развитый. Кисть предположительно трехпалая, когтевые фаланги сильно изогнутые и сжатые с боков. Подвздошные кости широко расставленные, в передней части латерально вогнутые. Передний фланг высокий, сильно отогнутый наружу. Задний фланг сильно сокращенный, его верхнюю часть занимает резко выделяющийся крупный выступ кубовидного очертания, верхняя поверхность которого совпадает с дорзальным краем фланга. Лобковая кость направлена назад и вниз, с удлиненным уплощенным стволom, несущим по заднему симфизальному краю медиальный гребень. Дистальное окончание кости эллипсоидальной конфигурации, с выступающей передней частью, сжатой с боков и узким дорзальным симфизальным краем. Седлистая кость параллельна и немного короче лобковой, с расширенным дистальным концом. Обтюраторный отросток субквадратного очертания, соединявшийся с задним медиальным гребнем лобковой кости выше ее дистального окончания. По заднему краю седлистой кости напротив обтюраторного отростка находится округлый невысокий продольный гребневидный выступ. Лобковый отросток седлистой кости укороченный. Вертлужное отверстие крупное, с открытыми краями, сформированными на большем протяжении подвздошной и лобковой костями. Бедренная кость со слабым сигмоидальным изгибом. Массивная головка с удлиненной шейкой. Четвертый трохантер находится немного выше середины ствола. Голень незначительно короче бедренной кости. Астргал с относительно недлинным, широким в основании восходящим отростком. Пяточная кость массивная, относительно крупная, возможно, не срасталась, с астрагалом. Стопа укороченная, кисти плоские массивные, с расширенными окончаниями, в том числе и проксимальными, формировавшие некомпактную структуру. Первая метатарзальная кость наиболее укороченная, участвовала в образовании латерально расширенной проксимальной суставной поверхности стопы. Пятая метатарзальная кость рудиментарная. Первый палец стопы наиболее укороченный, второй и третий почти равновеликие, четвертый наиболее утонченный. Фаланги трех первых пальцев вполне единообразного строения, сравнительно укороченные, массивные. У четвертого пальца вторая и третья фаланги сильно укорочены, а когтевые массивные, изогнутые, мало сжатые с боков.

З а м е ч а н и я . По многим существенным признакам сегнозавр отличается от других хищных динозавров. Характер строения нижней челюсти и зубов, непропорциональная массивность и удлиненность шейных позвонков, необычное строение таза, выражающееся в альтилии и обращенном положении лобковых костей, укороченная и некомпактная структура плюсны и всей стопы определяют крайнее своеобразие сегнозавров, отличающее их от всех остальных теропод.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний мел (сеноман—турон), баянширэнская свита: районы Амтгай, Хара-Хутул, Байшин-Цав и Урилбэ-Худук, Юго-Восточная Монголия.

М а т е р и а л . Помимо голотипа, фрагменты посткраниального скелета (в том числе и таз) двух экземпляров (ПСТ ГИН АН МНР № 100/87, 100/88).

Erikosaurus Perle, 1980

Erikosaurus: Barsbold, Perle, 1980, с. 190.

Типовой вид — *Erikosaurus andrewsi* Perle, 1980; верхний мел, (сеноман—турон), баянширэнская свита; Юго-Восточная Монголия.

Д и а г н о з . Нижнечелюстные зубы мелкие, тесно расположенные. Роstralная часть нижней челюсти лишена зубов. Когтевые фаланги стопы, сильно сжатые с боков.

С о с т а в . Род монотипический.

С р а в н е н и е . См. сравнение вида.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

***Erlicosaurus andrewsi* Perle, 1980**

Erlicosaurus andrewsi: Barsbold, Perle, 1980, с. 190, рис. 2.

Г о л о т и п - ПСТ ГИН АН МНР, № 100/111; череп, отдельные шейные позвонки, неполные задние конечности; верхний мел, баянширэнская свита; местонахождение Байшин-Цав, Юго-Восточная Монголия.

О п и с а н и е . Череп с умеренно удлинённой лицевой частью. Наружные ноздри сильно удлинённые. Межчелюстная кость и самый передний участок окклюзивного края верхней челюсти полностью лишены зубов и предположительно покрывались роговым надкльвём. Базисфеноидная капсула отсутствует, но передняя часть базикрания объёмно сильно расширена, с развитой системой интеркраниальных синусов. Базиптеригοидные отростки редуцированные, одноимённые соединения заблокированы. Парабазальные каналы сформированы базиптеригοидными отростками, передней частью базисфеноида и птеригοидами. Соединение сошников с базисфеноидом построено по условно палеогнатическому типу. Задние отростки сошников пластинчатые, вентрально сросшиеся по сагиттальной линии с образованием γ -образного поперечного сечения. Позади они достигают базисфеноидного роста и соединяются с ним; при этом задний конец сошниковых отростков расщепляется, охватывая вентральное расширение роста. Нижняя челюсть суженная и слегка вогнутая в передней части. Нижнечелюстное отверстие удлинённое. Зубная кость с крупным угловым отростком. Пластинчатая кость с треугольно оканчивающимися передним и угловым отростками, передней частью симфиза. Венечная кость отсутствует. Аддукторная яма крупная, удлинённая. Аддукторный выступ слабовыраженный, симфиз укороченный. В нижнечелюстной ветви по 31 мелко выпрямленному зубу, передние из которых отличаются большей величиной, чем задние.

Шейные позвонки непропорционально крупные, удлинённые, с низкими невральными дугами. Плечевая кость с умеренно крупным дельтовидным гребнем, несколько укороченная. Стопа укороченная, кости плюсны массивные, с расширенными окончаниями (в том числе и проксимальными), формировавшие некомпактную структуру. Первая метатарзальная кость укороченная, участвовавшая в образовании латерально удлинённой проксимальной суставной поверхности стопы. Пятая метатарзальная кость рудиментарная. Первый палец стопы наиболее укороченный, второй и третий примерно равновеликие, четвёртый наиболее тонкий. Фаланги трёх первых пальцев довольно единообразного строения, относительно укороченные, с расширенными суставными поверхностями. У четвёртого пальца вторая и третья фаланги сильно укороченные, дисковидные. Когтевые фаланги относительно крупные, изогнутые, сильно сжатые с боков.

С р а в н е н и е . Признаками сходства эрликозавра и сегнозавра служат характер строения нижней челюсти и зубов, непропорционально крупные шейные позвонки, определённая степень укороченности передних конечностей и некомпактная структура стопы. Вместе с тем более мелкие выпрямленные зубы, большее пространство (диастема) в передней части нижних челюстей, лишенное зубов и сильная сжатость когтевых фаланг стопы явственно отличают эрликозавра от сегнозавра.

З а м е ч а н и я . Черты сходства между эрликозавром и сегнозавром показывают их несомненную общность и резко отличают от других хищных динозавров. Материал по обоим родам пока не совсем сопоставим, и допускается, что на самом деле различия между эрликозавром и сегнозавром окажутся более существенными, о чем свидетельствуют такие характерные признаки, как форма когтевых фаланг стопы и т. д.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Верхний мел; Юго-Восточная Монголия.

М а т е р и а л . Голотип.

СЕМЕЙСТВО ENIGMOSAURIDAE BARSBOLD ET PERLE FAM. NOV.

Д и а г н о з . Лобковая кость с суженным башмаковидным дистальным окончанием, седалищная с узким обтюраторным отростком.

С о с т а в . Один род *Enigmosaurus* Barsbold et Perle, gen. nov.

С р а в н е н и е . Специфическая башмаковидная форма дистального окончания лобковой кости и узкий обтюраторный отросток резко отличают энигмазаврид от сегнозаврид.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

Род *Enigmosaurus* Barsbold et Perle, gen. nov.

Название рода от *enigma*, греч. — таинственное.

Типовой вид - *Enigmosaurus mongoliensis* Barsbold et Perle, sp. nov; верхний мел (сеноман-турон), баянширэнская свита, Юго-Восточная Монголия.

Д и а г н о з . Лобковая и седалищные кости суженные, передняя присимфизальная область дистального окончания лобковой кости с продольным углублением.

С о с т а в . Род монотипический.

С р а в н е н и е . См. раздел "Замечания" видового описания.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

***Enigmosaurus mongoliensis* Barsbold et Perle, sp. nov.**

Г о л о т и п — ПСТ ГИН АН МНР, № 100/84; таз без подвздошных костей (сохранились их основания); верхний мел (сеноман-турон), баянширэнская свита; местонахождение Хара-Хутул, Юго-Восточная Монголия.

О п и с а н и е . Таз умеренно крупный. Подвздошные кости широко расставленные. Их передний фланг сильно отогнут кнаружи, задний фланг редуцированный, в задне-дорзальной части с крупным кубовидным выступом. Лобковые отростки кости удлиненные, седалищные укороченные. Лобковая кость переориентирована назад и вниз, с удлиненным, не уплощенным, латерально суженным стволом. Дистальное окончание кости удлиненное, башмаковидной формы, спереди и сзади сужающиеся. Присимфизальная область дистального окончания с продольным (сагиттальным) широким углублением, переходящим на переднюю часть ствола. Седалищная кость параллельна лобковой и немного короче ее, с узким стволом. Обтюраторный отросток дистально смещенный, удлиненный, сильно суженный, плотно срастается с лобковой костью значительно выше ее дистального окончания. Задний край седалищной кости напротив обтюраторного отростка со слабым продольным гребневидным выступом. Вертлужное отверстие крупное, с открытыми краями. Не менее шести крестцовых позвонков с сильно удлиненными поперечными отростками.

З а м е ч а н и я . Чертами сходства энигмозавридного и сегнозавридного тазов являются: удлинение переднего и сокращение заднего флангов подвздошной кости (существенные признаки альтиилии), развитие крупного кубовидного выступа на заднем фланге, широкая расставленность подвздошных костей и их наружная отогнутость, сильно удлинение поперечных отростков крестцовых позвонков, обращение лобковой кости (оπισтопубическая форма), дистальное положение обтюраторного отростка. Эти признаки свидетельствуют в пользу единого типа строения обоих тазовых структур. Отличительные черты таза энигмозавра: отсутствие латерального уплощения лобковой и седалищной, совершенно иное строение и форма дистального окончания лобковой костей: крайне специфично сильное сужение передней и задней частей окончания и продольное расширенное углубление в просимфизальной области передней части ствола и дорзального края дистального окончания лобковой кости; характерен сильно суженный и удлиненный обтюраторный отросток. Перечисленные черты таза энигмозавра во многом резко отличают его не только от сегнозаврид, но и остальных теропод. Отличая таза энигмозавра вполне достаточны для выделения самостоятельного таксона в ранге семейства.

Существует мнение, что рассматриваемый таз может принадлежать эркикозавру, данная структура у которого пока неизвестна. В принципе полностью отвергать такую возможность действительно трудно, однако устанавливаемое на существующем материале сходство между сегнозавром и эркикозавром столь близкое, что нет оснований допускать у них серьезных отличий в строении таза.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Поздний мел; Юго-Восточная Монголия.

М а т е р и а л . Голотип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе дается детальный сравнительно-анатомический анализ важнейших составляющих черепа и посткраниального скелета поздних хищных динозавров, опирающийся на обширный и новый монгольский материал, способствовавший широкому сравнительному изучению теропод Центральной Азии и определению их места в историческом развитии динозавровых сообществ в мире. Впервые анализ проводится на столь представительном сравнительно-морфологическом уровне, позволяющей рассматривать ряд закономерностей, определяющих строение различных крупных ветвей хищных динозавров. Внимание акцентируется на выявлении единства в широком многообразии теропод с целью более обобщенной морфологической характеристики всей группы на протяжении их длительной истории развития.

1. В строении черепа выделяются специфические черты, отражающие все его многообразие в рамках структуры тероподового типа: различная степень развития базисфеноидной капсулы, генетически связанной с системой синусов и определяющей строение базикrania; костное оформление полости среднего уха птичьего типа; строение небного комплекса, отклоняющегося от общерептилийного с формированием предположительно исходно палеогнатических черт; строение парабазальных каналов, чаще связанных с развитием базисфеноидной капсулы.

Характеризуются модификации нижней челюсти теропод, среди которых овирапторидный, ценагнатидный и отчасти сегнозавридный типы отличаются высокой специфичностью, выделяющей их среди остальных групп хищных динозавров.

2. Особенности строения черепа тероподового типа определяют его внутричерепную подвижность преимущественно в метакинетической форме, с соответствующими отклонениями охватывающей широкий ряд подвижности вплоть до ее полного исключения.

3. В посткраниальном скелете хищных динозавров выделяются: грудина, построенная сходно с наблюдаемой у бескилевых птиц; модификации передних конечностей, характеризовавшиеся шкивным и нешкивным строением запястных структур; ключицы птичьего типа со специфическим (как и у археоптерикса) соединением с плечевым поясом.

4. В строении таза тероподового типа выделяются препубическая и опистопубическая формы, основанные на долихоилии, а также альтилии, представляющая собой немалое отклонение от свойственной тероподам нормы. Таз археоптерикового типа характеризуется опистопубической долихоилией. Рассматриваются основные модификации стопы теропод.

5. Приводится функциональная характеристика осевого скелета хищных динозавров, определявшаяся дифференцированной подвижностью передних конечностей, с различной силой и эффективностью выполнявших основополагающую функцию "хватания", задних конечностей, все строение которых отвечало совершенному бипедализму. Рассматривается более динамичная, чем принимавшаяся ранее, постановка тела хищных динозавров.

6. Предлагаемая в настоящей работе классификация хищных динозавров основывается на разделении палеопод и теропод и рассматривает последних как единый ствол хищных заурисхий, прогрессивно развивавшихся в течение большей части мезозоя. Схема включает семь инфраотрядов, объединяющих 19 семейств (плюс два семейства неопределенного положения), из которых четыре инфраотряда и девять семейств выделяются преимущественно на монгольском материале.

7. Анализируются аспекты эволюции хищных динозавров с выделением родственных связей древнейших заурисхий - палеопод и теропод, развивавшихся по ряду признаков во многом параллельно. Обосновывается раннее заложение главных тенденций в эволюции теропод - усовершенствование бипедализма и сопряженного с ним развития дру-

гих хищнических черт. Морфологическая эволюция линий теропод определялась параллельными специализациями, приведшими на ее поздних стадиях к поражающему воображение многообразию. В потоке тероподовой эволюции имелись также немалые отклонения, обусловленные сдвигом в особые адаптивные зоны, примером чего служат сегнозавры. Однако благодаря этому многообразию все явственнее обрисовывается единство всех линий ствола теропод.

Накопившиеся к настоящему времени данные достаточно ясно свидетельствуют против "двухлинейной" — только карнозавры и целурозавры — позиции в представлениях об эволюции теропод и обосновывают концепцию о многолинейном параллельном развитии хищных динозавров.

Рассматриваются возможные родственные связи теропод как внутри самих динозавров, так и архозавров в целом, а также с археоптериксом. Допускается возможность неоднократного структурного обращения в тазу тероподового типа, иллюстрирующего его высокую пластичность и вероятные пути происхождения орнитисхиевого таза от исходного заурисхиевого, что подтверждает монофилию динозавров.

В параллельных ветвях хищных динозавров диффузно распространяется целый комплекс птичьих или исходно птичьих черт, намечающих явную орнитизацию, приведшую в итоге к птицам. Археоптерикс скорее всего не мог миновать тероподовой стадии эволюции и представляет собой одну из параллельных линий, развивавшихся на общей с тероподами основе и отражающей их родство с птицами.

8. Обосновывается высокая степень автохтонного развития центральноазиатских групп хищных заурисхий этапа поздней эволюции. Достаточно интенсивный фаунистический обмен с Северной Америкой в конце мезозоя не привел к существенным сдвигам в их составе и режиме развития.

9. Анализируется комплекс узкоспециализированных черт в морфологии ряда теропод, допускающий их функциональное истолкование и обосновывающий выделение главных экологических типов хищных динозавров.

10. Проводится региональная и межконтинентальная (с Северной Америкой) корреляция стратиграфических горизонтов мела МНР на основании комплексов теропод и других фаунистических групп в интервале апт-альб - низы Маастрихта включительно (всего пять основных последовательных горизонтов).

11. Систематическое описание фактического материала, лежащего в основе работы, строится на монографической коллекции монгольских теропод, наиболее полно представляющей широкое разнообразие поздних ветвей хищных динозавров. В сводку включены сжатые, в настоящее время наиболее исчерпывающие сведения о таксонах различного ранга. В их числе пересмотренное определение подотряда теропод, а также характеристика семи инфраотрядов, 10 семейств, четырех подсемейств, 14 родов, 16 видов.

SUMMARY

A detailed comparative analysis is presented of the main components of skull and postcranial skeleton of the carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. This is the first study of the Mongolian late theropods based on the wide fossil material which allowed to show some important peculiarities in the morphology of the different branches of Theropoda.

Skull structure of theropod type is characterized by a number of features which varied in wide range. There are: a distinctive degree of development of basisphenoid capsule, a bone cavity of the middle ear of a bird type, a palatal complex deviated from the common reptilian type to form supposedly palaeognathic basal features, a structure of parabasal canals more connected with the basisphenoid capsule.

Skull of the theropod type is characterized by the metakinetic form of the intracranial mobility changed in some groups up to its complete exclusion.

In the morphology of postcranial skeleton are described: a sternum quite the same to that in ratites; the modifications of forelimbs characterized by pulley-like and non-pulley like carpal structures; the clavicles of the bird type unusually connected with the pectoral girdle. Theropod pelvis is divided into prepubic and opisthopic forms both based on the dolichoily; an altiiliac type of pelvis greatly declined from normal theropod example is described. It is suggested that pelvis of Archaeopteryx would be included to opisthopic dolichoiliac type. The main modifications of theropod pes are considered.

The functional interpretation of postcranial skeletal elements is presented and more dynamic than usually accepted pose of the carnivorous dinosaurs is proposed.

Presently accepted classification is based on the main division of carnivorous bipedal saurischians - Palaeopoda and Theropoda, the latter of which is considered as the large trunk evolved for the most part of Mesozoic. Classification of Theropoda includes 19 families (plus two ones of indefinite position) united into seven infraorders from which four infraorders and nine families are distinguished mainly on the base of Mongolian groups.

The perfection of bipedalism and predatory are believed to be earliest tendencies in the development of Theropoda which were divided into many lines characterized by numerous parallel adaptations. New Mongolian data clearly come out against "two linear" position — carnosaurs and coelurosaurs only - in the ideas of theropod evolution and give proof of conception on the many linear parallel development of the carnivorous dinosaurs.

Probable relationships of theropods with other dinosaurs and archosaurs as a whole and particularly with Archaeopteryx are considered. It is suggested that pelvis of the theropod type characterized by high plasticity structurally reversed many times in the evolution of the group. It argues the probable evolution of ornithischian pelvis from the initial saurischian one and thereby the monophyly of dinosaurs.

In many parallel lines of theropods the bird or basically bird features were widely spread which outline in general the ways of "ornithisation" and as a result lead to the "true" birds. Archaeopteryx could not pass the theropod stage in its evolution and probably represented one of the parallel lines developed on the common theropod base and expressed their relationships with birds.

Attempt was made to argue a high degree of autochthonal development of the Central Asiatic groups of the carnivorous dinosaurs on the stage of late theropod evolution.

Functional interpretation of the high adaptations in some groups of the carnivorous dinosaurs may serve as the basis for indicating the main ecological types of theropods.

Dinosaurs and other faunal groups allow to carry out the regional and the intercontinental correlation of the main Cretaceous stratigraphic horizons of Mongolia and North America.

It is presented the first complete description of the theropod branches of Mongolia showing now the widest variety of the group as a whole. It includes besides a revised definition of suborder also seven infraorders, 10 families, four subfamilies, 14 genera and 16 species.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсболд Р.* Позднемеловой род двустворок *Buginella* gen. nov. в Монголии. — Палеонтол. журн. 1969, № 1, с. 31-37.
- Барсболд Р.* Стратиграфическое расчленение и корреляция верхнемеловых континентальных отложений МНР. - Тр. Геол. ин-та АН МНР, 1970, с. 30-38.
- Барсболд Р.* К тафономии фаун позднего мела МНР. - Тр. Геол. ин-та АН МНР, 1972а, с. 53-60.
- Барсболд Р.* Биостратиграфия и пресноводные моллюски верхнего мела гобийской части МНР. М.: Наука, 1972б, с. 1-88.
- Барсболд Р.* Поединок динозавров. - Природа, 1974, № 2, с. 81-83.
- Барсболд Р.* О новом позднемеловом семействе мелких теропод *Oviraptoridae* fam. nov. Монголии. - Докл. АН СССР, 1976а, т. 226 № 3, с. 685-688.
- Барсболд Р.* К эволюции и систематике позднемеловых хищных динозавров. - Тр. ССМПЭ, 1976б, вып. 3, с. 68-75.
- Барсболд Р.* Новые данные о теризинозавре (*Therizinosauridae*, Theropoda). - Тр. ССМПЭ, 1976в, вып. 3, с. 76-91.
- Барсболд Р.* К эволюции хищных динозавров. - Тр. ССМПЭ, 1977, вып. 4, с. 48-56.
- Барсболд Р.* Межконтинентальные связи хищных динозавров и биостратиграфическая корреляция мела МНР. - Тр. ГИН АН МНР, 1981, № 5.
- Барсболд Р.* Беззубые хищные динозавры Монголии. - Тр. ССМПЭ. 1981, вып. 15, с. 28-39.
- Барсболд Р., Воронин Ю. И., Жегалло В. И.* О работе Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции в 1969-1970 гг. - Палеонтол. журн., 1971, № 2, с. 139-143.
- Барсболд Р., Перлз А.* Модификации таза зауриский и параллельная эволюция хищных динозавров. - Тр. ССМПЭ, 1979, вып. 8, с. 39-44.
- Беляева Е. И., Трофимов Б. А., Решетов В. Ю.* Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое - палеогене Центральной Азии. - Тр. ССМПЭ, 1974, вып. 1, с. 19-45.
- Будыко М. И.* Термический режим динозавров. - Журн. общ. биологии, 1979, т. 39, № 2, с. 179-185.
- Васильев В. Г., Гришин Г. Л., Мокшанцев К. Б.* Стратиграфия мезозойских отложений восточной части Монголии. - Соврем. геология, 1959а, № 2, с. 68-84.
- Васильев В. Г., Волхонин В. С., Гришин Г. Л., и др.* Геологическое строение Монгольской Народной Республики (стратиграфия и тектоника). Л.: Гостоптехиздат, 1959б, с. 5-494.
- Гамбарян П. П.* Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л.: Наука, 1972, с. 3-334.
- Дзержинский Ф. Я.* Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 1-155.
- Ефремов И. А.* Предварительные результаты работ Первой Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1946 г. - Тр. Монгол. комис. АН СССР, 1949, вып. 38, с. 5-28.
- Ефремов И. А.* Вопросы изучения динозавров (по материалам Монгольской экспедиции АН СССР). - Природа, 1953, № 6, с. 26-37.
- Ефремов И. Л.* Палеонтологические исследования в Монгольской Народной Республике. - Тр. Монгол. комис. АН СССР, 1954а, вып. 59, с. 3-32.
- Ефремов И. А.* Некоторые замечания по вопросам исторического развития динозавров. — Тр. /ПИИ АН СССР, 1954б, т. 48, с. 126-141.
- Ефремов И. А.* Захоронение динозавров в Нэмэгтү (Южная Гоби, МНР). - В кн.: Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, т. 2, с. 789-809.
- Ефремов И. Л.* Перспективы развития палеонтологических исследований в Монголии. - В кн.: Материалы по геологии МНР, 1963, М.: Гостоптехиздат, с. 82-92.
- Иорданский Н. Н.* Кинетизм черепа ящериц. О функциональном значении кинетизма черепа. - Зоол. журн., 1966, с. 45, вып. 9, с. 1398-1410.
- Иорданский Н. Н.* Морфологические и функциональные преобразования черепа в эволюции рептилий диапсидной группы: Автореф. канд. дис. М., 1968, с. 3-22.
- Каландадзе Н. Н., Курзанов С. М.* Нижнемеловые месторождения наземных позвоночных Монголии. - В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 288-296. (Тр. ССМПЭ, вып. 1.)
- Каландадзе Н. Н., Решетов В. Ю.* Интересные палеонтологические находки в Монголии. - Природа, 1971, № 5, с. 83-84.
- Келян-Яворовская З., Барсболд Р.* Монгольские палеонтологические исследования в пустыне Гоби (МНР). - В кн.: Материалы науч. конф., посвящ. XXX-летию геол. службы МНР. Улан-Батор, 1970, с. 56-61.
- Курзанов С. М.* Строение мозговой коробки карнозавра *Itemirus* gen. nov. и некоторые вопросы краниальной анатомии динозавров. - Палеонтол. журн., 1976а, № 3, с. 127-137.
- Курзанов С. М.* Новый позднемеловой карнозавр из Ногон-Цава, Монголия. - Тр. ССМПЭ, 1976б, вып. 3, с. 93-104.
- Курзанов С. М.* О необычных тероподах из верхнего мела МНР. - Тр. ССМПЭ, 1981, вып. 15, с. 39-50.
- Курочкин Е. Н., Каландадзе Н. Н., Решетов В. Ю.* Первые результаты Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции. - Природа, 1970, № 4, с. 115.

- Малеев Е. Л.* Некоторые замечания о геологическом возрасте и стратиграфическом распределении панцирных динозавров Монголии. - Докл. АН СССР, 1952, т. 85, № 4, с. 893-896.
- Малеев Е. Л.* Новый черепахообразный ящер в Монголии. - Природа, 1954, № 3, с. 106-108.
- Малеев Е. А.* Гигантские хищные динозавры Монголии. - Докл. АН СССР, 1955а, т. 104, №4, с. 634-637.
- Малеев Е. Л.* Новые хищные динозавры из верхнего мела Монголии. - Докл. АН СССР, 1956б, т. 104, № 5, с. 779-782.
- Малеев Е. А.* Хищные динозавры Монголии. - Природа, 1955в, №6, с. 112-115.
- Малеев Е. Л.* Панцирные динозавры Монголии, ч. 2. - Тр. /ПИН АН СССР, 1956, т. 62, с. 51-91.
- Малеев Е. Л.* Гигантские карнозавры семейства *Tyrannosauridae* - Тр. ССМПЭ, 1974, вып. 1, с. 132-191.
- Маринов Н. А.* Стратиграфия Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 3-268.
- Маринов Н. А.* Геологические исследования Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1967, с. 1-863.
- Мартинсон Г. Г.* Биостратиграфия и фауна континентального мела Ферганы. - В кн.: Меловые континентальные отложения Ферганы. М.; Л.: Наука, 1965, с. 101-152.
- Мартинсон Г. Г.* Пресноводные моллюски из альбских отложений Баян-Хонгорского аймака. - В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Западной Монголии, М.: Наука, 1971, с. 74-95.
- Мартинсон Г. Г.* О стратиграфии юрских и меловых отложений Монголии. - Изв. АН СССР, Сер. геол., 1973, № 12, с. 89-95.
- Мартинсон Г. Г.* К вопросу о принципах стратиграфии и корреляции мезозойских континентальных образований Монголии. - Тр. ССМПЭ, 1975, вып. 13, с. 7-24.
- Мартинсон Г. Г., Сочава А. В., Барсболд Р.* О стратиграфическом расчленении верхнемеловых отложений Монголии. - Докл. АН СССР, 1969, т. 189, № 5, с. 1081-1084.
- Мартинсон Г. Г., Шувалов В. Ф.* Стратиграфическое расчленение верхней юры и нижнего мела Юго-Восточной Монголии. - Изв. АН СССР, Сер. геол., 1973, № 10, с. 27-41.
- Новожилов Н. И.* Листоногие ракообразные верхней юры и мела Монголии. - Тр. /ПИН АН СССР, 1954, т. 48, с. 7-124.
- Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. 722 с.
- Перлз А.* *Segnosauridae* - новое семейство позднемеловых хищных динозавров Монголии. - Тр. ССМПЭ, 1979, вып. 8, с. 45-55.
- Перлз А.* Новый сегнозаврид из верхнего мела Монголии. - Тр. ССМПЭ, 1981, вып. 15, с. 50-59.
- Рождественский А. К.* Новый представитель утконосных динозавров из верхнемеловых отложений Монголии. - Докл. АН СССР, 1952а, т. 86, №2, с. 405-408.
- Рождественский А. К.* Открытие игуанодона в Монголии. - Докл. АН СССР, 1952б, т. 84, №6, с. 1243-1246.
- Рождественский А. К.* На поиски динозавров в Гоби. М.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 3-213.
- Рождественский А. К.* Новые данные о пситтакозаврах - меловых орнитоподах. - В кн.: Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР. 1955, №2, с. 783-788.
- Рождественский А. К., Утконосный динозавр-зуролоф из верхнего мела Монголии.* - *Vertebr. Palasiatica*, 1951a, vol. 1, № 2, p. 129-149.
- Рождественский А. К.* Краткие итоги изучения ископаемых позвоночных Монголии по материалам Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР в 1946-1949 гг. - *Vertebr. Palasiatica*, 1957b, vol. 1, № 3, p. 169-185.
- Рождественский А. К.* О местонахождениях верхнемеловых динозавров на р. Амур. - *Vertebr. palasiatica*. 1957v vol. 1, № 4, p. 285-291.
- Рождественский А. К.* Местонахождение нижнемеловых динозавров в Кузбассе. - *Палеонтол. журн.*, 1960, № 2, с. 165.
- Рождественский А. К.* Полевые исследования Советско-Китайской палеонтологической экспедиции АН СССР и АН Китая в 1960 г. - *Палеонтол. журн.*, 1961, № 1, с. 170-174.
- Рождественский А. К.* Новые данные о местонахождениях динозавров на территории Казахстана и Средней Азии. - *Науч. тр. Ташк. ун-та*, 1964, вып. 234, с. 227-241.
- Рождественский А. К.* Возрастная изменчивость и некоторые вопросы систематики динозавров Азии. - *Палеонтол. журн.*, 1965, № 3, с. 95-109.
- Рождественский А. К.* Новые игуанодонты из Центральной Азии. Филогенетические и таксономические взаимоотношения поздних *Iguanodontidae* и ранних *Nagrosauridae*. - *Палеонтол. журн.*, 1966, №3, с. 103-116.
- Рождественский А. К.* Гадрозавры Казахстана. - В кн.: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся. М.: Наука, 1968, с. 97-141.
- Рождественский А. К.* О гигантских когтевых фалангах загадочных рептилий мезозоя. - *Палеонтол. журн.*, 1970, № 1, с. 131-141.
- Рождественский А. К.* Изучение динозавров Монголии и их роль в расчленении континентального мезозоя. - Тр. ССМПЭ, 1971, вып. 3, с. 21-32.
- Рождественский А. К.* История динозавровых фаун Азии и других материков и вопросы палеогеографии. - Тр. ССМПЭ, 1974, вып. 1, с. 107-131.
- Рождественский А. К., Хозацкий Л. И.* Поздне-мезозойские наземные позвоночные Азиатской части СССР. - В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967, с. 82-92.
- Рождественский А. К., Чжоу Минчен.* О работе Советско-Китайской палеонтологической экспедиции в 1959 г. - *Палеонтол. журн.*, 1960, №1, с. 142-147.
- Сочава А. В.* Литология, стратиграфия и условия образования красноцветной формации мела Ферганы. - В кн.: Меловые континентальные отложения Ферганы. М. Наука, 1965, с. 5-100.
- Сочава А. В.* Типы верхнеюрских и меловых красноцветных формаций Средней и Центральной Азии. - В кн.: Континентальные образования восточных районов Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1969, с. 7-17.
- Сочава А. В.* Стратиграфия и литология верхнемеловых отложений Южной Монголии. Тр. ССМПЭ, 1975, вып. 13, с. 113-182.

- Спикер Э. М. Граница меловых и третичных отложений в штате Юга. - Труды XXI Международ. геол. конгр. М.: Изд-во Инostr. лит-ры, 1963, вып. 1, с. 65-81.
- Станкевич Е. С., Соцава А. В. Остракоды сенона Монголии. - Тр. ССМПЭ, 1974, вып. 1, с. 268-287.
- Суханов В. Б. Тестудинаты. - В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964, с. 354-438, 425.
- Татаринов Л. П. Новые данные об улемозавре. - Палеонтол. журн. 1965, № 2, с. 93-108.
- Татаринов Л. П. Базиптеригоидные сочленения и виднев канал терапсид. - Палеонтол. журн., 1966, № 1, с. 101-115.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258.
- Татаринов Л. П. Новый горнопис из верхнепермских отложений Вологодской области. - Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 97-104.
- Турищев И. Е. Нижнемеловые отложения юго-восточной части МНР. - Докл. АН СССР, 1954, т. 99, № 3, с. 445-448.
- Турищев И. Е. Новые данные по стратиграфии мела юго-восточной части Монголии. - Тр. ВНИГРИ, 1955, т. 94, с. 99-107.
- Турищев И. Е. К вопросу об условиях накопления осадков мела в юго-восточной части Монголии. - Тр. ВНИГРИ, 1956, т. 95, с. 171-188.
- Фурмарь П. Проблемы дрейфа континентов. М.: Мир, 1971, т. 31, 255 с. (Науки о Земле).
- Чжао-Си-цзинь. О новом виде пситтакозавров из Лайяна, Шань-дун. - Vertebr. Palasiatica, 1962, vol. 6, № 4, p. 349-360.
- Шувалов В. Ф. Мезозойские отложения юго-восточной части Монгольского Алтая. - В кн.: Геология мезозоя и кайнозоя Западной Монголии. М.: 1970а, с. 7-19.
- Шувалов В. Ф. Стратиграфия континентального мезозоя и мезозойская история геологического развития Центральной Монголии: Автореф. канд. дис. ... геол.-мин. наук. М., 1970б, с. 1-29.
- Шувалов В. Ф. О геологическом строении и возрасте местонахождении Ховур и Хурен-Дух. - Тр. ССМПЭ, 1974, вып. 1, с. 296-304.
- Шувалов В. Ф. Стратиграфия мезозоя Центральной Монголии. - Тр. ССМГЭ, 1975, вып. 13, с. 50-112.
- Якушина А. А. О некоторых меловых пресноводных моллюсках Южного Приморья. - Тр. Лимнол. ин-та АН СССР, 1964, т. 4, с. 280-293.
- Abel O. Die Stamme der Wirbeltiere. Berlin; Leipzig, 1919; 914 S.
- Andrews R.Ch. Explorations in Mongolia. - Geogr. J., 1927, vol. 69, N 1, p. 1-23.
- Bakker R.T. Dinosaurian physiology and origin of mammals. - Evolution, 1971a, vol. 25, N 4, p. 636-658.
- Bakker R.T. Ecology of brontosaurus. - Nature, 1971b, vol. 229, N 5281, p. 172-174.
- Bakker R.T. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. - Ibid., 1972, vol. 238, N5359, p. 81-85.
- Bakker R.T. Endothermy, dinosaurs and Archaeopteryx. - Evolution, 1974, vol. 28, N 3, p. 502-503.
- Bakker R.T. Dinosaur renaissance. - Sci. Amer., 1975a, vol. 232, N 4, p. 58-78.
- Bakker R.T. Experimental and fossil evidence for the evolution of tetrapod bioenergetics. - In: Perspectives of biophysical ecology, 1975b, D.M. Gates a. R.B. Schmer (eds), Springer Verlag, p. 359-399.
- Bakker R.T, Galton P.M. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. - Nature, 1974, vol. 248, N 5444, p. 168-172.
- Barsbold R. Saurornithoididae, a new family of small theropod dinosaurs from Central Asia and North America. - Palaeont. polon., 1974, vol. 30, p. 5-22.
- Barsbold R. Saurier in der Wüste Gobi. - Leipzig-Jena-Berlin, Urania-Universum, 1977, N 23, vol. 5, p. 507-511.
- Barsbold R. Opisthopic pelvis in the sauriscian dinosaurs. - Nature, 1979, vol. 279, p. 792-793.
- Barsbold R., Perle A. Segnosauria a new infraorder of carnivorous dinosaurs. - Acta palaeont. polon., 1980, N 25, p. 187-195.
- De Beer G.R. Archaeopteryx and evolution. - Adv. Sci, 1954, vol. 11, p. 160-170.
- De Beer G.R. The evolution of ratites. - Bull. Brit. Mus. Natur. Hist., (Zool.), 1956, vol. 4, p. 57-70.
- De Beer G.R. Archaeopteryx. - In: A new dictionary of birds, 1964, ed. L. Thomson, London, p. 58-62.
- Bennet A.F. A final word. - Evolution, 1974, vol. 28, N3, p. 503.
- Bennet A.F., Dalzell B. Dinosaur physiology: a critique. - Evolution, 1973, vol. 27, N 1, p. 170-174.
- Berkey Ch. P., Morris Fr.K. Geology of Mongolia. - Amer. Mus. Nat. Hist., 1927, N 2, 475 p.
- Bock W.J. Secondary articulation of the avian mandible. - Auk, 1960, vol. 77, p. 19-55.
- Bock W.J. Kinetics of the avian skull. - Journ. Morphol., 1964, vol. 114, p. 1-42.
- Bock W.J. The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organisation. - Syst. Zoology, 1965, vol. 14, N 4, p. 272-287.
- Bock W.J. The origin and radiation of birds. - Ann. New York Acad. Sci., 1969, vol. 167, N 1, p. 147-155.
- Bohlin B. Fossil reptiles from Mongolia and Kansu. - Sino-Swedish Expedition Publ., 1953, Rep. Sci. N37, vol. 6, p. 1-105.
- Bonaparte J.F. Comments on early sauriscians. - Zool. Journ., 1969, Linn. Soc, London, vol.48, p. 471-480.
- Borsuk-Bialynicka M. A new camarasaurid sauropod Opisthocoeleicaudia skarzynskii gen.n. sp.n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. - Palaeontol. polon., 1977, N37, p. 5-64.
- Brett-Surman M.K. Phylogeny and palaeobiogeography of hadrosaurian dinosaurs. - Nature, 1979, vol. 277, N 5697, p. 560-562.
- Brown B., Schlaikjer E.M. The structure and relationship of Protoceratops. - Ann. New York Acad. Sci., 1940, vol. 40, p. 135-226.
- Camp C.L. A new type of small bipedal dinosaur from the Navajo sandstone of Arizona. - Univ. California Publ., Dept. Geol. Sci., 1936, vol. 24, p. 39-53.
- Camp C.L., Welles S.P. Triassic dicynodont reptiles. Pt 1. The North American genus Placerias. - Mem. Univ. Calif., 1956, vol. 13, p. 255-348.
- Casier E. Les iguanodons de Bernissart. - Inst. roy. sci. nat., Belgique, 1960, p. 1-131.
- Casamiquela R.M. Un nuevo dinosaurio ornitisquio triasico (Pisanosaurus mertii, Ornithopoda) de

- la formacion Ischigualasto, Argentina. — Ameghiana, Rev. Assoc. Pal. Argent., 1967, N 4, (2), p. 47-64.
- Charig A.J.* The evolution of the archosaur pelvis and hind limb: an explanation in functional terms. — In: Studies Vertebrated Evolution K.A. Jousey a. T.S. Kemp (eds), New York, 1972, p. 121-155.
- Charig A.J.* Jurassic and Cretaceous dinosaurs. — In: Atlas of palaeobiogeography, 1973, A. Hallam, ed., p. 339-352.
- Charig A.J., Attridge J., Crompton A.W.* On the origin of the sauropods and the classification of the Saurischia. — Proc. Linn. Soc, London, 1964, vol. 176, N 2, p. 197-221.
- Charig A.J., Reig O.* The classification of the Proterosuchia. — Biol. J. Linn. Soc, 1970, vol. 2, p. 125-171.
- Cobban W.A., Reeside J.B.* Correlation of the Cretaceous formations of the western interior of the United States. — Geol. Soc. Amer. Bull., 1952, vol. 63, N 10, p. 1011-1043.
- Colbert E.H.* Relationships of the saurischian dinosaurs. — Amer. Mus. Novit., 1964, N 2181, p. 1-24.
- Colbert E.H.* A saurischian dinosaurs from the Triassic of Brazil. — Amer. Mus. Novit., 1970, N 2405, p. 1-39.
- Colbert E.H., Russell D.A.* The small dinosaur *Dromaeosaurus*. — Amer. Mus. Novit., 1969, N 2380, p. 1-49.
- Cracraft J.* Caenagnathiformis: Cretaceous birds convergent in jaw mechanism to dicynodont reptiles. — Journ. Palaeontol., 1971, vol. 45, N 5, p. 805-809.
- Crompton A.W., Charig A.J.* A new ornithischian from the Upper Triassic of South Africa. — Nature. 1962, vol. 196, N 4859, p. 1074-1077.
- Dashzeveg D.* New primitive therian from the Early Cretaceous of Mongolia. — Nature, 1975, vol. 256, N5516, p. 402-403.
- Farlow J.O.* A consideration of the trophic dynamics of a Late Cretaceous large-dinosaurs community (Oldman Formation). — Ecology, 1976a, vol. 57, N5, p. 841-857.
- Farlow J.O.* Speculations about the diet and foraging behavior of large carnivorous dinosaurs. — Amer. Midl. Natur., 1976b.
- Feduccia A.* Dinosaurs as reptiles. — Evolution, 1973, vol. 27, N 1, p. 166-169.
- Feduccia A.* Endothermy, dinosaurs and Archaeopteryx. — Evolution, 1974, vol. 28, N 3, p. 503-504.
- Fox R.C.* Eutherian mammal from the early Campanian (Late Cretaceous) of Alberta, Canada. — Nature, 1970, vol. 227, p. 630-631.
- Fox R.C.* Early Campanian multituberculates (Mammalia: Allotheria) from the Upper Milk River Formation, Alberta. — Can. J. Earth. Sci., 1971, vol. 8, p. 916-938.
- Fox R.C.* A primitive therian mammal from the Upper Cretaceous of Alberta. — Can. J. Earth. Sci., 1972, vol. 9, p. 1479-1494.
- Frazzetta T.H.* A functional consideration of cranial kinesis in lizards. — Journ. Morphol., 1962, vol. III, p. 287-320.
- Galton P.M.* The Posture of hadrosaurian dinosaurs. — Journ. Palaeontol., 1970a, vol. 44, p. 464-473.
- Galton P.M.* Ornithischian dinosaurs and the origin of birds. — Evolution, 1970b, vol. 24, p. 448-462.
- Galton P.M.* Hvpasilophodon. the Cursorid Non-archosaurian Dinosaur. — Nature, 1971, vol. 231, p. 159-160.
- Galton P.M.* Classification and evolution of ornithopod dinosaurs. — Nature, 1972, vol. 239, p. 464-466.
- Gilmore C.W.* Osteology of the Jurassic reptile *Camptosaurus* with a revision of the species of the genus and descriptions of the two new species. — Proc. U.S. Nat. Mus., 1909, vol. 36, p. 197-331
- Gilmore C.W.* Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosauros*. — Bull. US Nat. Mus., 1920, vol. 110, p. 1-159.
- Gilmore C.W.* On the Dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1933, vol. 67, p. 23-78.
- Grabau A.W.* Cretaceous Mollusca from North China. — Bull. Geol. Surv., 1923, China, vol. 5, p. 183-197.
- Gradzinski R.* Sedimentation of dinosaur bearing Upper Cretaceous deposits of the Nemegt Basin, Gobi Desert. — Palaeontol. polon., 1970, vol. 21, p. 147-229.
- Gradzinski R., Kazmierczak J., Lefeld J.* Geographical and geological data from the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions—Palaeontol. Polon.. 1969, vol. 19, p. 33-82.
- Gradzinski R., Jerzykiewicz T.* Additional geographical and geological data from the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions — Palaeontol. polon., 1972, vol. 22, p. 17-32.
- Gradzinski R., Kielan-Jaworowska Z., Maryanska T.* Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt Formations of Mongolia, including remarks on previous subdivisions. — Acta geol. polon., 1977, vol. 27, N 3, p. 281-318.
- Granger W., Gregory W.K.* Protoceratops andrewsi, a pre-ceratopsian dinosaur from Mongolia. — Amer. Mus. Novit., 1923, N 72, p. 1-9.
- Gregory W.K.* The Mongolian life record. — Sci. Monthly, 1927, vol. 24, p. 169-181.
- Hay O.P.* On certain genera and species of carnivorous dinosaurs. — Proc. U.S. Nat. Mus., 1908, vol. 35, p. 351-366.
- Hu Show-yung.* Carnosaurian remains from Alashan, Inner Mongolia. — Vert. palasiat., 1964, vol. 8, N1, p. 42-63.
- Huene F.* Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. — Zbl. Miner., Geol. u. Palaont., 1909, N 1, s. 12-22.
- Huene F.* Das naturliche System der Saurischia. — Zbl. Miner., Geol. u. Palaontol., 1914a, S. 154-158.
- Huene F.* Beitrage zur Geschichte der Archosaurier. — Geol. u. palaont. Abhandl., N F, 1914b, NF, Bd 13, s. 154-158.
- Huene F.* On reptiles of the New Mexican Trias in the Cope collection. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1915, vol. 34, p. 485-507.
- Huene F.* Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. — Z. induct. Abst. u. Ver. Lehre, 1920, Bd 22, s. 209-212.
- Huene F.* The carnivorous Saurischian in the Jura and Cretaceous formations, principally in Europe. — Rev. Mus. La Plata, 1926, t. 29, p. 35-167.
- Huene F.* Die fossil reptil — Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. — Monogr. Geol. u. Palaont., Ser. I, 1932, Bd 4, S. 1-361.

- Huene F.* Ein Rhynchocephale aus mandschurischen Jura. - Neues Jahrb. Miner. Geol. u. Palaont. Abt., 1942, Bd. 87, S. 244-252.
- Huene F.* Palaontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. - Jena VEB Gustav Fisher Verlag, 1956, S. 1-716.
- Hughes G.M.* Comparative physiology of vertebrate respiration. - Harv. Univ. Press., 1963, Cambridge, Mass., p. 1-145.
- Huxley T.H.* On Hyspilophodon foxii, a new dinosaurian from the Wealden of Isle of Wight. - Quart. J. Geol. Soc., 1870, vol. 26, p. 3-12.
- Janensch W.* Die Schadel der Sauropteren Brachiosaunis. Barosaurus und Dicraeosaurus aus den Tendaguru-Schichten. Deutsch-Ostafrikan. Palaontographica, 1935, Suppl. - Bd 7, Rh. I, T. 2, S. 145-298.
- Kielan-Jaworowska Z.* Preliminary data on the Upper Cretaceous eutherian mammals from Bayn Dzak, Gobi Desert. - Palaontol. polon., 1969, vol. 19, p. 171-191.
- Kielan-Jaworowska Z.* New Upper Cretaceous multituberculata genera from Bayn Dzak, Gobi Desert. - Palaontol. polon., 1970, vol. 21, p. 35-49.
- Kielan-Jaworowska Z.* Skull structure and affinities of multituberculata. - Palaontol. polon., 1971, vol. 25, p. 5-41.
- Kielan-Jaworowska Z.* Multituberculata succession in the late cretaceous of the Gobi Desert (Mongolia). - Palaontol. polon., 1974a, vol. 30, p. 23-44.
- Kielan-Jaworowska Z.* Migrations of the Multituberculata and the late Cretaceous connections between Asia and North America. - Ann. South Afr. Mus., 1974b, vol. 64, p. 231-243.
- Kielan-Jaworowska Z.* Preliminary description of two new eutherian genera from the Late Cretaceous of Mongolia. - Palaontol. polon., 1975a vol. 33, p. 5-16.
- Kielan-Jaworowska Z.* Evolution of the therian mammals in the Cretaceous of Asia. - Palaontol. polon., 1975b, vol. 33, p. 103-132.
- Kielan-Jaworowska Z., Barsbold R.* Narrative of the Polish-Mongolian Palaontological expeditions 1967-1971. - Palaontol. polon., 1972, vol. 27, p. 5-13.
- Kielan-Jaworowska Z., Dovchin N.* Narrative of the Polish-Mongolian Expedition. - Palaontol. polon., 1969, vol. 19, p. 7-30.
- Kielan-Jaworowska Z., Sochava A.V.* The first multituberculata from the uppermost Cretaceous of the Gobi Desert, Mongolia. - Acta paleontol. polon., 1969, vol. 14, p. 355-371.
- Krebs B.* Ban und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz). - Palaontol. Z., 1963, Bd 37, S. 88-95.
- Krebs B.* Ticinosuchus ferox nov. gen., nov. sp., ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio. - Schweiz. palaontol. Abhandl., 1965, Bd 81, S. 1-140.
- Krebs B.* Der Tarsus von Rausisuchus (Pseudosuchier, Mittel Trias). - Mitt. bayer. Staatssammal. Palaontol. st. Geol., 1973, Bd 13, S. 95-101.
- Kuhn O.* Saurischia (Supplementum I) - Fossilium Catalogus I, Animalia, 1965, pt 109, S. 1-94.
- Kuhn O.* Die Reptilien. System und Stammesgeschichte. - Krailing bei Munchen. Verlag Oeben, 1966, S. 3-154.
- Lambe L.M.* The Cretaceous theropod dinosaur Gorgosaurus. - Mem. Geol. Surv. Canada, 1917, N100, p. 1-84.
- Lapparent A.F., Lavocat R.* Dinosauriens. - In: Traite de Paleontologie, 1955, ed. J. Piveteau, t. 5, Paris, Masson et cie, p. 785-962.
- Lefeld J.* The age of mammalian containing beds at Bayn Dzak, Northern Gobi Desert. - Bull. Acad. polon. Sci., 1965, Ser. Sci. Geol. et Geogr., vol. 13, N 1, p. 81-83.
- Lefeld J.* Geology of the Djadokhta Formation at Bayn Dzak (Mongolia). - Palaontol. polon., 1971, vol. 25, p. 104-127.
- Leidy J.* Notices of remains of extinct reptiles and fishes discovered by Dr. F.V. Hayden in the Bad Lands of Judith River, Nebraska Territory. - Proc. Acad. Natur. Sci. Philad., 1856, vol. 8, p. 72-73.
- Lull R.S.* A revision of the Ceratopsia or horned dinosaurs. - Mem. Peabody Mus. Natur. Hist., 1933, vol. 3, pt 3, p. 1-135.
- Maderson P.F.A.* On how an archosaurian scale might have given rise to an avian feather. - Amer. Natural., 1972, vol. 106, p. 424-428.
- Madsen J.H.* A new theropod Dinosaur from the Upper Jurassic of Utah. - J. Paleontol., 1974, vol. 48, N1, p. 27-31.
- Madsen J.H.* Allosaurus fragilis: a revised osteology. - Utah Geol. a Miner. Surv. Bull., 1976a, N109, p. 3-163.
- Madsen J.H.* Second new theropod dinosaur from the Late Jurassic of East Central Utah. - Utah. Geol., 1976b, vol. 3, N1, p. 51-60.
- Marsh O.C.* Principal characters of american Jurassic dinosaurs. Pt 5. - Am. J. Sci., 1881. (3), vol. 21, p. 417-423.
- Marsh O.C.* Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Pt 6. - Amer. J. Sci., (3), 1884, vol. 27, p. 81-85.
- Marsh O.C.* Description of new dinosaurian reptiles. - Am. J. Sci., 1890, (3), vol. 39, p. 81-86.
- Maryanska T.* New data on the skull of Pinacosaurus grangeri (Ankylosauria). - Palaontol. polon., 1971, vol. 25, p. 45-53.
- Maryanska T.* Ankylosauridae (Dinosauria) from Mongolia. - Palaontol. polon., 1977, vol. 37, p. 85-152.
- Maryanska T., Osmolska H.* Pachycephalosauria, new suborder of ornithischian dinosaurs. - Palaontol. polon., 1974, vol. 3, p. 45-101.
- Maryanska T., Osmolska H.* Protoceratopsidae (Dinosauria) of Asia. - Palaontology, 1975, vol. 33, p. 133-182.
- Matthew J.* Dinosaurs, with special reference to the American Museum collections. - Amer. Mus. Nat. Hist., Handl. ser. N 5, 1915, p. 81-162.
- Matthew W.D., Brown B.* The family Deinodontidae with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta. - Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1922, vol. 46, p. 367-385.
- Mayr E.* Animal species and evolution. - The Belknap Press, Harvard Univ. Press, 1963, Cambridge, Mass., p. 1-797.
- Miller H.W.* 1964. Cretaceous Dinosaurian remains from southern Arizona. - J. Palaontol., 1964, vol. 38, N 2, p. 378-384.
- Moberly R.* Morrison, Cloverly and Sykes Mountain formations., Northern Bighorn Basin, Wyoming and Montana. - Bull. Geol. Soc. Amer., 1960, vol. 71, p. 1137-1176.
- Morris Fr.K.* Central Asia in Cretaceous time. - Bull. Geol. Soc. Amer., 1936, vol. 47, p. 1477-1533.
- Morris W.J.* Baja California: Late Cretaceous dinosaurs. - Science, 1967, vol. 155, N 3769, p. 1539-1541.

- Nowinski A.* Nemegetosaurus mongoliensis n.gen. n. sp. (Sauropoda) from the Uppermost Cretaceous of Mongolia. - *Palaeontol. polon.*, 1971, vol. 25, p. 57-81.
- Olshesky G.* The archosaurian taxa (excluding the Crocodylia) - In: *Mesozoic Meanderings*, 1978, vol. 1, p. 1-50.
- Osborn H.F.* Distinctive characters of the Mid-Cretaceous Fauna. - *Geol. Surv. Can., Contrib. Can. Palaeontol.*, 1902, vol. 3, pt. 2, p. 7-21.
- Osborn H. F.* Ornitholestes hermani, a new compsognathid dinosaur from the upper Jurassic. - *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1903, vol. 19, p. 281-296.
- Osborn H.F.* Tyrannosaurus. Upper Cretaceous carnivorous dinosaur. - *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1906, vol. 22, p. 81-96.
- Osborn H.F.* Crania of Tyrannosaurus and Allosaurus. - *Mem. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1912, N.S., vol. 1, p. 1-30.
- Osborn H.F.* Skeletal adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus. - *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1917, vol. 35, p. 733-771.
- Osborn H.F.* Three new theropoda, Protoceratops zone, Central Mongolia. - *Amer. Mus. Natur. Hist., Novit.*, 1924, N 144, p. 1-12.
- Osmolska H.* New light on the skull anatomy and systematic position of Oviraptor. - *Nature*, 1976, vol. 262, N 5570, p. 683-684.
- Osmolska H., Roniewicz E.* Deinocoelidae, a new family of theropod dinosaurs. - *Palaeontol. polon.*, 1970, vol. 21, p. 5-19.
- Osmolska H., Roniewicz E., Barsbold R.* A new dinosaur, Gallimimus bullatus n. gen. n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. - *Palaeontol. polon.*, 1972, vol. 27, p. 103-143.
- Ostrom J.H.* Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. - *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1961, vol. 122, N 2, p. 33-186.
- Ostrom J.H.* A reconsideration of the palaeoecology of hadrosaurian dinosaurs. - *Amer. J. Sci.*, 1964, vol. 262, p. 975-997.
- Ostrom J.H.* A new theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Montana - Postilla Peabody Mus. Natur. Hist., 1969a, N 128, p. 1-17.
- Ostrom J.H.* Osteology of Deinonychus antirrhopus, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. - *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist.*, 1969b, vol. 30, p. 1-165.
- Ostrom J.H.* Terrestrial vertebrates as indicators of Mesozoic climates. - *Proc. N. Amer. Palaeontol. Convent.* 1969c, Ser. D, p. 347-376.
- Ostrom J.H.* Archaeopteryx: notice of a "new" specimen. - *Science*, 1970a, vol. 170, p. 537-538.
- Ostrom J.H.* Stratigraphy and paleontology of the Bighorn Basin area, Wyoming and Montana. - *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist.*, 1970b, vol. 35, p. 1-184.
- Ostrom J.H.* Description of the Archaeopteryx specimen in the Teyler Museum, Haarlem. - *Proc. Ned. Akad. Wet. Sect. Sci., (B)*, 1972a, Bd 75, S. 289-305.
- Ostrom J.H.* Dinosaur. - In: *McGraw-Hill Yearbook Science and Technology Por.*, 1972b, p. 176-179.
- Ostrom J.H.* The ancestry of birds. - *Nature*, 1973, 242, p. 136.
- Ostrom J.H.* The pectoral girdle and forelimb function of Deinonychus (Reptilia: Saurischia) a correction. - *Postilla Peabody Mus. Natur. Hist.*, 1974a, N165, p. 1-11.
- Ostrom J.H.* Archaeopteryx and the origin of flight. - *Q. Rev. Biol.*, 1974b, N 49, p. 27-47.
- Ostrom J.H.* The origin of birds. F.A. Donath (ed.), *Ann. Rev. Earth a. Planet Sci.*, 1975a, vol. 3, p. 55-57.
- Ostrom J.H.* On the origin of Archaeopteryx and the ancestry of birds. - *Proc. Centre nat. rech. sci., Colloq. internal.*, 1975b, N 164, p. 519-532.
- Ostrom J.H.* Archaeopteryx and the origin of birds. - *Biol. Journ. Linn. Soc.*, 1976a, vol. 8, N 2, p. 91-182.
- Ostrom J.H.* On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur Deinonychus antirrhopus - *Breviora, Mus. Comp. Zool.*, 1976b, N439, p. 1-21.
- Ostrom J.H.* Some hypothetical anatomical stages in the evolution of avian flight. - In: *Collected Papers in Avian Paleontology Honoring 90th Birthday of A. Wetmore*, Storrs L. Olson (ed.), 1976c, p. 74-89.
- Ostrom J.H.* The osteology of Compsognathus longipes Wagner. - *Zitteliana*, 1978, Bd 4, S. 73-118.
- Owen R.* A description of portion of the skeleton of the Setiosaurus - *Proc. geol. sci. London*, 1841, vol. 3, p. 457-462.
- Parks W.A.* News species of dinosaurs and turtles from the Upper Cretaceous formations of Alberta. - *Univ. Toronto stad.; biol. ser.*, 1933, N34, p. 3-33.
- Piveteau J.* (ed.). *Traite de Paleontologie*, Paris, Masson et Cie, 1955, t. 5, p. 1-1113.
- Reig O.A.* The Proterosuchia and the early evolution of the Archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. - *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1970, vol. 139, N 5, p. 229-292.
- De Ricqees A.* La palaeontologie de terrain. - *A tomes*, 1967, t. 243, p. 337-341.
- Romer A.S.* The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. - *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1923, vol. 46, p. 605-617.
- Romer A.S.* The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. - *Acta zool.*, 1927, Bd 8, p. 225-275.
- Romer A.S.* Osteology of the Reptiles. - *Univ. Chicago Press*, 1956, p. 1-772.
- Romer A.S.* Vertebrate paleontology. - *Univ. Chicago Press*, 1966, p. 1-468.
- Romer A.S.* The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. - *Breviora*, 1971, N378, p. 1-10.
- Romer A.S.* The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna XV. Further remains of the thecodonts Lagerpeton and Lagosuchus. - *Breviora*, 1972, N394, p. 1-7.
- Russell D.A.* Intracranial mobility in mosasaurs. - *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist.*, 1964, vol. 86, p. 1-19.
- Russell D.A.* A census of dinosaurs specimens collected in Western Canada. - *Pap. Nat. Mus. Canada Natur. Hist.*, 1967, N 36, p. 1-13.
- Russell D.A.* A new specimen of Stenonychosaurus from the Oldman Formation (Cretaceous) of Alberta. - *Can. J. Earth. Sci.*, 1969, vol. 6, p. 595-612.
- Russell D.A.* Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of Western Canada. - *Can. J. Earth. Sci.*, 1972, vol. 9, N 4, p. 375-402.
- Russell D.A., Chamney P.T.* Notes on the biostratigraphy of dinosaurian and microfossil faunas in the Edmonton formation (Cretaceous), Alberta. - *Pap. Nat. Mus. Canada Natur. Hist.*, 1967, N35, p. 1-22.

- Russell L.S.* Upper Cretaceous dinosaurs faunas of North America. - *Piocc. Amer. Philos. Soc.*, 1930, vol. 69, p. 133-159.
- Russell L.S.* The dentary of *Troodon* a genus of theropod dinosaurs. - *J. Paleont.*, 1948, vol. 22, p. 625-629.
- Russell L.S.* Cretaceous non-marine faunas of North America. - *Contrib. Royal Ontario Museum*, 1964, N 1, p. 1-24.
- Russell L.S.* Body temperatures of dinosaurs and its relationship to their extinction. - *J. Paleontol.*, 1965, vol. 39, p. 497-501.
- Russell L.S.* Correlation of the Upper Cretaceous Montana group between southern Alberta and Montana. - *Can. J. Earth Sci.*, 1970, v. 7, N 4, p. 134-149.
- Russell L.S.* Mammalian faunal succession in the Cretaceous system of western North America. - *Spec. Pap. Geol. Assoc. Can.*, 1975, N 3, p. 137-161.
- Save-Soderbergh G.* Notes on the trigeminal musculature in nonmammalian tetrapods. - *Nov. Acta Regian Soc. Sci Upsal.*, 1945, ser. 4, vol. 13, N 7, p. 3-56.
- Save-Soderbergh G.* Notes on the braincase in *Sphenodon* and certain *Lacertilia*. - *Zool. Bidr. Upps.*, 1947, Bd 25, S. 489-516.
- Seeley H. Y.* The Classification of the Dinosauria. - *Rep. Brit. Ass. Adv. Sci.*, 1888, vol. 57, p. 698-699.
- Simpson G.G.* Fossil penguins. - *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1946, N-87, p. 1-95.
- Sloan R.E.* Cretaceous and Paleocen terrestrial communities of western North America. - *Piocc. N. Amer. Paleontol. Convent.*, 1969, Pt E, p. 427-453.
- Spock L.E.* Mesozoic and Cenozoic formations encountered by Central Asiatic expeditions in 1928. - *Amer. Mus. Nov.*, 1930, N407, p. 1-8.
- Sternberg R.M.* A toothless birds from the Cretaceous of Alberta. - *Journ. Paleontol.*, 1940, vol. 14, p. 81-85.
- Steel R.* Ornithischia. - In: *Handbuch der Paläoherpetologie*, O. Kuhn (ed.), Jena, Veb Gustav Fisher, 1969, p. 1-84.
- Steel R.* Saurischia. - In: *Handbuch der Paläoherpetologie*; O. Kuhn (ed.), Jena, Veb Gustav Fisher, 1970, p. 1-81.
- Suzuki K.* Mesozoic Fresh water shells from the Husin Coal-Field, South-western Manchoukuo. - *Bull. Sigen. Ken.*, 1943, vol. 1, N 1, p. 57-64.
- Taquet P.* Variation on rudimentation du membre antérieur chez les theropodes (Dinosauria)? - In: *Mec. rudiment. org. embr. vert.*, Colloq. Toui., 1976, Paris, p. 333-339.
- Thulborn R.A.* The skull of *Fabrosaurus australis*, a Triassic ornithischian dinosaur. - *Palaeontology*, 1970a, vol. 13, N 3, p. 414-432.
- Thulborn R. A.* The systematic position of the Triassic ornithischian dinosaur *Lycorhinus angustidens*. - *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 1970b, vol. 49, p. 235-245.
- Thulborn R.A.* Origins and evolution of ornithischian dinosaurs. - *Nature*, 1971, vol. 234, p. 75-78.
- Thulborn R.A.* Thermoregulation in dinosaurs. - *Nature*, 1973, vol. 245, N 5419, p. 51-52.
- Thulborn R.A.* Dinosaur polyphyly and the classification of archosaurs and birds. - *Austr. J. Zool.* 1975, vol. 23, N 2, p. 249-270.
- Verstuyts J.* Streptostylie bei Dinosauriern nebst Bemerkungen über Verbandschaft der Vogel und Dinosaurier. - *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, 1910, Bd. 30, S. 175-260.
- Verstuyts J.* Das Streptostylie - Problem und die Bewegungen im Schadel bei Sauripsiden. - *Zool. Jahrb. Suppl.*, 1912, Bd 15, N 2, S. 545-714.
- Verstuyts J.* Kraniaum und Visceralskelett der Sauripsiden. 1. Reptilien. - In: Bolk L., Goppert E., Kallius E., Lubosch W. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. 1936, Bd 4, Berlin;Wien,S. 699-808.
- Walker A.D.* Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. - *Phil. Trans. R. Soc.*, 1961, (B), N 244, p. 102-104.
- Walker A.D.* Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of Carnosaurs. - *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1964, (B), vol. 248, p. 53-134.
- Walker A.D.* New light on the origin of birds and crocodiles. - *Nature*, 1972, vol. 237, N 5353, p. 257-263.
- Walker A.D.* Evolution of the pelvis in the birds and dinosaurs. - In: *Linn. Soc. Symp. Ser.* N4, 1977, N4, p. 319-358.
- Welles S.P.* *Dilophosaurus*, a new name for a dinosaur. - *J. Paleontol.*, 1970, vol. 44, N 5, p. 51-59.
- Wellnhofer P.* Das fünfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx*. - *Palaeontographica*, 1974, A, Bd 147, N 4-6, S. 169-216.
- Wetmore A.* A check-list of the fossil and prehistoric birds of North America and the west Indies. - *Smithson. Mies. Coll.*, 1956, vol. 131, N 5, p. 1-105.
- Wetmore A.* A classification for the birds of the World. - *Smithson. Mies. Coll.*, 1960, vol. 139, N 11, p. 1-37.
- White T.E.* Catalogue of the genera of dinosaurs. - *Ann. Carnegie Mus.*, 1973, vol. 44, N 9, p. 117-155.
- Wyeth F.J.* The development of the auditory apparatus in *Sphenodon punctatum*. - *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 1924, vol. 212, p. 259-368.
- Young C.C.* The dinosaurian remains of Laiyang, Shantung. - *Palaeontol. Sinica*, 1958, N 16, p. 53-138.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	7
Глава I	
Сравнительная морфология хищных динозавров	7
Череп	7
Нижняя челюсть	23
Кинетизм черепа	26
Посткраниальный скелет	30
Функциональные особенности посткраниальных структур	49
Глава II	
Классификация, эволюция и экология хищных динозавров	55
Классификация хищных динозавров	56
Эволюция хищных динозавров	60
Родственные связи теропод	70
Межконтинентальные связи динозавровых фаун	74
Замечания по экологии теропод	76
Глава III	
Биостратиграфия континентального мела МНР и распространение хищных динозавров	79
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	86
Инфраотряд Coelurosauria	86
Инфраотряд Deinonychosauria	88
Инфраотряд Oviraptorosauria	90
Инфраотряд Carnosauria	95
Инфраотряд Ornithomimosauria	97
Инфраотряд Deinocheirosauria	99
Инфраотряд Segnosauria	104
Заключение	108
Summary	ПО
Литература	111

ГАРЧИГ

Оршил	5
ЕРЕНХИЙ ХЭСЭГ	7
Б у л э г I	
Махчин динозаврын харьцуулах морфологи	7
Толгойн яс	7
Эр уу	23
Толгойн ясны кинетизм	26
Арат яс	30
Арат ясны структурын функцийн онцлог шинж	49
Б у л э г II	
Махчиндинозаврын ангилал, эволюци хагжил, экологи	55
Махчин динозаврын ангилал	56
Махчин динозаврын эволюци хөгжил	60
Теропод амьтны удам төрлийн холбооны тухай	70
Динозаврын аймгийн тив хоорондын холбоо	74
Теропод амьтны экологийн тухай	76
Б у л э г III	
БНМАУ - ын эх газрын иэрдийн эурдсын биостратиграфи ба махчин динозаврын тархалт ...	79
СИСТЕМАТИКИЙН ХЭСЭГ	56
Бэсрэг баг Coelurosauria	86
Бэсрэг баг Deinonychosauria	88
Бэсрэг баг Oviraptorosauria	90
Бэсрэг баг Camosauria	95
Бэсрэг баг Ornithomimosauria	97
Бэсрэг баг Deinocheirosauria	99
Бэсрэг баг Segnosauria.....	104
Дүгнэлт.....	108
Summary	110
Ном зохиол.....	111