



С. М. КУРЗАНОВ
АВИМИИДЫ И ПРОБЛЕМА
ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ

Выпуск 31

" Н а у к а "
1987

С.М. КУРЗАНОВ

АВИМИМИД БА ШУВУУНЫ ГАРЛЫН ТУХАЙ

МОНГОЛ-ЗЕВЛОЛТИЙН
ПАЛЕОНТОЛОГИЙН ХАМТАРСАН ЭКСПЕДИЦИ

(Бутээл, цуврал 31)

эрлех зөвлөл:

*Академич Л.П. Татаринов,
академи Б. Лувсанданзан,
Г.А. Афанасьева,
Р. Барсболд, И.П. Морозова,
Л.И. Новицкая, В.Ю. Решетов, А.Ю. Розанов,
В.А. Сысоев, Б.А. Трофимов,
М.Ф. Ивахненко (хариуцлагатай эрхлэгч)*



МОСКВА

"НАУКА" ХЭВЛЭЛИЙН ГАЗАР

1987

С.М. КУРЗАНОВ

АВИМИМИДЫ И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ

СОВМЕСТНАЯ СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКАЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

(Труды, вып. 31)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

*академик Л.П. Татаринев,
академик АН МНР Б. Лувсанданзан,
Г.А. Афанасьева, Р. Барсболд, И.Л. Морозова,
Л.И. Новицкая,
В.Ю. Решетов, А.Ю. Розанов,
В.А. Сысоев, Б.А. Трофимов,
М.И. Ивахненко (ответственный редактор)*



МОСКВА

"НАУК А"

1987

УДК 568(116) (517.3)

S.M. KURZANOV

**AVIMIDAE AND THE PROBLEM
OF THE ORIGIN OF BIRDS**

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN
PALEONTOLOGICAL EXPEDITION

(Transactions, vol. 31)

EDITORIAL BOARD:

*academician L.P. Tatarinov,
academician of the MPR Academy of Sciences B. Luwsandanzan,
G.A. Afanasyeva, R. Barsbold, I.P. Morosowa,
L.I. Novitskaya, V. Yu. Reshetov, A. Yu. Rosanov,
V.A. Syssoev, B.A. Trofimov, M.F. Ivachenko*

Курзанов С.М. Авимимиды и проблема происхождения птиц. М.: Наука, 1987.

В книге рассматриваются остеология и сравнительная морфология скелета одного из тероподных динозавров с реконструкцией на этой основе внешнего вида и образа жизни. Приводятся сведения о возможных несkeletalных образованиях, обычно не сохраняющихся в ископаемом состоянии. Анализируется распространение птичьих признаков среди теропод, указывающих на общность их происхождения. На реальном примере показывается возможность формирования крылоподобных передних конечностей у бегающих бипедальных теропод и появления летающих форм не только среди древесных, но и среди наземных животных.

Книга рассчитана на широкий круг палеонтологов, орнитологов, палеогерпетологов.

Табл. 4, ил. 41, библи. 178 назв.

Рецензенты:

В.Ю. РЕШЕТОВ, Е.Н. КУРОЧКИН

К $\frac{2002000000-245}{042(02)-87}$ 261-87-III

©Издательство "Наука", 1987 г.

ВВЕДЕНИЕ

В связи с предпринятыми в последнее десятилетие исследованиями археоптерикса, проведенными на новом качественном уровне (более детальное изучение черепа, плечевого пояса, перьев), с новой силой вспыхнул интерес к одной из основных проблем палеонтологии позвоночных — происхождению птиц и птичьего полета. Однако до сих пор все надежды на ее решение были связаны главным образом с максимально тщательным изучением скелета того же самого археоптерикса - практически единственного доступного палеонтологического материала, имеющего непосредственное отношение к данной проблеме. Но сейчас изучение археоптерикса, проводившееся в течение 100 с небольшим лет, почти ничего нового в этом плане не дает. Поэтому понятна важность появления любого нового конкретного материала, так или иначе способствующего решению проблемы происхождения птиц.

Существенную роль в этом могут сыграть изучение своеобразного тероподного динозавра *Avimimus portentosus* и родственных ему форм, которые представляют собой одну из самых продвинутых и специализированных групп теропод, почти в одинаковой мере обладающую признаками звероногих динозавров и птиц. Часть общих признаков отражает адаптации, связанные с бипедальным передвижением, а часть — морфологическое единообразие в строении скелета в целом, обусловленное, видимо, параллельным развитием. Высокая степень "орнитизации" (т.е. большого количества птичьих признаков) авимима делает его своего рода моделью, которая позволяет изучить один из вероятных путей эволюционных преобразований среди теропод, приведший к птичьему уровню организации. Изучение уникальных морфологических особенностей авимима проливает свет на ранние этапы "орнитизации" теропод и открывает новые перспективы для решения проблемы происхождения птиц как в филогенетическом, так и в экологическом аспектах.

Предварительное описание и некоторые выводы, следующие из морфологии авимима, были опубликованы ранее (Курзанов, 1981, 1983а, б). Однако данная работа содержит ряд новых данных как по морфологии, так и по экологии авимима. Детальное описание черепа и посткраниального скелета выдвигает эту форму в число наиболее изученных среди теропод по целому ряду признаков, причем многие из них были ранее неизвестны среди хищных динозавров, а указывались только для птиц. Необходимой стороной работы явилась попытка получения данных о несkeletalных образованиях, обычно не сохраняющихся в ископаемом состоянии, в данном случае — перьях. Впервые удалось показать, насколько далеко может заходить "орнитизация" в группах параллельного с птицами развития, в частности у бегających бипедальных теропод.

Работа выполнена в лаборатории низших тетрапод Палеонтологического института АН СССР под руководством заведующего лабораторией академика Л.П. Татарнинова. Некоторые вопросы, связанные с темой исследования, автор неоднократно обсуждал с сотрудниками института Е.Н. Курочкиным и М.Ф. Ивахненко. Рисунки к работе выполнены художниками В.Д. Колгановым и В.Л. Могилевским, фотографии - Г.И. Ивановой. Всем указанным лицам автор приносит искреннюю благодарность.

ИСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ

Проблема происхождения той или иной группы животного мира является одной из самых обычных и в то же время трудноразрешимых проблем палеонтологии. В отношении птиц она осложняется, пожалуй, одной из самых замечательных адаптаций, встречаемых среди позвоночных, — способностью к совершенному машущему полету. Поэтому при решении проблемы происхождения птиц, начавшей разрабатываться во второй половине прошлого века, практически сразу резко выделились два аспекта — филогенетический и экологический. В первом случае внимание концентрируется на поисках непосредственных предков птиц, а во втором — акцент делается на образе жизни этих предков, который привел к постепенному развитию птичьих адаптаций и появлению способности летать. Безусловно, обе стороны проблемы тесно связаны, причем решение первой может непосредственно подсказать решение второй. Однако, исторически сложилось так, что их разработка шла независимо друг от друга из-за определенного недостатка знаний по ископаемым рептилиям, вызванного неполнотой летописи и фрагментарностью ископаемого материала, и, видимо, возможностью изучения механики полета современных птиц. Несомненно, что более серьезно недостаток знаний сказывается на решении филогенетического аспекта, тогда как решение экологического возможно на основе умозаключений, базирующихся на имеющихся фактах. Пример подобного теоретического решения, на наш взгляд, и демонстрирует анализ скелета авимима.

Нельзя не признать, что до настоящего времени проблема была достаточно далека от разрешения с обеих сторон, наилучшие свидетели чему — многочисленные и часто противоречащие друг другу теории, хотя некоторым из них и отдавалось предпочтение. Общеизвестным сейчас можно считать лишь родство птиц с какими-то архозаврами, несмотря на то что высказывались предположения о происхождении птиц даже от более примитивных рептилий типа зозухий (Дементьев, 1940).

Большим признанием в свое время пользовалось мнение Т. Гексли (Huxley, 1868, 1870) о происхождении птиц от динозавров типа *Compsognathus*. Тогда же (что весьма странно, ибо у подобных динозавров нет никаких следов древесных адаптаций) и была высказана мысль о древесном образе жизни предков птиц, которые, вероятно, приобретали крылья в результате постепенного приспособления к планирующему полету при прыжках с ветки на ветку, с дерева на дерево. Весомым аргументом в пользу этого был сам факт существования археоптерикса, несомненно, как тогда считали, древесного и порхающего животного. Другими аргументами были противопоставление у птиц первого пальца ног остальным, что наилучшим образом объясняется жизнью на деревьях, и ясно прослеживающаяся связь подобного строения с развитием способности к парашютирующему полету у некоторых современных животных. Более четко, чем Гексли, эту точку зрения выразил О. Марш (Marsh, 1880). Он писал, что пример современных животных — шерсткрыла, белки-летяги, летучего дракона и веслоногий лягушки — подсказывает, как мог развиваться полет: перепрыгивание с ветки на ветку должно было стимулировать развитие перьев на передних конечностях, так как увеличивало поверхность тела, что удлиняло прыжок.

Пожалуй, самую аргументированную критику "древесной" теории дал Дж. Остром

(Ostrom, 1974, 1976, 1979). Он весьма убедительно показал, что черты строения птиц вовсе не характерны для лазающих животных, а скорее для бегающих, ибо трудно представить образование птичьего скелета задних конечностей у лазающих форм, как и то, что только освобождение передних конечностей, которое могло получиться в результате развития задних у бипедальных бегающих, должно было дать толчок развитию крыльев. Остром также обратил внимание на очевидный недостаток примеров, выбранных Маршем. Все эти животные были четвероногими древесными жителями, а не двуногими, у которых летательная перепонка натягивалась (за исключением дракона) между передними и задними конечностями, т.е. в полете участвовали четыре ноги, а не две, как у птиц.

Несколько позже, чем "древесная", С. Виллистоном (Williston, 1879) была выдвинута необычная, по сути противоположная теория происхождения птиц от бегающих бипедальных динозавров, обитавших в открытых ландшафтах. С помощью машущих движений передних конечностей, помогавших предположительно при беге и прыжках и постепенно преобразовавшихся в крылья, динозавровые предки птиц переходили к полету. Значительное сходство в строении скелета археоптерикса и мелких хищных динозавров типа целурозавров, выраженное в конструкции ног, таза, бипедальном передвижении, подтверждало идею Виллистана, так как эти динозавры были явно бегающими по образу жизни. В дальнейшем "бегающая" теория была принята другими крупными исследователями (Nopsca, 1907, 1923; Lowe, 1935, 1944; Gregory, 1951), хотя и не встретила широкого признания специалистов. Возможно, это произошло потому, что отдельные авторы, излагавшие ее, выражали крайние взгляды. Нопча (Nopsca, 1907, 1923), например, предположил, что "протокрылья" предков птиц, создавая пропеллирующий эффект, увеличивали тягу и соответственно скорость бега животных до величины, необходимой для взлета. Очевидная надуманность этой точки зрения, высказанной одним из главных защитников "бегающей" теории, не могла не сыграть отрицательной роли в признании ее широким кругом ученых. Лоу (Lowe, 1935) высказал парадоксальную по тем временам мысль, будто бы археоптерикс - оперенный динозавр. Это было столь необычно, что вызвало сильную негативную реакцию со стороны большинства ученых, а Дж. Симпсон (Simpson, 1946) назвал такую точку зрения "полностью фантастической".

Однако постепенно сложилось мнение, что динозавры слишком специализированы, чтобы считаться предками птиц. Б. Мадж (Mudge, 1879) писал, что нет такого рода или группы родов динозавров, которые имели бы много общих черт с птицами или какой-либо постоянный типичный признак, встречающийся в обеих группах. К тому же наиболее птицеподобные динозавры появились в позднемеловую эпоху и были уже современниками настоящих птиц. Эти факты заставили обратить внимание на более примитивных рептилий, и всеобщее распространение получило предположение о происхождении птиц от вероятных предков теропод-псевдозухий, впервые высказанное Р. Брумом (Broom, 1913) и Ф. Хюне (Huepe, 1914). Несмотря на это, главным в становлении птиц Брум продолжал считать бипедальную локомоцию и слияние метаподий и рассматривал древесный образ жизни некоторых птиц как вторичное явление. Поэтому предположение о происхождении птиц от конкретных бипедальных псевдозухий типа *Euparkeria* и *Ornithosuchus* вносило неизбежные коррективы в древесный образ жизни этих предков.

В дальнейшем "псевдозуховая" теория происхождения птиц получила сильную поддержку в работах Г. Хейлманна (Heilmann, 1926), Б. Такера (Tucker, 1938), Дж. Симпсона (Simpson, 1946), Г. де Бира (de Beer, 1954), В. Свинтона (Swinerton, 1960), А. Ромера (Romer, 1966) и, с некоторыми оговорками, В. Бока (Bock, 1969).

Бросящееся в глаза сходство в строении задних конечностей птиц, бегающих бипедальных динозавров и псевдозухий не могло не наложить отпечатка на "древесную" теорию, и поэтому без каких-либо поправок ее продолжали отстаивать очень немногие авторы: О. Абель (Abel, 1911), Г.С. Шестакова (1927), Г. Бёкер (Boker, 1935), придававшие большое значение противопоставлению первого пальца задних конечностей и

связывавшие это приспособление с охватом веток при лазании по деревьям. Более оригинального взгляда придерживался И.И. Шмальгаузен (1935, 1947), утверждая, что бипедальные хищные динозавры произошли от лазающих по деревьям предков птиц. Однако он слабо аргументировал свою точку зрения, местами даже противореча общеизвестным фактам. Так, например, он писал о слабом развитии передних конечностей целурозавров, что никак не подтверждается современными остеологическими данными и к тому же не очень подходит для потомков лазающих форм.

В настоящее время наиболее широкое распространение получила комбинированная теория, согласно которой предки птиц, несмотря на то что вели древесный образ жизни, предварительно прошли в своей эволюции стадию бипедальных бегающих животных. Уникальность летной адаптации птиц, а именно отсутствие кожной перепонки между передними и задними конечностями, в то время как у большинства древесных животных, пользующихся прыжком-полетом, такая перепонка хорошо развита и, конечно, строение задней конечности с противопоставленным первым пальцем, которое как нельзя лучше соответствует ее строению у бипедальных хищных динозавров (Watson, 1928), крайне трудно сопоставить с древесным образом жизни. Это, вероятно, было главной причиной, вызвавшей появление на свет комбинированной теории. Впервые высказал ее еще М. Фюрбрингер (Furbringer, 1888), а позже поддержали Г. Осборн (Osborn, 1900), Р. Брум (Broom, 1908, 1913), Ф. Хюне (Huene, 1914), Г. Хейлманн (Heilmann, 1926), Д. Ватсон (Watson, 1928) и др.

Пожалуй, в наиболее разработанном виде эта теория отстаивается В. Боком (Bock, 1965) в его статье, посвященной роли адаптивных механизмов в развитии более высоких уровней организации. Он предложил модель, согласно которой последовательность событий при появлении новых групп состоит из эволюционных изменений, включающих серии многочисленных мелких шагов. Последние представляют собой своеобразные адаптивные стадии, каждая из которых является промежуточной между предшествующей и последующей. Эту модель Бок проиллюстрировал на примере происхождения птиц от обитавших на земле рептилийных предков. Он выделил несколько адаптивных стадий в развитии птичьего полета: бипедальную, древесную, прыгающую, парашютирующую, планирующую и активно летающую. При этом каждая стадия характеризуется новыми и отличными экологическими условиями и поэтому новыми и отличными факторами отбора.

Однако главный недостаток комбинированной теории, как справедливо отмечал Остром (Ostrom, 1979), остался прежний, унаследованный от "древесной": прежде чем научиться летать, предки птиц вынуждены были научиться лазать по деревьям. Вполне понятно, что наземному животному очень трудно сделать это без участия передних конечностей. В то же время подавляющее большинство ученых считает свободу передних конечностей от выполнения опорной функции или поддержки пагалиума важнейшим условием их преобразования в крылья настоящих птиц (Nopsca, 1907; Broom, 1913; Heilmann, 1926; Дементьев, 1940; Lowe, 1944; de Beer, 1954; Ostrom, 1974; Padian, 1982 и др.).

Хотя упомянутая теория носит название "комбинированной", поскольку она вроде бы совмещает в себе достоинства "бегающей" и "древесной" теорий, на самом деле таковой не является. Даже в разработанной модели Бока она выглядит по существу "древесной", ибо какие бы стадии там ни выделялись, полет все равно начался с дерева. В этом смысле комбинированная теория мало чем отличается даже от такой своеобразной точки зрения, которая считает бипедализм птиц прямым следствием летных адаптаций (Du Brul, 1962). Правда, если рассматривать комбинированную теорию в смысле приобретения предками птиц некоторых структур, связанных с бипедализмом, то она может в какой-то степени сыграть свою роль, но если иметь в виду решающий момент перехода к полету, то в этом плане ответ, который дает теория, только один — полет начался с дерева.

Отдельные преимущества комбинированной теории на некоторое время успокоили научные споры вокруг экологического аспекта происхождения птиц, но только лишь

до начала 70-х годов, когда вышла серия новых работ, посвященных происхождению птиц. Их появление было связано с определенными успехами в изучении архозавров и переисследованием старых и изучением новых экземпляров археоптерикса.

Особняком среди них стоит работа П. Галтона (Galton, 1970), в которой на основании сходства в строении таза выводятся птицы если не от самих птицеподобных динозавров, то от их непосредственных предков. Однако эта точка зрения не получила практически никакой поддержки, за редким исключением (Bremond, 1982).

Нельзя не отметить работы А. Уокера (Walker, 1972, 1974, 1977, 1981), который пришел к весьма неожиданному выводу о родстве птиц с наиболее архаичными поздне триасовыми крокодилами. При изучении крокодилообразного текодонта *Sphenosuchus* из верхнего триаса Южной Африки (некоторые авторы помещали его среди крокодилов — Romer, 1966), Уокеру удалось показать, что различия между крокодилами и птицами, связанные с формой черепа, облитерацией кранио-квадратного прохода, развитием вторичного неба, не распространяются на верхнетриасовых крокодилов. Так, из всех архозавров только у птиц и крокодилов проксимальная головка квадратной кости смещается с конца парокципитального отростка на наружную поверхность проотики. Череп сфенозуха был стрептостилистический, в связи с чем квадратно-скуловая кость подвижно соединялась с квадратной, но при неподвижном базиптеригиоидном сочленении. Как и у птиц, желобок для слезного протока проходит в предлобной кости. Сильная пневматизация черепа сфенозуха также напоминает птичью. Видимо, нрав Л.П. Татаринов (1980) в том, что Уокер преувеличивает значение отдельных особенностей скелета сфенозуха (например, пневматизации, которая развита у многих теропод, вероятного бипедализма, удлинения коракоида, носящего совершенно иной характер, нежели у птиц) и в то же время абсолютно не учитывает такой важный признак, как строение стопы крокодилов, отсутствие у них настоящего интертарзального соединения. На наш взгляд, Б. Кребс (Krebs, 1974) совершенно правильно полагает, что разница в строении голеностопного сустава исключает даже самых примитивных крокодилов из возможных предков птиц. Позже к такому же выводу пришел и сам Уокер (Walker, 1985), полностью отказавшийся от своей гипотезы о возможном родстве птиц и крокодилов.

Несмотря на очевидные недостатки предположения о родстве птиц и крокодилов, оно получило поддержку в ряде работ (Whetstone, Martin, 1979; Whetstone, Whybrow, 1983). Последние авторы, описавшие крокодила *Lesothosuchus* из триасовых отложений Южной Африки, обнаружили у него ряд общих черт с примитивными птицами: полая квадратная кость с двойным сочленением с мозговой коробкой, пневматическая периотика, парасагитальное положение задних конечностей. Интересно, что для лесотозуха, как и для сфенозуха, отмечается некоторая тенденция к бипедализму и развитие бегательных адаптации.

Прежде чем перейти к обсуждению других работ, отметим, что в статьях Галтона и Уокера, где принятое филогенетическое решение проблемы не определяет однозначно экологическое, формирование птичьего полета рассматривается как стадийный процесс, проходящий через ряд последовательных этапов, трактуемых согласно Боку (Bock, 1965).

В последнее время появились работы (Thulborn, 1984), рассматривающие наблюдаемый морфологический интервал между рептилиями и птицами не как следствие неполноты палеонтологических данных, а как возможное свидетельство происхождения птиц в результате эволюционной сальтации, но не последовательной смены стадий Бока.

Хорошо известно, что последние три описанных экземпляра археоптерикса долгое время оставались неопределенными из-за плохой сохранности или отсутствия отпечатков перьев, причем один из них экспонировался в эйхштеттском музее почти 20 лет как скелет мелкого хищного динозавра *Compsognathus* (Ostrom, 1976). Неудивительно, что вновь предпринятые сравнительные исследования длинноруких хищных динозавров и археоптерикса не только подтвердили мнение об их значительном морфологическом сходстве (Osborn, 1900, 1903, 1917), но и распространили его на новые остеологические

признаки (Russell, 1969; Ostrom, 1969a, 1973, 1974, 1975, 1976), такие, как трехпалая кисть, конструкция запястья и пястья, удлинённые передние конечности, морфология скапулоракоракоида, устройство стопы и плюсны с приподнятым первым пальцем, интертарзальное соединение, морфология и ориентация локтевой кости, непременно би-педальная осанка. Наверное, самым замечательным является необыкновенное сходство в строении скелета крыла археоптерикса и передней конечности длинноруких целурозавров, не говоря уже о сходстве в строении задних конечностей, которое всегда подчеркивалось исследователями археоптерикса. Все это способствовало возрождению на обновленной основе динозавровой теории происхождения птиц, особенно активно защищаемой в последние годы Остромом (Ostrom, 1976, 1979, 1980). В отличие от других авторов, пишущих на эту тему, в позиции Острома яснее просматривается и привлекает естественная взаимосвязь между филогенетической и экологической сторонами проблемы происхождения птиц, хотя, конечно, ни то, ни другое не гарантирует правильности защищаемого тезиса. Непосредственных предков птиц Остром видит в длинноруких хищных динозаврах типа *Ornitholestes*, *Chirolestes*, *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Stenonychosaurus* и др., не обнаруживая между ними сколько-нибудь значительных остеологических различий. Нельзя не согласиться с Остромом, что вне зависимости от того, чем вызвано сходство между птицами и длиннорукими целурозаврами (конвергенцией или параллельной эволюцией), оно должно как-то свидетельствовать о некотором сходстве в образе жизни или, по крайней мере, конкретно в манере пользования передними конечностями. Поэтому предки птиц представляются мелкими насекомоядными бегущими целурозаврами, но только в перьях, подобно археоптериксу. Априори принимая, что контурные перья могли появиться у динозавровых предков птиц без всякой связи с полетом, а только как теплоизолирующее покрытие (Mayr, 1960; Ostrom, 1976, 1979), Остром говорит о равномерном покрытии ими всего тела животного, акцентируя свое внимание на вопросе: какие причины могли вызвать преобразование контурных перьев в маховые? Вероятно, те, которые помогали выполнению основной функции передних конечностей. Если животное пользовалось трехпальцами "руками" для ловли мелкой добычи (например, насекомых), то любое изменение, улучшающее эту способность, должно было закрепляться отбором. Поэтому увеличение контурных перьев передних конечностей делало их более эффективной "ловушкой" для насекомых. Динозавровые предки птиц, похожие внешне на археоптерикса, вспугивали насекомых с растительности выметающими движениями "крыльев" с большой площади и ловили их. Чем длиннее были перья, развивавшиеся на передних конечностях, тем больше за счет увеличения их поверхности помогали ловле насекомых. От простых выметающих движений к машущим ударам по прыгающим и летающим насекомым, к порхающим прыжкам за улетающей добычей - такова логическая последовательность, по мнению Острома, развития полета у целурозавровых предков птиц. Таким образом, только вторично оперенные конечности стали использоваться для планирующего прыжка-полета.

Несоответствие птичьей степени развития и дифференциации перьевого покрова археоптерикса и его рептилийного плана строения скелета допускают возможность того, что перья птиц могли быть приобретены их отдаленными предками. Хорошо известно, что роговая чешуя псевдозухии *Euparkeria* (Broom, 1908; Ewer, 1965) имела отчасти перообразное строение: слабо выраженная центральная ось и симметричные насечки по краям. В верхнеюрских отложениях хребта Каратау (Казахстан) найдено изолированное перо более примитивного типа, чем археоптериковое (Раутиан, 1976). Очень трудно представить себе животное более примитивное по строению скелета, нежели археоптерикс, но заслуживающее именоваться птицей, как полагал автор. Скорее прав Л.П. Татаринов (1980), относящий перо к какому-то птицеподобному архозавру, близкому предкам птиц, хотя по намечающейся асимметрии опахала перо похоже на перо летающих форм. В связи с этим, конечно, большое значение приобретает вопрос: почему вообще развивались перья? Ясного ответа на него до сих пор нет. К. Паркес (Parkes, 1966) предполагал, что они развились в связи с формированием полета, что вполне

согласуется с "древесной" теорией. Правда, на это Остром резонно возражает (Ostrom 1974), что соответствующий полету метаболизм, обеспечивающий большие энергетические требования машущего полета, должен опережать или, в крайнем случае, идти параллельно с развитием самого полета и вряд ли мог развиваться в условиях низки энергетических затрат пассивного планирования с ветки на ветку. Остром даже утверждает на примере археоптерикса, что птичий уровень метаболизма сформировался до этой стадии.

Среди теорий, объясняющих появление пера, есть и такие, на наш взгляд, малообоснованные, как попытка Э. Майра (Maug, 1960) связать оперение с окраской, хотя та же указывается на его независимое возникновение и возможную роль в регулировании теплопотерь. Несколькo курьезно мнение П. Мадерсона (Maderson, 1972) о роли оперения как механической защиты.

Мнение Острома (Ostrom, 1974) перекликается с точкой зрения П. Ригэла (Regal, 1975) и Р. Тальборна (Thulborn, 1984) об оперении как тепловом "щите". Более четко это выражено у Острома. Он пишет, что первоначальная функция оперения заключалась в уменьшении тепловых потерь и что оно состояло только из контурных перьев, которые были одновременно и прекрасной изоляцией, и идеально преадаптированы для будущих летательных функций.

Однако ту же точку зрения на причины появления оперения могут иметь и противники теории Острома (Tarsitano, Necht, 1980, 1983). На основании переизучения морфологии археоптерикса, главным образом поясов конечностей, скелета кисти и стопы, авторы предлагают новую интерпретацию филогенетических отношений, помещая его среди текодонтов, где-то на уровне между *Euparkeria* и *Lagosuchus*. Учитывая подмеченную ранее асимметрию перьев (Feduccia, Tordoff, 1979), Тарситано и Хект считают археоптерикса птицей, причем способной к некоторым типам полета, и отвергают гипотезу Острома о формировании крыльев у бегающих теропод.

А. Федуччия (Feduccia, 1980) в своем обзоре различных аспектов проблемы происхождения птиц также отдает предпочтение "древесной" теории на том основании, что все современные летающие позвоночные, кроме птиц, начинают свой пассивный полет, прыгая сверху вниз, а значит и птичий полет должен был начинаться аналогичным образом. Практически той же точки зрения придерживаются Л. Мартин и др. (Martin, 1983; Martin, Stewart, Whetstone, 1980), считающие вероятным появление бипедализма в связи с древесным образом жизни.

Недавно Дж. Дженсен вновь вернулся к вопросу о способности археоптерикса к полету (Jensen, 1981), но он нашел перья симметричными и на этом основании счел его посредственным планером. Кроме того, рассматривая строение задних конечностей и таза археоптерикса как неприспособленные для древесного существования, автор делает вывод о невозможности появления птичьего полета у древесных форм.

Хочется подчеркнуть, что имеющийся материал по археоптериксе вряд ли сможет способствовать разрешению проблемы, коль скоро допускает столь противоречивые толкования. Это хорошо видно и на примере другой интересной работы (Padian, 1983) рассматривающей вместе филогенетические и функционально-экологические аспекты появления летающих форм. Используя тот же метод построения кладограмм, как Тарситано и Хект (Tarsitano, Necht, 1980), Падриан помещает археоптерикса среди теропод между орнитолестом и дейнонихозаврами (проанализировав 49! признаков). Далее он проводит границу между адаптациями к полету машущему и планирующему и не находит у археоптерикса ни одного признака последнего. Опираясь на расчеты, полученные другими авторами на математических моделях, Падриан предполагает, что манипуляции даже маленькими крылышками могли иметь значительный стабилизирующий эффект при беге по неровной местности для преодоления препятствий или ускользания от хищников.

В заключение нельзя не упомянуть о находке маленькой своеобразной рептилии *Sosesauros* из среднего триаса Испании. Отмечая ее некоторое остеологическое сходство с птицами, автор рассматривает эту форму в качестве предковой для археоптерикса

и птиц. Однако все выводы автора основаны на крайне сомнительном материале и на последним данным (Milner, 1985) козезавр, относящийся к пролацертилиям, не имеет никаких птичьих признаков.

Гипотезу происхождения птиц от длинноруких целурозавров пока нельзя считать доказанной, несмотря на то что ее экологическая сторона, особенно подкрепленная математическими расчетами, аргументирована довольно убедительно. На данном этапе предпочтительнее выглядит более осторожные предположения, что целурозавры являются не предками птиц, а группой, родственной этим предкам и развивавшейся во многом параллельно. В этом убеждает хотя бы наибольшее сходство с птицами именно поздне-меловых форм, живших в одно время уже с настоящими птицами.

Трудно не согласиться с Л.П. Татариновым (1980) в том, что "сфенозухи, целурозавры и птицы оказываются тремя различными по достигнутому эволюционному прогрессу, характеру адаптации и долговечности группами, развивавшимися по ряду признаков параллельно".

МАТЕРИАЛ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

В основу работы легли материалы, собранные автором во время исследования ряда верхнемеловых местонахождений в составе Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции (ССМПЭ) и хранящиеся в Палеонтологическом институте АН СССР. Авимим открыт на территории МНР сравнительно недавно, в середине 70-х годов одним из отрядов ССМПЭ на местонахождении Удан-Сайр в Южной Гоби. Среди разрозненных остатков крупных теропод, крокодилов и черепах был обнаружен его неполный, но сочлененный скелет, резко отличавшийся от костей других динозавров прекрасной оформленностью эпифизов и птичьими пропорциями задних конечностей. В дальнейшем местонахождение Удан-Сайр посещалось неоднократно, но кости авимима встречались довольно редко и за несколько сезонов удалось собрать лишь ряд отдельных костей, преимущественно конечностей. В местонахождении Шара-Цав (Юго-Восточная Гоби) также найдены только разрозненные кости авимима. Поэтому на сегодняшний день полного скелета в нашем распоряжении нет. Наиболее цельный экземпляр — ПИН, № 3907-1. Самые полные позвоночные серии принадлежат образцам ПИН, № 3907-1,4 — по 16 предкрестцовых позвонков. В первом случае есть 6, во втором — 9 шейных позвонков. Вместе с черепом (№ 3907-3) найдена серия из 8 шейных позвонков. Полные передние конечности неизвестны. Отсутствуют хвостовые позвонки.

Всего из местонахождения Удан-Сайр известны остатки минимум двадцати особей, а из местонахождения Шара-Цав — десяти. Один образец найден в районе местонахождения Гурилин-Цав.

В качестве дополнительных и сравнительных материалов использованы сборы по верхнемеловым тероподам Монгольской палеонтологической экспедиции 1946-1948 гг., а также Советско-Китайской палеонтологической экспедиции 1959-1960 гг. Мозговую коробку позднемеловой птицы *Nesperognis* из Северной Америки автор имел возможность изучить лично во время пребывания в Институте палеобиологии в Варшаве.

НЕКОТОРЫЕ ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ АВИМИМА

Алтайский отряд ССМПЭ во время разведочного маршрута в долину между хребтами Арц-Богдо и Гурбан-Сайхан открыл небольшое по площади и мощности слагающих пород местонахождение Удан-Сайр. Оно расположено приблизительно в 85 км на запад-северо-запад от сомона Булган Южно-Гобийского аймака. Местонахождение приурочено к южному борту межгорной котловины, вытянутой в широтном направлении, и представляет собой неглубокую депрессию, размерами примерно 5 x 2 км, тянущуюся с

северо-востока на юго-запад. Ее пологие склоны в основном задернованы, и линии пятнами обнажаются красноцветы и сероцветы, костеносные в большей или меньшей степени практически по всему разрезу. Однако ископаемый материал встречается большей частью в виде изолированных костей или их фрагментов. Кости в сочленении встречаются лишь в основании разреза, в обогащенной костеносной линзе, на которой и велась главным образом раскопки.

Непосредственно в склоне вокруг линзы разрез имеет следующее строение (снизу вверх).

1. Песчаники красноватые, крупнозернистые и плотные пески с линзами коричневатых глин, алевролитов и зеленовато-серых песков. Длина линз по плоскости разрез превышает 20 м, а максимальная мощность - 1,5 м. Они маркируются базальными конгломератами гравелитового типа или крупнозернистыми песчаниками с "плавающей" галькой и гравием. Обычно лежат на выветрелой поверхности песчаников и глин с замывами по трещинам зеленоватых алевролитов. По всему слою встречаются кости часто обломанные, а в основном крупные (ребра завропод, части конечностей карнозавров, орнитомимид). В тонких, до 20-30 см мощностью, прослоях серо-зеленого песчаника кости несравненно лучшей сохранности и их гораздо больше. Это остатки рыб, ящеров, черепах, реже млекопитающих, лягушек и птиц. Но подавляющее большинство костей принадлежит авимиму, причем часто попадает сочлененный материал из целых стоп или 2—3 костей задних конечностей. Мелкие глинистые линзочки содержат многочисленные раковины двустворок и гастропод в виде наружных ядер, изредка с остатками перламутра. Редко попадают куски окаменелой древесины и очень плохие отпечатки листьев покрытосеменных. Здесь же встречается скорлупа яиц. Находки скорлупы, а также разрозненность костного материала, свидетельствующая о длительной его мацерации, по-видимому, говорят о том, что осадконакопление происходило в спокойном водоеме с периодическим привнесом обломочного материала текущими водами. Иногда водоем сильно мелел, местами даже высушал. Эти отложения больше всего напоминают старичные, периодически пополнявшиеся материалом основного русла до 6 м

2. Прослой карбонатизированного конгломерата гравелитового типа (0,2 м) с пере крывающей его пачкой монотонных красноватых песков и песчаников. Местами обыз вествление сильное и переходит в песчаник по вертикальным трещинам и остаткам корневой системы растений. Очень многочисленны известковистые стяжения, мелкие линзочки светлых мергелей. По всему слою часто попадают изолированные кости крупных динозавров, в основном фаланги, позвонки, куски ребер, фрагменты панцирей триониксов, обломки скорлупы, раковины двустворчатых моллюсков *Vugipella*. Судя по сильной обызвествленности пород и по характеру сохранности ископае мого материала, это, вероятно, фация небольших прирусловых озер с песчаным неза раставшим ложем и очень жесткой водой. 3 м

3. Пески и песчаники красно-серые, среднезернистые, в верхней части плитчатые. Иногда слабосрезанная слоистость, сериные швы прямые, слойки в сериях параллель ные, неоднородные. Мощность серий по 10—20 см. Встречаются изолированные кости теропод и черепах. Судя по не очень ясной косой слоистости, эти осадки тоже, вероятно принадлежат к отложениям временных потоков. 2,5 м

4. Песок плотный красноватый с мелкими линзами алевролитов и глин. Отложения этого слоя очень напоминают осадки слоя 1. На контактах с линзами песок обычно сильно уплотнен, местами сцементирован известью. При выветривании пески тонко слоятся, а на выветрелой поверхности часто заметны знаки ряби, ходы илоедов. По всей видимости, это фации прибрежных пляжей, в субавальных частях 2 м

5. Переслаивание буро-коричневых глин и алевролитов, местами розовых и зеле новатых. По всей пачке разбросаны мелкие линзочки серо-зеленого песчаника. В верх ней части глины более обызвествленные, иногда переходят в мергель. Хорошо заметны следы трещин усыхания, особенно в зонах контакта с песком. Некоторые песчанистые линзочки обогащены костями главным образом авимимов. Также попадают чешуя

рыб, фрагменты черепаших панцирей, фаланги орнитомимид. По всей пачке многочисленны раковины двустворок или их ядра. Образование этого слоя, вероятно, связано с периодически пересыхавшими протоками и старицами. 3,5 м

Рассматривая в целом особенности строения и фациальный состав местонахождения Удан-Сайр, можно сказать, что осадконакопление происходило в условиях субаридного климата и связано с аккумулятивной и эрозивной деятельностью речных водотоков. Кроме того, седиментация шла и в небольших мелких водоемах старичного типа с периодически менявшимися гидродинамическими условиями. Последнее могло вызываться обильными речными паводками, доставлявшими в старицы массы грубо-обломочного материала. Существование мелких, временно пересыхавших водоемов, видимо весьма многочисленных в долине, несомненно способствовало образованию захоронений. Характер разреза и широта его распространения почти по всей межгорной котловине позволяют предположить, что долина между палеозойскими хребтами Гурбан-Сайхан и Арц-Богдо заполнена отложениями позднемеловой речной системы, имевшей сток на восток.

Остатки авимимов приурочены главным образом к низам разреза (слой 1) и связаны с тонкой линзой серо-зеленого песчаника, в которой чаще всего встречаются сочлененные части скелетов. В ней найден наиболее полный посткраниальный скелет авимима (экз. ПИН, № 3907-1), череп хорошей сохранности с шейными позвонками и отдельными костями посткrania (экз. ПИН, № 3907-3), изолированный полный таз, задние конечности и другие материалы. Выше и ниже по разрезу встречаются только изолированные кости.

Вопрос о возрасте местонахождения Удан-Сайр представляется не совсем простым, несмотря на его достаточно богатую фауну. С одной стороны, местонахождение расположено в районе широкого распространения верхнемеловых отложений джадохтской свиты, по соседству с такими известными местонахождениями, как Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ, Алаг-Тэг (Gradzinski, Kazmierczak, Lefeld, 1968; Nikoloff, Huene, 1966), возрастная датировка которых не вызывает сомнений. Сопоставление с ними местонахождения Удан-Сайр по аэрофотоснимкам показало, что полоса отложений джадохтской свиты протягивается в западном направлении и занимает исследуемый район (устное сообщение геолога В.М. Лопатина). Кроме того, между ними нет практически никаких литологических различий при незначительных фациальных. Последние, вероятно, и являются причиной того, что подтверждение возраста местонахождения Удан-Сайр путем анализа содержащейся фауны сталкивается с некоторыми трудностями. Дело в том, что эта фауна содержит очень много новых элементов и прежде всего среди динозавров — неизвестные ранее орнитомимид, крупный карнозавр, гигантский протоцератопсид. Есть новые формы и среди других групп — амфибий, птиц, млекопитающих. Что касается беспозвоночных, то двустворчатые моллюски *Vuginella* и гастроподы *Mesolanistes* встречаются в виде ядер раковин и их видовое определение затруднительно, а сами эти роды характерны и для более высоких горизонтов верхнего мела Южной Монголии.

Более точные указания на возраст может дать найденный в той же линзе, где и авимим, почти полный посткраниальный скелет ящерицы *Macrocephalosaurus* sp. (определение В.Р. Алифанова), описанной в свое время из Баин-Дзака (Gilmore, 1943). Другие виды макроцефалозавра обнаружены в местонахождениях Хулсан и Нэмэгт (Sulimski, 1975). Правда, их отложения иногда относят к барунгойотской свите (Gradzinski et al., 1977), хотя, на наш взгляд, различия между ней и джадохтской свитой носят лишь региональный характер. К сожалению, не удалось определить до вида макроцефалозавра из Удан-Сайра, но тем не менее его находка резко суживает возрастной диапазон, к которому можно отнести изучаемые отложения.

Помогают разрешить вопрос о возрасте местонахождения и кусочки скорлупы яиц с характерной струйчатой скульптурой поверхности. Ранее в большом количестве они были обнаружены в местонахождениях Баин-Дзак, Тугрикийн-Ширэ и Хермин-Цав и обычно приписывались мелким рогатым динозаврам-протоцератопсам. Поэтому

вместе с находкой макроцефалозавра они дают дополнительные указания на джадохтский возраст отложений местонахождения Удан-Сайр.

В основной костеносной линзе обнаружен практически полный скелет млекопитающего, принадлежащего, вероятно, новому виду рода *Zalambdalestes* (определение Б.А. Трофимова). Ранее заламбдалестес также был описан из Баин-Дзака (Kielan-Jaworowska, 1970).

Таким образом, по нашему мнению, фаунистический комплекс местонахождения Удан-Сайр, несмотря на присутствие в нем значительного количества новых элементов затрудняющих точное определение возраста, может быть датирован как джадохтский хотя и с некоторыми оговорками. Последние в основном касаются правомерности выделения барунгойтской свиты. Но материал, имеющийся в нашем распоряжении не позволяет обсуждать этот вопрос. Поэтому можно принять компромиссную точку зрения, объединяющую фаунистические комплексы джадохтской и барунгойтской свит в рамках джадохтского горизонта (Барсболд, 1983б), к которому и относятся отложения местонахождения Удан-Сайр.

Другой точкой, откуда известны остатки авимима, является местонахождение Шар Цав, расположенное в 68 км к северо-востоку от сомона Хан-Богд Южно-Гобийского аймака, в 8 км к северу от известного верхнемелового местонахождения Байшин-Цав. Обнажения Шара-Цав представляют собой уступ 5-10-метровой высоты, тянущийся в широтном направлении примерно на 2 км, с небольшими "пятнами" мелкосопочник разбросанными у его подножия. Снизу вверх обнажаются:

1. Пачка переслаивания плотных серых и желтых песчаников и зеленовато-серых мелкоплитчатых глин. Примерно в 10—12 м от основания пачки находится крупная (50—60 м в диаметре) линза синезеленых глин с "щепенистой" отдельностью. Мощность линзы 1—2 м. Изредка в ней встречаются песчано-гравелитовые линзочки. В гравелитах и часто в глинах обнаружены кости. Материал только фрагментарный много окатанных и изломанных костей, на некоторых видны следы погрызов. Найдены куски скорлупы яиц динозавров. Видимо, эти отложения, сходные с отложениями слоя 1 Удан-Сайра, образовались в мелеющем, временами пересыхающем водооде периодическим привнесом обломочного материала 25

2. Пачка красноцветных, местами серых песков и песчаников с редкими прослоями зеленоватых глин. Бронируются полуметровым слоем плотного песчаника с неясной косою слоистостью. Редко попадают сильно окатанные обломки костей. Описанные отложения, наиболее характерны для временных водных потоков 20

Помимо костей авимима, в линзе гравелитов был обнаружен череп завропод первоначально определенного как *Nemegtosaurus* (Курзанов, Цыбин, 1979), что дает основание считать эти отложения нэмэгэтинскими. После более тщательного изучения (Курзанов, Баников, 1983) череп отнесен к новому виду *Quesitosaurus orientalis* и потому не может дать никаких указаний на возраст. Найденная скорлупа "протоцера-топсидного" типа сама по себе не является надежным возрастным индикатором. Следовательно, возраст местонахождения Шара-Цав следует определять только путем сопоставления с другими местонахождениями, в частности с Удан-Сайром, о возрасте которого уже говорилось.

Для реконструкции авимима использовалась также полностью сочлененная стопа найденная в районе местонахождения Гурилин-Цав (Заалтайская Гоби). Более точная привязка места находки невозможна из-за ее неправильного этикетирования.

Итак, остатки авимимов известны из трех точек, разбросанных по Южной Монголии причем встречаются там в довольно большом количестве. Отдельные кости попадают и в близлежащих районах. Подобное достаточно широкое распространение является одним из оснований для рассматривания авимима в качестве надежного возрастного ориентира данного региона. Другим основанием следует считать возможность быстрого и легкого определения его костей в поле даже геологами. Морфология авимима настолько отлична от обычной тероподовой, что для этого вполне достаточно его единственной фаланги.

Р о д *Avimimus Kurzanov, 1981*

Т и п о в о й в и д . *Avimimus portentosus Kurzanov, 1981*; верхний мел, джадохская свита, МНР.

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

С о с т а в . Род монотипический.

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

Avimimus portentosus Kurzanov, 1981

Табл. I-IV, рис. 1,2,4-27

A. portentosus: Kurzanov, 1981, с. 40, рис. 1-6.

Г о л о т и п . ПИН, № 3907-1; затылочная часть черепа плохой сохранности (табл. фиг. 1), шейные и спинные позвонки, полные задние конечности, проксимальная половина передних и часть таза. Верхний мел, джадохская свита, местонахождение Удан-Сайр, Южная Монголия.

Д и а г н о з . Предчелюстные кости несут мелкие зубчики — по 5 штук на каждой. Нисходящий отросток заднеглазничной кости не соединялся с нижней височной дугой. Парокципитальные отростки круто опущены вниз. Голень удлинена относительно бедра и плюсны. Плосневые кости срастаются проксимально. Когтевые фаланги крайних пальцев асимметричные, почти лежащие.

М е с т о н а х о ж д е н и е . Южная и Юго-Восточная Монголия, Удан-Сайр, Шара-Цав.

М а т е р и а л . Кроме голотипа, череп и остатки посткраниального скелета экз. № 3907-3, шейные и спинные позвонки экз. № 3907-4, тазовые кости экз. № 3907-5,6, а также отдельные фрагменты скелетов из местонахождения Шара-Цав — № 3906-1

МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА

ЧЕРЕП

Описание черепа авимима дается по двум образцам. Первый (голотип, ПИН №3907-1) представляет собой смятую крышу черепа с частью затылка и нижней половиной левой стенки мозговой коробки (табл. I, фиг. 1, рис. 1). Вероятно, особи того же возраста принадлежит другой довольно полный череп - паратип, ПИН № 3907-3 (табл. I, фиг. 2, рис. 2). Он состоит из двух фрагментов: переднего, включающего в себя предчелюстные и предзубные кости, и заднего, начинающегося от переднего края глазниц и кончающегося затылочным мышелком. Носовые и верхнечелюстные кости полностью разрушены, так как, по-видимому, были самыми тонкими, а их соединения — подвижными. В целом череп хорошей сохранности, деформирован слабо. Есть небольшое продольное смещение вперед правой стороны заднего фрагмента и несколько помятая мозговая коробка, что не позволило детально изучить ее строение. Сохранившиеся куски ветвей нижней челюсти не несут следов деформации, зубные кости сохранились лишь в передней части.

Череп авимима высокий, но короткий. Его максимальная высота без нижней челюсти 4,5 см, а приблизительная длина, вычисленная по направлению ветвей нижней челюсти, не больше 8,5-9 см. Максимальная ширина у заднего края орбит 4,3 см. Горизонтальный диаметр орбит 2,5-2,6 см, т.е. они, как и у птиц, пропорционально очень велики и начинались почти сразу же за носовым отверстием. Верхние височные впадины маленькие, максимальный диаметр 1,3 см (рис. 3).

Существенной особенностью черепа является практически полное срастание костей заглазничной части, за исключением квадратной и крыловидной. Швы едва различимы в очень многих местах. Кости передней части черепа (слезная, носовая, небная и предчелюстная) не срастались с соседними костями спереди и сзади, о чем можно

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ИНФРАОТРЯД COELUROSAURIA

СЕМЕЙСТВО AVIMIMIDAE KURZANOV, 1981

Д и а г н о з . Мелкие беззубые тероподы длиной около 1 м. Череп маленький с относительно очень крупными глазницами. Сросшиеся лобные и теменные кости формируют куполообразную крышу черепа. Нижняя височная дуга сильно редуцирована. Шейные позвонки существенно увеличиваются в размерах в каудальном направлении. Минимально возможное число шейных позвонков — 12. На первых четырех спинных позвонках развиты гипапофизы, на всех спинных — дополнительное сочленение гипосфен-гипантр. 7 крестцовых позвонков полностью срастаются между собой, причем на 2—4-м невральный канал несколько расширен. Таз широкий. Подвздошные, лобковые и седалищные кости полностью срастаются между собой вокруг вертлужной впадины. Задние фланги подвздошных костей отогнуты латерально и расположены наклонно. Антитрохантер расположен на заднем боковом крае вертлужной впадины. Плечевые кости в 2 раза короче бедренных. Метакарпальные кости проксимально срастаются. На бедренных костях развиты специальные дополнительные мышечки для сочленения с малыми берцовыми. Последние крайне редуцированы и дистальными концами прирастают к большому берцовому. Таранные и пяточные кости полностью срастаются с берцовыми. Кости дистального ряда предплюсны прирастают к плюсневым костям. Редуцированная пятая плюсневая кость по всей длине прирастает к четвертой. Фаланги краевых пальцев резко укорочены.

С о с т а в . Один род *Avimimus*.

С р а в н е н и е . Беззубость челюстей резко отделяет авимимид от представителей тех семейств инфраотряда, с которыми возможно сравнение по этому признаку: *Podokesauridae*, *Compsognathidae*, *Coeluridae*, *Saurornithoididae*. Есть и другие отличительные признаки. Так, для зауроорнитондид весьма характерно присутствие базисфеноидной капсулы в черепе и отгибающегося второго пальца стопы (*Barsbold, 1974*), признаков, отсутствующих у авимимид. Представители остальных трех семейств имеют наиболее распространенный среди теропод тип строения таза — препубическую долихоилию, четырехпалую стопу, не больше пяти крестцовых позвонков, которые ставят их явно ниже авимимид по уровню развития птичьих черт (трехпалая стопа, широкий таз). Представители последнего семейства целурозавров *Elmisauridae* известны по нескольким изолированным ступням и кисти. Стопа *Macrothalangia* (*Sternberg, 1932*) отличается значительной массивностью, удлиненными фалангами краевых пальцев и нормальным развитием первого пальца. Почти то же самое следует отнести и к стопе *Elmisaurus* (*Osmolska, 1981*) из нэмэгэтинских отложений МНР. Что касается рода *Chirostenotes* из верхнего мела Канады (*Gilmore, 1924*), то полноценное сравнение с ним провести затруднительно, поскольку от него известна только кисть. Правда, можно сказать уверенно, что сращения метакарпальных костей, как у авимима, у хиростенота не происходит и нет никаких оснований говорить об образовании подобия птичьей пряжки.

З а м е ч а н и я . Систематическое положение авимимид, конечно, можно оспаривать. Отличия от остальных мелких теропод настолько велики, что невольно возникает вопрос о правомерности его помещения среди целурозавров и целесообразности выделения нового инфраотряда, обозначающего линию развития чрезвычайно прогрессивных и сходных с птицами теропод. Думается, это было бы преждевременным, поскольку в нашем распоряжении нет данных о строении плечевого пояса, некоторых деталей мозговой коробки, дистального отдела передних конечностей. Таз же, несмотря на его особый тип строения, довольно легко выводится из препубического долихоилического таза целурозавров. Поэтому предпочтительнее оставить авимимид среди последних.

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

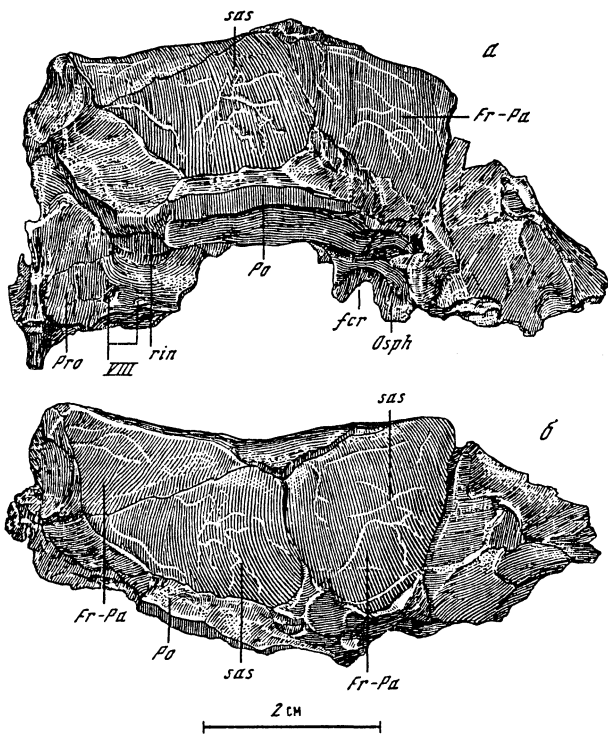


Рис. 1. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, НИИ, № 3907-1; фрагмент черепа
 а — сбоку, б — сверху

судить по сохранившимся шовным поверхностям. Весьма вероятно, что предглазничная часть составляла лишь половину всей длины черепа.

Затылочная поверхность. В затылочной части черепа (рис. 2а) обращают на себя внимание крупные размеры затылочного отверстия по сравнению с размерами мышелка. Их отношение почти такое же, как у большинства птиц, — приблизительно 3 : 1. Затылочное отверстие в виде удлиненного овала, его нижний край расположен на уровне средней линии глазницы. На этом же уровне, почти у самого края затылочного отверстия, находится вытянутое вертикально отверстие эндолимфатического протока. Другая своеобразная черта, которая отличает затылочную поверхность авимима, — парокципитальные отростки с закругленными дистальными концами, достигающими уровня сфенокципитальных впадин. Однако это происходит не из-за длины отростков, а благодаря их резкому наклону вниз. Они образуют между собой в вертикальной плоскости угол приблизительно в 70° , в то время как у остальных тероподных динозавров он не бывает меньше 130° . Благодаря наклону парокципитальных отростков вниз затылок приобретает треугольную форму. Поверхность отростков гладкая, только задне-наружный край несколько угловат и шероховат из-за прикрепления связок шейной мускулатуры. На частично заметной границе с основной затылочной костью, на уровне верхнего края затылочного мышелка расположены отверстия XII пары черепно-мозговых нервов. Несколько ниже и латеральнее находятся отверстия X-XI пар нервов. На месте, предположительно занимаемом верхней затылочной костью, помещается мощный сагиттальный гребень (основание шейной связки?), разделявший, по-види-

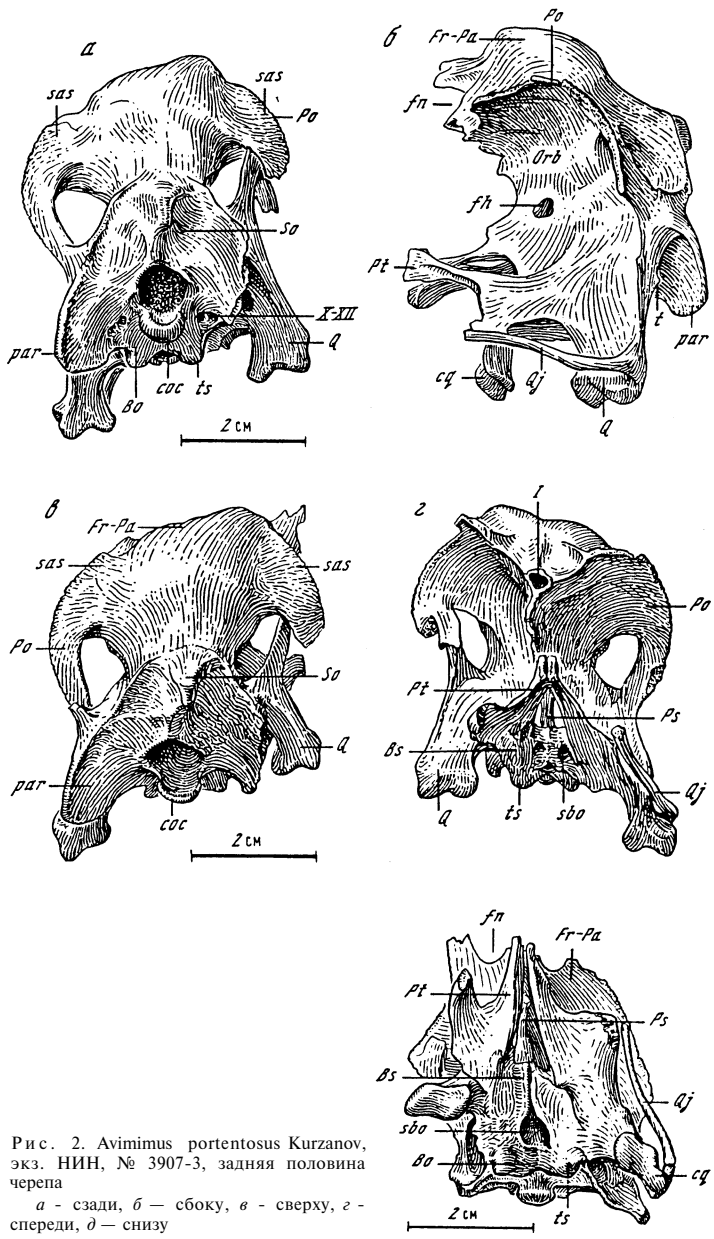


Рис. 2. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. НИИ, № 3907-3, задняя половина черепа
 а - сзади, б - сбоку, в - сверху, г - спереди, д - снизу

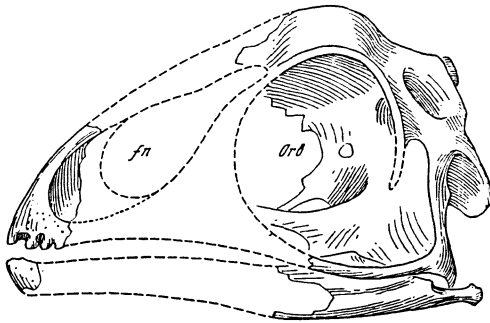


Рис. 3. *Avimimus portentosus* Kurzanov. Реконструкция черепа сбоку на основе образца ПИН, № 3907-3

тому, правую и левую части длиннейшего и прямого мышц головы. Верхняя затылочная кость в этом месте по высоте примерно равна высоте большого затылочного отверстия.

Затылочный мышелок небольшой, полулунной формы, с вогнутым верхним краем. Шейка мышелка четко обозначена, будучи заметно меньше по диаметру.

Несмотря на срастание костей, видна часть шва основной затылочной кости с основной клиновидной, который проходит косо назад сразу впереди сфенокципитальных бугров. Медиальнее этого места на вентральной поверхности базиоципитале развит неглубокий синус, дорсально ветвящийся на два, которые тут же резко расходятся в стороны, почти доходя до боковой стенки основания мозговой коробки, где и слепо заканчиваются. Такого же характера синусы отмечались ранее у *Itemirus medullaris* (Курзанов, 1976б). На середине гребня, соединяющего основания сфенокципитальных бугров и парокципитальные отростки, расположено удлинненное отверстие IX нерва. Из-за небольшой высоты основной затылочной кости сфенокципитальные бугры и затылочный мышелок сильно сближены.

Узкий и невысокий затылок авимима топографически мало похож на затылки других теропод и, хотя еще существенно отличается и от затылка птиц, форма парокципитальных отростков и верхней затылочной кости делает его таким же плоскими ровным.

Мозговой отдел. Самой примечательной чертой черепа (рис. 2б,в) является куполообразный свод, образованный сросшимися лобными и теменными костями. По сравнению с плоской крышей остальных теропод крыша черепа авимима резко вздута над средней частью глазниц. Образование этого вздутия связано главным образом с некоторым увеличением размеров мозговой полости. Не исключено, что в какой-то степени оно вызвано возросшей степенью тропибазальности, а именно: мозговая коробка расположена не только несколько позади орбит, как это имеет место у большинства птиц, но и немного выше, в результате чего весь нейрокраниум частично нависает над орбитами, хотя крупные глазные яблоки гораздо больше вытесняли его из межглазничного пространства, нежели у других теропод. Форма и местоположение наиболее выпуклой части свода с высокой степенью вероятности говорят о возможном сильном развитии по сравнению с другими динозаврами мозговых полушарий. На то же самое, вероятно, указывает и резкое сужение мозговой полости сразу у заднего края глазниц. Свод черепа непосредственно за передним мозгом сохранил некоторые признаки хорошо развитого мозжечка, высокого и широкого.

На образце ПИН, № 3907-1 (рис. 1а) уцелела обломанная переднеушная кость, образующая левую стенку эндокраниальной полости и доступная лишь для изучения с медиальной стороны. Значительную ее часть занимает нижняя половина большой округлой впадины, расположенной непосредственно внутри костного лабиринта (по ее краям проходят полукружные каналы) и соответствующей *recessus intracusticus* не-

которых теропод (Курзанов, 1976б). Совершенно аналогичное образование отмечено и в мозговой коробке поздне меловой морской птицы *Hesperornis regalis* (Marsh, 1880), у которой эндокраний (рис. 38) в целом очень похож на мозговую коробку итемира. Внутрислуховой карман имеется и у современных птиц, но несколько меньше по относительным размерам и вмещает особые выросты мозжечка - *Flocculi*. По-видимому, аналогичную функцию нес и внутрислуховой карман авимима.

Сразу под карманом расположена горизонтально вытянутая ямка, на дне которой находятся два отверстия слухового нерва, переднее, через которое проходил нерв преддверия, и заднее — для нерва улитки. Непосредственно впереди и выше расположено отверстие лицевого нерва. Позади ушной капсулы эндокраниальная полость остается такой же высокой, а медиальный изгиб переднеушной кости указывает на то, что она суживается. В нижней части полости, сразу за ушной капсулой находится узкая высокая щель яремного отверстия, а непосредственно перед ним — маленькое отверстие языкоглоточного нерва.

В передней части мозговой коробки (рис. 2г) есть крупное треугольное отверстие, образованное лобными костями. Симметричное относительно средней линии черепа положение и большие размеры, а также близость носовых отверстий определенно связывают его с местонахождением хорошо развитых обонятельных луковиц. Вполне возможно, что они доходили до носовых капсул и были соединены с передним мозгом непосредственно, а не через обонятельные тракты. Подобное строение у рептилий неизвестно и присуще главным образом мало летающим птицам с тяжелым машущим полетом, больше передвигающимся на задних конечностях (Никитенко, 1969).

Форма и относительные размеры лобно-теменного купола и переднеушных костей позволяло предположить судить о форме головного мозга. Не только вздутость и ширина крыши эндокраниальной полости, но и латеральная отогнутость передней части переднеушных костей указывает на необычное развитие больших полушарий. Довольно велика высота эндокраниальной полости позади ушной капсулы, если судить по высоте переднеушной кости в этом месте. Такое строение этой части мозговой коробки наталкивает на мысль, что высота эндокrania может быть связана с крупными размерами мозжечка. Если бы можно было квалифицировать мозг авимима по птичьим типам строения, то с некоторыми оговорками его следовало бы отнести к фронтальному типу с удлинённым передним и подчинённым средним мозгом, присутствующему тяжело летающим и плавающим видам с острым зрением (Дементьев, 1940; Никитенко, 1969).

Небольшие кусочки сохранившихся глазнично-клиновидных костей несут крупные отверстия оптических нервов. Орбитосфеноиды почти под прямым углом друг к другу сходятся в середине, где контактируют с непарной решетчатой костью. Последняя в этом месте становится тонкой и образует *fissura craniofacialis*, отделяющую лицевую часть черепа от собственно черепной коробки. Далее вперед решетчатая кость резко становится толще. Швы между орбитосфеноидами и решетчатой костью полностью облитерированы.

Крыша черепа (рис. 2в). Частично сохранился шов заднеглазничной кости с лобной и теменной. По нему видно, что лобно-теменные кости образовывали больше половины верхнего края глазницы.

На переднем конце лобной кости заметны две выемки. Первая, маленькая латеральная, принимала задний край слезной кости, а другая, медиальная, судя по ее гладкому краю, являлась задней частью крупного носового отверстия. От носовых костей сохранились лишь самые задние части, образовывавшие верхнюю половину обонятельного отверстия и окаймлявшие ноздрю практически по всей медиальной стороне.

Несколько удивительным кажется положение ноздрей, доходивших практически до передней части лобных костей. Но вполне возможно, что такое большое смещение ноздри назад вызвано не столько ее крупными размерами, сколько укорочением надклювья и соответствующим сдвижением ноздри. Важно отметить, что носовые отвер-

ствия постепенно переходили с дорсальной стороны черепа в задней части на боковую в передней.

Особый интерес представляет тот факт, что значительная доля крыши черепа покрыта ветвящимися слабыми желобками, особенно многочисленными у верхнего края орбиты (рис. 1б, 2в). Они очень напоминают отпечатки мелких кровеносных сосудов, питающих кожу лба. У птиц они являются веточками надглазничной артерии и проходят по крыше черепа. Правда, есть небольшая разница между птицами и авимимом в этом отношении. У птиц артерия, проходя вдоль верхней части внутренней стенки орбиты, отдавала веточки, значительная часть которых протыкала ее край и выходила на крышу. У авимима все ответвления артерии заворачивали через край орбиты, оставляя следы, придававшие ему легкую "зазубренность"

Небная поверхность (рис. 2д). Из-за некоторой перемятости трудно сделать ее полное описание. Упомянутые базальные синусы наполовину принадлежат базисфеноиду. Прямо от середины синусов вперед идет двойной невысокий валик, постепенно переходящий в парасфеноидный ростр, разделяющий по палам межптеригоидную яму. Базиптеригоидные отростки базисфеноида очень короткие по сравнению с другими тероподами.

Плоские крыловидные кости несут впереди по два отростка с расположенными вертикально сочленовными поверхностями. Внутренний отросток, идущий параллельно парасфеноидному ростру, предназначен для сочленения с небной костью, а короткий наружный — для наружной крыловидной. Плохая сохранность в месте соединения оставляет не совсем ясным характер связи квадратного отростка птеригоида, наклоненного наружу, с соответствующей ветвью квадратной кости, причем не исключено их срастание.

Что касается передней части небной поверхности, то трудно сказать что-либо определенное по сохранившимся кусочкам предчелюстных костей, образующих слабо вогнутую к середине поверхность, и по передним концам палочкообразных сошников.

Боковая поверхность (рис. 2б). На ней есть ряд признаков, не имеющих аналогов среди остальных теропод. Самый важный из них — тоненькая палочкообразная кость, проходящая вперед от квадратной кости ниже глазницы. Скорее всего, так изменились и срослись скуловая и квадратно-скуловая кости. Вряд ли это может быть только одна из них, так как, с одной стороны, ее передний (обломанный) край почти достает передний край орбиты, что маловероятно для квадратно-скуловой кости, а с другой стороны, сзади она достигает квадратной, что трудно допустить для скуловой кости. Подобное положение и развитие скуловой дуги почти абсолютно птичье и, по-видимому, не только внешне, но и функционально. Единственное отличие заключается в ее срастании с квадратной костью в наружной части последней, сразу выше квадратного мышелка (у птиц соединение чаще всего синдесмотическое). Крайне важно для анализа движений нижней челюсти отметить, что скуловая дуга не несет никаких следов соединения с нисходящей ветвью заднеглазничной кости.

Квадратная кость построена по динозавровому образцу, хотя и с некоторыми отклонениями. Это — высокая пластинчатая кость, вероятно подвижно соединенная с чешуйчатой. Квадратный мышелок двойной, длинная ось каждой половинки составляет угол 45—50° с передней поверхностью кости, что указывает (через направление нижнечелюстных ветвей) на небольшую длину черепа. Задняя поверхность кости, где находилась барабанная перепонка, слабо вогнута.

На заднем наружном крае квадратной кости, приблизительно в 1/3 от верхнего конца находится бугорок, свидетельствующий о прикреплении какой-то связки. Вполне возможно, что эта связка (*ligamentum platneri?*) тянулась к экстраколумелле, позволяя барабанной перепонке не менять напряжения при движении квадратной кости.

Передняя поверхность дорсально вперед начинает приобретать наклон внутрь и у заднего края глазницы соединяется с крыловидной костью, видимо, в несвойственной для черепов теропод и птиц манере, у которых соединение носит синдесмотический характер. Примерно на уровне нижней трети отходит медиально и вверх отросток,

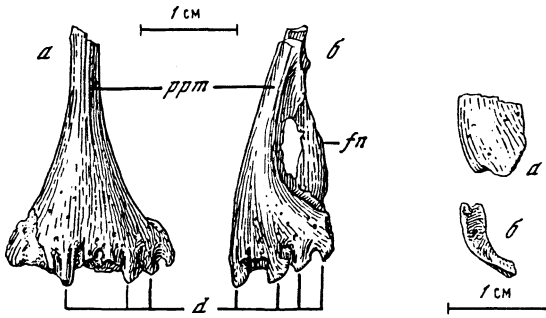


Рис. 4. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-3, предчелюстные кости
а — спереди, б — сбоку

Рис. 5. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-3, левая зубная кость
а — сбоку, б — сверху

образующий часть дна полости среднего уха. В целом из-за наклона вниз паракципитальных отростков квадратная кость смещается в том же направлении, увлекая за собой и скуловую дугу. Такая перестройка освобождала место для увеличения размеров глазного яблока и создавала условия для более выгодного приложения сил при поднятии надклювья по мезокинетическому типу.

Заднеглазничная кость обычных динозавровых очертаний. Образует заднюю половину верхнего края глазницы, медиально сильно утолщается. Ее орбитальный край слегка "зазубрен" желобками от веточек надглазничной артерии. Нисходящий отросток, насколько можно судить по его чуть обломанному концу, не имел контакта с восходящим отростком скуловой кости, что вызвало слияние орбиты с нижним височным окном.

Таким образом, некоторые признаки костей боковой поверхности черепа авимима сходны с теми признаками черепа птиц, которые прямо или косвенно указывают на существование своеобразного кинетического механизма, обеспечивающего подвижность надклювья птиц, но анализ его действия полезнее провести после изучения строения нижней челюсти.

От костей передней части черепа сохранились только большие фрагменты предчелюстных костей (табл. II, фиг. 1, рис. 4), образующих переднее обрамление носовых отверстий на боковой стороне. Предчелюстные кости короткие и массивные. Их крайне своеобразную особенность представляют зубцы на переднем крае, причем это не мелкая зазубренность, а отдельные крупные зубцы, высотой 1,5 -2 мм, со слегка рассеченным нижним краем, по форме немного напоминающие зубы анкилозавров. На каждой кости сидят 5 таких зубцов. Не совсем понятно, отражали ли эти зубцы форму рогового клюва или лишь упрочили его связь с костью. Последнее менее вероятно, так как обычно связь рогового чехла с костью и без того достаточно крепка. О том, что роговой чехол был на предчелюстных костях, можно с уверенностью судить по многочисленным отверстиям питающих кровеносных сосудов, являющихся веточками верхнечелюстной артерии. Эти отверстия находятся у верхнего края переднего конца носового отверстия и на его нижнем крае, сразу у начала носового отверстия.

Нижняя челюсть. Сохранились задние половины обеих ветвей и передняя часть левой зубной кости. Верхний край последней гладкий, без зубцов (табл. II, фиг. 2, рис. 5). Несколько ниже него на сломе находится крупное отверстие мандибулярной артерии. К симфизу зубная кость загибается внутрь под прямым углом и существенно утолщается. На внутренней стороне виден крупный карман от передней части меккелева хряща. По передней поверхности зубной кости рассеяно много отверстий ментальных

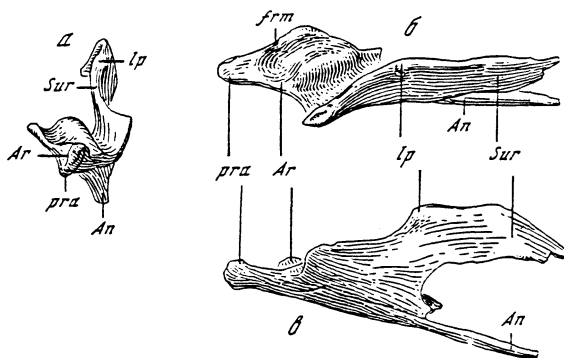


Рис. 6. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-3, задняя половина правой ветви нижней челюсти

а - сзади, *б* — сверху, *в* — сбоку

артерий, но самые крупные и в большом количестве сконцентрированы по верхнему краю. Почти во всех перечисленных особенностях зубная кость авимима очень напоминает птичью. Сразу позади нее сохранился кусочек пластинчатой кости с остатком фонтанели.

В задней половине нижней челюсти сохранились угловая, надугловая и сочленовая кости (рис. 6). Надугловая кость образует крупную и пологую венечную возвышенность. На ее верхнем крае, чуть позади середины, расположен шероховатый бугорок, о котором подробнее будет сказано ниже. Задне-верхний край упомянутой выше фонтанели образован надугловой костью. Угловая кость длинная и палочкообразная. Сочленовная полностью срослась с окружающими ее костями. Характерными ее особенностями являются ретроартикулярный отросток больших размеров и резко выраженный рельеф суставной поверхности. Ретроартикулярный отросток немного загнут внутрь, на наружной стороне, у самого основания, находится отверстие *chorda tympani* (*ramus mandibularis internus*).

Челюстной состав отличается большим своеобразием (табл. II, фиг. 2, рис. 6). Его рельеф представляет собой две глубокие борозды, вытянутые почти параллельно ветви нижней челюсти и разделенные высоким гребнем, что, по-видимому, полностью исключало возможность боковых перемещений нижней челюсти. Медиальная борозда оканчивается позади глубокой ямкой. Характер и глубина рельефа сустава, весьма необычные для теропод, придают его работе совершенно птичьим особенностям. Предваряя анализ действия челюстного состава, необходимо сказать несколько слов о связи верхней и нижней челюстей. Сильная "редукция" скуловой дуги, отсутствие на ее поверхности всяких следов восходящего к заднеглазничной кости отростка и соответственно отсутствие следов сочленения на последней со скуловой дугой полностью отрицают связь между ними, встречающуюся без исключения у всех остальных динозавров. Длинный и широкий ретроартикулярный отросток предполагает, вероятно, более мощное действие мандибулярного депрессора за счет увеличения плеча приложения силы. Подобное усиление действия мускула, опускающего нижнюю челюсть, естественно связывается со значительным напряжением, которого требовало раскрытие челюстей (Дзержинский, 1972). Самое простое и вероятное предположение — раскрытию препятствовала заднеглазничная связка. С одной стороны, это косвенно подтверждается отсутствием костной связи между заглазничной костью и скуловой дугой, а с другой — существованием характерного шероховатого бугорка на надугловой кости, свидетельствующего о прикреплении какой-то связки, а не пучка аддукторных мышц. Своеобразное строение самого сустава, совершенно необходимое при развитии кинетического механизма, тоже, вероятно, указывает на присутствие второго необхо-

димого слагаемого этого механизма (заднеглазничной связки), поскольку неизвестны случаи их отдельного существования.

Изучение черепа авимима показало, что при всем его в целом динозавровом облике, он обладает рядом специфических черт, присущих птицам. Некоторые из этих признаков, взятые изолированно, можно встретить у отдельных мезозойских рептилий, но весь комплекс признаков характерен единственно для авимима и выделяет ему самое продвинутое место на эволюционном пути к птичьему плану строения. Наиболее существенными среди этих признаков являются: связанная с развитием мозговых полушарий куполообразная форма крыши черепа, система отпечатков кровеносных сосудов на ней, опускание квадратной кости и преобразование квадратно-скуловой и скуловой костей, переход носовых отверстий с боковой стороны черепа на дорсальную (кзади), образование связки, вероятно, регулирующей напряжение барабанной перепонки совместно с мускулом антагонистом *m. tensor tympani*.

ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ

Полный позвоночный столб авимима неизвестен, но может быть скомбинирован из разных экземпляров, собранных на местонахождении Удан-Сайр. Однако везде шейные серии неполные, отсутствуют либо передние, либо задние позвонки, что позволяет установить только минимально возможное количество шейных позвонков.

Сохранившиеся 10 туловишных позвонков экз. № 3907-1, вероятно, представляют непрерывную серию, но без самых последних, предкрестцовых. Поэтому установить точное число туловишных позвонков тоже не представляется возможным. Исходить же при определении их количества из числа 23 (обычно столько у теропод бывает предкрестцовых позвонков) вряд ли допустимо, так как количество шейных явно превосходит обычный тероподный уровень.

Количество крестцовых позвонков определяется точно, поскольку в нашем распоряжении есть три серии - № 3907-3, 5, 6, состоящие из полностью сросшихся между собой позвонков.

Несмотря на то что в нашей коллекции нет ни одного хвостового позвонка, даже их отсутствие приводит к интересным выводам. Во всех местонахождениях динозавров, где производился более или менее массовый сбор материалов по ним, хвостовые позвонки составляют если не большинство образцов, то их значительную часть. В данном случае за много лет сборов на местонахождениях Удан-Сайр и Шара-Цав не найдено ни единого хвостового позвонка. Вернее, найдены, но их принадлежность орнитомимидам, мелким орнитоподам не вызывает сомнений (сравнивались образцы только размерного класса авимима). Невольно встает вопрос: а был ли хвост вообще? В какой-то степени ответ на этот вопрос дает строение крестцовых позвонков. Размеры первого крестцового существенно превосходят размеры последнего. Таковую же картину можно наблюдать и в *synsacrum* птиц. Значит, хвостовые позвонки, сохраняя эту тенденцию, резко уменьшались в размерах по сравнению с крестцовыми, соответственно должно было уменьшаться и их количество. До какого предела — трудно сказать, но поскольку до сих пор не найдено ни одного, то, вероятно, их было очень мало.' Таким образом, есть основания говорить об отсутствии хвоста (длинного, как у всех динозавров) у авимима.

Шейные позвонки (табл. III, фиг. 1). Сравнение разных серий определяет минимально возможное количество позвонков — 12. Все они слабо амфицельные, причем передняя сочленовная поверхность вогнута несколько больше, чем задняя. Невральные отростки короткие, уменьшаются по отношению к общей высоте позвонка от первого к последнему. Так, если у эпистрофея относительная высота остистого отростка составляет 1/3, то у десятого позвонка - 1/5 общей высоты. Сочленовные отростки широко расставлены, причем презигапофизы шире, чем постзигапофизы, и эта разница увеличивается в каудальном направлении. Если у эпистрофея расставленность сочленовных отростков приблизительно одинаковая, то на десятом позвонке постзигапофизы пол-

ностью "врезают" по ширине внутрь презигапофизов. Сочленовные фасетки удлиненные, передние — слабо выпуклые, а задние — слабо вогнутые. Тела позвонков снизу округлые, несколько сжатые посередине, в длину составляют примерно 2,2 своей высоты. Задний нижний край гладкий и ровный, в то время как передний несет пару коротких гребней, исчезающих к середине тела.

На позвонках со второго по шестой сочленовные поверхности тел скошены так, что передняя расположена выше задней. Максимально (на целую высоту тела) это выражено на четвертом и пятом позвонках. Таким образом обеспечивался естественный изгиб шеи в передней части. Последние два шейных позвонка (экз. № 3907-1) дают обратную картину скошенности сочленовных поверхностей: передняя расположена чуть ниже задней и не параллельна ей (нижний край выдвинут вперед). Эта конструкция давала шее сначала легкий изгиб вниз (в краинальном направлении), а затем вверх. Второй, нижний изгиб шеи имеет приблизительно такой же радиус кривизны, как и верхний, не очень значительный.

Как и у птиц, начиная с третьего шейного позвонка, имеются рудиментарные ребра, также полностью срастающиеся с ними через диапофизы и парапофизы. Тем самым с каждой стороны позвонка образуются отверстия *foramen costatransversarium*, сливающиеся по всей шее в единый канал, по которому проходили артерии и симпатические нервы.

Размеры позвонков шейного отдела постепенно увеличиваются по направлению к туловищу. Так, на экземпляре № 3907-4 десятый позвонок длиннее эпистрофея на 7 мм, а по высоте — вдвое выше. Все позвонки сильно пневматизированы, с большим количеством внутренних полостей, вероятно связанных с системой воздушных мешков.

Эпистрофией (рис. 7) весьма напоминает птичий удлиненность тела и оттянутость назад передних сочленовных отростков. Его тело, широкое впереди, резко сжато сразу позади небольших парапофизов. Сбоку посередине есть маленькая плеврочель. Интерцентр, насколько можно судить по передней поверхности эпистрофея, сросся с ним без видимого шва. Презигапофизы по-птичьи очень маленькие и не доходят до заднего конца зубовидного отростка. Передние сочленовные фасетки едва достигают по площади 1/5 задних. Мощные постзигапофизы выступают назад и вбок примерно под углом в 45° к длинной оси и несут крупные сочленовные фасетки, почти равные по диаметру заднему концу тела позвонка. На верхней части задних сочленовных отростков находятся небольшие эпипофизы, вероятно связанные с прикреплением шейной мускулатуры *intertransversarii dorsalis cervicis*.

Невысокий остистый отросток в поперечном сечении имеет вид удлиненного треугольника, обращенного основанием назад. Впереди сразу над невральным каналом есть маленький ругозистый выступ — место прикрепления затылочной связки. Задний край остистого отростка имеет углубление по всей длине, увеличивающееся к основанию. Вероятно, оно вмещало дорзальные волокна межпозвонковой связки. Верхняя часть остистого отростка эпистрофея самая толстая по сравнению с остальными позвонками, где они много тоньше. Поэтому к отростку прикреплялась, скорее всего, связка *ligamentum elastica cranialis*.

Несмотря на присутствие плохо развитых парапофизов, шейных ребер у эпистрофея могло и не быть, так как нет никаких признаков развития диапофизов, хотя нельзя полностью исключить и вариант одноголовчатого ребра. Типично птичьей чертой являются громадный невраль канал, диаметр которого равен диаметру тела позвонка. Аналогичные параметры других теропод резко отличаются: диаметр неврального канала в два с лишним раза меньше диаметра тела.

Как уже говорилось, самой примечательной чертой 2–6 шейных позвонков является скошенность поверхностей тел, обеспечивающая изгиб шеи. Подобную картину можно встретить практически у всех теропод, с той лишь разницей, что у хищников типа дейнониха, аллозавра позвонки короче и изгиб выражен резче. Изгиб шеи авимима плавнее, из-за чего голова выносилась дальше вперед. Но в целом шея могла изгибаться не мень-

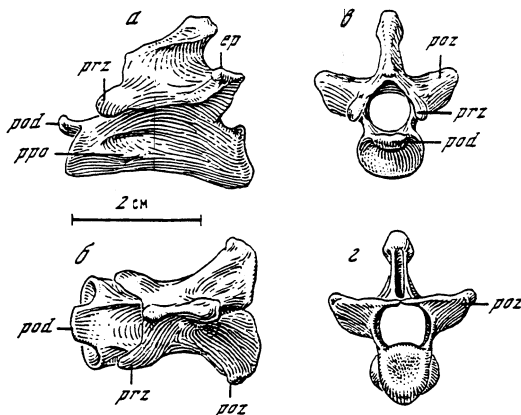


Рис. 7. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-3, эпистрофей; передние сочленовные отростки частично реконструированы по экз. ПИН, № 3907-4

a — сбоку, *б* — сверху, *в* — спереди, *г* — сзади

ше, если не больше, чем у остальных теропод за счет количества позвонков, превышавшего, по крайней мере, на два обычное для них число.

Позвонки со 2 по 6 (рис. 8) невысокие относительно задних шейных. Тела округлые, резко сжатые посередине. Количество плевроцелей на них увеличивается в каудальном направлении, вырастая при этом и в размерах. И передние, и задние зигапофизы становятся мощными отростками, причем фасетки на них выступают за край тела. Передние фасетки удлиненно-овальные, слегка наклонены внутрь, поверхность чуть выпуклая. Задние соответствуют им по форме, но обращены наружу. Вдоль длинной оси поверхность и тех, и других фасеток ровная. Постзигапофизы средних шейных позвонков, как и эпистрофея, также несут эпапофизы, но уже гораздо меньше по относительным размерам. Парапофизы, развитые начиная с эпистрофея на всех позвонках, находятся сразу позади сочленовной поверхности тела и впереди плевроцелей. В каудальном направлении постепенно увеличиваются в длину до 6 позвонка и далее сохраняют приблизительно постоянную величину — около $3/4$ диаметра тела.

Диапофизы присутствуют на всех шейных позвонках, кроме эпистрофея. Как и парапофизы, очень широкие — третья часть длины тела. Передний край отходит почти сразу от вентральной части презигапофиза, а задний — практически от уровня заднего края остистого отростка. Диапофизы всех позвонков направлены почти вертикально вниз, участвуя вместе с парапофизами в формировании удлиненно-овального в поперечном сечении *canalis spinalis*.

Невральные отростки всех шейных позвонков в виде небольших по площади тонких пластинок резко контрастируют с грубыми, мощными отростками крупных теропод (Gilmore, 1920; Madsen, 1976) и сглаженными, но толстыми отростками орнитомимид (Osmolska et al, 1972). Трудно объяснить подобные вариации в размерах и форме остистых отростков среди теропод, но наиболее правдоподобной представляется их связь с размерами головы и степенью дифференциации шейной мускулатуры. Передний и задний края невральных отростков всех шейных позвонков несут депрессии, особенно глубокие в нижней части, вмещающие волокна межпозвонковой связки. Невральный канал продолжает оставаться очень большим: и у средних, и у задних шейных позвонков его диаметр чуть меньше диаметра тела.

Что касается задних шейных позвонков (рис. 9), то в целом они становятся более массивными. Сочленовные отростки удлиняются. Наклон их фасеток внутрь увеличивается, достигая примерно 45° . Эпапофизы практически не развиты. Невральные от-

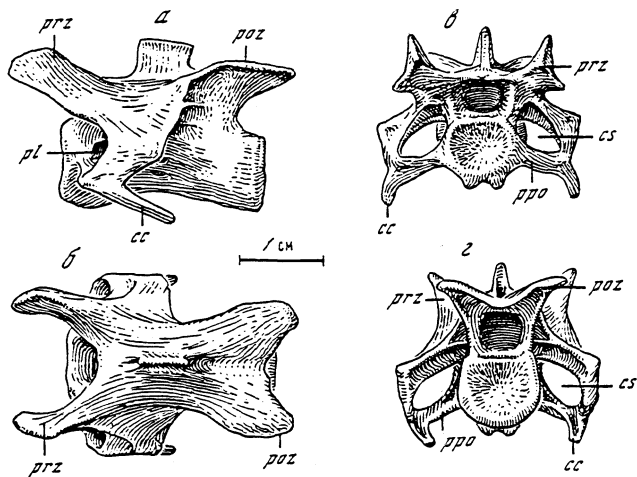


Рис. 8. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-4, шестой шейный позвонок; частично реконструирован по 5-му и 7-му того же экземпляра
a — сбоку, *б* — сверху, *в* — спереди, *г* — сзади

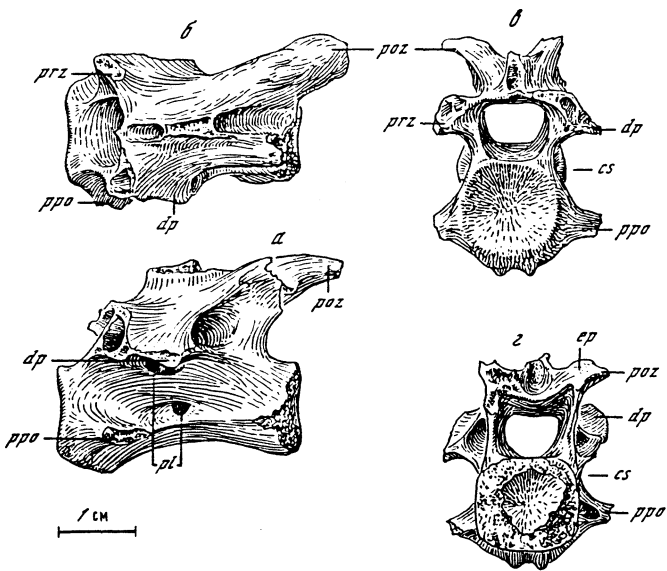


Рис. 9. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-3, десятый шейный позвонок
a — сбоку, *б* — сверху, *в* — спереди, *г* — сзади

ростки утолщаются, а депрессии на них резко углубляются, причем задняя практически на половину ширины отростка. Это указывает на естественное усиление межпозвонковой связи в основании шеи. Максимального развития достигают диапофизы, не превышая половины длины позвонка по ширине. Шейные ребра, видимо, уже не срастались с позвонками, если судить по хорошо оформленной сочленовной площадке треугольной формы на конце диапофиза.

Итак, в строении шеи авимима также обнаружилось некоторые птичьи черты. Прежде всего это касается существенного уменьшения размеров позвонков в краниальном направлении, связанном с маленькими размерами головы. Другим важным признаком того же рода является увеличение количества шейных позвонков. Их большее количество по сравнению с другими тероподами, вероятно, давало шее способность к большей подвижности. Третьим признаком следует считать образование спинального канала за счет прирастающих шейных ребер. Очень схожа с птичьей система внутренних полостей в позвонках (и размерами, и обилием).

Несмотря на это, позвонки не могли обеспечить шее авимима такую же подвижность, как у птиц (прежде всего из-за отсутствия гетероцельности). Но тенденция к увеличению ее подвижности наблюдается за счет особого строения сочленовных отростков. На передних шейных позвонках фасетки зигапофизов имеют почти горизонтальную ориентацию и выпуклую или вогнутую (соответственно пре- и постзигапофизы) поверхность. Поэтому определяющими движениями в этой части шеи были легкие вращательные и латеральные. Постепенно в каудальном направлении сочленовные фасетки увеличивали свой угол наклона до 45-50° к середине шеи, и доминирующее значение приобретали движения в вертикальной плоскости. Таким образом, конструкция шейных позвонков обеспечивала авимиму подвижность во всех трех плоскостях в большей или меньшей степени в зависимости от отдела шеи, которая к тому же увеличивалась за счет большего, чем у теропод, числа позвонков. Чем можно объяснить подобное устройство шеи? Понятно, что увеличение амплитуды движений в сагиттальном направлении именно в основании шеи выгодно в том плане, что позволяет резче и глубже переносить центр тяжести головы назад и вперед. Не исключено, конечно, получение определенных преимуществ при этом во время питания (резкий выброс головы вперед), но можно это, очевидно, связать и с постоянным характером движения шеи при ходьбе.

Спинные позвонки (табл. III, фиг. 2). Имеющиеся в нашем распоряжении две неполные, но непрерывные серии позвонков (№ 3907-1, 4) путем сопоставления тоже позволяют установить только минимально возможное количество - 11 штук. Если сравнить первый крестцовый позвонок с его ровной нижней поверхностью и последний (условный!), туловищный с еще выраженной килеватостью, то невольно напрашивается вывод, что между ними были 1-2 позвонка.

Тела всех позвонков практически платищельные, хотя в отдельных случаях (4-й и 10-й) вогнуты спереди. Их длина несколько увеличивается от второго к четвертому, а затем остается неизменной. Первый "спинной" или "шейно-спинной" позвонок также длиннее второго. В отличие от шейных спинные позвонки плотные, без плевроцеллы. Самой примечательной чертой является своеобразная килеватость тел, которая намечается уже на шейных позвонках, чья нижняя поверхность постепенно заостряется в каудальном направлении, особенно спереди (рис. 10). И на первом же "спинном" позвонке появляется небольшой вентральный выступ — гипапофиз, с утолщенным нижним краем. На втором позвонке гипапофиз достигает максимальных размеров (примерно половина высоты тела), а нижний край утолщается еще больше. На третьем спинном нижний остистый отросток становится меньше и несколько вытягивается вперед. На четвертом гипапофиз превращается в незначительный по величине выступ, подчеркивающий общую килеватость тела позвонка. Далее килеватость сохраняется, хотя становится все менее выраженной и окончательно пропадает, видимо, только на крестцовых позвонках. Гипапофизы занимают почти такое же положение, как и у птиц (разница только в том, что у последних они больше развиты на последних спинных

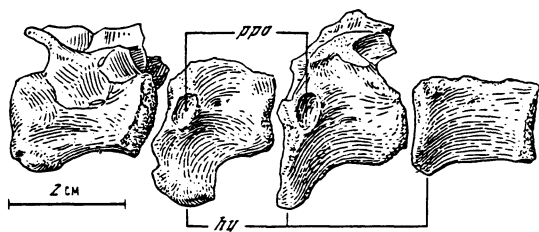


Рис. 10. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, шейно-спинной и первые три спинных позвонка (сбоку слева)

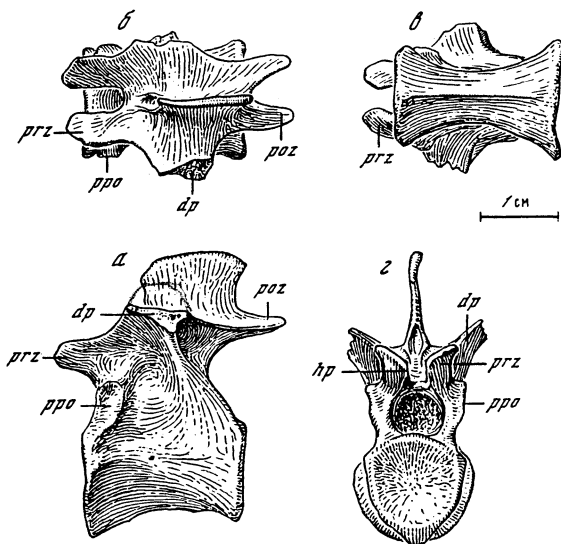


Рис. 11. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, четвертый спинной позвонок, частично реконструирован по спинным позвонкам экз. ПИН, № 3907-4
а — сбоку, б — сверху, в — снизу, г — спереди

позвонках), и их связь с развитием разгибателя шеи *m. longus colli* представляется наиболее приемлемой.

Невральный дуга высокая. Поперечные отростки сохранились лишь на 4 и 6 позвонках, из чего можно заключить, что их наклон менялся на протяжении всей спинной серии: примерно от 40° впереди до 60–70° в конце. Остистые отростки очень широкие (почти длина тела) с закругленным верхним краем.

Упомянутый "шейно-спинной" позвонок не слишком хорошо сохранился, чтобы твердо решить вопрос о его месте. В нем есть черты спинных позвонков: отсутствие плеврощелей, килеватость нижней поверхности, высоко расположенный поперечный отросток. В то же время присутствуют признаки шейных: относительно удлиненное тело по сравнению с последующим спинным, полное отсутствие ямки на теле для приращения головки ребра, довольно широко расставленные постзигапофизы. Поэтому удобно пока сохранить за ним название "шейно-спинной".

Тело первых спинных позвонков (рис. 11) высокое, сжатое с боков. Сочленовные поверхности овальной формы. Фасетка, для реберной головки овальная, очень крупная на первых двух позвонках и находится на теле. Начиная с третьего полностью

переходит на дугу и постепенно уменьшается в каудальном направлении. На предполагаемом последнем спинном позвонке фасетка отсутствует и, вероятно, как у птиц, ребра на задних спинных могли сочленяться только с поперечным отростком.

Сочленовные отростки резко сближены и не выходят за тело позвонка в латеральном направлении. Впереди и назад также выступают совсем незначительно. Двураздельные передние сочленовные фасетки круто наклонены внутрь под углом 45° и в точности повторяют угол наклона поперечных отростков. Задние сочленовные отростки срastaются между собой вдоль нижнего края, образуя желоб для межостистого лигамента.

Поперечные отростки длинные, направлены вверх и слегка назад. В основании находятся две довольно глубокие депрессии, разделенные гребнем, тянущимся к верхнему заднему краю тела. Невральные отростки тоньше, чем на шейных позвонках. Меньше и впадины на них, указывая на постепенное ослабление мощности межостистой связи.

Морфологические изменения в задних спинных позвонках обычного тероподного типа: постепенное округление тел, исчезновение нижней килеватости, постепенное передвижение вверх по дуге фасетки для реберной головки. Меняется и диаметр неврального канала: от приблизительно $2/3$ в начале спинной серии до половины диаметра тела в конце. Поперечные отростки и фасетки зигапофизов продолжают сохранять примерно одинаковый угол наклона по отношению к плоскости остистого отростка.

Презигапофизы становятся еще короче и совсем не выступают за уровень передней поверхности тела. Поэтому значительно удлиняются задние сочленовные отростки. Как и на передних спинных позвонках, поверхность фасеток неровная, с перегибом ближе к медиальному краю, который делит ее на две неравные части. Медиальная часть, меньшая по размерам, наклонена больше внутрь (гипантрум), а латеральная, превышающая ее по размерам, отличается более пологим углом наклона. Обратная конструкция присуща постзигапофизам, где медиальный сегмент фасеток формирует более вертикальную часть (гипосфен), обращенную наружу. В результате спинные позвонки образуют серию стабилизирующих контактов, подобных найденным у дейнониха (Ostrom, 1969a).

Невральные отростки на самых последних спинных позвонках становятся уже, но толще, а их верхний край как бы оттягивается вперед. Поперечные отростки становятся гораздо меньше, но по-прежнему направлены круто вверх.

Серия спинных позвонков авимима обнаруживает некоторое своеобразие основной несущей конструкции скелета. В сочленовном состоянии позвонки образуют пологую дугу, обращенную выпуклостью вверх для большей сопротивляемости вентрально направленным напряжениям. Сочленение позвонков между собой происходит при помощи одинаково поставленных фасеток зигапофизов — примерно 45° к плоскости неврального отростка. Такое положение фасеток удобно в том смысле, что в равной степени ограничивает подвижность позвоночника в дорсовентральном и латеральном направлениях. Но наибольшую роль в этом отношении играет появление дополнительного сочленения гипосфен-гипантрум, плоскость которого близка к вентральной. Каждая из частей фасеток, имея свой угол наклона, наибольшую свободу движений допускает в определенной плоскости, соответствующей этому углу. Но вертикальность медиальных частей фасеток резко ограничивает возможность латеральных изгибов, в то же время сохраняя большую свободу для подвижности в сагиттальном плане. Поэтому в целом можно говорить об относительной негибкости, жесткости спинной части позвоночного столба авимима¹. Аналогичное устройство позвоночника присутствует и у теропод, и у бегающих птиц, где ограниченная подвижность туловищной серии, выступающей почти горизонтально из таза, согласуется с ее несущей функцией — подвеска грудной клетки с внутренними органами.

Жесткость туловищного отдела в какой-то степени компенсировалась подвижностью шейного и в этом плане имела определенное значение. Длинный мускул шеи, отвечающий за ее вентральные изгибы, в целях более успешного действия нуждается в жесткой основе для крепления своего дистального конца. И если у рептилий он крепится к нижней поверхности шейных позвонков, чаще всего плоской, то у авимима его креп-

ление переносится на крупные отростки или гребни, которые, в свою очередь, переходят на передние спинные позвонки, образующие необходимую достаточно жесткую конструкцию. Кстати, развитие медиальной порции длинного мускула шеи, судя по появлению гипопофизов и их величине, было гораздо значительнее, нежели у остальных теропод. Как и общую подвижность шеи, усиление данного мускула следует связать с какими-либо адаптациями к питанию (более резкий выброс головы вперед) или в меньшей степени с характерными движениями шеи при ходьбе.

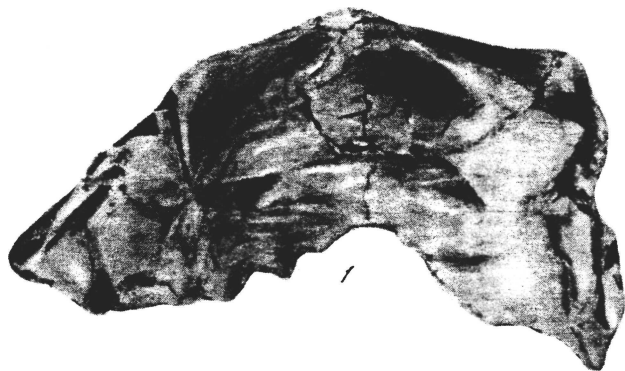
Крестцовые позвонки (рис. 26). На всех трех образцах № 3907-3, 5, 6 сохранилось одинаковое количество позвонков — 7 штук, полностью сросшихся между собой. Тела первых и последних позвонков очень сходны с таковыми последних пресакральных. Тела средних крестцовых невысокие, расширенные, причем тело 4-го — в виде толстой пластины. Невральные отростки очень высокие, в 3–4 раза превосходящие высоту тела. В связи с этим вдоль всего крестца меняется высота неврального канала, несколько увеличиваясь относительно высоты тела к середине. При этом, начиная уже со второго позвонка, канал несколько расширяется, на третьем — в 1,5 раза шире, чем на первом, а затем снова сужается, т.е. у авимима имело место некоторое расширение спинного мозга в крестцовой области.

Сохранилось четыре поперечных отростка. Самые высокие и широкие — на 4-м и 5-м, где они срослись между собой почти на всем протяжении (свободны только самые дистальные части). Отростки остальных позвонков существенно меньше. Первый позвонок в ряду сросшихся, возможно, даже имеет право называться поясничным, поскольку на нем нет ясных следов развитого поперечного отростка, а следовательно, и ребра. Но на нем хорошо сохранились презигапофизы, сочленовные фасетки которых сложной формы, с перегибом посередине, т.е. с дополнительным сочленением гипосфен—гипантрум, что подтверждает высказанные выше соображения о повышенной жесткости позвоночного столба. Как и следовало ожидать, эта черта на первом сакральном (поясничном) позвонке выражена гораздо четче, чем на последнем пресакральном. Поперечные отростки всех крестцовых позвонков полностью срастаются с подвздошными костями. Учитывая и срастание самих позвонков между собой, можно говорить об образовании у авимима, в полном смысле слова, *synsacrum*, тем более что поясничный позвонок тоже принимает участие в его образовании. Хотя у птиц меньше 8 позвонков в сложный крестец обычно не входит, в остальном аналогия между ними и авимимом полная.

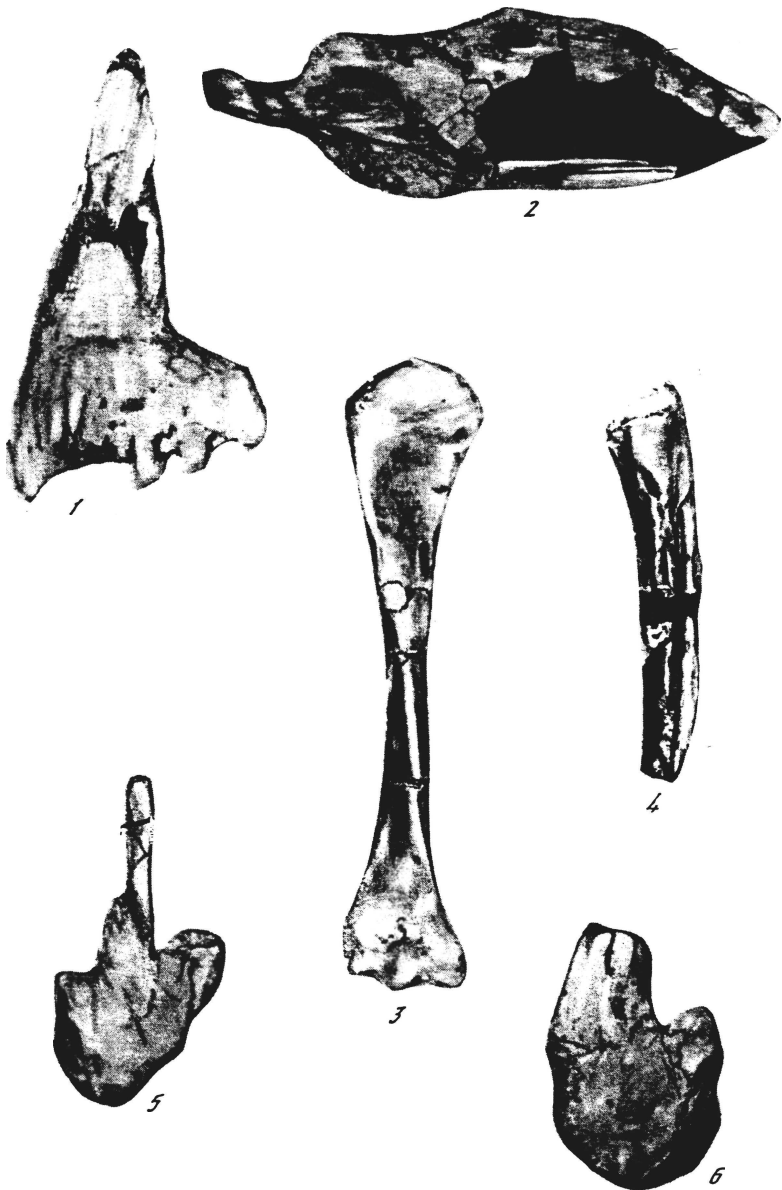
Ребра. Найдено лишь 3 шейных и 4 спинных более или менее полных ребра. Все они принадлежат экземпляру ПИН, № 39074. За исключением шейных, все спинные найдены изолированно.

Характернейшей чертой шейных ребер (табл. III, фиг. 1, рис. 8) является их укороченность. Ни одно из них не превышает по длине, вероятно, 2/3 длины тела. Это резко контрастирует с данными по крупным тероподам (Малеев, 1974; Lambe, 1917) и даже мелким целурозаврам типа *Ornitholestes*, *Compsognathus*, *Deinonychus* (Osborn, 1903, 1917; Ostrom, 1969, 1978), шейные ребра которых превышают в длину тело позвонка. Начиная с третьего позвонка они настолько срослись с диапофизами и парапофизами, что трудно судить о длине последних. Можно только сказать, что они образуют не меньше половины периметра *foramen costatransversarium*. Подобная укороченность шейных ребер встречается у птиц в связи с чрезвычайно высокой подвижностью их шеи (Komarek, 1979). Вероятно, то же следует сказать об авимиме.

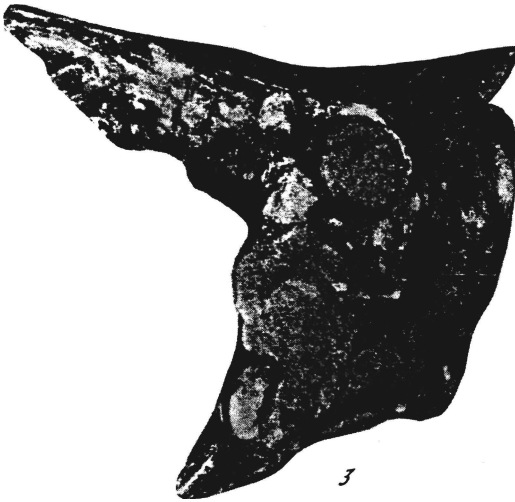
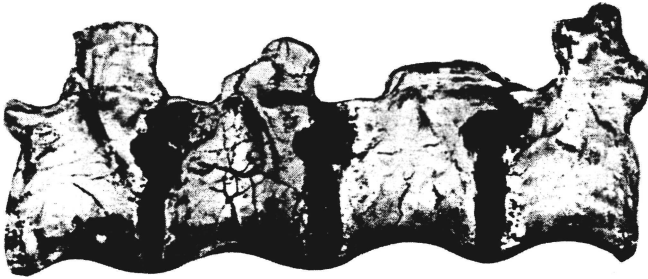
Полных туловишных ребер в нашем распоряжении нет, а потому трудно будет что-либо говорить о форме тела авимима. Сохранившиеся части ребер, видимо, принадлежат первым и средним спинным позвонкам. Реберные головки и бугорки в плане треугольной формы, с гладкой поверхностью. Радиус изгиба ребер, как и положено, увеличивается в каудальном направлении.



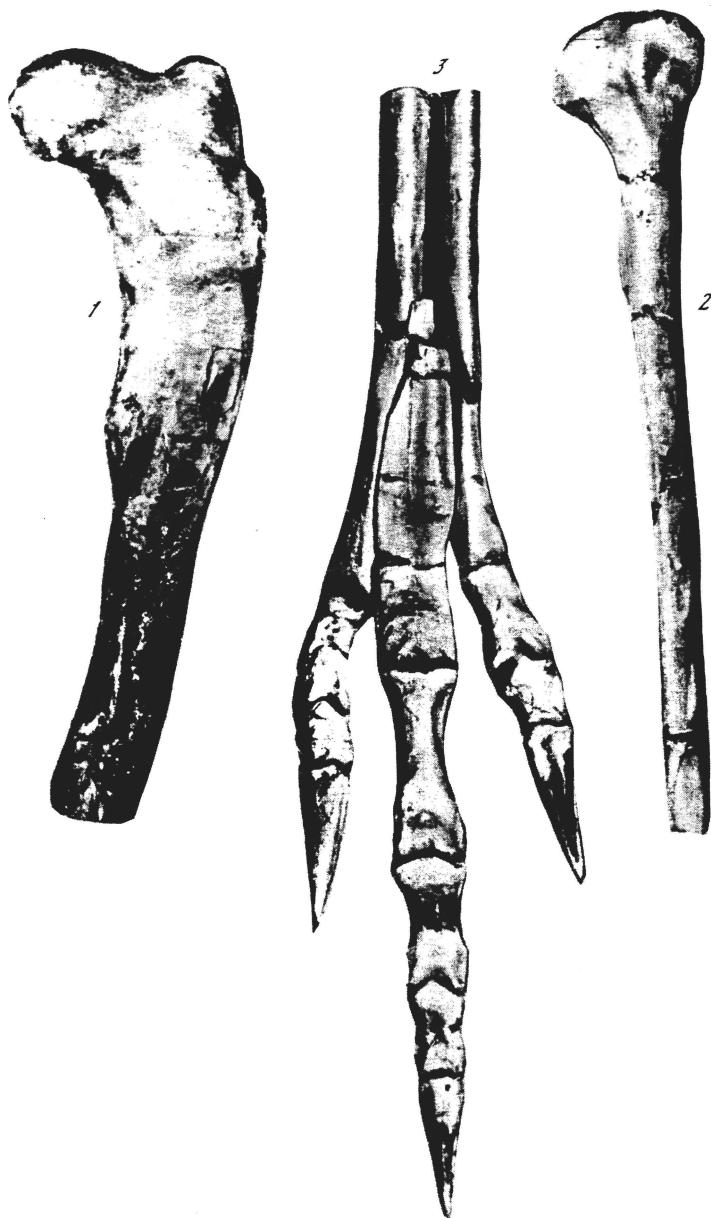
Фиг. 1-2. *Avimimus portentosus* Kurzanov: 1 - ПИН, № 3907-1, голотип, крыша черепа и часть мозговой коробки сбоку (X 2); 2 - ПИН, № 3907-3, задняя половина черепа сбоку (X 2); оба образца из одного местонахождения: МНР, Южная Гоби, местонахождение Удан-Сайр, верхний сенон, джадохтская свита



Фиг. 1-6. *Avimimus portentosus* Kurzanov; 1 - ПИН, № 3907-3, предчелюстные кости сбоку (X 3); 2 - ПИН, № 3907-3, задняя половина левой ветви нижней челюсти сбоку (X 2); 3 - ПИН, № 3907-1, голотип, левая плечевая кость спереди (натур, вел.); 4 - ПИН, № 3907-1, голотип, левая локтевая кость сбоку (натур, вел.); 5 - ПИН, № 3907-1, голотип, левая пряжка сбоку (X 2); 6 - ПИН, № 3907-7, левая пряжка сбоку (X 2); все образцы из одного местонахождения: МНР, Южная Гоби, местонахождение Удан-Сайр, верхний сенон, джадохтская свита.



Фиг. 1-3. *Avimimus portentosus* Kurzanov: 1 - ПИН, № 3907-4, шейные позвонки сбоку (X 1,0); 2 - ПИН, № 3907-4, спинные позвонки сбоку (X 1,0); 3 - ПИН, № 3907-5, таз сбоку (X 0,5); все образцы из одного местонахождения: МНР, Южная Гоби, местонахождение Удан-Сайр, верхний сенон, джадохтская свита



Фиг. 1-3. *Avimimus portentosus* Kurzanov: 1 - ПИН, № 3907-1, голотип, левая бедренная кость спереди (X 1,0); 2 - ПИН, № 3907-1, голотип, левая большеберцовая кость сбоку (X 0,5); 3 - ПИН, № 3907-1, голотип, левая стопа спереди (X 1,0); все образцы из одного местонахождения: МНР, Южная Гоби, местонахождение Удан-Сайр, верхний сенон, джадохтская свита

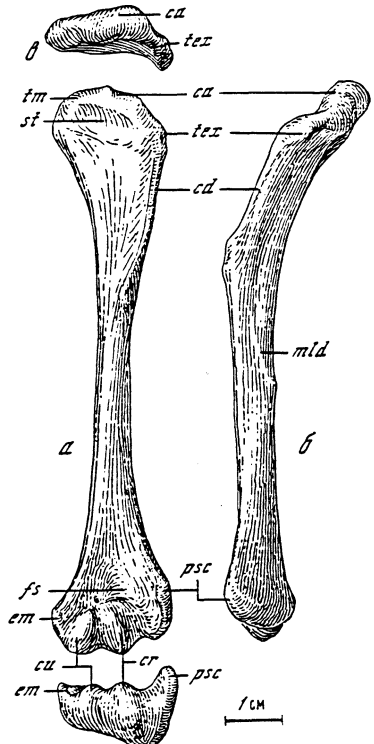
ПЕРЕДНИЕ КОНЕЧНОСТИ

Плечевая кость (табл. II, фиг. 3, рис. 12) авимима, длиной 95 мм, заметно отличается по строению от других мелких теропод, зато значительное сходство обнаруживается с плечевой костью птиц. Это касается и ее общего облика и отдельных деталей строения.

Сочленовная головка плеча удлиненной бобовидной формы, ограничивавшей возможность вращательных движений в плечевом суставе. Непосредственно медиальнее головки находится *tuberculum mediale*, связанный с *m.coracobrachialis*, которая супинировала плечо. Латеральнее и ниже четко обособляется *tuberculum externum*, хорошо оформленный, с шероховатой поверхностью. Сильно развит дельтопекторальный гребень, превышающий в длину 1/3 общей длины плечевой кости. Его дорсолатеральная поверхность утолщена и шероховата, маркируя место прикрепления *m.deltoideus major*, выполнявшего функции отведения назад и супинации плеча. Дистальный конец дельтопекторального гребня маркируется небольшим вздутием от *m.pectoralis*. Непосредственно под сочленовной головкой от медиального бугорка по направлению к верхнему краю *crista deltopectoralis* протягивается косо направленная обширная депрессия, почти точно соответствующая *sulcus transversus* птиц. Ровно посередине плечевой кости, на ее дорсо-латеральной поверхности находится косой рубец, маркирующий примерную линию прикрепления *m.triceps brachii* сзади и, возможно, *m.latissimus dorsi* спереди.

Пожалуй, самой значительной чертой плечевой кости авимима является своеобразное устройство дистального эпифиза, поделенного на четыре неравные части. Самые крупные из них - две центральные, которые, вероятно, соответствуют локтевому и лучевому мыщелкам, если судить по их округлой и гладкой поверхности. По-видимому, медиальный мыщелок является локтевым, на что указывают его меньшие размеры и некоторая направленность наружу длинной оси. Латеральный мыщелок следует считать лучевым, что вытекает не только из его положения по отношению к локтевому, но и больших размеров, большей удлиненности, допускавшей небольшие перемещения проксимального конца лучевой кости во время сгибания и разгибания в локтевом суставе. На внутренней стороне дистального эпифиза на уровне верхнего края лучевого мыщелка расположен крупный *epicondylus medialis*, развитие которого, вероятно, связано с усилением мышц, выполняющих пронацию предплечья *m. entepicondylus radialis sublimis*. Латеральнее лучевого мыщелка находится ругозистый округлый вырост, не имеющий аналогов среди динозавров и сопоставляющийся с крючковидным отростком птиц *processus supracondyloideus humeri*, к которому прикрепляется *m. extensor metacarpi radialis*.

Сразу проксимальнее локтевого и лучевого мыщелков кость заметно вдавлена (*fovea supratrochlearis*), что могло несколько увеличивать сгибательные возможности лок-



Р и с. 12. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, левая плечевая кость

a — с вентральной стороны, *б* — спереди, *в* — проксимальный конец, *г* — дистальный конец

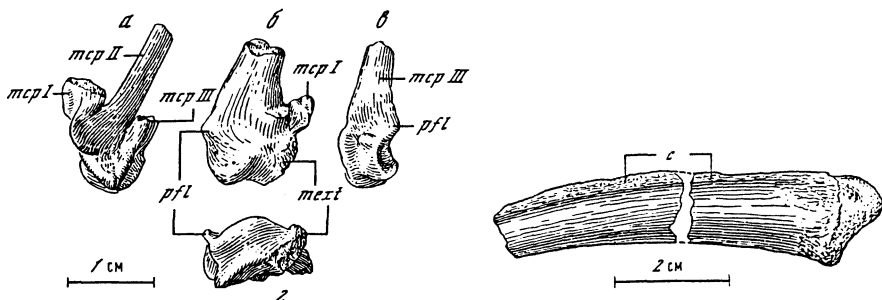


Рис. 13. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, левая локтевая кость (сбоку)

Рис. 14. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1 (а), 7 (б-г) ; проксимальные части левых пряжек

а — изнутри, б — сбоку, в — сзади, з — суставная поверхность

тевого сустава. Еще проксимальнее есть легкая шероховатость, маркирующая место прикрепления *m. brachialis anticus*, мощнейшего сгибателя предплечья. Длинная ось дистального эпифиза плечевой кости направлена под углом около 25° к длинной оси сочленованной головки и вывернута немного латерально. Проксимальная часть кости, начиная от нижнего конца дельтопекторального гребня, отогнута назад под углом около 30° к оси ствола.

Из вышесказанного следует, что наиболее явно выраженные отпечатки мускулов или их сухожилий связаны главным образом с аддукторами и абдукторами плеча, сгибателями предплечья, сгибателями и разгибателями кисти. Поэтому авимиму можно приписать определенную тенденцию к преобладанию сгибательно-разгибательных движений конечности.

Локтевая кость (табл. II, фиг. 4, рис. 13) представлена только проксимальной половиной, длина которой 58 мм. Насколько можно судить, полная длина кости вряд ли значительно превышала длину плечевой и, скорее всего, равнялась 100—110 мм. Характеризуется относительно невысоким локтевым отростком. На наружной стороне, ближе к переднему краю, у самой суставной поверхности находится треугольная шероховатая поверхность *m. brachialis anticus*. Внутренняя сторона, к которой прилежала лучевая кость, слабо вогнута. В целом локтевая кость довольно значительно изогнута.

Совершенно необычен для динозавров узкий и низкий ругозистый гребешок, который тянется по заднему краю локтевой кости, начинаясь несколько ниже проксимального эпифиза. Его высота постепенно увеличивается и достигает максимума в 2 мм примерно посередине. Аналогов подобной структуры не найдено ни у кого, кроме птиц. По характеру поверхности и месту расположения гребешок несколько напоминает экзостозы *rapillae ulnares* на локтевых костях птиц.

Что касается дистального отдела передних конечностей (табл. II, фиг. 5, 6, рис. 14), то в нашем распоряжении имеются проксимальные части двух одинаковых костей (экз. ПИН, № 3907-1, 7), которые, как это ни необычно, можно идентифицировать только как *carpometacarpus*, почти совершенно аналогичный пряжке птиц. Один из образцов был найден изолированно, а другой — рядом, но не в сочленении с костями передней конечности авимима. Принимая во внимание почти птичье строение плечевой и локтевой костей, а также явное соответствие по размерам между ними и найденными фрагментами (тоже совершенно одинаковыми) пряжек, остается мало сомнений в принадлежности абсолютно птичьих по характеру костей авимиму. Кроме того, в песчаной линзе местонахождения Удан-Сайр, где найден авимим, его кости образуют подавляющее большинство всех ископаемых остатков, причем все они — одного размерного

класса. Нельзя не учитывать и самую малую вероятность находок двух одинаковых левых фрагментов пряжек птиц при полном отсутствии других птичьих остатков, что тоже убеждает в "авимимовой" природе карпометакарпусов.

Имеющиеся проксимальные части пряжек представляют собой довольно массивную, почти только симфизную часть с небольшими частями диафизов метакарпальных костей. Сочленовная поверхность хорошо оформлена, слегка вдавлена посередине на всем протяжении, направлена в латеральной части почти вправо, а в медиальной — существенно дорсально (вероятно, вследствие развития механизма складывания кисти). У ее начала, в основании третьей метакарпальной кости, в латеральном углу находится значительный по размерам *processus flexorius*, к которому прикреплялось сухожилие *m. flexor metacarpi radialis*. Разгибательный бугорок, расположенный в основании первой метакарпальной кости и несущий сухожилие выпрямителя кисти *m. extensor metacarpi radialis*, развит несколько слабее.

Metacarpale I является самой маленькой костью из всех пястных и отходит довольно резко в сторону. Ее верхняя часть образует шаровидную сочленовную головку для основной фаланги, обеспечивая ей значительную подвижность. Практически на том же уровне, что и первая, отходит вторая и третья метакарпальные кости. *Metacarpale II* несколько крупнее, однако разница не достигает такой величины, как у птиц. Судя по сохранившимся фрагментам, вторая и третья метакарпальные кости были прямыми.

В целом пряжка авимима мало отличается от птичьей. Самая существенная разница заключается в степени развития разгибательного отростка, который достигает значительной величины у птиц, особенно летающих, так как разгибатели препятствуют складыванию кисти, в полете преодолевающей сопротивление воздуха. Несколько большая подвижность присуща первому пальцу авимима, который управляет движениями крылышка птиц.

ТАЗОВЫЙ ПОЯС (ТАБЛ. III, ФИГ. 3)

Сохранившиеся экземпляры более или менее полного таза ПИН, № 3907-5, 6 дают не совсем тероподную картину строения. В первом случае лучше сохранилась преацетабулярная часть, во втором — почти полностью представлена постацетабулярная. Несмотря на некоторую давленность, образцы удачно дополняют друг друга, позволяя сделать полную реконструкцию таза.

Таз авимима состоит из обычных элементов, но полностью сросшихся между собой вокруг вертлужной впадины. Поскольку в нашем распоряжении есть еще фрагменты этой части таза (образцы ПИН, № 3907-1, 2, № 3906-1), демонстрирующие ту же особенность, то, надо полагать, это явление не случайно, хотя и ни у кого из теропод не встречается. По данному признаку авимим стоит гораздо ближе к птицам.

Другой особенностью таза является его ширина в ацетабулярной части, измеренная по расстоянию между вертлужными впадинами. Узость таза считалась характернейшей чертой теропод до недавнего времени, когда стали известны сегнозавры (Перлз, 1979). Но вряд ли стоит сравнивать мелкого птицеподобного авимима с очень крупными, малоподвижными сегнозаврами. Относительная ширина таза авимима ясна из такого сравнения. Орнитомимид *Gallimimus bullatus*, экз. ПИН, № 551-54, имеет таз в два раза более узкий, несмотря на то что превосходит более чем в два раза авимима по размерам. Однако таз последнего меняет свою ширину. Если постацетабулярная часть сохраняет максимальную ширину области вертлужных впадин, то преацетабулярная часть постепенно сужается. Ширина таза между центрами вертлужных впадин составляет приблизительно 11 см.

В то же время таз сохраняет все признаки трехлучевого строения и согласно общепринятой классификации (Барсболд, 1983; Charig, 1972) его можно квалифицировать как нормальный препубический таз. Что касается терминов "долихоилия", "брахиоилия" и др., то, как будет видно из дальнейшего описания, они мало применимы здесь.

Подвздошную кость (рис 15) можно условно подразделить на два отдела: пост-

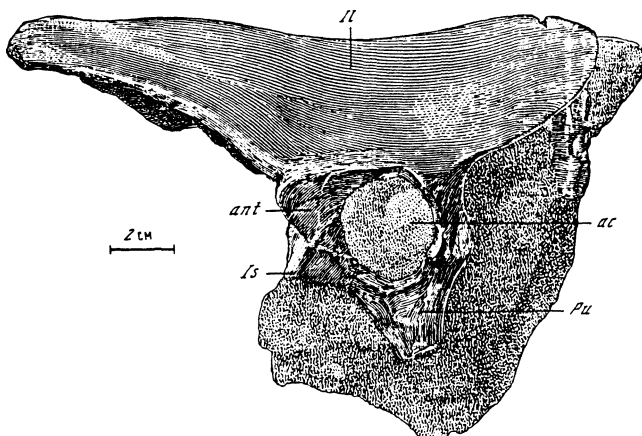


Рис. 15. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-5, правая подвздошная кость (сбоку)

ацетабулярный, к которому относится задняя половина, в каудальном направлении приобретающая все более горизонтальное положение, и преацетабулярный или передняя половина, занимающая гораздо более вертикальное положение. Между ними нет такого резкого перехода, как у птиц. Из-за ширины таза подвздошные кости не становятся почти вертикально, что имеет место у остальных теропод. Даже в передней части угол их наклона по отношению к линии, соединяющей центры вертлужных впадин, составляет не более 50° . Правда, поверхность преацетабулярной части немного вогнута, и ее дорсальный край занимает более вертикальное положение, а вентральный край — более горизонтальное. Судя по начинающемуся латеральному отвороту преацетабулярной части, ее передний конец отгибался под углом $30-40^\circ$ к средней линии тела. Такое положение проксимальной части позволяло сохранять функцию и направление действия *m. ilio-tibialis* и *m. ilio-trochantericus* (главным образом протракция и абдукция) при широком тазе, как у других теропод с узким тазом при вертикальном прямом переднем фланге.

Около вертлужной впадины подвздошная кость занимает почти горизонтальное положение, резко сокращаясь в медиальном направлении сразу впереди нее. Самой примечательной чертой в этом месте является развитие мощного антитрохантера треугольной сбоку формы со слабо выпуклой поверхностью. Он расположен на заднем верхнем краю вертлужной впадины под некоторым углом к ней. Такое положение антитрохантера, также не встречающееся ни у кого из теропод, четко определяет положение бедра при стоянии животного — почти горизонтальное, с легким наклоном вниз. Во время передвижения при протракции бедра антитрохантер контактировал с вогнутой поверхностью, образуемой большим трохантером и частично шейкой, и создавал упор для бедренной кости. В таком положении мышцы, осуществляющие ретракцию, развивали значительные отводящие усилия, стремящиеся вывернуть головку из вертлужной впадины, чему и противодействовал антитрохантер.

Постацетабулярная часть подвздошной кости более широкая и толстая, чем преацетабулярная. Главной ее особенностью является мощный задне-наружный край, практически прямой, с бугром посередине, от которого начинается обширная треугольная шероховатость. Ее, как и особенно сильное утолщение кости в этом месте, вероятно, можно связать с усилением ретракторов задней конечности *m. flexor tibialis externus*. В самой задней части нижнего края видна шагреня от сухожилий ретрактора и супинатора голени *m. ilio-fibularis*.

Тонкий дорсальный край подвздошной кости из вертикального в середине в каудаль-

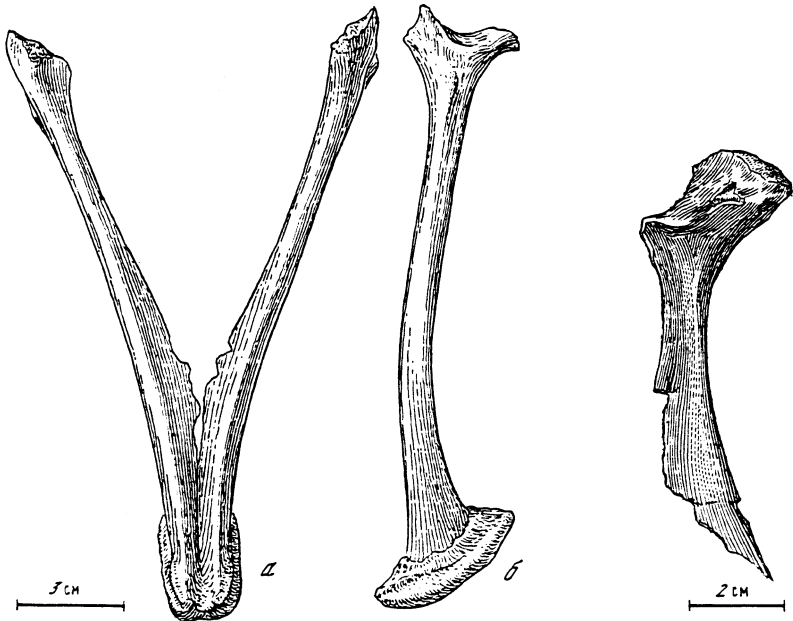


Рис. 16. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, лобковые кости
 а — спереди, б — с левой стороны

Рис. 17. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-2, левая седалищная кость (сбоку)

ном направлении постепенно переходит почти в горизонтальное положение, становясь при этом задне-медиальным, и резко утолщается. Частично это происходит вследствие прирастания здесь высокого поперечного отростка последнего крестцового позвонка. Поверхность задне-медиального края заднего фланга сильно шероховатая и наводит на мысль о прикреплении сухожилий каких-то мышц, вероятнее всего, той же группы ретракторов.

Вентральная часть заднего фланга в отличие от других теропод, у которых она, кстати, по положению медиальная, тоже могла служить площадкой для прикрепления мышц. Дело в том, что задний фланг подвздошной кости птиц расположен именно так и к нему крепится наружная часть *m. caudo-femoralis*. Короткая порция этой мышцы теропод и орнитопод обычно крепится к нижнему краю *ilium*, но в связи с поворотом постацетабулярной части у авимима становится возможен переход на вентральную сторону. При этом существенно увеличивается и площадь крепления данной мышцы, и, вероятно, ее сила.

Несмотря на имеющиеся отличия, подвздошная кость авимима все же напоминает таковую остальных теропод (за исключением сегнозавров), но только как бы опрокинутую вовнутрь из-за широкого таза и сохранившую медиальное положение самой дорсальной части.

Лобковые кости (рис. 16) относительно такой же длины, что и у всех теропод, - практически равны бедренной кости (образец ПИН, № 3907-1). Дистально заканчиваются обычным "башмачком". Его слабо бугристая нижняя поверхность слегка вогнута посередине, имеет форму вытянутого овала. Передний и задний концы "башмачка" раздвоены сверху продолжением впадины, разделяющей сросшиеся части стволов лобковых костей. При жизни животного нижняя поверхность "башмачка", вероятно, была покрыта голой утолщенной кожей (мозоль наподобие имеющейся грудной у страусов),

на которую оно опиралось при лежке. Интересно отметить, что стволы лобковых костей идут круто вниз от вертлужной впадины, примерно под углом 80° к оси позвоночника.

В верхней части стволы костей округлые в поперечном сечении. Примерно с середины от них в медиальном направлении начинают отходить тонкие пластины, которые срastаются между собой приблизительно в $1/3$ длины от нижнего конца. Непосредственно с этого же места стволы становятся удлинненно-треугольными в поперечнике, причем задние края заворачиваются внутрь и лобковые кости становятся "раскрытыми" назад. Передние края, наоборот, в отличие от остальных теропод сильно сближены и между ними остается много меньше, чем сзади, углубление.

Ближе к подвздошным лобковые кости расширяются и, срastаясь с другими костями таза, образуют свою треть вертлужной впадины. Сразу ниже края поверхность кости шероховата от прикрепления суставной сумки. Еще чуть ниже расположен продолговатый гребешок прикрепления *m. pubo-ischio-femoralis internus*. Из-за значительной ширины таза стволы лобковых костей сильно отогнуты в латеральном направлении. Угол между лобковыми и седалишными костями составляет приблизительно $45-50^\circ$.

Седалишные кости (рис. 17) авимима более всего напоминают таковые дейнониха (Ostrom, 1969a). Главное отличие от него и от всех остальных теропод состоит в том, что они образуют нижнюю часть антитрохантера. Кроме того, хотя самый конец отсутствует, можно сказать об относительной укороченности седалишных костей, которые вряд ли превышали половину длины лобковых. Ствол *ischium* сверху овальный, внизу уплощается и превращается в тонкую пластину. В том же направлении, почти от самого начала происходит постепенное равномерное расширение этой пластины. Ее каудальный край утолщен по сравнению с краниальным. Латеральная сторона пластины слегка вогнута, а медиальная — плоская, с четким гребешком, подчеркивающим переход к каудальному краю. Самая расширенная часть пластины является не чем иным, как обтюраторным отростком, к переднему, чуть шероховатому краю которого, вероятно, прикреплялся *m. adductor femoris*. Большую же часть обтюраторного отростка, видимо, занимал *m. pubo-ischio-femoralis externum* (Romer, 1923; Walker, 1977).

ПОЧТИ на всем протяжении седалишные кости прямые. Только ближе к симфизу они начинают поворачиваться вокруг своей оси и плоскость нижнего конца занимает практически горизонтальное положение. Это относится и к довольно длинному симфизу. Подобная конструкция седалишной части таза стала возможной из-за его резкого расширения в ацетабулярной области и относительной укороченности самих *ischium*.

По общему плану строения таз авимима (рис. 18) мало отличается от нормального трехлучевого заурисхиевого таза. Более того, отдельно взятая подвздошная кость в какой-то степени отвечает термину "долихоилия" в его первоначальном смысле (Colbert, 1964), но лишь в передней части. Нормальный тероподовый таз, свойственный целуридам, тираннозавридам, орнитомимидам, овираторидам, заурорнитоидидам, характеризуется прежде всего вертикальной постановкой подвздошных костей с удлиненными передними и задними флангами, причем передний вплотную прилегает к остистым отросткам крестцовых позвонков, а задний постепенно отходит на небольшое расстояние. В этом отношении подвздошные кости авимима характеризуются совершенно другими особенностями. Главным образом это касается их невертикальной постановки и латеральной отогнутости хорошо развитых передних и задних флангов. Кроме того, совершенно необычна для теропод, кроме сегнозавров, ширина таза. Другими словами, таз авимима не может характеризоваться любой из трех известных модификаций таза теропод (его несводимость по опистопубической долихоилии и альтилии настолько очевидна, что даже нет смысла приводить какое-либо сравнение), а несомненно представляет собой новую модификацию, для которой предлагается название "препубическая тендоилия"¹.

¹ От *tendo* (лат.) - тянуть, растягивать.

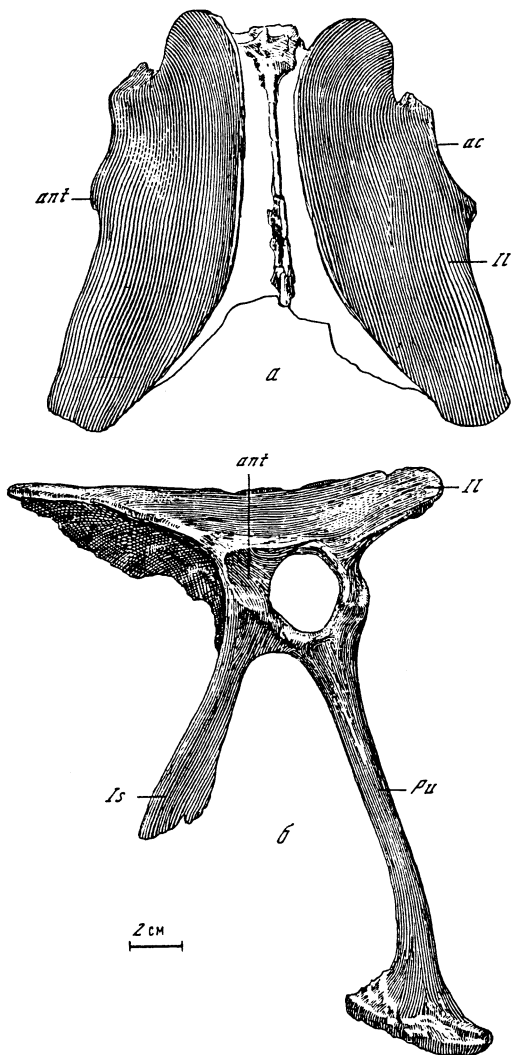


Рис. 18. Реконструкция таза авимими
a — сверху, *б* — сбоку

Для данной модификации, на наш взгляд, нетрудно представить исходный тип строения таза, что имеет большое значение в плане выяснения систематического положения и родственных связей авимими. Если нормальный препубический долихоилический таз целурозавров растянуть по линии, соединяющей центры вертлужных впадин, оставив без изменений дорсальный край подвздошных костей в самой середине, то в результате и получится таз авимими. Из приведенного примера становится и совершенно очевидной основная причина преобразований, приведших к формированию новой модификации таза, а именно значительное расширение. О том, с чем оно было связано, речь пойдет в дальнейшем.

ЗАДНИЕ КОНЕЧНОСТИ

Задние конечности авимима длинные и стройные, с существенно увеличенной по отношению к остальным отделам голенью. Длина бедренной кости относится к длине большой берцовой и к длине плюсны, как 1 : 1, 37 : 0,82. Конечность в целом дистально становится тоньше. Все суставные поверхности очень гладкие.

Бедренная кость (табл. IV, фиг. 1, рис. 19) незначительно выгнута вперед. Ее длина 188 мм. Головка шаровидная, с округлой в поперечном сечении шейкой, более тонкой, нежели диаметр головки, и ясно выраженной. Расположена под прямым углом к оси бедренной кости, что, как и сама форма головки, очень характерно для большинства птиц. Но по отношению к поперечной оси дистальных мыщелков головка повернута чуть назад. Немного выше середины медиальной поверхности головки расположено небольшое углубление для прикрепления *ligamentum teres*. При контакте в тазобедренном суставе головка глубоко входила внутрь вертлужной впадины.

Очень крупный большой трохантер по ширине превосходит головку в 1,5 раза, причем его передняя часть загибается медиально. Глубокой узкой щелью он отделен от малого трохантера, представляющего собой высокий, субквадратный в поперечном сечении выступ, не выходящий за поверхность большого трохантера. С латеральной стороны последнего расположен невысокий треугольный вырост, связанный, вероятно, с развитием *m. ilio-trochantericus*. Почти на том же уровне, но на задней стороне находится грубо шероховатая поверхность прикрепления *m. obturator* и *t. ischio-trochantericus*.

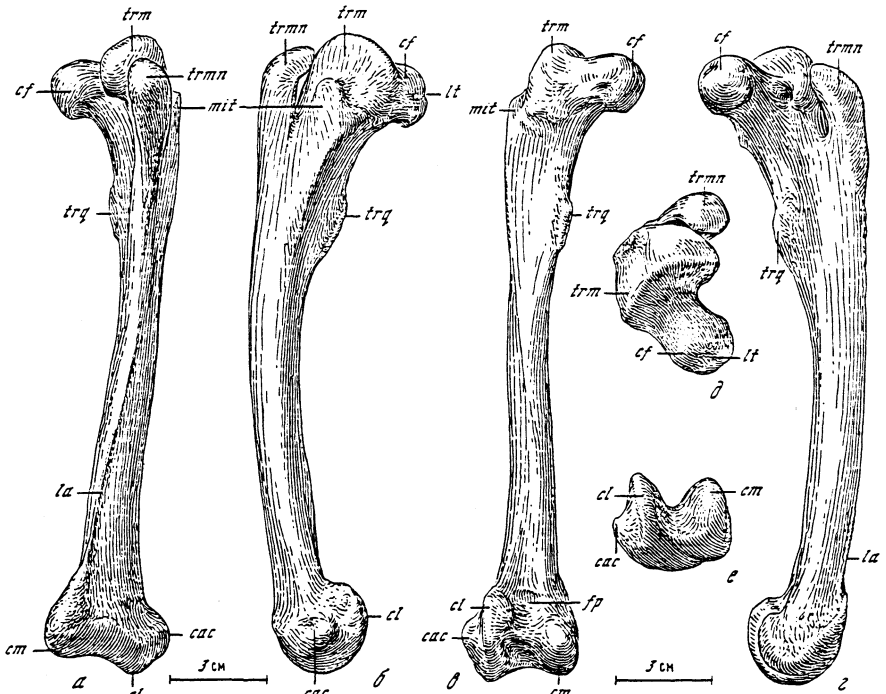
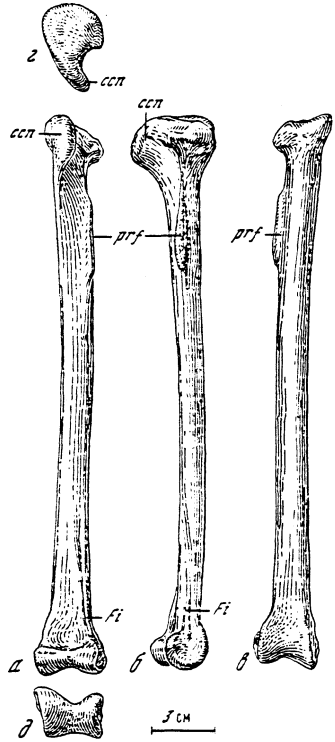


Рис. 19. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, левая бедренная кость
 а — спереди, б — снаружи, в — сзади, г — изнутри, д — сверху, е — снизу; малый трохантер реконструирован по правой бедренной кости голотипа

Рис. 20. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, левая большая берцовая кость
а - спереди, *б* - снаружи, *в* - сзади, *г* - сверху, *д* - снизу; на рис. "б" виден присосший дистальный конец малой берцовой



Дистальные мышелки бедренной кости крупные, четко выраженные. Наружный мышелок развит сильнее, устанавливая, таким образом (вместе со значительной шириной таза) положение дистального отдела конечности несколько медиально, под тупым углом к длинной оси бедра. Межмышелковая борозда широкая, с плоским дном, образует большую площадку для крестообразных связок коленного сустава. Дистальные мышелки различной формы: латеральный имеет заостренную поверхность, а медиальный — закругленную.

Замечательной чертой авимима, впервые отмечаемой среди динозавров вообще, является развитие специального дополнительного мышелка латеральнее наружного мышелка дистального эпифиза бедренной кости. Проксимальная головка последней двигалась в борозде между дополнительным надмышелком и латеральным мышелком, причем борозда эта обращена преимущественно вентрально. Основываясь на этом, можно сказать, что в статичном положении голень находилась под значительным углом к бедру, который также определялся положением антритрохантера подвздошной кости. Вероятно, образование дополнительного мышелка связано с сокращением необходимости во вращательных движениях и укреплении сустава за счет полного переноса опоры на большую берцовую.

От внутреннего мышелка по передней стороне бедренной кости до ее середины проходит невысокий, но четкий гребень *linea aspera*, вероятно разделяющий места прикрепления *m. femoro-tibialis* и *m. ambiens*. На задней стороне, сразу над дистальными мышелками и между ними, находится относительно глубокая ямка, также отмечающаяся и у птиц - *fossa poplitea*. Умеренно развитый четвертый трохантер смещен проксимально и расположен приблизительно на расстоянии 1/3 общей длины кости от головки бедра.

Большая берцовая кость (табл. IV, фиг. 2, рис. 20), длиной 257 мм, является в полном смысле этого слова *tibiotarsus* из-за практически полного сращения с ней проксимальных элементов предплюсны. Мышелки проксимального конца хорошо развиты, однако резкого перегиба между ними нет, и они плавно переходят друг в друга. Соответственно величине дистальных мышелков бедренной кости проксимальная суставная поверхность большой берцовой скошена наружу. Внешний кнемияльный гребень крупный, треугольный сбоку формы, предполагающий мощное развитие разгибателей колена *m. ilio-tibialis* и *m. femoro-tibialis*, подтверждаемое четко выраженными следами разгибателей на бедренной кости. Чуть ниже наружного кнемияльного гребня развит удлиненный, почти прямоугольный невысокий отросток для сочленения с малой берцовой. Ствол большой берцовой совершенно прямой, полукруглый в поперечном сечении. Дистальный конец с двумя почти одинаковыми по размерам мышелками, немного вывернутыми длинной осью наружу. Слабые следы прирастания таранной кости чуть заметны лишь на передней части внутреннего мышелка. Зато на наружной стороне большой берцовой хорошо заметен присосший дистальный конец малой берцовой.

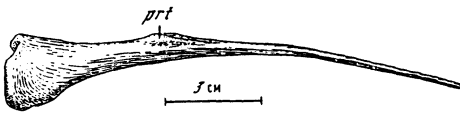


Рис. 21. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, левая малая берцовая кость (снаружи)

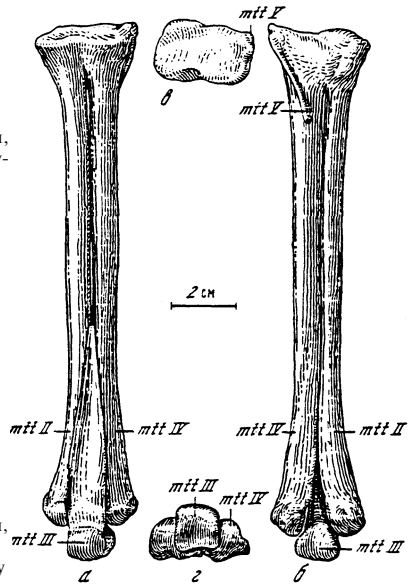


Рис. 22. *Avimimus portentosus* Kursanov, голотип, ПИН, № 3907-1, левая цевка
а — спереди, б — сзади, в — сверху, г — снизу

Сразу над местом срастания находится неглубокий желоб, тянущийся вверх параллельно стволу берцовой почти до ее середины. Пяточная кость срослась с большой практически без видимых следов.

Сочленовная поверхность интертарзального сустава увеличена, допуская сгибание цевки относительно голени не менее чем на 120° . Дистальные мышелки выступают вперед почти на половину толщины кости, и над ними образуется связочная площадка. Суммарная ширина мышелков существенно превосходит ширину самого ствола большой берцовой. Процесс преобразования дистального конца голени зашел настолько далеко, что она практически уже ничем не отличается от птичьего tibiotarsus.

Малая берцовая кость (рис. 21) чрезвычайно сильно редуцирована и входит в контакт со специальным дополнительным мышелком берцовой кости в точности по птичьему образцу. Проксимальный конец уплощенный, в форме высокого треугольника. В месте контакта с соответствующим отростком большой берцовой кость заметно расширяется. Непосредственно ниже малая берцовая резко сужается и далее идет, несколько изгибаясь вперед, в виде тонкой палочки, прирастая дистальным концом к большой берцовой на четверть ее длины.

Плюсна (табл. IV, фиг. 3, рис. 22), длиной 153 мм, является в значительной мере аналогом цевки птиц. Это происходит в результате полного срастания дистальных элементов предплюсны между собой и с плюсневыми костями, которые, в свою очередь, тоже срастаются между собой, но только проксимально. Тем не менее хорошо оформленные суставы и стройные пропорции плюсны говорят не только о внешнем, но и о детальном функциональном сходстве с птицами.

Плюсна состоит из четырех костей (II—V), из которых только первые три являются функционально опорными. Пятая плюсневая кость имеет форму изогнутой внутрь тонкой палочки, полностью приросшей к соседней кости.

Вторая плюсневая кость самая короткая из всех оставшихся и существенно тоньше четвертой. На внутренней нижней трети несет четкий треугольный отпечаток для сочленения с metatarsale III. Дистальный конец отогнут наружу, а его сочленовная поверхность для первой фаланги — округло-треугольных очертаний.

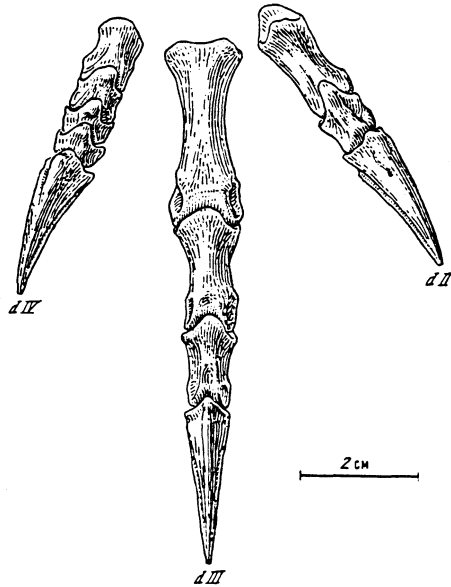


Рис. 23. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1. пальцы правой стопы (сверху)

Третья плюсневая кость имеет очень тонкую проксимальную половину, и практически вся ее масса сосредоточена дистально и зажата между соседними костями. Тем не менее участвует в образовании проксимальной суставной поверхности плюсны. Из-за отогнутости в стороны дистальных концов опорное усилие, приходившееся на metatarsale III, перераспределялось частично на крайние плюсневые кости, хотя главная опора падала именно на mtt III. Дистальная сочленовная поверхность очень большая и разрешала поворот первой фаланги третьего пальца почти на 180°.

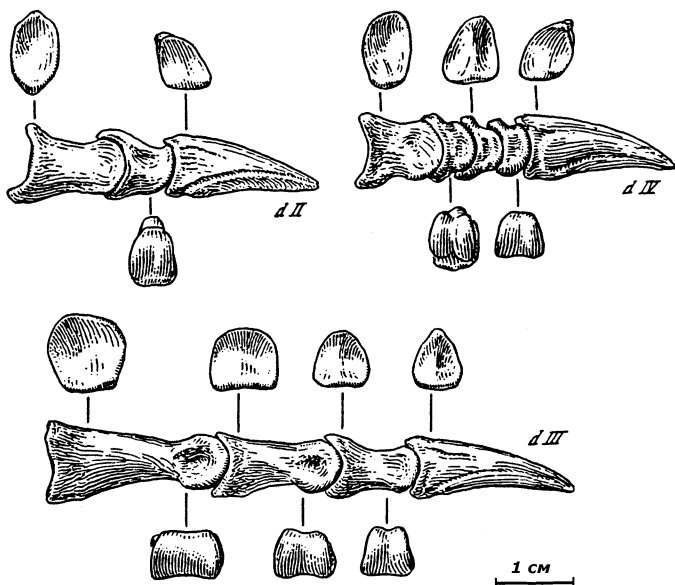
Четвертая плюсневая кость наиболее массивная, длиннее второй. Дистальная сочленовная поверхность в виде асимметричного треугольника, с как бы оттянутым медиальным углом, из-за чего при разгибании соответствующий палец мог значительно отводиться в сторону.

Задняя проксимальная область плюсны из-за срастания костей образует монолитную площадку с грубой шероховатой поверхностью от прикрепления икроножной мышцы и коротких сгибателей пальцев. Хотя здесь не образуется такого же отростка, как, например, у бегающих птиц, тем не менее поверхность прикрепления мышц, сгибающих пальцы, голеностопный и коленный суставы, заметно увеличена по сравнению с орнитомимидами, наиболее птицеподобными тероподами.

Фаланговая формула обычная: II-3, Ш-4, IV-5 (рис. 23).

Длина II пальца — 53 мм, III — 84 мм, IV — 52 мм.

Краевые пальцы (табл. IV, фиг. 3, рис. 23) значительно укорочены, главным образом за счет небольшой длины дистальных фаланг. По сравнению с орнитомимидами укорочены и основные фаланги, что более всего касается второго пальца. Обратная картина наблюдается на среднем пальце, где происходит увеличение относительной длины основной фаланги, а остальные — пропорционально такой же величины, как у орнитомимид. Суставные поверхности фаланг третьего пальца, и дистальные, и проксимальные, практически симметричные. То же относится и к когтевой фаланге, треугольной в поперечном сечении, с плоской нижней поверхностью и почти не загнутой вниз. В целом третий



Р и с . 24. *Avimimus portentosus* Kurzanov, голотип, ПИН, № 3907-1, пальцы левой стопы (сбоку); изображения проксимальных концов фаланг помещены сверху, а дистальных концов - снизу каждого пальца

палец значительно длиннее крайних. Второй палец достигал конца основной фаланги третьего, а четвертый — не доходил до середины второй.

Своеобразно устроены суставные поверхности фаланг крайних пальцев (рис. 24). Так, на четвертом пальце правой ноги наружная часть суставной поверхности каждой фаланги развита несколько сильнее внутренней, обеспечивая пальцу в целом некоторый изгиб внутрь. Аналогичная картина со вторым пальцем левой задней конечности, который загнут таким же образом, но наружу, благодаря более сильно развитой внутренней части суставной поверхности фаланг. Противоположным образом устроены фаланги второго пальца правой и четвертого пальца левой задней конечности, где сильнее развиты соответственно внутренние и наружные части суставных поверхностей фаланг. Целиком же стопа из-за изгиба крайних пальцев к среднему сужена.

В отличие от большинства теропод связочные ямки развиты только на стороне, обращенной к среднему пальцу. На третьем пальце суставные ямки развиты одинаково на обеих сторонах. Суставные поверхности всех фаланг очень хорошо оформлены и допускали значительный изгиб пальцев в вентральном и дорсальном направлениях.

Когтевые фаланги краевых пальцев отличаются совершенно необычной для теропод чертой. Они асимметричные, и их нижняя поверхность заострена латерально на четвертых пальцах и медиально - на вторых, и внешне они напоминают лежачие когти. Кроме того, они несколько сжаты с боков и выше, массивнее когтевой фаланги третьего пальца, но, как и последняя, также почти не загнуты. Указанная асимметричность когтевых фаланг краевых пальцев отчасти нейтрализует описанную выше суженность стопы.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СКЕЛЕТА

ОБЩИЙ ОЧЕРК

Ранее уже было сказано, что остатки авимима найдены в трех точках. Материал часто разрозненный, фрагментарный, находящийся на значительном удалении друг от друга, за исключением костей, обнаруженных в линзе в основании разреза. Данное обстоятельство позволяет лишь приблизительно подсчитать число особей, которым принадлежит весь найденный материал. На сегодняшний день известны остатки 31 особи. Имея в наличии такую крупную для позвоночных выборку, можно достаточно уверенно говорить о некоторых присущих виду особенностях. Прежде всего речь идет о размерах животного. Интересно отметить, что весь найденный материал принадлежит особям практически одного размерного класса, с крайне незначительными вариациями. Поэтому приводимые ниже цифры размеров авимима, вероятно, можно считать наиболее распространенными или даже близкими к максимальным.

Итак, стоящий авимим (рис. 25) достигал высоты примерно 75—80 см в голове. Его суммарная длина, измеренная от кончика клюва вдоль позвоночника до последнего крестцового позвонка, составляет около 80 см. По всей видимости, она была чуть больше за счет хвостовых позвонков, которых, как уже говорилось в описательной части, вряд ли было много. Некоторое увеличение длины тела из-за хвоста, вероятно, компенсировалось уменьшением за счет естественного изгиба шеи, и общая длина тела, скорее всего, оставалась в пределах тех же 80 см.

Чрезвычайно интересным представляется вопрос о питании авимима. Он обусловлен не совсем обычным строением немного закругленных предчелюстных костей, "украшенных" по нижнему краю довольно крупными зубцами. Аналог подобного образования можно найти в черепе палеогеновых веслоногих птиц *Odontopteryx* и *Pseudodontoptis*. Однако аналогия явно не полная, поскольку острые зубовидные выросты последних расположены на верхнечелюстных и зубных костях и связаны с хищническим образом жизни. Зубец на клюве соколиных тоже не может служить примером, поскольку расположен на боковой стороне и является адаптацией к умерщвлению живой добычи. Думается, что некоторую помощь в решении данного вопроса окажет анализ строения шейных позвонков, челюстей.

В описании уже говорилось о своеобразном устройстве сочленовных фасеток зигапофизов шейных позвонков, которые в каудальном направлении постепенно меняют свою ориентацию от почти горизонтальной до 45—50° в основании шеи и одновременно все больше развивается дополнительное сочленение гипосфен-гипантрум, которое максимально выражено на первых спинных и крестцовых позвонках (рис. 11, 26). В связи с этим подвижность шеи приобретает особый характер: в начале ее определяющими служат латеральные движения, а в конце — вертикальные. Такое ограничение движений в одной плоскости в основании шеи позволяет резко выбрасывать голову вперед и втягивать ее обратно. Это напоминает крайнее ограничение подвижности в том же месте у современных голенастых *Ardeidae*.

В соответствии с преобладанием движений в вертикальной плоскости, вероятно, находится и усиление медиальной порции т. *longus colli*, развитой много сильнее, чем у большинства теропод, судя по развитости и величине гипапофизов. Поскольку данный мускул отвечает за сгибание шеи и сзади прикрепляется на спинных позвонках, а впереди — почти на всех шейных, то он, по-видимому, мог резко увеличивать скорость выброса головы вперед. Наиболее вероятна связь этого механизма с питанием, причем питанием какой-то живой, подвижной пищей. В пользу последнего частично говорит и сам факт присутствия зубцов на предчелюстных костях. Не исключено, что преобразования скуловой дуги и опускание квадратных костей авимима связаны с началом формирования аналога прокинетического механизма птиц, обеспечивающего некоторую подвижность надклювья. Такая подвижность уменьшает напряжения, образующиеся в челюсти при

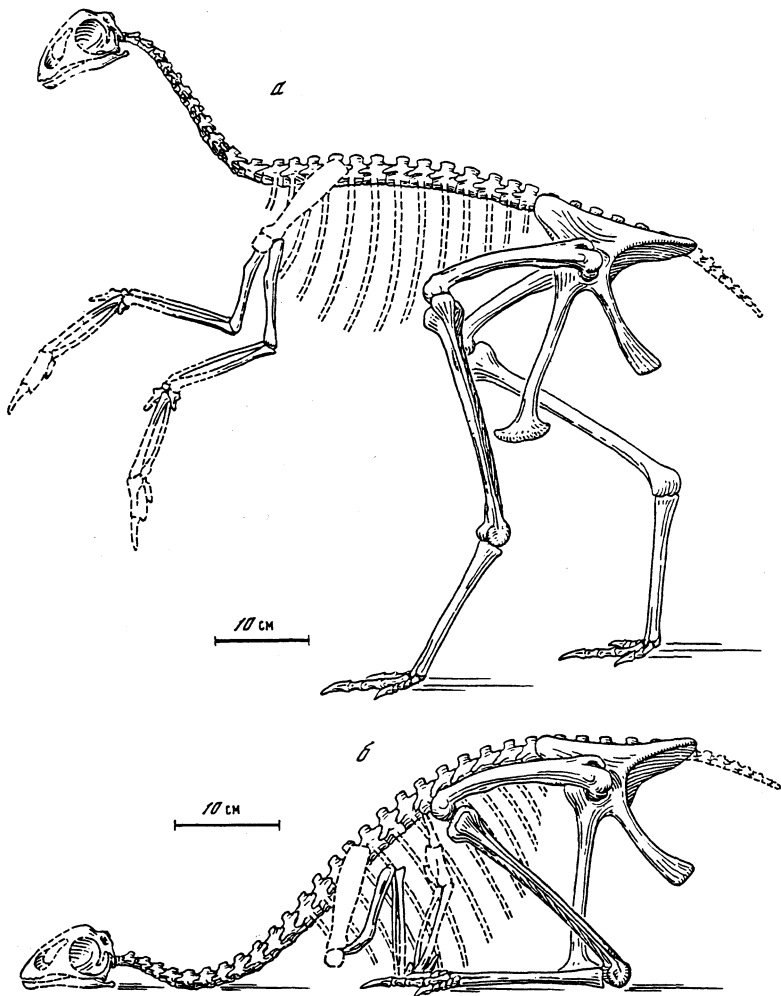


Рис. 25. Реконструкция скелета *Avimimus portentosus*
 а — стоя, б — лежа

схватывании живой добычи и облегчает ее удержание во рту. Этому же способствует и механизм блокировки челюстного сустава, действие которого описано ниже.

Чрезвычайно важными чертами авимима, отражающими глубокое морфологическое и функциональное сходство с птицами, следует считать отсутствие связи между скуловой дугой и нисходящим отростком заднеглазничной кости и предполагаемое образование заглазничной связки, соединяющей отросток с нижней челюстью (рис. 38). Последняя подвешивает нижнюю челюсть у птиц, а место ее прикрепления к ней функционирует как дополнительная точка вращения нижней челюсти. При опускании надклювья из-за натяжения связки задняя часть нижней челюсти стремится сдвинуться вверх и, естественно, давит в том же направлении на квадратную кость, оказывая эффективную помощь в поднимании надклювья (Держинский, 1972). Нельзя исключить аналогич-

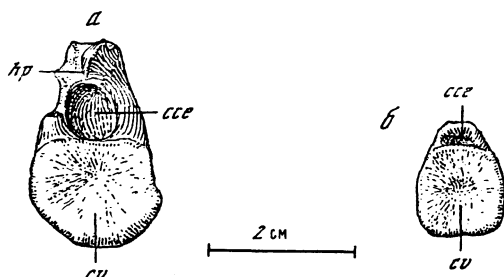


Рис. 26. *Avimimus portentosus* Kurzanov, экз. ПИН, № 3907-6, крестцовые позвонки
a - первый крестцовый позвонок спереди, *б* — последний крестцовый сзади

ную роль заглазничной связки у авимима. Разберем механику действия его челюстного сустава, оговорившись вначале, что удлиненная форма сочленовных поверхностей для мышечков квадратной кости свидетельствует о возможности как вращательных, так и скользящих движений.

К сожалению, сохранность черепа не позволяет провести полный анализ движений, возникавших при опускании нижней челюсти. Для этого необходимы данные о подвижности квадратных и крыловидных костей, а места их соединения между собой и с окружающими костями сдавлены или разрушены. Но в любом случае вряд ли можно ожидать такой же их подвижности, как в черепе птиц, прежде всего из-за сращения птеригоидов с квадратными костями, а также из-за прирастания к последним скуловой дуги (у птиц эти соединения подвижны). Поэтому при возможных подвижках неба вертикальная составляющая силы была бы гораздо больше направленной вперед горизонтальной составляющей. Несомненно, что свою роль в ограничении подвижности неба (по сравнению с птичьим) сыграла конструкция базипетригоидного сустава с короткими и широкими базипетригоидными отростками.

При поднимании нижней челюсти и схватывании объекта в действие, возможно, вступал механизм ее блокировки, тоже косвенно подтверждающий существование заглазничной связки. В этой ситуации нижние челюсти могли сдвигаться вперед за счет напряжения птеригоидного мускула. Тогда медиальный мышечок квадратной кости попадал в специальную ямку на суставной поверхности сочленовной кости, а латеральный мышечок упирался в край суставной бороздки и благодаря упругому воздействию заглазничной связки и напряжению крыловидного мускула оба мышечка препятствовали опусканию нижней челюсти, т.е. блокировка челюстного сустава могла происходить без участия основной аддукторной мускулатуры. Это позволяло удерживать схваченный объект, не напрягая челюстные аддукторы. Не исключено, что большая длина ретроартикулярного отростка нижней челюсти может быть связана с трудностями разжимания челюстей при блокировке сустава. На аналогичные конструктивные особенности птиц уже обращалось внимание (Держинский, 1974). Поэтому, видимо, важную часть пищевого рациона авимима, несмотря на его абсолютную беззубость, составляли какие-то некрупные живые организмы, скорее всего позвоночные.

Чем же конкретно мог питаться авимим? Фаунистический комплекс местонахождения Удан-Сайр довольно разнообразен. Большая часть мелких нединозавровых остатков принадлежит ящерицам. В большом количестве попадают рыби позвонки. Встречаются кости лягушек и мелких млекопитающих. Любые из названных животных, видимо, могли служить пищей авимиму, особенно лягушки, которые должны были в изобилии водиться в теплых старицах или временных водоемах, возникших после разлива основного русла. Возможно, что он не пренебрегал падалью и даже насекомыми, учитывая его некрупные размеры.

Теперь следует сказать несколько слов о позе авимима. Поскольку в сборах отсут-

ствует атлант, то только форма затылочного мышелка указывает на посадку и подвижность головы. Его сочленовная поверхность обращена немного вниз, т.е. голова была направлена слегка вниз, так что крыша черепа сохраняла горизонтальное положение. Небольшой вертикальный диаметр мышелка указывает на некоторую ограниченность движений в сагиттальной плоскости — порядка 70° . Горизонтальный диаметр в два раза больше вертикального, а форма поверхности в этой плоскости практически круглая. Поэтому возможность боковых движений была более значительной — превышала 100° . Безусловно, были и вращательные движения в обе стороны, но меньшей амплитуды.

О вертикальности постановки шеи уже говорилось. Это необходимое требование при бипедальном передвижении, связанное с отнесением назад центра тяжести, облегчением удержания головы в максимально высокой позиции, определяет степень изогнутости шеи. Конкретно это зависит от количества шейных позвонков и формы сочленовных поверхностей их тел. Гетероцельность и большое число шейных позвонков придают шею птиц характернейший S-образный изгиб. В этом отношении шея авимима сохраняет еще в значительной мере свой тероподный облик. Естественный изгиб в ее верхней части образуется за счет скошенности тел позвонков. Возможности изгиба и подвижность шеи около головы возростали и благодаря уменьшению размеров позвонков в краниальном направлении, что совершенно невозможно у других теропод с постоянным размером шейных позвонков. В нижней части шеи авимима изгиб был более плавным, поскольку тела позвонков имеют незначительную скошенность и изгибание происходило главным образом благодаря деформации межпозвонковых дисков. К сожалению, нам неизвестно точное число шейных позвонков, увеличение которого играет большую роль в возрастании подвижности шеи. Ясно только, что оно минимум на два превосходило обычный тероподный уровень, из чего можно предположить относительно большую подвижность, но имело ли это какое-либо значение для степени изогнутости шеи, сказать трудно. Таким образом, шея авимима представляется нам в виде пологой сигмоиды, при этом достаточно гибкой и подвижной. Последнее достигалось не только своеобразием конструкции, но и соответствующим развитием шейной мускулатуры. В связи с этим можно еще раз упомянуть медиальную порцию длинного мускула шеи, а также реберно-шейные мускулы, об усилении которых в какой-то степени свидетельствует срастание шейных ребер с позвонками.

У любого из тероподных динозавров, неподвижно стоявшего на двух ногах с вертикально выпрямленной шеей, вне зависимости от положения позвоночника (почти горизонтального у дейнонихозавров и умеренно наклонного у остальных теропод) положение бедренной кости по отношению к линии горизонта было либо близко к вертикали, либо отклонялось вперед от нее в пределах 30° . Только при передвижении теропод бедро вынесенной вперед ноги могло отклониться существенно больше, все равно никак не доходя до горизонтального положения. Другими словами, амплитуда движений бедренной кости почти не выходила за рамки треугольника, образованного седалищными и лобковыми костями. С совершенно другой ситуацией мы сталкиваемся у авимима. Положение бедренной кости, диктуемое положением антитрохантера, расположенного на заднем внешнем краю вертлужной впадины, принципиально иное и совсем не тероподное (рис. 25а). В статичной ситуации направление бедренной кости определяется не только контактом с антитрохантером, но и естественным положением шейных позвонков, которые должны образовывать линию, максимально возможно приближенную к вертикали. Поэтому при выполнении обоих условий бедренная кость авимима занимала почти горизонтальное положение, абсолютно такое же, как и у современных бегущих птиц (примерно $10-15^\circ$ к линии горизонта). Это способствовало перенесению центра тяжести назад и облегчению поддержания равновесия тела при бипедальном передвижении, что, на наш взгляд, чрезвычайно важно для животных с коротким хвостом или совсем без него. Данное заключение находится в полном соответствии с предположением о крайне коротком хвосте авимима, подобном птичьему. Бипедальная поза обычных теропод с близкой к вертикали постановкой бедра и соответственно со смеще-

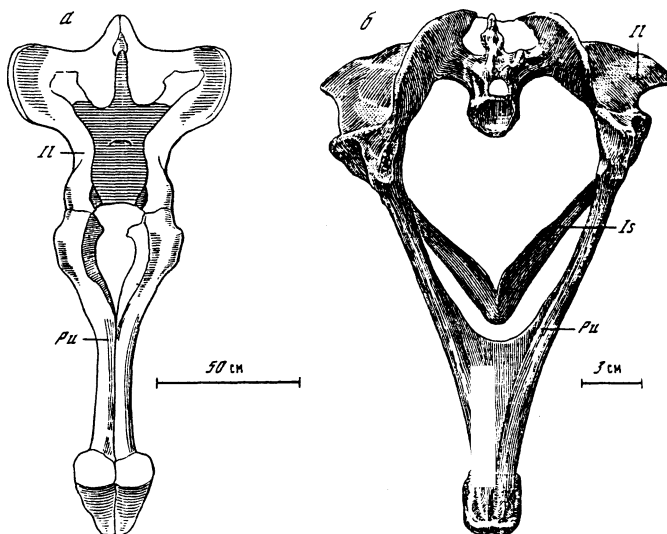


Рис. 27. Сравнительные размеры ширины таза:
 а — *Tarbosaurus bataar*, б — *Avimimus portentosus*; на обоих рисунках таз изображен спереди

нием назад центра тяжести необходимо требовала длинного хвоста, уравновешивавшего вес передней части тела.

Приведение в соответствие требований вертикальности шеи и сочленения бедренной кости с антитрохантером определяет постановку спинного отдела позвоночника. Исходя из этого можно сказать, что несколько выпуклая линия спинных позвонков авимима была наклонена немного назад, продолжая изгиб слившихся крестцовых позвонков, причем угол наклона к хвосту увеличивался. В этом отношении авимим гораздо сильнее напоминал современных бегающих птиц, нежели тероподы, у которых спинные и хвостовые позвонки образовывали более или менее прямую линию, необходимую для поддержания равновесия тела при передвижении. Кстати, линия изгиба крестцовых позвонков показывает, что хвост был направлен вниз и потому вряд ли мог достигать такой же длины, как у остальных теропод.

В описании уже отмечалась необычная конструкция таза авимима, до сих пор не встречающаяся среди теропод. Главной особенностью тендоилического таза следует считать его большую ширину в области вертлужных впадин (рис. 27). На экземпляре ПИН, № 3907-5 она составляет 11,5 см, приблизительно в два раза больше относительно размеров таза, чем у большинства теропод, за исключением представителей семейства *Segnosauridae* (Перлэ, 1979). Подобная конструкция таза, безусловно увеличивающая устойчивость тела, конечно, важна при bipедальном передвижении. Однако вряд ли это может быть единственной причиной расширения таза. И тероподы, и бегающие птицы, имеющие узкий таз с вертикально поставленными подвздошными костями, не дают никаких оснований говорить об их меньшей устойчивости. Последняя скорее определяется степенью расхождения бедренных костей при выходе из вертлужных впадин, и в этом отношении авимим демонстрирует значительное сходство с бегающими птицами. Степень отклонения бедренных костей от сагиттальной плоскости зависит от положения антитрохантера, сочленовная поверхность которого у авимима расположена под углом к ней. Поэтому бедренные кости под таким же углом (около 30°) вперед выходили из вертлужных впадин. Форма суставных поверхностей всех отделов задних конечностей обеспечивала почти вертикальную постановку голени и метаподий. Что же касается

ширины таза авимима, то одно из возможных объяснений уподобляет его открытому тазу птиц. При его расширении седалищные кости расходились в проксимальной части, несмотря на дистальный симфиз, под прямым углом друг к другу, тогда как у других теропод этот угол остается в пределах 20—30°. Образовавшийся значительный просвет между седалищными костями можно рассматривать в качестве приспособления для кладки относительно крупных яиц в твердой оболочке.

Некоторые особенности строения скелета авимима заставляют рассматривать его как одну из форм бегающих животных. На это указывают многие остеологические признаки. В первую очередь к ним относятся длинные задние конечности и укороченные передние, характеризующие всех современных бипедальных животных (бегающие птицы, кенгуру, тушканчики и другие бипедальные грызуны). Другие признаки — укорочение и массивность проксимальных элементов задних конечностей, одновременное удлинение и "грациальность" дистальных элементов, срастание берцовых костей в единый элемент, так же как и метаподий, редукция внутреннего и наружного пальцев. Примерно те же тенденции приспособления к бегу намечаются и в строении стопы, тонкие плюсневые кости которой напоминают цевку бегающих птиц. Приспособление к бегу отражено также и в относительном удлинении третьего пальца и укорочении краевых, что особенно хорошо заметно на втором. Безусловно, это еще нельзя назвать редукцией, но, вероятно, она уже намечается, поскольку вторая плюсневая кость меньше и тоньше четвертой.

О сокращении краевых пальцев можно судить по положению фаланг в крайних фазах опоры. Так, если в переднем положении ноги опора приходилась на все фаланги, за исключением основных краевых пальцев, то в заднем — лишь на вторую—четвертую фаланги третьего, поскольку краевые пальцы могли касаться земли лишь когтевыми фалангами. Если еще учесть некоторую изогнутость краевых пальцев к среднему, то опора и в переднем положении ноги получалась очень узкой. Все это в какой-то степени напоминает соотношения в стопе у страуса. Интересно отметить, что при этом в отличие от птиц когтевые фаланги задних конечностей авимима совершенно не загнуты и сгибательные бугорки на них не развиты. Возможно, здесь находит свое отражение одна из черт приспособления к бегу.

Другие особенности, связанные с быстрым бипедальным передвижением, выражены в пространственном соотношении костей задних конечностей и таза (рис. 28в). Конечно, их появление нельзя связывать только с бегом, но, несомненно, они способствовали его развитию. Как уже говорилось, лобковые кости направлены вниз и почти перпендикулярно линии крестцовых позвонков, а бедренные кости занимают практически горизонтальное положение. Таким образом, они перемещались вперед в принципиально иное положение по отношению к тазу, чем у теропод с препубической долохиоилией. Лобковые кости оказались позади бедренных. В этом смысле тендоилический таз авимима сильно напоминает опистопубический таз (рис. 28б). Между ними нет морфологического сходства, поскольку у дейнонихозавров лобковые кости обращены назад и направлены параллельно седалищным, а есть только качественное, выраженное в пространственном расположении. Но оно не могло не повлечь за собой существенных функциональных изменений в механике движения ног. К этому мы еще обратимся ниже. Здесь попутно отметим, что для отдыха авимим "садился" (рис. 25), а не "ложился" на дистальное мозолистое утолщение лобковых костей из-за их вентральной направленности и заднего по отношению к бедру положения. При этом коленный сустав оставался фактически неподвижным и сгибание происходило только в голеностопном суставе. Такое положение много удобнее для вставания, чем у лежавших на брюхе теропод с согнутыми во всех суставах конечностями (Newman, 1970).

Формирование остеологических признаков бегающих бипедальных животных неоднократно отмечалось у некрупных теропод (Coombs, 1978; Bekker, 1968; Osborn, 1917; Ostrom, 1976; Russell, 1972), но наиболее ярко все они выражены у авимима. По-видимому, их надо рассматривать как необходимое приспособление к быстрому бегу в "легкой" форме (Гамбарян, 1972). Известно, что наибольшее развитие при

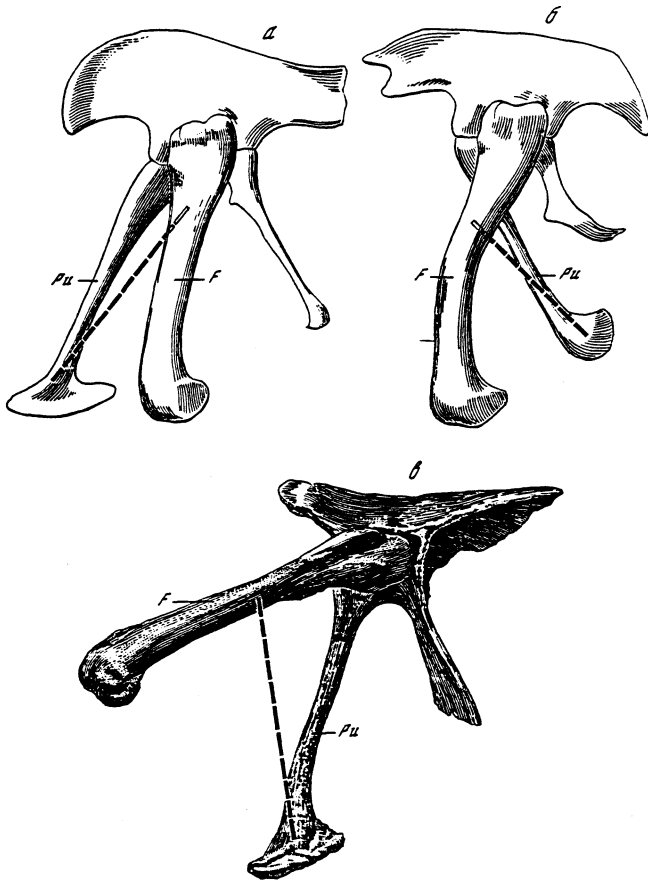


Рис. 28. Схема строения таза и положение бедренных костей препубических карнозавров (а), описитопубических дейнонихозавров (б), авимими (в); черная пунктирная линия показывает направление ventральной группы тазобедренных мышц

бега получают ретракторы бедренной кости, а также разгибатели коленного и голеностопного суставов. Так, необычно толстое, массивное заднее крыло подвздошной кости отражает усиление ретракторов задней конечности *m. flexor tibialis externus*, *m. caudilio-femoralis* и *m. ilio-fibularis*. Крупный кнемиальный гребень предполагает мощное развитие разгибателей голени — *m. ilio-tibialis* и *m. femoro-tibialis*. Задняя проксимальная поверхность сросшихся метаподий образует большую площадку для прикрепления икроножной мышцы. Большое значение для увеличения скорости передвижения имеет и место прикрепления ретракторов (Гамбарян, 1972). Чем ближе к проксимальному отделу конечностей оно находится и чем короче сами проксимальные отделы, тем больше будет выигрыш в скорости, но проигрыш в силе. Движения же наиболее массивных проксимальных элементов конечностей должны быть минимальными (Osborn, 1924; Coombs, 1978). Это проявляется в относительном укорочении и массивности бедренной кости авимими, в проксимальном перемещении на ней четвертого трохантера и соответственно бедренно-хвостовой мускулатуры. Но наиболее существенный вклад в усиление ретракторных групп мышц задней конечности внесло измене-

ние взаимного пространственного положения лобковых и бедренных костей. У теропод с нормальным препубическим тазом (рис. 28а) вентральная часть *m. pubo-ischiofemoralis externus* et *internus* выполняет главным образом протракторную функцию, и только в начале фазы опоры (максимальный вынос бедра вперед) несет некоторую ретракторную нагрузку. У авимима постоянное переднее положение бедренных костей должно было вызвать полную смену функции вентральных тазобедренных мышц - протракторное действие совершенно исчезало и оставалось только ретракторное в любой фазе движения, как у опистопубических теропод. Подобное сочетание остеологических и миологических признаков адаптации к бегу выделяют авимима среди всех остальных теропод и подчеркивают его сходство с бегающими птицами. Только некоторые орнитомимиды (*Struthiomimus*, *Dromiceomimus*) приближаются к авимиму по уровню развития признаков бега. Правда, предполагалось, что дромицеомимус превосходил в этом отношении даже страусов (Russell, 1972), но позже данная точка зрения была опровергнута (Coombs, 1978). То же самое показывает пример авимима. Так, если взять отношение длины бедренной кости к длине большой берцовой и к плюсне, то у авимима оно составляет 1 : 1,37 : 0,82, а у дромицеомима - 1:1,23:0,84 (Russell, 1972), т.е. несколько хуже в смысле выражения бегательных адаптаций. Кроме того, таз орнитомимид обычного препубического типа и, следовательно, вентральные тазобедренные мышцы работали в основном на протракцию и не способствовали ускорению бега в отличие от авимима. Но несмотря на то что выше все время подчеркивалось сходство авимима с бегающими птицами, ни он, ни тем более орнитомимиды не были такими же бегающими, как современные *Gradients*. Даже у авимима не так ярко выражена шарнирность суставов, видимо, слабее была развита мускулатура коленного и голеностопного суставов, о чем говорит полное отсутствие *hypotarsus* и меньший по размерам кнемиальный гребень. Еще яснее это отражено в пропорциях конечностей. Например, у нанду отношение — 1:1,84:1,70 (бедро—голень—стопа), у казуара — 1:1,56:1,35, у страуса — 1:1,71:1,55. У авимима и орнитомимид эти отношения существенно меньше. Отсюда видна условность определения "бегающие" для них. Скорее следует говорить просто о бипедальном передвижении и о возможности бега, но не очень совершенного на небольшие расстояния. В большей степени сказанное относится к орнитомимидам, которые, вероятно, вели "болотный" образ жизни.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ И ЧЕРЕПА

В предыдущих главах, посвященных описанию строения скелета авимима, неоднократно подчеркивалось его значительное сходство с птицами, обнаруженное в различных частях скелета. С одной стороны, в этом нет ничего удивительного, ибо много раз отмечалось сходство птиц и различных тероподных динозавров, особенно в строении задних конечностей. С другой стороны, найденные аналогии более многочисленны и носят гораздо более глубокий характер, нежели у других теропод. Думается, что в этом отношении авимим стоит на иной качественной ступени, видимо, приближаясь к птицам не только в чисто морфологическом плане, но даже и в физиологическом.

Само сравнение с птицами подсознательно связывает поиски сходства с такими чисто птичьими чертами, как перья, крылья и т.д. Безусловно, главный остеологический материал, который может хоть что-то сказать об этом, - кости передних конечностей. Однако, кроме таких непосредственных признаков наличия перьевого покрова, могут быть и косвенные, играющие важную роль в условиях неполноты ископаемого материала. К подобным признакам относятся некоторые детали строения черепа авимима.

Проанализируем именно с этой точки зрения упомянутые части скелета и поищем признаки, указывающие, прямо или косвенно, не просто на общее морфологическое сходство с птицами, но на необходимые атрибуты полета. К сожалению, в нашем распоряжении нет дистальных частей отделов конечностей, анализ которых сделал бы все возможные выводы несравненно более обоснованными, а только полная плечевая

кость, проксимальные фрагменты локтевой и два проксимальных фрагмента своеобразного аналога птичьей прыжки.

Плечевая кость почти в два раза короче бедренной, что, конечно, сильно отличается по пропорциям от летающих птиц, но не выходит за рамки пропорций у бегающих. В остальных же главных особенностях плечевая кость обнаруживает несколько птичьих признаков (рис. 12). Прежде всего это касается удлиненной эллиптической формы сочленовой головки, развитие которой, скорее всего, связано с уменьшением необходимости во вращательных движениях и преобладанием движений в одной плоскости (поднятие-опускание?), подобно птицам. Такая головка плечевой кости не встречается ни у кого из теропод (у них головка плеча округлая), и если не является прямым указанием на вид движений, то об ограниченности их разнообразия свидетельствует несомненно.

На вентральной поверхности плечевой кости, сразу под головкой, находится довольно обширная депрессия, по форме и положению (со значительным наклоном наружу) чрезвычайно похожая на *sulcus transversus* птиц, где у них прикрепляются мощная связка *ligamentum coraco-humerale* и главный супинатор плеча *m. coraco-brachialis anterior*. Эта крайне характерная черта имела уже у нижнемеловой птицы *Wyleyia* (Harrison, Walker, 1980), с которой авимим практически идентичен по строению плечевой кости. Подобной структуры у теропод до сих пор не наблюдалось.

Еще больше подчеркивает сходство с птицами расположенный непосредственно латеральнее и ниже головки плеча *tuberculum externum* с грубой шероховатой поверхностью, хорошо оформленный и четко отделенный от головки. У птиц к нему прикрепляется сухожилие одной из главных мышц передней конечности *m. supracoracoideus*, поднимающей крыло и являющейся антагонистом большой грудной мышцы (Ballmann, 1969). Надкоракоидная мышца соответственно и бугорок сильно развиты у килевых птиц, особенно с малой поверхностью крыла или с короткими и широкими крыльями, взлетающих при помощи резких и быстрых взмахов, как тинаму или куриные (Дементьев, 1940; Юдин, 1957). Здесь стоит оговориться — надкоракоидная мышца есть и у рептилий (протрагирует и опускает плечо), а у птиц изменение ее функции (поднятие плеча) обусловлено тем, что длинное сухожилие мускула проходит через *foramen triosseum*, резко меняя свое направление, и только потом прикрепляется к наружному бугорку. К сожалению, никакими данными об образовании у авимима аналогичного отверстия мы не располагаем из-за отсутствия костей плечевого пояса. Тем не менее ситуация с надкоракоидной мышцей авимима резко отличается от обычной тероподовой. Во-первых, у теропод до сих пор не описывался столь обособленный наружный бугорок. Во-вторых, и само наличие бугорка, и характер его поверхности свидетельствуют о прикреплении к нему именно сухожилия, а не непосредственно мышцы, как обычно бывает у рептилий. В-третьих, в некоторых случаях наружный бугорок слабо выражен у отдельных теропод (дейнонихозавры, сегнозавры, орнитомимиды, дейнохейрозавры) и практически слит с головкой плечевой кости, представляя по сути ее проксимальную часть. У птиц же положение несколько иное - бугорок представляет собой непосредственное, продолжение дельтопекторального гребня, его разросшееся окончание. Именно такую ситуацию мы и наблюдаем у авимима. Его наружный бугорок не просто свидетельствует о прикреплении надкоракоидной мышцы, но отражает характер ее прикрепления (через сухожилие) и усиленное действие (через величину), почти в точности повторяя птичьи условия.

Согласно последним данным (Padian, 1983), надкоракоидная мышца может функционировать, как у птиц, и без трехкостного отверстия. Падан показал, что сухожилие данной мышцы птерозавров, вероятно, проходило по желобку на внутренней стороне акроракоидного отростка, способствуя, таким образом, поднятию крыла.

Несколько уменьшает сходство с птицами дельтопекторальный гребень, нижний конец которого смещается существенно дистально, примерно на 1/3 длины кости, но не больше, чем, например, у раннемеловой птицы *Wyleyia* (Harrison, Walker, 1980). Однако нельзя не обратить внимание на ровный прямой край гребня, как у птиц.

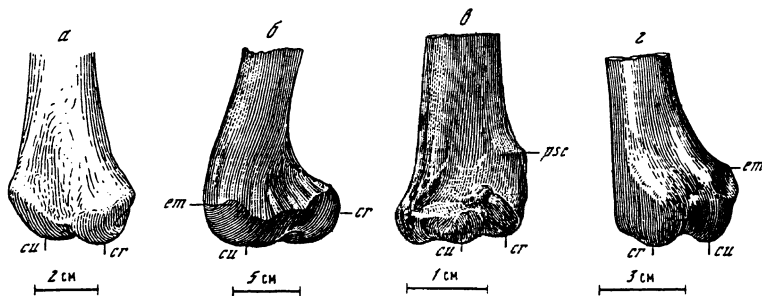


Рис. 29. Дистальный эпифиз плечевой кости (с вентральной стороны) орнитомимозавра *Gallimimus* (а), карнозавра *Allosaurus* (б), хищной птицы *Milvus* (в) и дейнонихозавра *Deinonychus* (г)

У теропод (*Coelophysus*, *Coelurus*, *Deinonychus*, *Gallimimus* и др.) в большинстве случаев он выпуклый. Одно из возможных объяснений этого - увеличение площади прикрепления дельтовидного мускула, ключичная порция которого является протрактором плеча. У крупных карнозавров с начавшейся редукцией передних конечностей (типа *Allosaurus*, *Gorgosaurus*, *Tarbosaurus*) край дельтопекторального гребня может быть, наоборот, вогнутым, но не прямым. Конечно, предложенное объяснение неровности края гребня может оказаться и не совсем верным, но тем не менее наличие сходства по этому признаку между авимимом и птицами несомненное.

Длинная ось дистального эпифиза плечевой кости образует угол около 20° с длинной осью проксимальной сочленовной головки, причем сам эпифиз вывернут наружу. Совершенно аналогичную картину можно найти и у птиц. У теропод же вывернутость дистального блока наружу гораздо больше, достигает $50-70^\circ$ (крупные карнозавры, дейнонихозавры, орнитомимозавры). На наш взгляд, довольно очевидна связь такой конструкции с преобладанием определенных движений передней конечности. При тероподовом устройстве сустава во время максимальных протрагирующих движений плеча предплечье не заходит глубоко медиально, будучи вынесенным наружу из плоскости этих движений. Конструкция птичьих суставов, развившаяся в условиях некоторой ограниченности действий, не предусматривает сильной протракции, а лишь максимальное сохранение параллельности плоскости движений всех отделов конечности. Подобная же тенденция, по крайней мере, в отношении плеча и предплечья была и у авимима, хотя в несколько меньшей степени, нежели у птиц.

Но, пожалуй, самое поразительное сходство наблюдается в строении дистального конца плечевой кости авимима и птиц (рис. 12, 29). Уже отмечался мощный *epicondylus medialis*, расположенный на внутренней стороне дистального эпифиза. В принципе его нельзя считать необычным признаком для теропод, поскольку он присутствует, например, у *Allosaurus* (Madsen, 1976) и *Deinonychus* (Ostrom, 1969a) (рис. 29). Однако у аллозавра надмышцелок настолько маленький и невыразительный, к тому же находящийся непосредственно над локтевым мыщелком, а не медиальнее, что можно не согласиться с Мадсенем в необходимости выделения и правильности его идентификации. Самый крупный у динозавров, что подчеркивается Остромом, медиальный мыщелок был обнаружен у дейнониха, причем его развитие связывалось с усилением флексоров запястья и кисти, которое, в свою очередь, объяснялось резко выраженным хищничеством дейнониха. Что касается надмышцелка авимима, то он развит много сильнее относительно размеров плечевой кости, нежели у дейнониха, и даже внешне напоминает птичий. Связывать его рост с хищничеством, как у дейнониха, нет никаких оснований (авимим беззубый, с округлым "клювом"). Поэтому предпочтительнее истолковать существование медиального надмышцелка с точки зрения птичьей морфологии. Он развивается у птиц в связи с усилением *m. entepicondylus radialis sublimis*, которая пронирует предплечье. По данным К.А. Юдина (1957), упо-

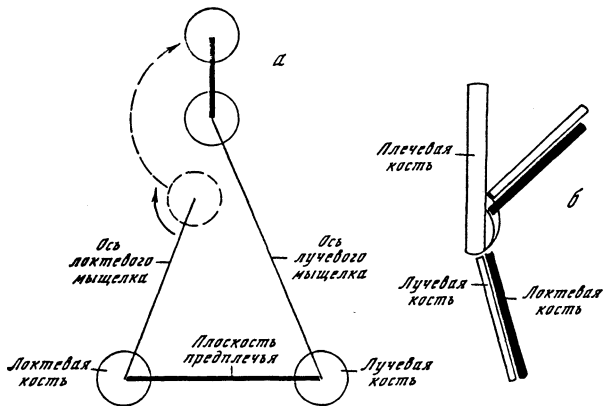


Рис. 30. Схема смещения костей передней конечности авимима при сгибании в локтевом суставе а — действие механизма пронации = супинации, б — продольный сдвиг лучевой относительно локтевой

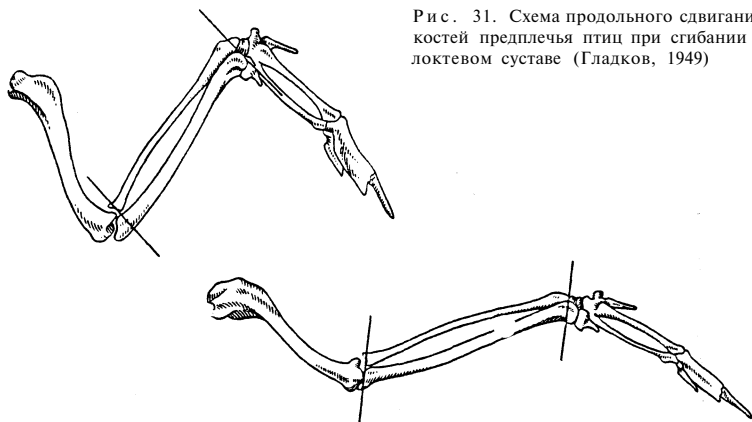
мянутая мышца не только препятствует произвольной супинации разогнутой конечности, но и притягивает друг к другу локтевую и лучевую кости, фиксируя таким образом предплечье. Последнее особенно важно при полете, когда постоянное сопротивление воздуха стремится вывернуть конечность, и этот мускул, так же как и надмышцелок, сильно развит у хороших летунов. Безусловно, нельзя принимать такую интерпретацию за свидетельство полета авимима, а лишь за отражение некоего функционального сходства (преодоление постоянного внешнего сопротивления), не обязательно имеющего в своей основе одинаковые причины.

Над дистальными мыщелками, плечевой кости хорошо заметна впадина, которую, так же как и птичью, можно назвать *fovea supratrochlearis*, если исходить из ее положения и степени выраженности. В такой мере надмышцелковая ямка не развита ни у кого из теропод. Правда, она несколько отличается и от птичьей, где ямка проксимальнее приподнята над суставным блоком и границы ее обозначены гораздо четче. Трудно сказать, почему сгибатель предплечья птиц *m. brachialis anticus* прикрепляется именно в такой ямке, но подобная же аналогия с авимимом приходит сама собой. Кроме того, не исключено, что ямка авимима, располагаясь непосредственно выше мыщелков, могла в какой-то степени увеличивать сгибательные возможности локтевого сустава, что, вероятно, имеет значение при длительном нахождении конечности в согнутом состоянии.

В описательной части уже упоминалось своеобразное устройство дистального эпифиза плечевой кости, которое тогда послужило простым свидетельством морфологического сходства авимима и птиц. В целях конкретного исследования, предпринятого в этой главе, попробуем тщательно разобрать конструктивные особенности и механизм действия локтевого сустава, чтобы просмотреть, насколько глубоко морфологическое сходство отражает функциональное. Хотя речь пойдет о сгибании—разгибании в локтевом суставе, вполне понятно, что одновременно может работать, и чаще всего так оно и есть, и плечевой. Поэтому в целом описываемая ниже картина носит более сложный характер. Однако для лучшего понимания действия локтевого сустава вполне можно пренебречь положением в плечевом и считать плечевую кость фиксированной.

Итак, при сгибании конечности в локтевом суставе происходит следующее (рис. 30). Проксимальный конец лучевой кости соответственно удлиненной форме и направленности внутрь лучевого мыщелка плечевой кости перемещается от ее дорсальной стороны к вентральной наискось снаружи внутрь. Одновременно с лучевой в движение вовле-

Рис. 31. Схема продольного сдвигания костей предплечья птиц при сгибании в локтевом суставе (Гладков, 1949)



кается и локтевая кость, проксимальный конец которой также благодаря некоторой удлинненности и направленности наружу локтевого мыщелка перемещается как бы навстречу лучевой, от дорсальной стороны к вентральной, но изнутри наружу. При этом локтевая кость еще вращается вокруг своей длинной оси наружу примерно на 90° . Причиной этому служит своеобразная форма локтевого мыщелка плечевой кости. Его наружная сторона почти параллельна длинной оси лучевого мыщелка и плечевой кости, а внутренняя сторона скошена наружу так, что проксимальная часть мыщелка очень узкая, а дистальная — широкая. Поэтому при перемещении по нему проксимальная часть локтевой кости как бы "заваливается" медиально, вызывая ее вращение и предплечья в целом. Естественно, что аналогичным образом смещаются друг относительно друга дистальные концы костей предплечья, причем перемещение локтевой более значительно из-за ее латеральной изогнутости. Кроме того, поскольку проксимальные концы перемещаются по выпуклым поверхностям мыщелков, то соответственно увеличивается амплитуда перемещения дистальных концов, так как траектория их движения образывает не прямую линию, а дугу. В силу всех этих причин происходит поворот дистальной половины предплечья наружу. (Насколько велик этот поворот, можно было бы сказать только при наличии полностью сохранившихся костей предплечья.)

Одновременно с поворотом благодаря сравнительно большей удлинненности лучевого мыщелка по сравнению с локтевым проксимальный конец лучевой кости как бы дальше смещается вдоль ствола плечевой (рис. 31). Это вызывает смещение лучевой целиком параллельно локтевой при усилении сгибания в локтевом суставе. По мере сгибания дистальный конец лучевой все больше давит на противостоящие карпальные элементы, что приводит к принудительному сгибанию в кистевом сочленении, т.е., чем сильнее сгиб в локтевом суставе, тем сильнее и в запястном. Нетрудно представить себе противоположные движения отдельных элементов передней конечности при ее разгибании. Таким образом, сгибание в локтевом суставе неизбежно приводит к супинации предплечья и "приведению" кисти, а разгибание — соответственно к пронации и "отведению". Поэтому, вероятно, можно говорить о своеобразной "автоматике" механизма пронации-супинации предплечья и сгибания-разгибания кисти авимима. Подобная безусловная сопряженность движений в локтевом и запястном суставах совершенно аналогична пичей и присутствует у всех современных летающих птиц (Гладков, 1949; Дементьев, 1940; Юдин, 1957; Sy, 1936). Существование такого своеобразного механизма у птиц, скорее всего, связано со складыванием крыльев, когда из-за супинации предплечья и сгибания в запястном суставе маховые перья складываются подобно вееру. Чем же объяснить развитие этого механизма у авимима? Трудно утверждать, что сложность механизма пропорциональна разнообразию

выполняемых им функций. Исследуемый механизм на примере птиц показывает большую вероятность обратной ситуации. Во всяком случае, нет причин говорить о его связи с иными функциональными возможностями, ибо, кроме птиц, нам неизвестны другие случаи существования механизма "автоматики пронации-супинации". Поэтому наиболее естественным будет предположение о каком-то сходстве функций столь сложных механизмов авимима и птиц.

И наконец, последний признак, указывающий на птичью конструкцию плечевой кости авимима. Латеральное лучевого мышелка находится округлый вырост с ругозистой поверхностью, нечто вроде *ectepicondylus*. Ничего похожего у теропод не отмечается, за исключением указания слабенького гребня у дейнониха (Ostrom, 19696), на рисунке, кстати почему-то не обозначенного, но, судя по тексту, тянувшегося сразу вверх от лучевого мышелка. Даже если наружный надмышелок дейнониха идентифицирован правильно (хотя не совсем обычно расположен), он не может идти ни в какое сравнение по размерам с аналогичной структурой авимима. Думается, что правильнее будет сопоставлять эту структуру с крючковидным отростком птиц (*processus supracondyloideus humeri*), к которому прикрепляется лучевой разгибатель кости *m. extensor metacarpi radialis*. То, что такое сопоставление больше отвечает истине, подтверждается и присутствием разгибательного бугорка на *carpometacarpus*. Известно, что образование крючковидного отростка у птиц резко усиливает действие лучевого разгибателя кисти и облегчает выпрямление крыла в плечно-запястном сочленении, встречающее сильное противодействие воздушной среды во время полета (Гладков, 1949; Юдин, 1957; Ballmann, 1969). Развитие мощного крючковидного отростка у авимима не может не говорить и об усиленном развитии лучевого разгибателя. Мы далеки от мысли проводить более глубокие функциональные аналогии, но в то же время крайне затруднительно представить себе какую-либо другую причину, вызвавшую развитие этой мышцы. Если бы речь шла о мышце-сгибателе, то возможность для предположений было бы гораздо больше. А что могло противодействовать разгибанию?

Итак, детальный анализ строения плечевой кости авимима выявил в ней несколько совершенно оригинальных черт, не свойственных динозаврам и обнаруживающих его сходство с птицами не только в общем плане строения, но и в существенных деталях. Отдельные из проанализированных признаков встречаются и у теропод, но, как правило, в исключительных случаях и значительно отличаются по форме, месту и степени развития. Что касается сходства с птицами, то нельзя не обратить внимания, что из всех проанализированных признаков, иллюстрирующих птичью конструкцию плечевой кости, три признака развиты примерно в той же степени, как у авимима, не просто у птиц, а у птиц летающих, а еще один конкретно связан с развитием крыла. Безусловно, отсюда никак не следует делать вывод о способности авимима к полету, так как рассмотренного материала явно недостаточно для этого, в наличии нет самого главного — крыла. Но подтверждение подобного вывода и не является целью предпринятого исследования. Пока можно лишь отметить, что передние конечности авимима, вероятно, несли совершенно иную функциональную нагрузку, нежели у других теропод, и в чем-то были сродни птичьему крылу. Но говоря о крыльях и вообще о сходстве с птицами, нельзя не обратить внимание на одну неизбежно логически вытекающую сторону подобных сравнений. Невозможно представить себе птиц, тем более летающих, без перьев. Поэтому зададимся только таким вопросом: достаточно ли указанных признаков для того, чтобы "одеть" авимима в перья? Понятно, что все вышеперечисленные признаки могут лишь косвенно свидетельствовать о наличии перьев. Но ценность данных признаков значительно возрастает, если в остальных отделах передней конечности или иных частях скелета будут найдены другие особенности, говорящие в пользу перьев.

Для поиска непосредственных признаков перьевого покрова следует привлечь к анализу проксимальную часть локтевой кости авимима (рис. 13). Для нее характерны две особенности, которые делают ее похожей на птичью. Первая, может быть,

не очень существенная, но довольно значительная изогнутость, которая в меньшей степени присутствует у дейнониха (Ostrom, 1969б) и орнитомимид. Но данная изогнутость существенна для авимима в том смысле, что она способствует увеличению амплитуды перемещения дистального конца локтевой кости, а значит, и пронации кисти. Второй признак, по нашему мнению, может как раз оказаться непосредственным свидетельством наличия перьевого покрова. Это — низкий и узкий гребешок с ругозистой поверхностью, который тянется вдоль заднего края локтевой кости, начинаясь чуть ниже проксимального эпифиза. У теропод ничего подобного до сих пор не отмечалось. Если поискать аналогии в других группах, то единственное похожее образование можно найти у птиц. Речь идет о *papillae ulnares*, или экзостозах. В местах прикрепления второстепенных маховых перьев к локтевой кости находятся отдельные костные бугорки, обычно несколько вытянутые вдоль длинной оси кости, к которым примыкает лигамент, вмещающий очин второстепенного махового пера. У птиц экзостозы не сливаются в единый гребешок, как у авимима, и лишь в отдельных случаях (поганки, некоторые хищные птицы) соединяются невысокими перемычками, напоминая удлиненные бусинки на нитке. В зависимости от количества маховых перьев второго порядка (от 6 у колибри до 38 у трубконосых) экзостозы могут быть расположены очень близко друг к другу, чуть ли не сливаясь между собой. Часто ругозистый характер их поверхности напоминает поверхность расположенного в этом же месте гребешка на локтевой кости авимима. Хотя нельзя провести прямую аналогию между экзостозами и гребешком, но сходство весьма существенное и в месте расположения, и в характере поверхности. Кроме того, гребешок нетрудно представить как конечный результат постепенного увеличения количества второстепенных маховых и естественного слияния экзостозов или простого увеличения размеров маховых перьев. Итак, поскольку никаких других аналогов, кроме птичьих экзостозов, вообще не существует, то единственно возможным предположением оказывается вероятная связь между гребешком и гипотетическими перьями. Конечно, этот признак нельзя считать достоверным доказательством присутствия перьевого покрова, но вместе с другими вышеупомянутыми признаками плечевой кости становится более достоверным аргументом в пользу перьев.

Очень важным, на наш взгляд, свидетельством должны стать проксимальные части двух необычных для динозавров *scapometacarpus* (рис. 14). Интересно отметить, что долгое время эти кости лежали в коллекции неопределенными, поскольку трудно было представить совершенно птичью конструкцию кисти у тероподного динозавра. И только после того, как изучение костей плеча и предплечья обнаружило в них много птичьих черт и навело на мысль о наличии перьев, только тогда исчезли сомнения в принадлежности пряжек авимиму. Уже отмечалось, что данные кости представляют собой лишь проксимальные симфизные части с небольшими фрагментами отдельных метакarpальных костей. Мы не можем сказать, срастались ли пястные кости дистально, что у птиц обеспечивает прочную основу для первостепенных маховых перьев. Кроме того, пястно-запястные кости авимима отличаются от птичьих существенно меньшей разницей в величине *metacarpale* II и III. Но форма сочленовой поверхности, вдавленной посередине на всем протяжении (жесткая фиксация направления движения) с изменяющей свой курс длинной осью, показывает ограниченность свободы движений в запястном суставе. В то же время возможные перемещения кисти происходили с постоянным и неизбежным изменением их плоскости. Это, по-видимому, прямое следствие развития механизма складывания передней конечности по типу, реализованному в птичьем крыле. Судя по величине разгибательного отростка лучевой, разгибатель кисти был развит меньше, нежели у летающих птиц. В целом, несмотря на имеющиеся отличия, сохраняющаяся часть пряжки авимима весьма сходна с птичьей в самых существенных деталях строения, вплоть до значительной редукции первого пальца, управляющего движениями крылышка птиц. По этим причинам пястно-запястная кость и является одним из наиболее убедительных свидетельств развития перьевого покрова у авимима.

Остался, пожалуй, единственный признак в строении скелета авимима, по которому

тоже можно делать некоторые косвенные выводы о покрове. Имеется в виду своеобразная система ветвистых отпечатков мелких кровеносных сосудов на лобных и теменных костях (рис. 1б). Эти сосудики, перегибаясь через верхний орбитальный край, оставляли на нем легкую зазубренность. Далее они проходили вниз по верхней стенке орбиты и соединялись с надглазничной артерией. За их счет происходило питание кожи головы. Аналогичная система отпечатков присутствует и на крыше черепа большинства птиц. Поэтому, связывая эти отпечатки с прохождением веточек упомянутой артерии, вполне допустимо признать за ними функцию питания кожи головы по птичьему типу. Такое обильное снабжение кожи головы кровью естественно предполагает и толстую мягкую кожу, которую надо было питать, но никак не рептилийные чешуи. Правда, в некоторых случаях рептилийные чешуи тоже требуют интенсивного кровоснабжения (крокодилы, отдельные ящерицы), но тогда подстилающая кость не гладкая, как у авимима, а имеет характерный поверхностный рельеф. Кроме того, кровеносные сосуды не оставляют разветвленной системы отпечатков, а лишь большое количество отверстий от протыкающих кость каналов различного диаметра и выходящих из нее под различными углами. Поэтому и предпочтительнее предположение о мягкой коже на голове авимима. Разумеется, нелепо пытаться представить голую кожу, как у млекопитающих, ибо вся морфология авимима выявляет огромное сходство с птицами, а сам он является динозавром. По-видимому, вполне возможен такой вывод — голова авимима была покрыта перьями, что согласуется с данными о предполагаемом развитии второстепенных маховых перьев, полученными на основе анализа передних конечностей. Дополняя друг друга, эти данные с еще большей степенью вероятности говорят о развитии перьевого покрова у авимима.

Теперь снова вернемся к анализу признаков плечевой кости. Нельзя не заметить, что все они могут указывать на присутствие перьев лишь косвенно. Но три из них непосредственно показывают на усиленное развитие мышц, играющих важную роль при полете птиц, который, само собой разумеется, невозможен без перьев. Существование механизма пронации-супинации и принудительного сгибания кисти не находит другого объяснения, кроме как в связи с необходимостью складывания крыльев. Предположение же о возникновении этого механизма в связи с определенным функционированием передних конечностей у бипедальных динозавров безотносительно полета принять очень трудно. Фактически развитие механизма пронации-супинации означает не что иное, как ограничение свободы движений передних конечностей (из-за сопряженности и "автоматики" при сгибании-разгибании в суставах), что выгодно только при крайней их специализации. Это, например, касается лазающих и копающих форм рептилий и млекопитающих. При этом ограниченность в движениях относится главным образом к дистальным отделам конечностей и проявляется только в сгибании-разгибании, а не в сопряженности с пронацией-супинацией. Некоторая сопряженность движений встречается у примитивных тетрапод, у которых протракция плеча автоматически вызывает легкую супинацию конечности, а ретракция — соответственно ее пронацию. Понятно, что авимима нельзя отнести ни к лазающим, ни к копающим динозаврам, пример примитивных тетрапод ему тоже мало подходит, и естественнее всего связать его "механизм" со складыванием перьев и крыльев. Таким образом, некоторые признаки плечевой кости в большей или меньшей степени свидетельствуют в пользу перьев. Если к ним добавить гребешок на локтевой кости, то косвенные признаки развития перьевого покрова станут еще убедительнее. Что касается пястно-запястной кости, то она, несмотря на неясность строения ее дистальной половины, может служить весьма важным доказательством перьев, а отпечатки кровеносных сосудов на крыше черепа тоже никак не противоречат этому, даже скорее подтверждают.

Суммируя вышесказанное, надо признать, что несколько признаков в строении передних конечностей и черепа авимима не просто указывают на морфологическую общность с птицами, но довольно убедительно говорят о существовании еще одного признака подобного рода, а именно перьев. Конечно, сейчас трудно сказать что-либо

определенное о характере этих перьев, но если иметь в виду второстепенные маховые, то, видимо, они были или очень сильно развитые, или в большом количестве, ибо на локтевой кости развиты не отдельные бугорки, а гребешок. Другим следствием нашего предположения о перьях будет признание их уже существовавшей дифференциации. Тот же гребешок на локтевой кости, механизм пронации-супинации, сросшиеся основания метакарпальных костей и степень развития первого пальца показывают на совершенно разные формы перьев.

Общий план строения передних конечностей и высказанное предположение о дифференциации перьев, на наш взгляд, позволяют говорить о "зачатках" крыльев авимима. Почему "зачатках"? Имеющиеся в нашем распоряжении части передних конечностей не позволяют точно установить их полную длину, крайне важную величину для решения вопроса о форме крыла и возможности полета. Тем не менее исходя из пропорций ее проксимальных частей можно попытаться это сделать. Приблизительно она составляла 0,6 от длины задних, хотя тут и возможна ошибка в сторону уменьшения (рис. 25). Конечно, это мало для полноценного крыла летающего динозавра. Известно, правда, что увеличение дистальной части крыла птиц, имеющее существенное значение для полета, может идти двумя путями: за счет удлинения скелета и за счет увеличения длины первостепенных маховых, что особенно характерно для крупных форм (Дементьев, 1940; Шульпин, 1940), каковой по отношению к птицам и является авимим. Потому для него более вероятен второй путь. В пользу этого говорит и массивность проксимальной части пястно-запястной кости, которая могла давать опору первостепенным маховым. И если речь может идти о крыле авимима, то только о коротком и широком за счет длины второстепенных маховых.

Естественно, что полученные выводы о строении крыла авимима никак не позволяют говорить о крыльях, приспособленных для полета. Отсутствие всяких данных о строении пояса передних конечностей тоже не делает убедительнее наши предположения. Пропорциональное соотношение между длиной передних и задних конечностей больше подходит к преимущественно бегающим или ходящим птицам. Явно не в пользу древесного образа жизни свидетельствуют и отсутствие первого пальца на задних конечностях, кюлотки с плоской нижней поверхностью, удлинение основной фаланги третьего пальца и сокращение длины краевых пальцев. Учитывая все это, даже при наличии коротких и широких крыльев, ни в коем случае нельзя говорить о том, что авимим мог летать. Единственное более или менее вероятное предположение - вспархивание, подлетывание в моменты охоты или опасности. Примеры подобного поведения мы можем найти среди современных мало и плохо летающих птиц - тинаму, куриные, пастушки.

Предполагаемые перья авимима - еще один яркий пример формирования птичьих признаков у бегающих бипедальных теропод, причем они являются одним из главных факторов, способствующих развитию полета птиц. При их появлении даже у нелетающих форм резко увеличивается возможность формирования полета. Поэтому перья авимима добавляют уверенности предположению о появлении летающих форм (не станем говорить о птицах, поскольку нет твердых данных о происхождении их от динозавров) среди бегающих наземных животных. Важно отметить, что это могло происходить без перехода к древесному образу жизни. В противном случае мы были бы вынуждены признать в авимиме потомка каких-то древесных лазающих теропод. Для этого же нет никаких оснований не только в отношении авимима, но и вообще кого-либо из теропод. Во всяком случае, образование перьев и крыльев у наземного животного невозможно расценить иначе как попытку освоения воздушной среды и, вероятно, попытку небезуспешную, коль скоро речь может идти о сформировавшихся крыльях и дифференцированных перьях. Трудно говорить о причинах, стимулировавших их развитие, но соглашаясь с их существованием у бегающих бипедальных животных, приходится признать, что они отличаются от причин, вызвавших формирование полета у древесных лазающих форм. Другими словами, первоначальные факторы, давшие толчок к появлению перьев, не имели никакого отношения к полету и,

скорее всего, были связаны с проблемой сохранения тепла (Maderson, 1972; Mayr, 1960; Regal, 1974; Ostrom, 1974, 1976 и др.). Не исключено также воздействие таких факторов, как способ питания (Ostrom, 1979).

Вероятное развитие перьевого покрова авимима особенно интересно еще и тем, что произошла у динозавра. Обычный по основным признакам теропод (например, по строению таза, задних конечностей, мозговой коробки) имеет термоизолирующий перьевого покров, который вместе с необычайно большим для динозавров количеством птичьих признаков в скелете может указывать на теплокровность авимима. Данные, полученные в результате вышеприведенного анализа, позволяют более или менее уверенно говорить только о маховых перьях. Однако последние ни в коем случае не являются свидетельством развития пуховых перьев, которые играют главную роль в термоизоляции птиц. Но даже если они отсутствовали у авимима, то все равно это не мешает говорить о теплоизоляционном покрове. Дело в том, что мы не знаем современных животных с перьями и не теплокровных, а в тех случаях когда у птиц пуховые перья отсутствуют (бескилевые, пингвины, голуби, туканы), сильно развита пуховая часть контурного пера, которая и выполняет теплоизолирующую функцию (иногда вместе с подкожной жировой прослойкой) (Дементьев, 1940; Warden, 1958). Кроме того, уже неоднократно отмечалось (Swinton, 1960; Ostrom, 1974; Bakker, 1975; Padian, 1982), и нельзя с этим не согласиться, что соответствующий метаболизм должен либо предшествовать полету, либо, в крайнем случае, развиваться параллельно с ним. Поэтому, если допускать существование дифференцированных перьев, не говоря уже о самом примитивном испаривании, невозможно не допустить и необходимого уровня физиологического развития, т.е. эндотермности.

Итак, особенности строения, главным образом передних конечностей авимима, приводят к выводу о теплокровности одного из динозавров, давая нам повод еще раз вернуться к проблеме их эндотермии. Ранее уже приводились неоднократно свидетельства в пользу теплокровности динозавров (Bakker, 1971, 1975; Hopson, 1977, 1980; Marx, 1978; McGowan, 1979; Beland, Russell, 1979; Ostrom, 1969, 1974, 1980 и др.). Своеобразный итог подвел им в своей работе Хопсон (Hopson, 1980). В очередной раз анализируя прямую походку бипедальных динозавров, значение отношения хищник-жертва в динозавровых сообществах, гистологию костей на основе прежних исследований, он приходит к выводу, что уровень метаболизма резко отличался в разных группах динозавров, будучи самым высоким у хищных динозавров и орнитопод, а самым низким — у завропод, анкилозавров и стегозавров. По мнению Хопсона динозавры соединяли в себе черты современных холоднокровных рептилий и теплокровных млекопитающих и птиц, а среди современных позвоночных невозможно найти для них полную аналогию. Отдельно оговаривается на основе сходства целурозавровых динозавров и археоптерикса их высокий уровень метаболизма, как у обычных эндотермных животных, и предполагается, что они уже обладали перьевым покровом для сохранения метаболического тепла. Той же точки зрения придерживается и Дженсен (Jensen, 1981), который на основе изучения скорлупы яиц из меловых отложений штата Юта предположил, что они могли принадлежать оперенным рептилиям типа *Ornitolestes* и *Ornithomimus*. Не станем разбирать достоинства и недостатки этих и всех прежних точек зрения. Думается, что все достоинства перекрывались главным недостатком - отсутствием каких-либо конкретных данных о теплоизолирующем покрове, играющем огромную роль в физической регуляции теплопотерь, без чего трудно обойтись при решении вопроса об эндотермности динозавров. Впервые эту сторону проблемы достаточно определенно затронул Беккер (Bakker, 1971, 1975), считавший археоптерикса настолько близким к мелким хищным динозаврам, что на этой основе можно предполагать и у них наличие перьевого покрова. Но никакими точными данными для этого он не располагал.

Важность термоизоляции подчеркивалась многими авторами (Будыко, 1971, 1978; Дольник, 1981; Хаскин, 1975; Ewart, 1921; Mayr, 1960; Ostrom, 1969, 1974; Vock, 1969 и др.). Особенно важен покров для мелких форм, из-за своих размеров больше

сталкивающихся с проблемой сохранения тепла, поскольку потери тепла на единицу веса, как известно, увеличиваются с уменьшением размеров (уменьшение отношения поверхности тела к его весу). Расчеты Будыко (1971, 1978), проведенные по полным формулам теории термического режима животных, показали, что эндотермия выгодна для поддержания постоянной температуры тела для некрупных животных только при наличии теплоизолирующих покровов. Понятно, что развитие тепловой изоляции само по себе не обеспечивает рептилиям эндотермию, но снижает оптимальные для этого размеры в 10—15 раз (Дольник, 1981). Поэтому данные о термоизолирующем покрове динозавров, близких по размерам к авимиму, представляются главными при решении вопроса о теплокровности, и без них, по нашему мнению, невозможно получить правильный ответ. Тот же Хопсон (Hopson, 1980) шел к своим выводам обратным путем, в чем, по-видимому, их большой недостаток. На основе сходства археоптерикса и целурозавров предполагалась теплокровность последних, а учитывая их мелкие размеры, при высоком метаболизме тепловые потери были бы велики, если они обладали чешуйчатым покровом. Значит, покров целурозавров был перьевого. Мы же ставим во главу угла именно данные о покрове. В свое время высказывалось предположение, что теплокровные животные в условиях теплого климата могли осуществлять терморегуляцию путем перехода на ночной образ жизни (Bakker, 1971). Однако данные, которые имеются на этот счет, на наш взгляд, никак не могут считаться достаточно убедительными (Russell, 1969).

Предположение о наличии перьевого покрова у авимима и, как следствие, теплокровности, отнюдь не распространяет эндотермность на всех динозавров вообще. Возможно, ее имели только такие высокоорганизованные и крайне сходные с птицами тероподы, как авимимы. Но, с другой стороны, его "зачаточные" крылья позволяют несколько иначе взглянуть на эту проблему. Не сталкиваемся ли мы здесь с процессом редукции уже ранее образовавшихся крыльев? Трудно безоговорочно принять развитие перьевого покрова и маховых перьев у позднемелового динозавра с уже частично редуцированными передними конечностями. Нельзя исключить, что перья и эндотермия появились гораздо раньше, у предков авимима с длинными передними конечностями и редукция последних произошла уже потом, вследствие доминирования бегательных адаптации, утраты озубления и хищничества. В этом смысле авимим подтверждает предположение о развитии перьевого покрова и эндотермности у целурозавровых динозавров.

ЗНАЧЕНИЕ АВИМИМА ДЛЯ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ

О ПТИЧЬИХ ПРИЗНАКАХ АВИМИМА И НЕКОТОРЫХ ТЕРОПОД

Почти с самого начала изучение динозавров у некоторых видов были подмечены отдельные особенности строения скелета, весьма характерные для птиц (Huxley, 1868; Gegenbaug, 1878; Seeley, 1888). Это нашло свое отражение в выделении групп Ornithischia и Ornithoroda, у которых лобковая кость имела постероventральный отросток, придававший тазу большое сходство с птичьим. Однако этим и ограничивается сходство птицетазовых динозавров с птицами, если не считать аналогичного плана строения стопы орнитопод (Galton, 1970, 1972), основанного, вероятнее всего, на бипедальности.

Гораздо больше существенных черт сходства с птицами обнаруживают представители ящеротазовых динозавров - тероподы. Именно они, по-видимому, послужили причиной появления динозавровых теорий происхождения птиц и птичьего полета (Williston, 1879; Vogt, 1878). Еще Гексли (Huxley, 1868, 1870) подметил птицеподобную конструкцию ноги и голеноstopного сустава Compsognathus. Тогда же он указал на птичье строение подвздошных костей у *Megalosaurus* и седалищных костей

у некоторых других динозавров, хотя с последним трудно сейчас согласиться полностью. Позже многие авторы обращали внимание на морфологическое сходство теропод и птиц в основном в строении задних конечностей (Dollo, 1882, 1883; Dames, 1884; Parker, 1887; Furbringer, 1888). Не станем останавливаться подробнее на исторических аспектах нашего обзора. Добавим только, что уже тогда Мадж (Mudge, 1879) пронизательно заметил, что динозавры сильно отличаются друг от друга и нет какого-либо рода, который имел бы много общих черт с птицами. И это замечание сохраняло свою силу до настоящего времени.

Фактически с самого начала обсуждения проблемы происхождения птиц в центре ее внимания находился археоптерикс, глубокое сходство которого с динозаврами отмечали многие (Marsh, 1877; Gegenbaur, 1878; Williston, 1879; Parker, 1882; Baur, 1886; Lowe, 1935, 1944; Holmgren, 1955). По этой причине, особенно благодаря работам Острома, в последние годы (Ostrom, 1973, 1974, 1975, 1976, 1979) акцент делался на поисках динозавровых черт археоптерикса, хотя его почти без всяких сомнений считали птицей. В действительности это обернулось тем, что в основном у птиц искали динозавровые черты, а не наоборот, хотя с филогенетической точки зрения первый путь предпочтительнее. Подобный, несколько односторонний, подход объясняется в первую очередь исключительностью самого археоптерикса, единственной достоверной "оперенной рептилии" или "рептилийной птицы".

Учитывая специфику нашего материала, кажется более удобным показать распространение среди теропод птичьих черт, т.е. таких, которые ярко выражены у птиц и в сравнительно меньшей степени у динозавров. Это позволит сразу выделить наиболее близкие к птицам морфологические группы и сравнить их по этим признакам между собой в количественном и качественном отношениях. Для полноты сравнения мы постараемся использовать не только оригинальный материал из коллекций ПИНа, но и литературные данные.

Вряд ли стоит в очередной раз подробно останавливаться на широко известном сходстве задних конечностей. Несомненно, в наибольшей степени оно выражено у орнитомимид (признаки авимима будут рассмотрены отдельно), что отразилось и в названии группы (Marsh, 1890), и в названиях ее отдельных родов (Osborn, 1917; Parks, 1926, 1928; Russell, 1972). Поскольку именно на этом основании им приписывается образ жизни бегающих птиц, следует подчеркнуть, что морфологического и пропорционального сходства бедренных и берцовых костей нет. Только метаподии орнитомимид с исчезнувшими крайними пальцами напоминают птичью цевку, причем несросшиеся и пропорционально в два раза более короткие относительно голени, нежели у бегающих птиц (рис. 32а). Некоторое сходство с птичьей, с одной стороны, имеет передняя часть морды, которая напоминает клюв современных насекомоядных птиц (Russell, 1972), но, с другой - клювовидное окончание морды настолько широко распространено среди динозавров, других групп рептилий и млекопитающих, что его ценность как птичьего признака резко падает. Легкую птицеобразность придают орнитомимидам удлиненная шея и маленькая голова с чрезвычайно крупными глазами. Сюда же следует отнести и крупную мозговую полость (почти таких же размеров, как у страусов) и вероятное, развитие вторичного неба (Russell, 1972). На наш взгляд, сходство орнитомимид с бегающими птицами носит в основном внешний характер, поскольку ярких птичьих признаков нет. Но в то же время среди теропод птицеобразность орнитомимид наиболее заметна.

Срастание плюсневых костей в единую цевку всегда рассматривалось как один из типичнейших признаков птиц, связанный с бипедальным передвижением. Находки последних лет показали его проявление в разной степени среди теропод. В принципе оно отмечалось и ранее у *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920), но в этом случае срастание метаподии носит, скорее всего, патологический характер, поскольку произошло в средней части костей, а сами они деформированы. Совсем иное срастание метатарзальных костей имело место у мелкого теропода *Elmisaurus garus* (Osmolska, 1981) из Монголии (рис. 32б). Оно коснулось только конского проксимального конца, и притом не полностью.

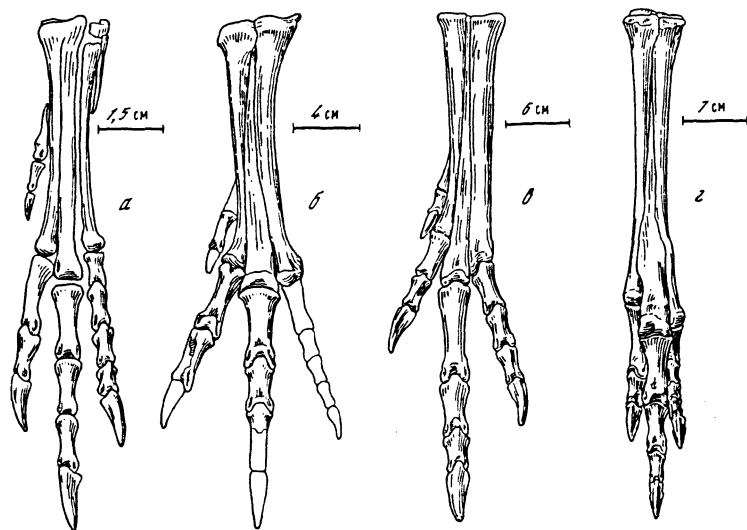


Рис. 32. Стопы различных теропод

а — подокезавр *Syntarsus*, б — целурозавр *Elmisaurus*, в — заурорнитоид *Stenonychosaurus*, з — орнитомимид *Struthiomimus*

На передней поверхности сохранился шов, разделяющий 2-ю и 4-ю плюсневые кости. Несмотря на это, стопа элмизавра в меньшей степени похожа на птичью, нежели орнитомимидная. Еще сохранился непротивопоставленный первый палец и некоторая массивность пропорций. В той же работе описана полностью сросшаяся проксимальная часть плюсны (ZPAL MgD-1/85), тоже принадлежавшая какому-то тероподному динозавру (Osmolska, 1981). Весьма любопытна находка проксимально сросшихся плюсневых костей теропода *Avisaurus archibaldi* в Северной и Южной Америке (Brett-Surman, Paul, 1985). Однако степень срастания и массивность "цевки" совсем не птичьей. Во всех случаях речь шла о верхнемеловых формах. Гораздо интереснее с возрастной точки зрения находка в верхнем триасе Южной Африки стопы мелкого подокезавра *Syntarsus rhodesiensis* (Raath, 1969) (рис. 32в). Хотя срастание у синтарса произошло только между 2-й и 3-й плюсневыми костями и только в проксимальной части, но редукция 5-й и начало консолидации метаподий указывают, что к концу мела эти процессы могли зайти очень далеко. Приведенные примеры слияния метаподий свидетельствуют о том, что это явление у теропод вряд ли было исключительным феноменом, а скорее всего, широко распространено. В противном случае мы должны были бы признать, что упомянутые роды составляют единую филогенетическую линию, а это маловероятно. Подобное распространение среди теропод процесса образования цевки, да еще у поздне триасовых, показывает, что она является не только птичьим приобретением, а лишь получила у них наибольшее развитие.

Одним из наиболее птицеподобных внешне теропод считается поздне меловой *Stenonychosaurus inequalis* (Russell, 1969; Russell, Seguin, 1982) из Канады. Он обладал большими глазами, возможно, со стереоскопическим зрением, и крупной мозговой полостью, возможно даже большей, чем у современных бегающих птиц. Однако хорошо известна степень неопределенности суждений о размерах мозга ископаемых рептилий по слепку эндокраниальной полости. Поэтому может быть важным в смысле сравнения с птицами становится другой признак стенонихозавра - относительная редукция второго пальца, развитого в два раза меньше 3-го и 4-го (рис. 32г). Вероятно, это тоже одна из тенденций приспособления к бегу, которая

наибольшее свое выражение нашла у современных страусов в полном исчезновении 1-го и 2-го пальцев.

Яркой характеристикой монгольских дромеозаврид и, видимо, дейнонихозавров вообще служил опистопубический тип строения таза (рис. 296). Он отличается задне-нижней направленностью лобковых костей, параллельно седалищным (Барсболд, 1976), как у птиц, но только с дистальным симфизом. Некоторые авторы (Walker, 1977) считали переориентировку лобковых костей теропод необходимым условием для признания их рода с птицами. Мы не можем разделить столь крайнюю точку зрения, поскольку даже у позднемеловых дейнонихозавров в строении скелета больше нет практически ни одного признака, который следовало бы принять за птичий. Правда, широкую уплощенную грудину *Velociraptor mongoliensis* сравнивают с бескилевой грудinou страусов (Барсболд, 1983б). Но такое сравнение кажется не совсем достоверным. Во-первых, по причине не очень хорошей сохранности грудины велоцираптора. Во-вторых, развитие передних конечностей дейнонихозавров и бегающих птиц функционально совершенно несравнимо. А размеры и форма грудины должны быть связаны с развитием приводящей и пронирующей мускулатуры передних конечностей. Поэтому трудно представить одинаковую мускулатуру (не по мышечной массе, а по степени относительного развития отдельных мышц) у страусов с крошечными крыльями и у длинноруких дейнонихозавров, которым к тому же приписывается активная роль передних конечностей в нападении на добычу (Барсболд, 1983б; Ostrom, 1969). Но даже если сходство в строении грудины и было, оно несомненно имело другую функциональную основу.

Возвращаясь к опистопубическому строению таза, хочется сказать, что, видимо, не заднее обращение лобковых костей было решающим в процессе образования таза птиц. Это подтверждается историей дейнонихозавров. Первый из них, *Deinonychus antirrhopus*, известен в Северной Америке с конца раннего мела, а последний, *Adasaurus mongoliensis*, - в Монголии с конца позднего мела (Барсболд, 1983б; Ostrom, 1976). На протяжении почти 30 млн лет в тазу дейнонихозавров не произошло никаких принципиальных перестроек, ведущих к образованию открытого таза птиц. Изменения коснулись только ослабления хищнических черт, выразившегося в уменьшении когтевой фаланги второго пальца. Тем не менее опистопубический таз археоптерикса свидетельствует о возможности его появления и у летающих форм.

Своеобразную группу в плане сравнения с птицами образуют овирапториды. Это вторая после орнитомимид группа беззубых теропод отличается оригинальным челюстным аппаратом, вероятно при жизни покрытым массивным укороченным роговым клювом (Барсболд, 1981), сильно напоминающим клюв крупных попугаев и некоторых орнитисхий - протоцератопсов, пситтакозавров. Но наиболее птичьими чертами овирапторид являются ключицы и костный лицевой гребень (рис. 33).

Большинство исследователей сходятся в том, что образование вилочки-ключицы птиц связано с полетом, и признают за ней роль амортизатора, смягчающего давление на грудную клетку во время опускания крыльев. Это подтверждалось ее отсутствием в такой форме в других группах, а также обнаружением у археоптерикса (Ostrom, 1975, 1976), считающегося летающей формой. Ключицы овирапторид только внешне напоминают вилочку птиц, образуя дугообразную структуру. В остальном они существенно отличаются друг от друга. Концы вилочки овирапторид широко расходятся в стороны, в то время как у летающих птиц они сначала расходятся, а потом идут параллельно сагиттальной плоскости. Кроме того, плоскость концов ветвей ориентирована вертикально у птиц и горизонтально у овирапторид. Еще одно существенное отличие подчеркивалось при описании ключиц овирапторид (Барсболд, 1983а, б). Оно заключается в том, что у птиц ключицы соединяются с коракоидами, а у овирапторид — с акромиальными отростками лопаток. Поэтому вилочка последних имеет почти полное сходство с вилочкой археоптерикса (Ostrom, 1976а), а не птиц. Это лишний раз подтверждает тероподовую природу археоптерикса и одновременно рождает некоторое недоумение по поводу образования одинаковых и специфических структур у таких

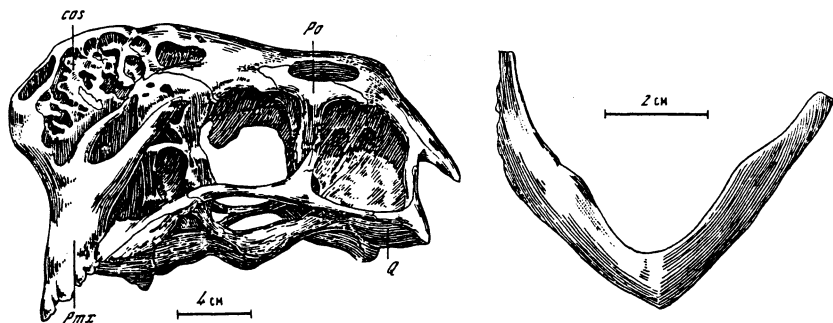


Рис. 33. Череп (сбоку) и ключицы (спереди) мелкого овираторозавра *Oviraptor philoceratops* (Барсболд, 1981)

разных животных: летающего археоптерикса и, вероятно, амфибиотических (Барсболд, 1983б) овираторид. Видимо, появление вилочкообразной структуры из ключиц может быть связано не только с приспособлением к полету.

Чрезвычайно своеобразную структуру представляет продольный костный вырост, расположенный выше носовых отверстий (Барсболд, 1983а). Он образован носовыми костями и протягивается до переднего края лобных костей включительно. Костная основа очень ажурная и, вероятно, была покрыта роговым чехлом. Подобный гребень казуаров, краковых и птиц-носорогов развит сильнее и занимает до конца крышу черепа, а образован тоже лобными и носовыми костями, правда, иногда при участии этмоидов (казуары). Функциональный смысл костного гребня в этих группах неясен, и мы ограничимся простой констатацией факта морфологического сходства. Отметим, что весьма специфическая структура появляется у животных совершенно разного образа жизни. Следствием этого, по-видимому, — признание недостаточной убедительности фактов об амфибиотическом образе жизни овираторид (Барсболд, 1983а).

Еще одно интересное образование птичьего типа, которое отмечается у теропод, — костная полость среднего уха. Она обнаружена у представителей семейств *Saurornithoididae* и *Segnosauridae* (Барсболд, 1974; Перлз, 1981) и описана под названием "латеральная депрессия" (рис. 34). Позже (Барсболд, 1983а, б) ее стали называть "полостью среднего уха" и, как нам представляется, не совсем правильно. Собственно птичья полость среднего уха сформирована лишь перитотикой и в меньшей степени боковой затылочной костью. У заурорнитоида и эрликозавра ведущую роль играет базисфеноид и медиальная лопасть квадратной кости. О наличии именно костной полости у заурорнитоида можно говорить только с некоторым допущением, ибо как таковой ее нет и термин "депрессия", на наш взгляд, гораздо больше подходит к данной структуре. То же самое относится и к эрликозавру. Образование устья его "полости" крыловидной и квадратной костями (Барсболд, 1983а) никак не может считаться уникальным явлением среди теропод и не придает ему сходства с птицами. Лучше говорить о том, что латеральная депрессия, учитывая образование ее ушными костями, представляет собой зачаток костной полости среднего уха, построенный по птичьему плану.

Не совсем обычное строение небного комплекса обнаружено у *Erlicosaurus* (Перлз, 1981). Чрезвычайно длинные сошники достигали базикрания, вентрально контактируя с базисфеноидом, а дорзально — с птеригоидами. Такой тип строения получил дальнейшее развитие у бескилевых птиц и тинаму в виде дромеогнатического неба. Однако небо эрликозавра отличается от него отсутствием соединений сошников с небными костями и крыловидных и небных костей. Поэтому, строго говоря, небный комплекс эрликозавра не является птичьим, как предполагалось (Барсболд, 1983а), а может только рассматриваться в качестве одного из вариантов исходного для палеогнатических птиц плана строения.

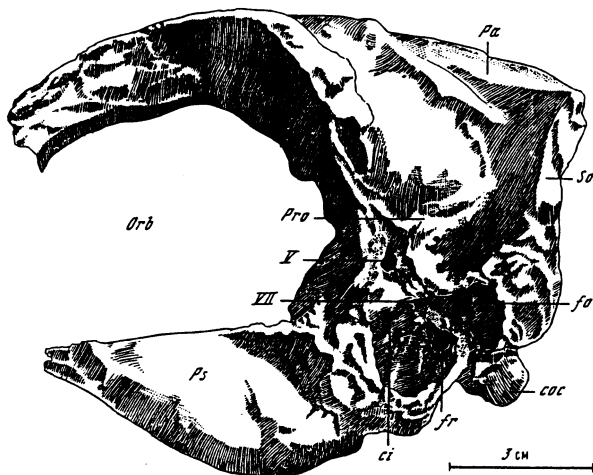


Рис. 34. "Латеральная депрессия" на мозговой коробке целурозавра *Sauromithoides junior* (Барсболд, 1976)

Теперь перейдем к оригинальному материалу, хранящемуся в коллекции ПИНа. Большой интерес представляет неполная стопа теропода (образец ПИН, № 551-224) из нэмэгтинских отложений верхнего мела МНР (рис. 35). 2, 3 и 4-я метатарзальные кости (максимальная длина 3-й - 25,5 см) образуют почти полное подобие страусиной цевки. Четвертая плюсневая кость, самая крупная, массивная, составляет половину поверхности проксимального конца, а в средней части - $\frac{3}{5}$ общей толщины метаподий. Дистальная суставная головка расположена практически на одном уровне с суставной головкой третьей плюсневой кости. Последняя имеет обычный для теропод план строения. Некоторые отличия заключаются в том, что суставная головка более массивная по отношению к телу, а проксимальный конец, несмотря на быстрое выклинивание тела кости, занимает больше половины оставшейся суставной поверхности. Вторая плюсневая кость сильно редуцирована, с очень тонким телом, почти как у третьей. Дистальная суставная головка очень маленькая и свидетельствует о резком уменьшении размеров второго пальца, вероятно только слегка касавшегося земли, поскольку сама головка поднята по отношению к дистальным концам других плюсневых костей. Проксимальный конец второй плюсневой кости также резко сокращен и образует незначительную часть суставной поверхности. Таким образом, общие пропорции и отношения плюсневых костей между собой чрезвычайно сильно напоминают конструкцию цевки страусов, у которых первый и второй пальцы полностью исчезли и опора приходится только на третий и четвертый. Правда, в данном случае второй палец не исчез, но, видимо, играл совершенно незначительную опорную роль.

Другим важным для нашего обзора экземпляром является левая бедренная кость авимимидного типа из верхнемелового местонахождения Ирэн-Нор на территории Китая (образец ПИН, № 2549-100) (рис. 36). Небольшая (около 16 см в длину) изящная кость, по всей видимости, принадлежала не крупному тероподу с птичьей постановкой задних конечностей. На чем основано это предположение? Самым примечательным свойством описываемой бедренной кости следует считать третий дополнительный мышелок на наружном мышелке дистального эпифиза. Этот мышелок образует у птиц сустав для редуцированной малой берцовой кости, проксимальная головка которой двигалась в борозде между дополнительным и латеральным мышелками. Известно, что у некоторых птиц дополнительный мышелок развит слабо, но мало сомнений в его связи с

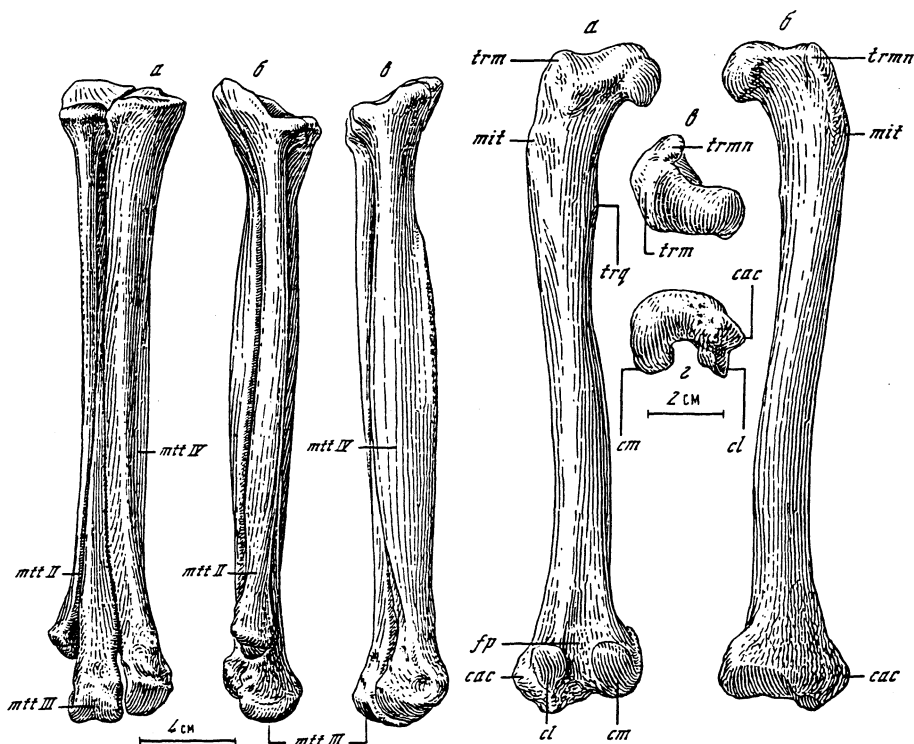


Рис. 35. Метатарзальные кости неизвестного теропода из нэмэгэтинских отложений верхнего мела МНР, экз. ПИН, №551-224

а — спереди, б - изнутри, в - снаружи

Рис. 36. Левая бедренная кость авимимида из верхнемелового местонахождения Ирэн-Нор (Китай), экз. ПИН, № 2549-100

а - сзади, б — спереди, в - сверху, г — снизу

ограничением вращательных движений в коленном суставе благодаря дальнейшей адаптации к бипедальному передвижению.

Между медиальным и латеральным мышечками находится большая площадка, связанная, вероятно, с существованием крестообразных связок коленного сустава, аналогичных имеющимся у птиц (Cracraft, 1971). Они также стабилизируют сустав при действии вызванных внешними причинами вращающих сил, что можно рассматривать как результат преимущественных движений в одной плоскости и соответственно адаптацию к совершенному бипедальному передвижению.

В проксимальной части бедренной кости нельзя не отметить прекрасно оформленные, как у птиц, шейку и головку, сидящую под углом 90° к стволу кости. Судя по почти абсолютному сходству экземпляра № 2549-100 и бедренной кости авимимида, большой трохантер соприкасался с антитрохантером в той же манере. Поэтому бедренная кость этого неизвестного теропода должна была располагаться почти горизонтально и несколько наружу, как у авимимида, нехарактерным для динозавров способом. Такое положение бедра, вероятно, следует расценивать как еще одно приспособление к совершенному бипедализму птичьего типа. Сходство описываемой бедренной кости с таковой авимимида весьма значительное (единственное не очень существенное отличие выражено в срастании большого и малого трохантеров, тогда как у авимимида они разделены

узкой щелью). Поэтому можно представить неизвестного теропода чрезвычайно похожим на авимима во многих отношениях, вплоть до исчезновения хвоста в динозавровом понимании. О последнем свидетельствует сильнейшая редукция четвертого трохантера и соответствующее ослабление бедренно-хвостовых мышц. От него осталась легкая шероховатость, расположенная почти под головкой бедра на его медиальной стороне. Исходя из этого, можно сделать предварительное заключение о направленности бедренно-хвостовых мышц - вероятно, они шли в задне-медиальном направлении. Подобное положение этих мышц возможно только при широком тендоилеическом тазе авимимидного типа. В результате анализа бедренной кости (экз. ПИН, № 2549-100) ее обладатель представляется нам чрезвычайно птицеподобным бесхвостым тероподом, достигшим высокой степени адаптации к бипедальному передвижению.

Из верхнетуронских отложений Центральных Кызылкумов описана исключительной сохранности мозговая коробка карнозаврового типа, принадлежащая новому виду *Itemirus medullaris* (Курзанов, 1976а) (рис. 37). В ее строении обнаруживаются некоторые черты присущие птицам, и особенно ископаемой морской птице *Hesperornis regalis* (рис. 38) из верхнемеловых отложений Северной Америки (Marsh, 1880). Внешне мозговая коробка итемира сохраняет свой тероподный облик и сходство в основном выражается в деталях строения костного лабиринта и реконструированных особенностях происхождения нервов и кровеносных сосудов.

Начать сравнение следует с практически полного срастания костей мозговой коробки итемира, подобного птичьей консолидации черепа. Эндокраниальная полость короткая, но очень высокая, особенно над костным лабиринтом. Ее вентральный край глубоко вогнут от яремного отверстия до тройничного. Хотя о форме собственно головного мозга можно судить весьма приблизительно, ибо стенки эндокrania больше отражают форму мозговой оболочки, нежели самого мозга (мозг не так тесно прилегает к костным стенкам, как у млекопитающих), но обращает на себя внимание значительное расширение эндокrania в предущной области, отражающее сильное развитие зрительных долей среднего мозга, расположенных сразу впереди и выше корешков тройничного нерва. О не совсем обычном для теропод развитии мозжечка можно судить по высоте полости в этом районе и по вогнутости дна эндокrania, а следовательно, и продолговатого мозга, за счет чего, возможно, увеличивалось пространство для разрастания мозжечка. Подобный тип строения мозга характерен для хорошо летающих и бегающих форм, животных со строгой координацией движений и острым зрением (Никитенко, 1969). По-видимому, итемир и был быстро бегающим бипедальным хищником с острым зрением.

Топографические соотношения в области базиптеригиодных отростков итемира, касающиеся сосудов и нервов, весьма напоминают таковые особенно у бегающих птиц и гесперорниса. Внутренняя сонная артерия отдавала нёбную ветвь у заднего края вентролатерального гребня и проходила вверх и вперед в сонный канал, расположенный в середине основания базиптеригиодного отростка. Нёбная ветвь лицевого нерва, выходя из отверстия нейрокраниума, спускалась вниз и назад по прямому, четко обозначенному желобку и, вероятно, встречалась с небной артерией у ее начала около вентролатерального гребня. Уже вместе нерв и артерия подворачивались под него и шли вперед по внутренней стороне базиптеригиодного отростка, о чем свидетельствует ясный желоб, расположенный на его поверхности у самого основания. Абсолютное тождество в положении желобка на медиальной стороне базиптеригиодных отростков обнаружено у гесперорниса, мозговую коробку которого автор имел возможность исследовать во время пребывания в Институте палеозоологии в Варшаве. Что касается современных птиц, то у них под базиптеригиодным отростком проходит только нёбная ветвь лицевого нерва (Starck, 1979), а нёбная артерия проходит выше него. Наша реконструкция мягких тканей итемира, конечно, не претендует на полную достоверность и путь прохождения нёбной артерии мог быть несколько иным, отличным от нёбного нерва, как у птиц.

Чуть впереди и выше тройничного на внутренней стороне эндокrania итемира на-

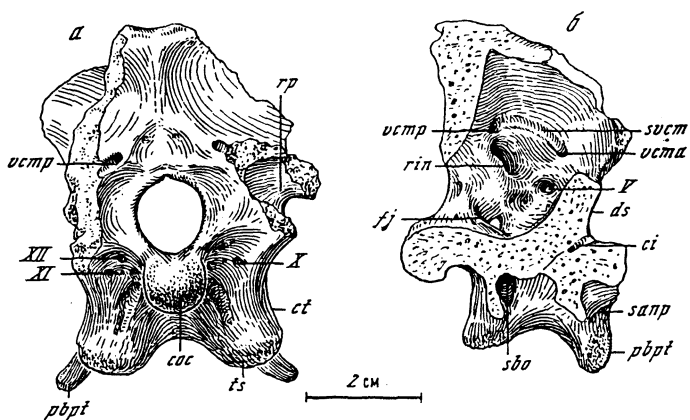


Рис. 37. Мозговая коробка теропода *Itemirus medullaris*, экз. ПИН, № 327-699
a — сзади, *б* — изнутри

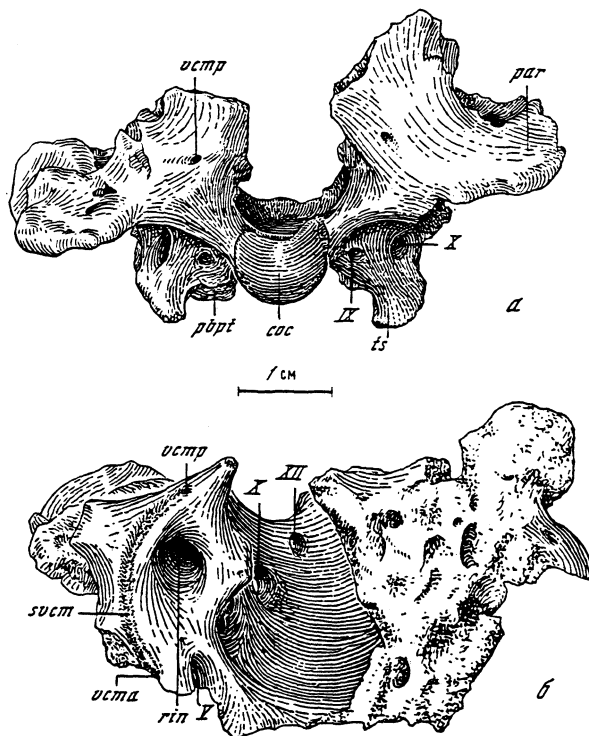


Рис. 38. Мозговая коробка морской птицы *Nesperornis regalis* из верхнемеловых отложений Северной Америки
a — сзади, *б* — сверху

ходится другое отверстие, небольшое и неправильной формы, которое может принадлежать либо блоковому нерву, либо средней мозговой вене (рис. 376). Его связь с нервом отрицается несколькими признаками: канал, который начинается этим отверстием, направлен не прямо вперед, а вниз и немного назад, его положение недостаточно высокое и смещенное вперед, а форма отверстия неправильная. Все это не характерно для блокового нерва, иннервирующего верхнюю косую мышцу глаза и потому обладающего явно выраженной направленностью вперед. Скорее всего, отверстие следует считать венозным. Говорит об этом и связь канала с аналогичным отверстием на затылочной поверхности мозговой коробки, расположенным сразу над верхним краем внутрислухового кармана. Переднее и заднее отверстия на внутренней стенке эндокrania соединяются коротким и широким желобком, судя по бугристости и неровности стенок, тоже носящим венозный характер. Становится понятной связь между отверстиями, показывающая сложный петлеобразный путь прохождения средней мозговой вены. Она "входила" в нейрокраниум через задний канал на затылочной поверхности, спускалась вниз короткой дугой к переднему венозному каналу по внутренней стенке, где выходила наружу над тройничным отверстием и впадала в яремную вену. Как и в случае с небным нервом, наблюдается абсолютное сходство костной топографии пути прохождения предполагаемой мозговой вены у итемира и гесперорниса. Что касается сходства с современными птицами, то оно менее значительное, поскольку задняя мозговая вена (Дементьев, 1940; Starck, 1979) выходит из затылка приблизительно в том же месте, но не образует петли. Почти такой же (аналогичный) путь прохождения средней мозговой вены отмечен у эрликозавра (Перлэ, 1981).

Еще одной чертой эндокrania итемира, сближающей его с птицами, является обширный карман в области внутреннего уха - *recessus intracusticus* (рис. 376). Пространственно он расположен внутри костного лабиринта, но никак не связан с ним. Удлиненно-овальный в поперечном и горизонтальном сечениях внутрислуховой карман вытянут в направлении околозатылочных отростков. Тонкая каудальная стенка кармана одновременно играет роль и передней стенки полости околозатылочных отростков. Передний полукружный канал по периметру обнимает спереди и сверху вход в карман. В верхнем заднем углу встречается с задним полукружным каналом, обходящим по периметру каудальную стенку кармана. Точно таким же образом наружный полукружный канал обнимает по периметру дно кармана. Вдоль заднего края устья кармана проходит *cus communis*.

О функциональном значении внутрислухового кармана можно судить по его развитию в районе расположения мозжечка. У современных птиц в мозжечке обособляются боковые выступы — флоккулы. Быть может, карманы итемира и появились в связи с развитием флоккулей. Не исключено, что их обособление присуще и другим динозаврам, у которых отмечается внутрислуховой карман - эрликозавру (Перлэ, 1981), овирапторидам (Барсболд, 1983б), дромеозавру (Colbert, Russell, 1966), но, судя по его размерам у перечисленных форм, в гораздо меньшей степени. Крупный карман есть и у авимима. Почти аналогичный по положению флоккулярный карман отмечался у одного из териодонтов (Татаринов, 1977). Но самое большое сходство и по этому признаку наблюдается между итемиром и гесперорнисом. В целом мозговые коробки обеих форм весьма похожи друг на друга как по общей форме, так и по отдельным деталям строения, из которых перечислены наиболее значительные. Думается, что подобное морфологическое сходство может значить несколько больше, чем аналогии в строении других частей скелета, даже таза. Нейрокраниум, видимо, следует рассматривать в качестве самой консервативной части черепа, ибо он в наименьшей степени несет функциональную зависимость от внешних воздействий и, следовательно, вероятность конвергентного сходства у разных форм чрезвычайно мала. Поэтому различия в строении мозговой коробки должны отражать особенности далеких предков и свидетельствовать о тем более раннем расхождении в развитии, чем более глубокий характер они несут. На примере монгольских хищных динозавров (Барсболд, 1983б; Курзанов, 1976а; Перлэ,

1981) хорошо видно, что мозговая коробка сохраняет наиболее постоянный план строения в черепе, в то время как остальные его части существенно меняются.

Сходство нейрокраниумов итемира и гесперорниса, которое увеличивается развитием системы синусов в окозатылочных отростках и базиكرании, безусловно, сближает эти формы. На этом основании, вероятно, можно увереннее говорить о родственных связях теропод и птиц.

Подводя итог сказанному, надо отметить, что среди мезозойских хищных динозавров распространено довольно много птичьих черт. Одни из них носят универсальный характер и встречаются даже в других группах динозавров (птичий план строения стопы) и потому, скорее всего, являются отражением приспособления к бипедальному передвижению. Другие черты выражают более глубокое сходство, возможно носящее родственный характер (строение мозговой коробки, таза). Но ни в одной из упомянутых групп нет более или менее полного набора подобных признаков, включая даже самых птицеподобных до сегодняшнего дня орнитомимид. Правда, исключительное, на наш взгляд, место занимает бедренная кость из Ирэн-Нора (образец ПИН, № 2549-100), которая по степени выраженности птичьих признаков ни в чем не уступает авимимус китайский теропод должен резко выделяться своим птицеподобным обликом, но он, судя по всему, относится к авимимидам. Остальные тероподы, несмотря на развитие у них отдельных признаков птиц, сохраняют доминирующие динозавровые черты. Птичи же у них выражены слабо и никогда не достигают той же степени развития, что у птиц.

Совершенно иной пример яркой выраженности птичьих признаков и к тому же в большом количестве, представляет авимим. В нем таких признаков столько, что если бы не отдельные особенности строения таза и позвоночника, то его сходство с некоторыми птицами было бы очень велико. Получившее в последнее время более широкое распространение мнение о происхождении птиц от мелких хищных динозавров находит подтверждение в морфологии авимима, несмотря даже на его поздний возраст.

Принимая во внимание этот факт, невозможно, конечно, считать авимима собственно предком птиц. Тем не менее он прекрасно иллюстрирует путь, по которому могла идти эволюция в направлении к птицам и с его помощью можно еще раз подойти к решению не только филогенетического, но и экологического аспекта проблемы происхождения птиц. При этом выявляются лишь косвенные свидетельства происхождения птичьего полета, тогда как пути формирования птичьей морфологии освещаются более непосредственно.

Рассмотрим те особенности скелета авимима, которые говорят о далеко зашедшей птичьей специализации, во многих отношениях дальше, чем у знаменитого археоптерикса, считающегося птицей. Остром отмечал (Ostrom, 1979), что в посткраниальном скелете археоптерикса есть лишь один птичий признак, а именно вилочка-ключица. В недавно опубликованной работе о черепе археоптерикса, проделанной после нового препарирования лондонского экземпляра (Whetstone, 1983), хотя и говорится о большом округлом переднем мозге, занимающем дорзальное положение, больших зрительных долей в его каудально-вентральной части, тем не менее признается, что на основании строения черепа археоптерикса нельзя считать подходящим предком для птиц. Ценность обоих признаков как птичьих не особенно велика, поскольку вилочка обнаружена у, несомненно, не летавших овирапторид, а размеры и форма мозга определяются весьма приблизительно. Фактически у археоптерикса, за исключением перьев и их дифференциации, нет сколько-нибудь существенных птичьих признаков. Основные его черты являются чертами различных мелких хищных динозавров и, скорее всего, указывают просто на тероподовую природу археоптерикса. Но вернемся к авимиму. Полное срастание костей черепа в заглазничной части отвечает требованиям прочности легкого черепа птиц. Размеры большого затылочного отверстия велики по сравнению с размерами затылочного мышцелка — 3:1 и даже превосходят аналогичные соотношения у гесперорниса, не говоря уже об остальных тероподах. Благодаря вентро-

латеральной направленности парокципитальных отростков затылок приобретает треугольную форму и внешне становится похожим на затылок птиц.

Особое место среди перечисляемых птичьих признаков авимима занимают отпечатки кровеносных сосудов в виде неглубоких ветвящихся желобков, которые придают легкую зазубренность верхнему орбитальному краю, а также образуют своеобразную сеть на крыше черепа. Однако, помимо чисто морфологического сходства с системой отпечатков на лобно-теменных костях птиц, нельзя не отметить и логического вывода, который вполне можно сделать из этого. Питание кожи головы по птичьему типу предполагает и соответствующий покров, т.е. не рептилийные чешуи, а контурные перья. Безусловно, подобный вывод никак не может считаться достоверным, но он вполне согласуется с данными о возможном развитии второстепенных маховых перьев, которые были получены при анализе некоторых особенностей строения передних конечностей.

Уникальную для динозавров черту демонстрирует куполообразная форма крыши черепа. Расположение самой выпуклой части свода с большой степенью вероятности говорит о сильном развитии мозговых полушарий. Безусловно, само по себе это не может быть указанием на какие-либо морфологические особенности авимима (например, на интересующий нас в первую очередь перьевой покров), а лишь на возможно более сложные формы поведения по сравнению с другими динозаврами, вызванные существованием в необычных экологических нишах. Это могло быть связано с поисками пищи, охотой, осторожным поведением в закрытых ландшафтах. Но, с другой стороны, разрастание полосатых тел, являющихся высшим центром координации движений и своеобразным субстратом, в котором закладываются условные и безусловные рефлексы, связывается у птиц именно с формированием полета (Никитенко, 1969). Вполне естественно, продолжая сравнение с птицами, учитывая признаки передних конечностей, косвенно указывающие на возможное существование перьев и примитивного поддетаивания, признаки развития мягкой кожи на черепе, поставить развитие больших полушарий головного мозга в один ряд с признаками усложнившихся движений - "куриного полета".

Среди менее существенных птичьих черт авимима можно отметить крупный внутрислуховой карман, тоже очень похожий на карман гесперорниса, большую высоту мозговой коробки в районе мозжечка, которая может быть связана с крупными размерами мозжечка, столь характерными для птиц, систему базальных синусов.

Хорошо известно, что в поведении всех птиц особенно велика роль зрительного анализатора. Судя по размерам глазниц, также велика она была и у авимима (крупные отверстия оптических нервов). Увеличение орбит, видимо, находится в прямой связи с преобразованием скуловой дуги из высокой плоской большинства теропод в тонкую круглую авимима. Известную роль здесь сыграло и опускание квадратной кости, вызванное, в свою очередь, опусканием концов парокципитальных отростков, что в результате сдвинуло вниз скуловую дугу и разрешило увеличение размеров глазного яблока (рис. 39).

Судя по характеру контактов лобных костей с носовыми в черепе авимима, между ними могла существовать ось подвижности, которую следует назвать прокинетической, как у птиц (Держинский, 1972). Это вполне согласуется с существованием гипокинетической оси, выделенной в черепе мозазавров (Russell, 1964), хотя она характерна для большинства теропод. Передние вертикальные отростки птеригиодов явно допускали подвижность передней части неба. Таким образом, вполне допустимо говорить о возможности подвижности надклювья целиком относительно задней части черепа, что весьма существенно при питании живой добычей. Этот механизм мог также разнообразить движения клюва при захвате пищи, чистке оперения и, может быть даже, при устройстве гнезда. Развитие прокинетизма и приспособление клюва к многообразным движениям способствовали превращению передних конечностей в крылья у птиц, так как замещали некоторые из выполняемых ими второстепенных операций (например, помощь в захвате пищи). Сталкиваясь с образованием подобного в некоторых отношениях ки-

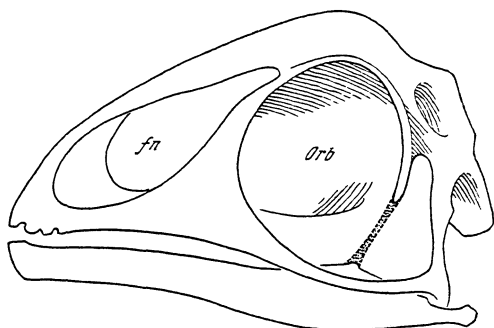


Рис. 39. Предполагаемое положение заднеглазничной связки на черепе авимима (схематизировано)

нетического механизма авимима, возможно признать и сходную замену функций, т.е. переход его передних конечностей к выполнению ограниченного числа операций (конечно, с учетом анализа их строения).

Пожалуй, к последним птичьим признакам в черепе авимима, но не столь большого значения, следует отнести переход носовых отверстий с боковой стороны (вперед) на дорсальную (сзади) и, быть может, развитие связки, регулирующей напряжение барабанной перепонки при движениях квадратной кости.

Сознание пока еще недостаточной убедительности выводов морфофункционального анализа черепа в подтверждение наличия перьев не должно закрывать того факта, что они никак не противоречат, а косвенно даже подтверждают существование перьев и возможность примитивного подлетьвания авимима, основанные на анализе других частей скелета.

Теперь перейдем к рассмотрению птичьих признаков в посткраниальном скелете. Прежде всего они обнаруживаются в строении задних конечностей, причем это касается всех трех отделов, длинных, стройных с прекрасно оформленными суставами и с пропорциями, приближающимися к пропорциям конечностей бегающих птиц. Конечность в целом утончается дистально, что, вероятно, связано с адаптацией к бегу и может быть своего рода компенсацией еще длинноватому для птиц бедру. Как и на бедренной кости из Ирэн-Нора, наиболее примечательной чертой является третий дополнительный мышцелок на латеральной стороне дистального эпифиза. Сочленовная борозда для малой берцовой редуцируется, не доходя до переднего края. В силу этого берцовая кость должна была располагаться под углом к бедренной (особенно в статичном положении), указывая на необычную для динозавров постановку конечностей.

Межмышелковая борозда дистального эпифиза теропод превратилась у авимима в большую площадку, связанную, вероятно, с образованием крестообразных связок коленного сустава, подобно имеющимся у птиц и стабилизирующих движения в суставе в одной плоскости.

В проксимальной части бедренной кости обращают на себя внимание резко выраженные, как у птиц, шейка и шарообразная головка, расположенные под углом 90° к стволу кости, широкий большой трохантер. Головка бедра у прочих теропод обычно более или менее прямоугольных очертаний.

Другой замечательной чертой задних конечностей, подчеркивающей птичий облик авимима, является настоящий тиббиотарсус, образовавшийся из полного сращения большой берцовой кости и проксимальных элементов предплюсны, пяточной и таранной костей. Мало этого, дистально к большой берцовой прирастает сильно редуцированная малая берцовая, хотя в отличие от птиц она достигает голеностопного сустава. Однако это не мешает рассматривать голень авимима в качестве полного аналога птичьей в ос-

новых чертах, ибо ни редукция малой берцовой, ни срастание проксимальных элементов предплюсны абсолютно не характерны для теропод. Крупный, выдающийся сильно вперед кнemiальный гребень приближается по форме к таковому птиц, указывая на мощное развитие разгибателей коленного сустава, получающих особую силу при горизонтальной постановке бедра и адаптации к бипедальному передвижению. К тому же кнemiальный гребень обнаруживает явную тенденцию к проксимальному смещению, что достигает максимального выражения у птиц. Сочленовная поверхность интертарзального сустава, тоже птичьего, увеличена, допуская поворот плюсны в вертикальной плоскости не менее чем на 120° , что характерно для большинства птиц.

Еще одной удивительной особенностью авимима, почти полностью совпадающей с птичьими, является плюсна, которую вполне можно назвать цевкой, так как происходит срастание дистальных элементов предплюсны с плюсневыми костями без каких-либо видимых следов, а также проксимальных частей метатарзальных костей между собой. Как мы уже видели, среди теропод это редкое явление выражено не столь ярко. У африканского *Syntarsus* (Raath, 1969) проксимально срастаются только 2-я и 3-я плюсневые кости, а у монгольского *Elmisaurus* (Osmolska, 1981) срастание носит неполный характер, т.е. у авимима образование цевки зашло наиболее далеко и служит прекрасной иллюстрацией начала процесса консолидации метаподий именно у бегающих форм, достигая своего полного выражения у птиц. Вторая плюсовая кость обнаруживает некоторую тенденцию к редукции, отдаленно напоминая аналогичные соотношения у страуса.

Пальцы, пожалуй, не демонстрируют особенно ярких птичьих черт. Только лишь укорочение основных фаланг в какой-то степени характеризует авимима с этой стороны, но встречается и у дромеозавров.

Однако авимим обладает птичьими чертами не только отражающими различные адаптации к бипедализму, хотя последних довольно много и они ярко выражены. Есть и другие признаки, не имеющие отношения к бегу, но также характерные для птиц. Под таким углом зрения мы уже рассматривали чрезвычайно сходную с птичьей конструкцию плечевой кости. Чтобы избежать повторения, не станем подробно анализировать ее птичьи признаки, а только перечислим наиболее показательные из них. К ним относятся бобовидная форма головки плечевой кости, четкая оформленность наружного бугорка, свидетельствующего о прикреплении надкоракоидной мышцы, слабая вывернутость наружу дистального эпифиза, сильное развитие медиального надмышелка и аналога крючковидного отростка. Но, безусловно, самой поразительной чертой является своеобразное устройство дистального эпифиза, выразившееся в конструкции локтевого и лучевого мышелков. Оно обеспечило формирование автоматически действующего механизма пронации-супинации предплечья и принудительного сгибания кисти при движениях в локтевом суставе. Подобный механизм ни у кого из теропод не встречается, и его связь со складыванием крыльев представляется весьма вероятной. Остальные признаки плечевой кости авимима, если и бывают у некоторых теропод, то либо крайне слабо выражены, либо носят иной морфологический характер.

Связь гребешка на задней стороне локтевой кости с прикреплением второстепенных маховых перьев пока представляется несколько проблематичной. Но несомненно одно, никто из теропод не обладает чем-либо подобным, а аналогу гребешку можно отыскать у птиц в виде экзостозов. Кроме того, у археоптерикса на первой фаланге среднего пальца кисти обнаружен оттянутый фланг, несколько сходный с гребешком (Howgate, 1984).

Сросшиеся проксимальные части двух метакарпальных костей демонстрируют почти совершенно птичье устройство кисти авимима и, вероятно, заслуживают называться "пряжкой". Для всех теропод без исключения характерна обычная кисть и потому столь сильное преобразование пястно-запястной кости авимима (конечно, вместе с другими отличительными чертами) даже рождает мысль о возможности повышения таксономического ранга авимимид.

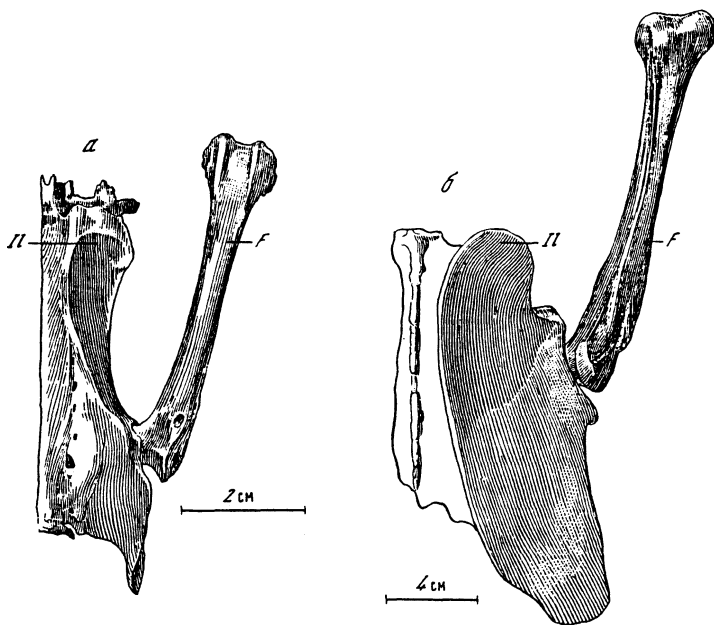


Рис. 40. Соотношение бедренной кости и таза в положении максимальной протракции
а — у птиц, *б* — у авимима

Не совсем тероподную картину строения дает нам таз. С одной стороны, он сохраняет привычную трехлучевую конструкцию, обычное устройство седалищных и лобковых костей с "башмачком" на конце. С другой стороны, его отличает необыкновенная ширина и своеобразное устройство подвздошных костей с почти горизонтально расположенным задним флангом. Хотя широкий таз присущ крупным и массивным сегнозаврам (Перлз, 1981), строение подвздошных костей авимима уникально для теропод и вызывает в памяти конструкцию птичьего таза. Все три кости таза полностью срастаются между собой вокруг вертлужной впадины. Эта особенность тоже ни у кого из теропод не встречается, зато в той же степени выражена у птиц. Аналогичная ситуация сложилась с антитрохантером, расположенным на заднем крае вертлужной впадины (рис. 40). Антитрохантер есть и у других теропод, но у них он развит не так сильно и к тому же занимает положение не на латеральном, а на вентральном крае подвздошной кости. Последнее очень важно для определения постановки бедра у неподвижно стоящего животного. У авимима бедренная кость занимала совсем не динозавровое, почти горизонтальное положение. Антитрохантер такой формы, как у авимима, наиболее сильно развит у бегающих птиц, но есть и у всех остальных птиц. Поэтому его вполне можно считать именно птичьим признаком, а не просто выражением конвергентного сходства с бегающими птицами.

Определенные свидетельства в пользу морфологической общности авимима и птиц предоставляет и осевой скелет. Прежде всего это относится к количеству шейных позвонков. Их не меньше 12, в то время как у теропод обычно бывает не больше 10. Правда, иногда указывается цифра 11 (Барсболд, 1983б), но она называется с учетом переходного шейно-спинного позвонка. Большой диаметр неврального канала, равный диаметру тела, также сближает авимима с птицами. У теропод это соотношение — 1:2. В некоторой степени птичьим можно назвать существенное уменьшение размеров позвонков в краниальном направлении. Оно встречается и у орнитомимид, но, конечно, выра-

жено не так ярко. Схожа с птичьей система внутренних полостей в позвонках, как размерами, так и их обилием.

Самой примечательной чертой спинных позвонков, безусловно, следует считать гипапофизы на шейно-спинном и первых четырех спинных. У динозавров наличие гипапофизов ранее не отмечалось, только легкая килеватость у дейнониха (Russell, 1969). Правда, они есть у отдельных рептилий (змеи, ящерицы, крокодилы), но на спинные позвонки переходят только у некоторых змей. Гипапофизы же авимима занимают почти такое же положение, как у птиц, где они смещаются еще дальше на спинные, и, вероятно, были связаны с длинным мускулом шеи.

Семь крестцовых позвонков срастаются между собой и с подвздошными костями в монолитное образование, которое уже можно называть *synsacrum*, тем более что первый из сросшихся позвонков, видимо, является поясничным. В этом отношении аналогия между авимимом и птицами практически полная, хотя у последних меньше восьми позвонков в сложный крестец не входят. Среди теропод подобные образования не встречаются.

Мы уже говорили о возможном отсутствии у авимима длинного хвоста, как у прочих теропод, что довольно убедительно подтверждается существенным уменьшением размеров крестцовых позвонков от первого к последнему. Та же картина наблюдается в сложном крестце птиц и никогда не отмечалась у теропод.

Таким образом, авимим обладает значительным набором птичьих признаков. Некоторые из них встречаются и среди других теропод (антитрохантер, срастание плюсневых костей, внутрислуховой карман), но не в той степени развития и морфологической выраженности, которая присуща авимиму и птицам. Большинство же признаков совершенно не характерны для теропод и являются свидетельством общности морфологии авимима и птиц. В то же время отдельные птичьи признаки чрезвычайно разбросаны среди многих теропод и проявляются преимущественно у меловых форм и потому, скорее всего, отражают параллельное развитие групп.

В заключение необходимо подчеркнуть, что только часть птичьих признаков авимима отражает адаптации к бипедализму, к бегу, а остальные - общность в строении скелета с птицами вообще. Это достаточно яркий пример формирования птичьих признаков у бипедальных теропод, причем в большей степени, нежели у известного археоптерикса. С одной стороны, их образование не так уж удивительно, поскольку речь идет о поздне меловом тероподе, а не позднеюрском, но, с другой — привлекает особое внимание, так как происходит у наземных, а не древесных лазающих форм.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПТИЦ И ПТИЧЬЕГО ПОЛЕТА

Особенности строения скелета авимима дают нам повод еще раз обратиться к изучению возможных путей формирования птичьего полета и адаптации к полету. Несомненно, большую роль в решении данной проблемы сыграло бы четкое представление о характере филогенетических взаимоотношений теропод и птиц. Этот сложный вопрос многократно обсуждался в печати, хотя единого мнения так и не сложилось. Отметим, что всегда в центре внимания находился археоптерикс, систематическое положение которого в большинстве случаев было решающим для определения родственных связей птиц. Многие авторы рассматривали его как птицу (Galton, 1970; Thulborn, 1975; Walker, 1977; Whetstone, Martin, 1979; Hecht, Tarsitano, 1980; Benton, 1983 и др.). Даже когда признавали промежуточное морфологическое положение археоптерикса между рептилиями и птицами (Petronievics, 1950; De Beer, 1954; Simpson, 1980) или динозаврами и птицами (Huxley, 1868; Marsh, 1877; Wellnhofer, 1974; Marx, 1978), его все же относили к птицам. В редких случаях археоптерикса считали одним из теропод, несмотря на его оперение (Lowe, 1935, 1944; Ostrom, 1976, 1979). Одна из последних работ на эту тему (Padian, 1982) на основании анализа почти полусотни признаков отводит археоптериксу конкретное место между тероподными динозаврами *Ornitholestes* и *Deinonychosauria*.

Нам кажется, что птичьи признаки, обнаруженные в большом количестве в скелете

авимима, позволяют несколько иначе, чем прежде, посмотреть на положение археоптерикса в системе рептилий. Все признаки, на которые мы обратили внимание в предыдущей главе, называются птичьими скорее по традиции, поскольку они впервые описаны, наиболее многочисленны и ярко выражены у птиц. Однако осталось мало сомнений и пример авимима подтверждает это еще раз, что значительное количество птичьих признаков, разбросанных по разным группам, существовало уже на динозавровом уровне (а может, даже на псевдозушьем), в том числе крылья и перья, вилочка-ключица, заднее обращение локтовых костей и первого пальца стопы. Именно они считались ранее уникальными для археоптерикса, именно из-за них его причисляли к птицам. Ныне же заднее обращение локтовых костей твердо установлено для сегнозавров и дейнонихозавров (Барсболд, Перлэ, 1979). Заднее, точнее задне-боковое, положение первого пальца стопы в равной степени присуще тероподам и археоптериксу, а что касается его хватательной способности у последнего, то она весьма сомнительна, поскольку он прикрепляется приблизительно в 1/4 от дистального конца второй плюсневой кости. Вилочка-ключица обнаружена у овирапторид (Барсболд, 1981), явно не летающих форм. И вот теперь даже перья вряд ли могут считаться привилегией птиц. Более того, и значительная дифференциация перьев археоптерикса уже не может рассматриваться как исключительно птичья черта, ибо если соглашаться с существованием перьев у авимима, то только дифференцированных (в противном случае бессмысленно существование механизма "пронации-супинации" и приведения кисти). Это совсем низводит археоптерикса до динозаврового уровня. Ранее, когда он был единственным достоверным примером "оперенной рептилии" (изолированное перо из Каратау тоже, вероятно, принадлежит рептилии), именно перья и крылья, пожалуй, главные признаки птиц, прежде всего не позволяли причислить его к динозаврам. Теперь таких примеров, по крайней мере, два - археоптерикс и авимим, и это должно сильно облегчить психологически задачу переосмысления систематического положения археоптерикса и таксономического значения перьев. Из сказанного видно, что в настоящее время невозможно безоговорочно считать археоптерикса птицей. К тому же, согласно последним данным по морфологии черепа археоптерикса (Whetstone, 1983), он мало подходит и на роль предка птиц.

В настоящее время почти все теории происхождения птиц (от крокодилов, от псевдозухий, от птицетазовых динозавров и др.) имеют право на признание в большей или меньшей степени, несмотря на то что от некоторых отказываются даже авторы (Walker, 1985). Качественно новые данные, которые дает авимим для решения проблемы происхождения птиц, могут изменить столь неопределенную ситуацию в пользу тероподовой теории.

В предыдущей главе было показано, как часто среди теропод проявляются птичьи признаки. Теперь, после изучения авимима и бедренной кости из Ирэн-Нора, становится ясно, что морфологическая близость теропод и птиц носит гораздо более глубокий характер, нежели представлялось ранее. Если рассматривать и археоптерикса в качестве одного из тероподных динозавров, а мы придерживаемся именно такой точки зрения, то сходство приобретает и важный временной аспект. Что имеется в виду? Наибольшее количество птичьих признаков и лучше морфологически выраженных присуще поздним формам теропод, позднемеловым. Следовательно, сегодня трудно говорить об их непосредственном родстве с птицами. Но наличие такого важного признака, как дифференцированное оперение у позднейюрского археоптерикса, свидетельствует о возможности его приобретения более ранними формами и повышает вероятность прямых филогенетических связей динозавров и птиц. Это же в какой-то степени подтверждает материал по авимиму, резко увеличивший количество хорошо выраженных птичьих признаков среди теропод. При этом становится совершенно очевидно, что нет ни одной другой группы рептилий, в том числе и позднемеловой, кроме тероподных динозавров и конкретно авимимид, которая обладала бы таким большим количеством птичьих черт. Нам кажется, что прежде этому факту не уделяли должного внимания. Столь широкое распространение одинаковых морфологических признаков, вероятно, свидетельствует либо о прямых родственных связях, либо о параллельном развитии групп. Однако, чем

многочисленные признаки сходства, тем ближе в пучке параллельных линий должны стоять сравниваемые формы, в какой-то момент получая право называться родственными. Посмотрим внимательнее, можем ли мы говорить о близких родственных связях авимима и птиц. Как и во многих случаях, в данном тоже трудно отделить проявления параллелизмов от унаследованных от общего предка черт. Легко насчитать больше двух десятков признаков, выражающих очевидное морфологическое сходство авимима с птицами, но среди них не так уж много тех, которые могли бы свидетельствовать в пользу родства. Из всех пригодных для нашего анализа признаков мозговая коробка, пожалуй, наиболее полно выражает черты предков. Хотя у авимима нейрокрanium немного смят, мало сомнений в том, что он несет основные динозавровые черты и больше всего напоминает мозговую коробку среднеазиатского итемира и американского гесперорниса, а сходство с остальными птицами весьма отдаленное и выражено в основном в строении затылочной области. Поэтому нейрокрanium не дает серьезных оснований для предположений о родстве птиц и авимима. Из других признаков черепа, пожалуй, только формирование своеобразного челюстного аппарата трудно истолковать, основываясь лишь на конвергентном сходстве. Можно было бы использовать данные о строении мягких тканей, полученные в результате изучения черепа, тем более что некоторые из них говорят в пользу родственных связей, но, учитывая их не полную достоверность, вряд ли им следует особо доверять. Поэтому, основываясь только на строении черепа, почти невозможно прийти к каким-либо определенным выводам о родстве птиц и теропод вообще. Сходство же итемира и авимима, с одной стороны, и гесперорниса - с другой, можно трактовать как проявление родственных связей, несмотря на значительную разницу в строении посткраниального скелета. Этот частный случай проявления сходства конкретных форм приближает друг к другу в плане родственных связей группы более высокого таксономического ранга.

Что касается посткраниального скелета, то в его конструкции наиболее показательны передние конечности и таз. Уже говорилось, что первые имеют птичий план строения. Такие признаки, как устройство дистального эпифиза плечевой кости и образование в связи с этим сложного механизма "пронации-супинации и приведения кисти", формирование подобия птичьей пражки, отражают глубокое морфологическое сходство птиц и авимима, которое носит, скорее всего, неконвергентный характер. Уникальное строение подвздошных костей с почти горизонтальной постацетабулярной частью, заднебоковое положение антитрохантера и срастание позвонков между собой и с костями таза в сложный крестец может свидетельствовать в пользу родства, но вступает в явное противоречие с общей конструкцией таза обычного тероподового характера (направленные чуть вперед и вниз лобковые кости с "башмачком" на конце, динозавровая форма седалищных костей). Поэтому строение передних конечностей и таза дают противоречащие друг другу данные о филогенетических отношениях птиц и авимима. В конструкции позвонков нет и намека на птичью гетероцельность, хотя количество шейных позвонков, некоторые детали их строения такие же, как у птиц. Большинство признаков строения задних конечностей объясняются и родством, и конвергенцией скорее даже последней. В результате получается, что явных признаков, указывающих на прямое родство, почти нет, за исключением одинакового строения тарзальных костей с бескилевыми птицами и тинаму (McGowan, 1984). Если и есть какие-либо родственные связи, то они общего тероподового плана и уходят своими корнями глубоко в прошлое. Не исключено, что авимим имел общего предка с птицами и, если бы не слишком позднее время существования, то его с большими, чем у археоптерикса, основаниями следовало бы включить в предковую для птиц группу. Пока же линию авимима следует признавать просто одной из параллельных ветвей в развитии теропод и ведущих к летающим формам. Но поскольку птичьи признаки в ней очень многочисленны, то тероподовая теория происхождения птиц получает дополнительные права на существование. Можно констатировать, что эта теория, как ни одна другая, накопила за последние годы много фактов, говорящих в ее пользу, и находка авимима одна из самых важных в этом ряду.

Значительное сходство в строении скелета авимима и птиц, предположительное

присутствие у него перьев, определяют повышенный интерес к этому тероподу в плане изучения возможности появления летающих форм не только среди лазающих по деревьям, но и среди наземных бегающих животных. Конечно, значительную помощь в этом оказало бы решение вопроса о конкретных предках птиц, но, как мы только что видели, ясных представлений о них еще нет. Тем не менее формирование птичьих признаков у бегающих бипедальных теропод типа авимима является реальным примером такого рода процесса. При этом особый интерес вызывает преобразование тех частей скелета, на которых непосредственно не отражаются те или иные адаптации к передвижению (череп, передние конечности). Именно по ним можно судить о появлении черт птичьей морфологии, которые вне зависимости от того, чем они вызваны (конвергенцией или родством), могут говорить о более или менее существенном сходстве путей развития авимима и птиц.

Достоинства и недостатки обеих теорий происхождения птичьего полета, "древесных лазающих предков" "бипедальных бегающих" уже многократно обсуждались (Дементьев, 1940; Гладков, 1949; Galton, 1970; Ostrom, 1979; Martin, Whetstone, 1979; Padian, 1982; Vremond, 1982; Silverin, 1981; Fallipou, 1982 и др.), и к этому трудно что-либо добавить. Конечно, вторая теория гораздо труднее воспринимается с точки зрения "здорового" смысла и, думается, что это одно из самых серьезных возражений против нее. Чрезвычайно трудно себе представить побуждающие стимулы, заставлявшие бегающих наземных теропод подпрыгивать или совершать какие-либо подобные движения, могущие при дальнейшем совершенствовании привести к образованию крыльев и к полету.

Как и при решении филогенетического аспекта проблемы происхождения птиц, при изучении экологического в центре внимания находился знаменитый археоптерикс, а именно его образ жизни — древесный или наземный и способность к полету. В зависимости от того или иного решения этих вопросов отдавалось предпочтение какой-либо теории. В настоящее время только способность археоптерикса к полету вызывает мало сомнений. Было установлено, что асимметрия маховых перьев современных птиц непосредственно связана с их способностью к полету в широком смысле (Дементьев, 1940; Шульпин, 1940; Feduccia, Trodoff, 1979). Нелетающие птицы имеют более симметричное опахало. У археоптерикса хорошо выражена асимметрия маховых перьев и на этом основании некоторые авторы (Feduccia, 1980; Padian, 1982) утверждают, что у него был вполне возможен машущий (не планирующий) полет. Тем более, что как недавно показано (Padian, 1983), отсутствие foramen triosseum, видимо, не было препятствием к осуществлению активного полета, ибо надкоракоидная мышца, поднимающая крыло, могла функционировать, как у птиц, и без этого отверстия — ее сухожилие проходило по внутренней стороне акроракоидного отростка.

Однако данные по перьям вступают в явное противоречие со строением посткраниального скелета археоптерикса. В нем нет почти никаких особенностей, свидетельствующих о способности к полету, за исключением вилочки-ключицы, которая, мы видели, свойственна не только летающим формам, а и заведомо наземным овирапторидам. Коракоид несколько удлиннен и загнут медиально, но скапулокоракоид в целом имеет динозавровую конструкцию. Данных по окостенению грудины нет (Hecht, Tarsitano, 1980). Поэтому если и можно из-за перьев говорить о машущем полете археоптерикса, то, вероятно, крайне примитивном, поскольку необходимая скелетная конструкция для его обеспечения еще не развилась, а ненужный активно летающим формам длинный хвост остался.

Представления об образе жизни археоптерикса диаметрально противоположны. Нам кажется, что мнение о нем как о древесном обитателе и "древесная" теория происхождения полета столь тесно связаны, что сейчас даже трудно установить, какой из этих взглядов играл определяющую роль. Анализ хватательной способности и приспособления к лазанию по деревьям передних и задних конечностей допускает совершенно противоречивые толкования. Птицеобразная стопа и обращенный первый палец могли быть способны к охвату веток деревьев, а длинные загнутые когти передних конечнос-

тей - к лазанию по ним (Дементьев, 1940; Шульпин, 1940; Rucraft, 1906; Bock, Miller, 1959). Но, с другой стороны, обращение первого пальца неполное, и он расположен выше дистального конца, коготь на нем меньше других, сгибательные бугорки на всех когтях слабо развиты (Ostrom, 1979). Что касается передних конечностей, то одних загнутых когтей мало для лазания, для которого нужна соответствующая конструкция и мускулатура всей конечности целиком. Поэтому с равным успехом можно говорить и о наземном образе жизни археоптерикса. Нам все-таки представляется более предпочтительной именно эта точка зрения, так как его стопа имеет типичный тероподовый облик. На это обращал внимание и Остром (Ostrom, 1976, 1979). Там же он справедливо отмечал структурное сходство либо как результат близких филетических отношений, либо как свидетельство почти полного функционального сходства. Тем не менее, хотя однозначного толкования скелетных особенностей археоптерикса и соответственно его образа жизни на сегодняшний день не существует, мы принимаем определенную точку зрения - "наземную". Во-первых, ее подтверждает достаточно убедительно анализ строения задних конечностей (Ostrom, 1979). Во-вторых, показательное сходство передних и задних конечностей археоптерикса и длинноруких целурозавров говорит против его древесного образа жизни, который никогда не приписывался кому-либо из теропод. В-третьих, таз археоптерикса имеет типичное опистопубическое строение, как у многих теропод (Барсболд, 1983а).

Итак, строение скелета археоптерикса свидетельствует о его наземном образе жизни, а перья и крылья - о способности к полету. Отсюда вслед за Остромом можно сделать вполне естественный вывод о первичном появлении летающих форм именно среди наземных животных. Пока оставим в стороне обсуждение непосредственных путей формирования крыла и полета (здесь с Остромом трудно согласиться), ибо это частная деталь общей проблемы происхождения птиц, для которой данные по археоптериксу не могут считаться решающими в силу их некоторой противоречивости. Обратим внимание на нее в целом и посмотрим, что может дать для ее решения авимим.

Нам представляется, что он является хорошей морфологической моделью формирования в скелете птичьих признаков и по-новому освещает вывод Острома о появлении предков птиц среди бегающих бипедальных теропод. Правда, здесь следует оговориться, что происхождение птиц от теропод нельзя считать доказанным, как полагает Остром, и потому лучше вести речь лишь о возможности появления летающих форм (не обязательно птиц) среди наземных бипедальных теропод. Именно такой пример и демонстрирует авимим. Среди его птичьих признаков можно выделить те, которые являются следствием бипедального передвижения, и те, которые просто отражают морфологическую общность с птицами. К последним относятся в первую очередь череп и передние конечности. Развитие в них значительного числа черт птичьей морфологии при сохранении, в сущности, динозавровой организации черепа, вероятно, выдает некоторое сходство путей развития авимима и птиц. Нет никаких сомнений, что все эти черты не имеют отношения к бипедальным адаптациям, а связаны с особенностями поведения, питания и только подчеркивают возможность формирования птичьей морфологии у бегающих бипедальных теропод. Хотя и не совсем ясно, свидетельствуют ли эти признаки о конвергентном сходстве с птицами или о родственных связях, это совершенно безразлично для предположения о появлении летающих форм среди наземных. Известно, что многие из особенностей строения черепа и передних конечностей развиваются у птиц в связи с оперением, со способностью к полету. А пример авимима ясно показывает появление признаков аналогичного характера у несомненно бегающих бипедальных теропод. Поэтому не может ли сам факт приобретения одинаковых структур, как связанных, так и не связанных с полетом, указывать и на одинаковые пути их приобретения? Вероятно, на этот вопрос следует ответить положительно, поскольку речь идет, по крайней мере, о группах параллельного развития. Другими словами, предполагаемое формирование оперения, зачатков крыла, коррелятивно связанных с ними структур черепа, произошедшее у бипедальных теропод типа авимима, скорее всего, говорит о том, что нечто подобное могло происходить и у предков птиц, научившихся летать, не поднимаясь на деревья и планируя оттуда вниз, а лишь бегая по земле.

Большинство признаков задних конечностей и осевого скелета связаны, скорее всего, с бипедальным передвижением. Тем не менее их существование у авимима и птиц также говорит о морфологической общности, основанной либо на прямом родстве, либо на сродстве в образе жизни. Признание справедливости любого из этих предположений, не говоря уже об их совокупности, приведет к правильности положения о первичном формировании птичьей анатомии именно у бегающих форм и косвенно будет свидетельствовать в пользу "наземного" происхождения полета птиц. Но, как уже было показано, авимим, вероятно, входит в линию параллельного развития с птицами и поэтому упомянутое сродство должно быть следствием одинакового образа жизни.

Хорошо известно, что сильным аргументом в поддержку теории происхождения птиц от бипедальных теропод, бегавших по земле, является птицеподобная конструкция задних конечностей последних (Furbringer, 1888; Nopsca, 1923; Simpson, 1946; Ostrom, 1979 и др.). Нет сомнений, что из всех ископаемых рептилий, так или иначе подозреваемых в родственных связях с птицами, она достигла максимальной степени выражения именно у авимима (вероятно, совершенно сходное устройство конечностей имел и китайский теропод, известный по бедренной кости из Ирэн-Нора). И хотя в данном случае речь, по-видимому, идет не более чем о простом конвергентном сродстве, все равно это может говорить только в поддержку теории "бегающих предков". Вполне логично предположить, что одинаковые условия существования вызвали и формирование аналогичной бегающей конструкции задних конечностей и у авимима, и у предков птиц, т.е. последние тоже должны были быть наземными и бипедальными. Только при этом условии передние конечности освобождались от функции поддержки тела, что, видимо, имело решающее значение в эволюции полета птиц (De Beer, 1954; Ostrom, 1979; Padian, 1982). Образование специфических передних и задних конечностей птиц, адаптированных к совершенно различным функциям, вероятно, происходило независимо друг от друга, причем сначала задние приобрели легкую бегающую конструкцию, а затем освобожденные от поддерживания тела передние получили возможность видоизмениться в протокрыло. Принятие теории "древесного предка" птиц оставляет передние конечности постоянно занятыми. Остром справедливо отмечал (Ostrom, 1974), и с ним трудно не согласиться, что лазание и машущий полет требуют абсолютно разных движений и включают разные группы мышц, а силы отбора, стремящиеся совершенствовать одну активность, не были бы оптимальны для другой. К этому мы можем добавить, что планирование с дерева на дерево ставит и передние, и задние конечности в одинаковые условия, и потому те и другие часто включаются в летательный аппарат древесных планеров (в некоторых случаях ящерицы используют ребра для увеличения несущей поверхности тела, перепонка у подоптерикса была натянута между телом и задними ногами). Имея в виду бипедальное передвижение как самого авимима, так и его целурозавровых предков, надо признать первичное формирование признаков адаптации к бегу задних конечностей и только затем видоизменение освобожденных передних в крыло. Но некоторые птичьи черты существуют в строении черепа, позвоночного столба, таза и лишь часть из них связана с бипедальным передвижением. Поэтому в случае с авимимом фактически происходит формирование птичьего скелета, а не отдельных признаков, являющихся следствием бипедализма, и именно у бегающей рептилии, т.е. существуют реальные основания для предположения о предшествовании бипедальной осанки в эволюционном развитии птиц стадии полета без промежуточной древесной стадии. Несмотря на то что ко времени существования авимима (к середине позднемиоценовой эпохи) настоящие птицы уже освоили воздушную среду, вполне возможно, мы имеем дело как бы с промежуточным этапом становления птиц, хотя и не приведшим в дальнейшем к ним, но прекрасно иллюстрирующим вероятный ход этого процесса.

Говоря о параллельном развитии, нельзя не задуматься над большим или меньшим сродством путей формирования птичьей морфологии в различных группах, в том числе и в ветвях, приведших к авимиму и непосредственно к птицам. Анализируя распространение птичьих признаков среди теропод, мы видели, что комплекс их приобретался постепенно, на разных эволюционных уровнях в нескольких ветвях сразу.

Другими словами, происходило нечто аналогичное процессу маммализации териодонтов (Татаринов, 1970), т.е. "орнитизация" теропод, впрочем, быть может и не имевшая такого же логического завершения. Например, интертарзальный сустав приобретен практически всеми архозаврами, за исключением крокодилов, и, видимо, на самом раннем этапе. Есть все основания предполагать, и пример теропода *Syntarsus rhodesiensis* из верхнего триаса Южной Африки (Raath, 1969) подтверждает это, что следующим этапом могло быть формирование единого комплекса сросшихся метаподий, которое, в большинстве известных сегодня групп произошло в мелу (авимимиды, элмизавриды). Для последних на более раннем этапе должно было идти слияние берцовых костей между собой и с предплюсной и одновременное образование дополнительного мышцелка для малой берцовой кости. Для других теропод (дейнонихозавры, сегнозавры) вторым этапом "орнитизации" могло стать обращение лобковых костей назад, которое, судя по археоптериксу, случилось не позднее конца юры, но дальше процесс в этих линиях, по-видимому, не пошел, так как позднемеловые дремеозавриды и велоцирапториды почти не отличаются от своих раннемеловых сородичей. Преобразование передних конечностей и черепа могли происходить с самого начала, с момента становления бипедальной осанки и, вероятно, должны были быть самыми значительными. У авимима мы сталкиваемся как раз с такой ситуацией.

Далеко зашедшая "орнитизация" авимима свидетельствует о перспективности поисков предков птиц среди наземных бипедальных форм. На это же указывает и широкое распространение птичьих признаков среди теропод, древесные формы которых неизвестны и одной из главных тенденций в развитии было совершенствование бипедализма. Хотя от авимимид птицы не произошли, это совсем не значит, что такой путь эволюции не мог привести к птичьему полету. Во-первых, нам ничего не известно об их потомках, а во-вторых, у авимимид присутствуют не только птичьи признаки, обычно ассоциируемые с бипедализмом, но и специфические черты, связанные с полетом.

Существует одно довольно серьезное возражение против теории "бегающих предков" птиц, подтверждаемой авимимом: потеря им первого пальца. Однако, как известно, он есть не у всех птиц и его отсутствие, по-видимому, объясняется достаточно глубокой специализацией к бегу. И, что не менее существенно, для перехода от наземной стадии к стадии полета, вероятно, не обязательно было быть хорошим бегуном типа авимима и до редукции первого пальца дело могло просто не дойти. Довольно убедительно, на наш взгляд, это доказывается еще раз тем же самым археоптериксом. Главным фактором в данном случае должна быть бипедальность, освобождавшая передние конечности для других функций (Дементьев, 1940; De Beer, 1954; Ostrom, 1974; Elzanowski, 1983 и др.).

Теперь перейдем собственно к проблеме происхождения полета, в которой главными моментами являются побуждающие мотивы для полета и доминирования машущих движений. При этом, правда, подразумевается, что перья уже должны существовать. Но, как было ранее сказано, перья вряд ли первоначально появились в качестве приспособления к полету, а, скорее всего, в виде термоизолирующего покрова (Evert, 1921; Мауг, 1960; Bock, 1969; Jensen, 1969; Regal, 1975; Ostrom, 1979 и др.). Во всяком случае, неизвестны древесные обитатели-планеры, обладающие перьевым покровом, а в группах, в которых есть планирующие формы (ящерицы, белки, шерстокрылы), за всю их многолетнюю историю никогда не развивался машущий полет. Кстати, поэтому трудно не согласиться с мнением, что машущий полет и планирование являются совершенно различными адаптациями, исключающими друг друга в эволюционном смысле (Jensen, 1970; Padian, 1982). Вероятно, можно частично принять в качестве одного из побуждающих мотивов для полета охоту за прыгающими, летающими насекомыми, когда могла возникнуть потребность в подпрыгивающих или других подобных движениях (Ostrom, 1979). Но, нам кажется, что эта точка зрения страдает некоторой ограниченностью. Вряд ли предки летающих форм охотились только за летающими насекомыми. Несомненно, чаще им попадалась более легкая, ползающая добыча. А самое главное, вызывает сомнение использование передних конечностей

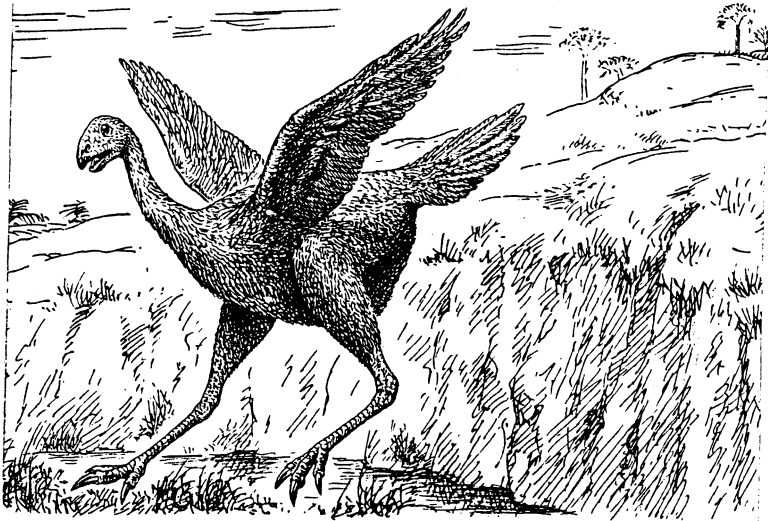


Рис. 41. Реконструкция авимима

как ловушки для насекомых. При схлопывании первичных крыльев в пространстве между ними неизбежно повышалось давление, которое стремилось выбросить любой попавший туда объект. Конечно, можно предположить, что гипотетические предковые формы умели регулировать давление, изменяя ориентировку плоскости перьев, наподобие современных птиц, но не с самого начала, так как управление перьями требует развития соответствующей мускулатуры, которой не могло быть у рептилийных предков. Кроме того, все современные летающие формы ловят добычу при помощи челюстей.

Нам кажутся более предпочтительными чисто локомоторные преимущества использования зачатков крыльев при беге по неровной местности, либо при охоте за добычей, либо ускользя от хищника (Carpel, Balda, Willis, 1983). Подсчитано, что увеличение несущей поверхности передних конечностей даже на 1% значительно увеличивает стабильность бегущего или прыгающего животного (Padian, 1982), причем, чем дистальнее оно происходит, тем больший эффект оказывает. Именно такие конструкции развиваются у по-настоящему летающих форм: птицы и летучие мыши — увеличение всей кисти, птерозавры — четвертого пальца. Видимо, аналогичное увеличение относительных размеров кисти и дистально расположенных перьев произошло у авимима. Его укороченные зачаточные крылья явно не были способны к устойчивому полету, но могли оказывать существенную помощь при "неровном" беге, неожиданном вспархивании, ускользании от догоняющего хищника (рис. 41). Известную роль при этом мог играть и ветер, оказывающий значительный эффект на увеличение подъемной силы несущих поверхностей.

Сильно выраженная птичья конструкция авимима и тероподная археоптерикса, а также широкое распространение птичьих признаков во многих группах теропод наводят на мысль, что предки птиц были если и не среди тероподных динозавров, то внутри исходной для обеих линий группы, а формирование крыла и полета вполне могло происходить у бипедальных наземных животных. Поэтому нельзя не только исключить такой путь происхождения полета у птиц, а даже отдавать ему предпочтение, так как он реально подтверждается примером авимима.

ВЫВОДЫ

1. Остатки *Avimimus portentosus* встречаются как в Южной, так и в Юго-Восточной Монголии. Широта географического распространения и легкость определения позволяют рассматривать авимима в качестве надежного ориентира для определения возраста вмещающих отложений.

2. Несмотря на значительные отличия авимимид от наиболее близких к нему представителей целурозавров, целесообразно оставить их внутри этого инфратряда, поскольку таз авимима, хотя и отличается особым типом строения, довольно легко выводится из препубического долихоилического таза целурозавров.

3. Главной особенностью строения скелета авимима является преобразование передних конечностей в укороченные крылья.

4. При всей "динозавровой" основе конструкции скелета авимим обладает рядом специфических признаков, присущих птицам. Наиболее существенными среди них являются: связанная с развитием мозговых полушарий куполообразная форма крыши черепа с отпечатками на ней кровеносных сосудов; опускание квадратной кости и преобразование квадратно-скуловой и скуловой костей; увеличенное по сравнению с тероподами число шейных позвонков — минимально 12, существенное уменьшение их в размерах в краниальном направлении; развитие гипапофизов на первых четырех спинных позвонках; срастание крестцовых позвонков полностью между собой и с подвздошными костями в сложный крестец; широкий таз с очень пологой постановкой задних флангов подвздошных костей, развитие антитрохантера на заднебоковой стороне вертлужной впадины и соответствующее близкое к горизонтальному направлению бедренной кости в статичном положении; бобовидная форма сочленовной головки плечевой кости; своеобразная форма локтевого и лучевого мыщелков и образование крупных надмыщелков; проксимальное срастание метакарпальных костей в подобие пряжки; шаровидная головка бедренной кости, сидящая под прямым углом к телу; образование дополнительного мыщелка на наружном мыщелке дистального эпифиза: полное срастание проксимальных элементов предплюсны с большой берцовой; сильная редукция малой берцовой и ее дистальное срастание с большой берцовой; срастание дистальных элементов предплюсны между собой и с плюсневными костями, которые, в свою очередь, срастаются между собой только проксимально, в подобие птичьей цевки.

5. Существенное уменьшение в размерах в каудальном направлении крестцовых позвонков, видимо, указывает на отсутствие у авимима длинного хвоста, как у других теропод.

6. Развитие кинетического механизма, обеспечивающего некоторую подвижность надклювья относительно нейрокраниума, механизма блокировки челюстного сустава и усиление медиальной порции длинного мускула шеи может быть связано с питанием авимима мелкими позвоночными, вероятно ящерицами и лягушками.

7. Постановка задних конечностей авимима в статичном положении аналогична птичьей: почти горизонтальная бедренная кость и вертикальная берцовая. При этом центр тяжести смещался назад.

8. Переднее положение бедренных костей по отношению к лобковым должно было

вызвать полную смену протракторного действия вентральных тазобедренных мышц на ретракторное в любой фазе движения.

9. Образование "автоматического" механизма пронации-супинации предплечья и приведения-отведения кисти, гребешка на локтевой кости и проксимальное срастание метакарпальных костей в аналог пряжки, вероятно, указывают на развитие перьевого покрова у авимима.

10. Предполагаемый термоизолирующий покров вместе с необычайно большим для динозавров количеством птичьих признаков в скелете могут указывать на теплокровность авимима.

11. Среди мезозойских рептилий нет другой группы, кроме теропод, в которой птичьи признаки получили бы такое широкое распространение, но все они разбросаны по разным формам главным образом меловым, являясь отражением параллельного по ним развития с птицами. Авимимиды же представляют собой яркий пример значительного набора птичьих признаков, большинство из которых совершенно не характерны для теропод и выражают морфологическую общность с птицами. Не имея оснований считаться предком птиц, они прекрасно иллюстрируют один из путей эволюции рептилий в направлении "орнитизации".

12. Сходство мозговых коробок меловой птицы *Hesperornis regalis* и некоторых теропод может указывать на общность их происхождения.

13. Птичьи признаки авимима и их распространение среди других теропод подтверждают предположение о том, что предки птиц были если и не среди тероподных динозавров, то внутри исходной для обеих линий группы.

14. Авимим является реальным примером формирования птичьей морфологии у бегающих бипедальных теропод, что позволяет довольно уверенно говорить о возможности появления летающих форм среди бегающих наземных животных без промежуточного древесного этапа.

15. Далеко зашедшая "орнитизация" авимима свидетельствует о перспективности поисков предков птиц среди наземных бипедальных форм, так как формирование крыла, главного атрибута полета, могло происходить и у них.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсболд Р.* О новом поздне меловом семействе мелких теропод Монголии // Докл. АН СССР. 1976. Т. 226, № 3. С. 685-688.
- Барсболд Р.* Беззубые хищные динозавры Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 28-39. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Барсболд Р.* О "птичьих" чертах в строении хищных динозавров // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983а, С. 96-103. (Тр. ССМПЭ; Вып. 24).
- Барсболд Р.* Хищные динозавры мела Монголии. М.: Наука, 1983б. 117 с. (Тр. ССМПЭ; Вып. 19).
- Барсболд Р., Перлз А.* Модификации таза заурисхий и параллельная эволюция хищных динозавров // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979. С. 39-44. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Будыко М.И.* Климат и жизнь. Л.: Гидрометеоздат, 1971. 125 с.
- Будыко М.И.* Термический режим динозавров // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 2. С. 179-188.
- Гамбарян П.П.* Бег млекопитающих. Л.: Наука, 1972. 334 с.
- Гладков Н.А.* Биологические основы полета птиц // Материалы к познанию фауны и флоры. Нов. сер. М.: МОИП, 1949. Вып. 18(33). 248 с.
- Дементьев Г.П.* Руководство по зоологии: Позвоночные. Птицы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 6. 856 с.
- Дзержинский Ф.Я.* Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: МГУ, 1972. 155 с.
- Дзержинский Ф.Я.* К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1974. № 11. С. 54-68.
- Дольник В.Р.* Биоэнергетика современных животных и происхождение гомойотермности // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 1. С. 60-74.
- Курзанов СМ.* Новый поздне меловой карнозавр из Ногон-Цава, Монголия // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976. С. 93-104. (Тр. ССМПЭ; Вып. 3).
- Курзанов СМ.* Строение мозговой коробки карнозавра *Itemirus* gen. nov. и некоторые вопросы краниальной анатомии динозавров // Палеонтол. журн. 1976б. № 3. С. 127-137.
- Курзанов СМ.* О необычных тероподах из верхнего мела МНР // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 39-50. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Курзанов СМ.* Особенности строения передних конечностей авимимы // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 108-112.
- Курзанов СМ.* Авимимус и проблема происхождения птиц // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983а. С. 104-109. (Тр. ССМПЭ; Вып. 24).
- Курзанов СМ.* Новые данные о строении таза авимимуса // Палеонтол. журн. 1983б. № 4. С. 115-116.
- Г Курзанов СМ., Банников А.Ф.* Новый завропод из верхнего мела МНР // № 2. С. 90-97.
- Курзанов С.М., Цыбин Ю.И.* Новые данные о верхнемеловых местонахождениях позвоночных района Байшин-Цав // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979. С. 108-112. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Малеев Е.А.* Гигантские карнозавры семейства *Tugannosauridae* // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 132-191. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Никитенко М.Ф.* Эволюция и мозг. Минск: Наука и техника, 1969. 342 с.
- Перлз А.* Новое семейство теропод из позднего мела Монголии // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979. С. 45-55. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Перлз А.* Новый сегнозаврид из верхнего мела Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С. 50-59. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Раушан А.С.* Уникальное перо птицы из отложений юрского озера Каратау // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 520-529.
- Сочава А.В.* Яйца динозавров из верхнего мела Гоби // Там же. С. 76-88.
- Татаринов Л.П.* Новый горнопоп из верхнепермских отложений Вологодской области // Там же. 1977. № 2. С. 97-104.
- Татаринов Л.П.* Современные данные о происхождении птиц // Орнитология. 1980. Вып. 15. С. 165-178.
- Хаскин В.В.* Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск: Наука, 1975. 97 с.
- Шестакова Г.С.* Die Entwicklung des Vogelfluges // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1927. Т. 25. С. 35-47.

- Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии. М.: Наука, 1947. 924 с.
- Шульгин Л.М.* Орнитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1940. 555 с.
- Юдин К. А.* О некоторых приспособительных особенностях крыла трубконосых птиц (отряд Tubinarea) // Зоол. журн. 1957. Т. 35, вып. 12. С. 1859-1873.
- Abel O.* Die Vorfahren der Vogel und ihre Lebensweise // Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. 1911. Bd. 68. S. 311.
- Bakker R.T.* The superiority of dinosaur // Discovery. 1968. Vol. 3. P. 11-22.
- Bakker R.T.* Dinosaur physiology and the origin of mammals // Evolution. 1971. Vol. 25. N 4. P. 636-658.
- Bakker R.T.* Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs // Nature. 1972. Vol. 238. P. 81-85.
- Bakker R.T.* Dinosaur renaissance // Sci. Amer. 1975. N232. P. 58-78.
- Ballmann P.* Die Vogel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstatt in Bayern // Zitteliana. 1969. Bd. 1. S. 5-60.
- Barsbold R.* Saurornithoididae, a new family of small theropod dinosaurs from Central Asia and North America // Palaeontol. pol. 1974. N30. P. 5-22.
- Bau G.* Zur Vogel-Dinosaurier-Frage // Zool. Anz. 1886. Bd. 8. S. 441-443.
- de Beer G.R.* Archaeopteryx lithographica and evolution // Adv. Sci. 1954. Vol. 11. P. 160-170.
- Beland P., Russell D.* Ectothermy in dinosaurs // Can. J. Earth Sci. 1978. Vol. 16. P. 250-255.
- Benton M.* No consensus on Archaeopteryx // Nature. 1983. Vol. 305. N 5930. P. 99-100.
- Bock W.J.* The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization // Syst. Zool. 1965. Vol. 14. P. 272-287.
- Bock W.J.* The origin and radiation of birds // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1969. Vol. 167. P. 147-155.
- Bock W.J., Miller W.* The scansorial foot of the woodpecker with comments on the evolution of perching and climbing foot in birds // Amer. Mus. Novit. 1959. V 5. P. 1-45.
- Boker H.* Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Jena: Fisher. 1935. Bd. 1. S. 304-371.
- Bremond J.* Analyse des quelques points remarquables sur revolution et la morphologie alaire des oiseaux // Homme et oiseau. 1982. Vol. 20. P. 194-206.
- Brett-Sur man M.K., Paul G.S.* A new family of bird-like dinosaurs linking Laurasia and Gondwanaland // J. Vertebr. Paleontol. 1985. Vol. 5. N 2. P. 133-138.
- Broom R.L.* On the early development of the appendicular skeleton of the ostrich with remarks on the origin of birds // Trans. South. Afr. Philos. Soc. 1908. Vol. 16. P. 355-368.
- Broom R.L.* On the South African pseudosuchian Euparkeria and allied genera // Pros Zool. Soc. London. 1913. P. 619-633.
- Caple G., Baldo R., Willis W.* The physics of leaping animals and the evolution of preflight // Amer. Natur. 1983. Vol. 121. N 4. P. 455-476.
- Charig A.J.* The evolution of archosaur pelvis and hind limb // Studies in Vertebrate evolution. N.Y., 1972. P. 121-155.
- Colbert E.H.* Relationships of the sauriscian dinosaurs // Amer. Mus. Novit. 1964. N 2181 P. 1-24.
- Colbert E.H., Russell D.A.* The small cretaceous dinosaur Dromaeosaurus // Ibid. 1969. Vol. 2380. P. 1-49.
- Coombs W.P.* Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs // Quart. Rev. Biol. 1978. Vol. 53. P. 393-418.
- Cracraft J.* The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1971. Vol. 144. art. 3. P. 173-266.
- Dames W.* Ueber Archaeopteryx // Palaontol. Abh. 1884. Bd. 2/3. S. 119-198.
- Desmond A.J.* The hot-blooded dinosaurs: A revolution in paleontology. N.Y.: Dial Press. 238 p.
- Dollo L.* Premiere note sur les dinosauriens de Bernissart // Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg. 1882. Vol. 1. P. 161-180.
- Dollo L.* Note sur la presence chez les oiseaux du trochanter des dinosauriens // Ibid. 1883. Vol. II. P. 13-20.
- Du Brul E.L.* The general phenomenon of bipedalism // Amer. Zool. 1962. Vol. 2. P. 205-208.
- Elzanovjski A.* Birds in Cretaceous ecosystems // Acta paleontol. pol. 1983. Vol. 28. N 1/2. P. 75-92.
- Evart J.C.* The nestling feathers of the mallard with observation on the composition origin and history of feathers // Proc. Zool. Soc. London. 1921. P. 609-642.
- Ewer R.F.* The anatomy of the thecodont reptile Euparkeria capensis Broom // Philos. Trans. Roy. Soc. London B., 1965. Vol. 248. N 751. P. 379-435.
- Fallipou C.* A-propos de l'origine des oiseaux // Miner, et fossiles. 1982. Vol. 8. N 88. P. 17-24.
- Feduccia A.* The age of birds. Cambridge: Harvard Univ. press, 1980. 196 p.
- Feduccia A., Tordoff H.B.* Feathers of Archaeopteryx // Science. 1979. Vol. 203. P. 10-21.
- Furbringer M.* Untersuchungen zur Morphologie und Systematic der Vogel // Amsterdam. Jena. 1888. P. 1-257.
- Galton P.M.* Ornithischian dinosaurs and the origin of birds // Evolution. 1970. Vol. 24. P. 448-462.
- Galton P.M.* Classification and evolution of ornithopod dinosaurs // Nature. 1972. Vol. 239. p. 464-466.
- Gegenbaur C.* Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig: Engelmann. 1878. 655 S.
- Gilmore Ch. W.* Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera Antrodemus (Allosaurus) and Ceratosaurs. // Bull. US Natur. Mus. 1920. Vol. 110. 159 p.

- Gilmore Ch. W.* A new coelurid dinosaur from the Belly Kiver Cretaceous of Alberta // Can. Dep. Mines Geol. Surv. Bull. Ser. Geol. 1924. Vol. 43. N 38. P. 1-12.
- Gilmore Ch.W.* Fossil lizards of Mongolia // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1943. Vol. 81. P. 361-384.
- Gradzinski R., Kazmierczak J., Lefeld J.* Geographical and geological data from Polish-Mongolian Palaeontological expeditions // Palaeontol. pol. 1968. N 19. P. 33-82.
- Gradzinski R., Kielan-Jaworowska Z., Maryanska T.* Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt formations of Mongolia // Acta geol. pol. 1977. Vol. 27. N 3. P. 281-318.
- Gregory W.K.* Evolution emerging. N.Y.: Macmillan, 1951. 736 p..
- Harrison C.J., Walker C.A.* Wyleyia: a new bird humerus from the Lower Cretaceous of England // Paleontology. 1980. Vol. 16. pt 4. P. 721-728.
- Hecht M., Tarsitano S.* Archaeopteryx and its paleoecology // Acta Palaeontol. pol. 1983. Vol. 28. N 1/2. P. 133-136.
- Heilmann G.* The origin of birds. Witherby; L. 1926. 208 p.
- Holmgren N.* Studies on the phylogeny of birds // Acta zool. 1955. Vol. 26. P. 243-328.
- Hopson J.A.* Relative brain size and behaviour in archosaurian reptiles // Annu. Rev. Ecol. and Syst. 1977. Vol. 8. P. 429-448.
- Hopson J.A.* Were the dinosaurs warm-blooded? // Mannheimer Forum 78/79 / Ed. Dr. Hoimar. 1979. P. 1-58.
- Hopson J.A.* Relative brain size in dinosaurs. Implications for dinosaurian Endothermy // A cold look at the warm-blooded dinosaurs. Boulder (Colo.). 1980. P. 287-310.
- Howcote M.E.* Archaeopteryx morphology // Nature. 1984. Vol. 310. N 5973. P. 104.
- von Huene F.R.* Beitrage zur Geschichte der Archosaurier // Geol. and Palaeontol. Abh. N.S. 1914. Bd. 13. S. 1-53.
- Huxley T.H.* On the animals which are most intermediate between the birds and reptiles // Annu. Mag. Natur. Hist. Ser. 4. 1868. Vol. 2. P. 12-31.
- Huxley T.H.* Further evidence of the affinity between the dinosaurian reptiles and birds // Quart. J. Geol. Soc. London, 1870. Vol. 26. P. 12-31.
- Jensen J.A.* Fossil eggs from Utah and a concept of surviving feathered reptiles // Proc. Utah Acad. Sci. Arts and Lett. 1969. Vol. 46. pt. 1. P. 125-133.
- Jensen J.A.* Another look at Archaeopteryx as the worlds oldest birds // Encyclia. 1981. Vol. 58. P. 109-128.
- Jepsen G.* Biology of bats. N.Y.; Acad. press, 1970. Vol. 1. P. 25-37.
- Kielan-Jaworowska Z.* Upper Cretaceous multituberculate genera from Bayn Dzak, Gobi Desert // Palaeontol. pol. 1970. Vol. 30. P. 35-49.
- Komarek V.* Anatomia avium domesticarum // Priroda. Bratislava, 1979. 162 p.
- Krebs B.* Die Archosaurier // Naturwiss. 1974. Bd. 61. S. 1-64.
- Lambe L.M.* The Cretaceous carnivorous dinosaur Gorgosaurus // Mem. Geol. Surv. Can. 1917 N100. P. 1-84.
- Lowe P.R.* On the relationships of the Struthioness to the dinosaurs and to the rest of the avian class // Ibis. 1935. Vol. 13, N 5. P. 398-432.
- Lowe P.R.* An analysis of the characters of Archaeopteryx and Archaeornis: Were they reptiles or birds? // Ibid. 1944. Vol. 86. P. 517-543.
- Maderson P.F.* On how an archosaurian scale might have given rise to an avian feather // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 424-428.
- Madsen J.H.* Allosaurus fragilis: a revised osteology // Bull. Utah Dep. Nat. Resour. 1976. Vol. 109.
- Marsh O.C.* Introduction and succession of vertebrate life in America // Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 1877. P. 211-258.
- Marsh O.C.* Odonthornithes: the extinct toothed birds of North America // Prof. Pap. Eng. Dep. US Army. 1880. Vol. 18. 201 p.
- Marsh O.C.* Description of new dinosaurian reptiles // Amer. J. Sci. Ser. 3. 1890. Vol. 39..P. 81-86.
- Martin L.D.* The origin of birds and of avian flight // Curr. Ornithol. 1983. Vol. 1. P. 105-109.
- Martin L.D., Stewart J.D., Wheatstone K.N.* The origin of birds: structure of the tarsus and teeth // Auk. 1980. Vol. 97. P. 86-93.
- Marx J.L.* Warm-blooded dinosaurs: pro and con // Science. 1978. Vol. 199. P. 1424-1426.
- Mayr E.* The emergence of evolutionary novelties // The evolution of life. Chicago: Univ. Chicago press. 1960. P. 349-380.
- McGowan C.* Selection pressure for high-body temperatures: implications for dinosaurs // Paleobiology. 1979. Vol. 5. N 3. P. 285-293.
- McGowan C.* Evolutionary relationships of ratites and carinates: evidence from ontogeny of tarsus // Nature. 1984. Vol. 307. N 5953. P. 733-735.
- Milner A.R.* Cosesaurus - the last proavian? Ibid. 1985. Vol. 315. N 6020. P. 544.
- Mudge B.F.* Are birds derived from dinosaurs? // Kans. Rev. Sci. 1879. Vol. 3. P. 224-226.
- Newman B.H.* Stance and gait in the flesh-eating dinosaur Tyrannosaurus // Biol. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 2. N 2. P. 119-123.
- Nikoloff L., Huene F.* Neue Vertebratenfunde in der Wüste Gobi // Neues Jahrb. Geil. und Paliontol. Monatsh. 1966. N 11. S. 691-694.
- Nopsca F.* Ideas on the origin of flight // Proc. Zool. Soc. London. 1907. P. 223-236.
- Nopsca F.* On the origin of the flight in birds // Ibid. 1923. P. 463-477.
- Nopsca F.* Noch einmal uber Proavis // Anat. Ariz. 1929. Bd. 1. S. 1-25.
- Osborn H.F.* Reconsideration of the evidence for a common dinosaur - avian stem in the Permian // Amer. Natur. 1900. Vol. 34. P. 777-799.
- Osborn H.F.* Ornitholestes hermanni. a new compsognathid dinosaur from the Upper Jurassic // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1903. Vol. 19. P. 281-296.
- Osborn H.F.* Skeletal adaptations of Ornitholestes. Struthiomimus. Tyrannosaurus // Ibid. 1917a. Vol. 35. art. 43. P. 733-771.

- Osborn H.F.* The "ostrich" dinosaur and the "tyrant" dinosaur // *Amer. Mus. J.* 1917b. Vol. 17. P. 5-13.
- Osmolska H.* Classified tarsometatarsi in theropod dinosaurs // *Palaeontol. pol.* 1981. N 42. P. 79-95.
- Osmolska H., Roniewicz E., Barsbold R.* A new dinosaur. *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia: Results of the Polish-Mongol. Paleontol. Exp. 1972. Part IV // *Ibid.* 1972. N 27. P. 103-143.
- Ostrom J.H.* Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the lower Cretaceous of Montana // *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist.* 1969a. N30. 165 p.
- Ostrom J.H.* Terrestrial vertebrates as indicators of Mesozoic climates // *Proc. North Amer. Paleontol. Convent. Pt D.* 1969b. P. 347-376.
- Ostrom J.H.* The ancestry of birds // *Nature.* 1973. Vol. 242. P. 136.
- Ostrom J.H.* Archaeopteryx and the origin of flight // *Quart. Rev. Biol.* 1974. Vol. 49. P. 27-47.
- Ostrom J.H.* The origin of birds / Ed. F.A. Donath // *Annu. Rev. Earth and Planet. Sci.* 1975. Vol. 3. P. 55-57.
- Ostrom J.H.* Archaeopteryx and the origin of birds // *Biol. J. Linn. Soc.* 1976a. Vol. 8. N 2. P. 91-182.
- Ostrom J.H.* On a new specimen of the Lower Cretaceous Theropod dinosaur // *Breviora.* 1976b. N439. P. 1-21.
- Ostrom J.H.* Some hypothetical anatomical stages in the evolution of avian flight // *Smithson. Contribs Paleobiol.* 1976b. Vol. 27. P. 1-21.
- Ostrom J.H.* Osteology of *Compsognathus longipes* // *Zitteliana.* 1978. Bd. 4. S. 73-118.
- Ostrom J.H.* Bird flight: how did it begin? // *Amer. Sci.* 1979. Vol. 67, N 1. P. 46-56.
- Ostrom J.H.* The evidence for endothermy in dinosaurs // A cold look at the warm-blooded dinosaurs. Boulder (Colo.), 1980. P. 15-60.
- Padian K.* Macroevolution and the origin of major adaptations: vertebrate flight as a paradigm for analysis of patterns // *Proc. 3rd Forth Amer. Paleontol. Convent.* 1982. Vol. 2. P. 381-392.
- Padian K.* A functional analysis of flying and walking in pterosaurs // *Paleobiology.* 1983. Vol. 9, N3. P. 218-239.
- Parker T.J.* On the skeleton of *Notornis mantelli* // *Trans. Proc. N.Z. Inst.* 1882. Vol. 14. P. 245-258.
- Parker W.K.* On the morphology of birds // *Proc. Roy. Soc. London,* 1887. Vol. 42. P. 52-58.
- Parkes K.S.* Speculations on the origin of feathers // *Liv. Bird.* 1966. Vol. 5. P. 77-86.
- Parks W.A.* *Struthiomimus brevitertius* — a new species of dinosaur from the Edmonthton formation of Alberta // *Trans. Roy. Soc. Can. Ser.* 3. 1926. Vol. 20, sect. 4. P. 65-70.
- Parks W.A.* *Struthiomimus samueli* - a new species of dinosaur from belly River formation of Alberta // *Univ. Toronto Stud. Ser. Geol.* 1928. Vol. 26. P. 1-24.
- Petronievics B.* Les deux oiseaux fossiles les plus anciens // *An. Geol. Pen. Balkan.* 1950. Vol. 18. P. 18-127.
- Pycraft W.P.* The origin of birds // *Knowledge and Sci. News.* 1906. Vol. 29. P. 531-532.
- Raath M.A.* A new coelurosaurian dinosaur from the forest Sand-stone of Rhodesia // *Arnoldia (Rhodesia).* 1969. Vol. 4, N 28. P. 1-25.
- Regal P.J.* The evolutionary origin of feathers // *Quart. Rev. Biol.* 1970. Vol. 50. P. 35-66.
- Romer A.S.* The pelvic musculature of saurischian dinosaurs // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1923. Vol. 48. P. 605-617.
- Romer A.S.* *Vertebrate paleontology:* 3rd ed. Chicago: Univ. Chicago press, 1966. 468 p.
- Russell D.A.* Intracranial mobility in mesosaurs // *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist.* 1964. Vol. 86. P. 1-19.
- Russell D.A.* A new specimen of *Stenonychosaurus* from the Oldman Formation (Cretaceous) of Alberta // *Can. J. Earth Sci.* 1969. Vol. 6, N4. P. 595-612.
- Russell D.A.* Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of Western Canada // *Ibid.* 1972. Vol. 9, N4. P. 375-402.
- Russell D.A., Seguin R.* Reconstruction of the small Cretaceous theropod *Stenonychosaurus inequalis* // *Syllogeus.* 1982. N 37. P. 1-43.
- Seeley H. Y.* The classification of the Dinosauria // *Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.* 1888. Vol. 57. P. 698-699.
- Silverin B.* On Archaeopteryx och faglarans ursprung // *Var fsgelvarld.* 1981. Bd. 40. N 6. S. 367-390.
- Simpson G.G.* Fossil penguins // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1946. Vol. 87. P. 1-95.
- Simpson G.G.* Fossil birds and evolution // *Contribs. Sci. Natur. Hist. Mus.* 1980. Vol. 330. P. 3-8.
- Sternber CM.* Two new theropod dinosaurs from the Belly River formation of Alberta // *Can. Field-Natur.* 1932. Vol. 46, N 5. P. 99-105.
- Strack D.* *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* B.; New York: Springer, 1979. Bd. 2. S. 1-776.
- Sulimski A.* Macrocephalosauridae from the Late Cretaceous of Mongolia // *Palaeontol. pol.* 1975. N33. P. 25-102.
- Swinton E.* The origin of birds. L.; N.Y.: Acad. press, 1960. P. 1-15.
- Sy M.* Funktionelle-anatomische Untersuchungen am Vogelflugel // *J. Ornithol.* 1936. Bd. 84, H. 2. S. 215.
- Tarsitano S., Hecht M.K.* A reconsideration of the reptilian relationships of Archaeopteryx // *Zool. J. Lin. Soc.* 1980. Vol. 69, N 2. P. 149-182.
- Thulborn R.A.* Dinosaur polyphyly and the classification of archosaurs and birds // *Austral. J. Zool.* 1975. Vol. 23. P. 249-270.
- Thulborn R.A.* The avian relationships of Archaeopteryx and the origin of birds // *Zool. J. Lin. Soc.* 1984. Vol. 82. N 1/2. P. 119-158.
- Tucker B.W.* Some observations on Dr. Lowe's theory of the relationships of the struthionies to the dinosaurs and to other birds // *Proc. 8th Intern. Omit. Congr. Oxford,* 1938. P. 224-226.

- Vogt C.* Reptilien und Vogel aus alter und neuer Zeit // Westermann's Monatsheft. 1878. Bd. 45. S. 123-131.
- Walker A.D.* New light on the origin of birds and crocodiles // *Nature*. 1972. Vol. 237. P. 257-263.
- Walker A.D.* Evolution, organic // McGraw-Hill yearbook of science and technology. N.Y., 1974. P. 177-179.
- Walker A.D.* Evolution of the pelvis in the birds and dinosaurs // *Linn. Soc. Symp. Ser.* 1977. N4. P. 319-358.
- Walker A.D.* New subclass birds from the Cretaceous of South America // *Nature*. 1981. Vol. 292, N5818. P. 51-53.
- Walker A.D.* The braincase of Archaeopteryx // The beginnings of birds: Proc. Intern. Archaeopteryx Conf. Eichstatt, 1985. P. 123-134.
- Watson D.M.* The evolution of the birds // Creation by evolution. N.Y., 1928. P. 1-15.
- Wellnhofer F.* Das funfte Skelettexemplar von Archaeopteryx // *Palaeontographica*. 1974. Bd. 147. S. 169-216.
- Whetstone K.N.* Braincase of Mesozoic birds // *J. Vertebr. Paleontol.* 1983. Vol. 2, N 4. P. 439-452.
- Whetstone K.N., Martin L.D.* New look at the origin of birds and crocodiles // *Nature*. 1979. Vol. 279. P. 234-236.
- Whetstone K.N., Why brow P.J.* A "cursorial" crocodilian from the Triassic of Lesotho, Southern Africa // *Occas. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kans.* 1983. N 106. P. 1-37.
- Williston S.W.* Are birds derived from dinosaurs? // *Kans. Rev. Sci.* 1879. Vol. 3. P. 457-460.
- Worden A.N.* Functional anatomy of birds. L.: Chapel River press, 1958. 136 p.

**СОКРАЩЕННЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ,
ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ В РИСУНКАХ**

An — angulare
Ae - articulare
Bo - basioccipitale
Bs - basisphenoideum
F - femur
Fi - fibula
Fr-Pa - fronto-parietale
Il - ilium
Is - ischium
La - lacrimale
N - nasale
Orb - orbita
Os - orbitosphenoideum
Pmx - praemaxillare
Po - postorbitale
Pro - prooticum
Ps - parasphenoideum
Pt - pterygoideum
Pu - pubis
Q - quadratum
Qj - jugale + quadrato-jugale
So - supraoccipitale
Sur - suprangulare
ac - acetabulum
ant - antitrochanter
c - crista
ca - caput articulare
cac - condylus accessorius
cc - costa cervicis
cce - canalis centralis
ccn - crista cnemialis
cd - crista deltopectoralis
cf - caput femoris
ci - foramen carbaticum internum
cl - condylus lateralis
cm - condylus medialis
coc - condylus occipitalis
cos - crista ossea
cq - condylus quadratus
cr - condylus radialis
cs - canalis spinalis
ct - crista tuberalis
cu - condylus ulnaris
cv - corpus vertebrae
d - denticulus
d II-d IV - digitipedis
de - ductus endolymphaticus
dp - diapophysis
ds - dorsum sellae
em - epicondylus medialis
ep - epapophysis
fcr - fissura craniofacialis
fh - fossa hypophysialis

fi - foramen jugulare
fn - foramen nasalis
fo - fenestra ovalis
fp - fossa poplitea
fr - fenestra rotundum
frm - foramen rami mandibulare internus
fs - fovea supratrochlearis
hp - hypantrum
hy - hypapophysis
la - linea aspera
lp - tuberculum ligamenti postorbitale
lt - excavatio ligamenti teres
mcp I - mcp III - metacarpalia
mext - insertio m. extensor metacarpi radialis
mit - insertio m. ilio-trochantericus
mid - insertio m. latissimus dorsi
mtt II - mtt V - metatarsalia
par - processus paroccipitalis
pbpt — processus basipterygoideus
pfl - processus flexorius
pl - pleurocoel
pod - processus odontoideus
poz - postzygapophysis
ppm - processus praemaxillare
ppo - parapophysis
pra - processus retroarticularis
prf - processus fibularis
pril - processus iliacus
pris - processus ischiadicus
prp - processus pubicus
pri - processus tibialis
prz - praezygapophysis
psc - processus supracondyloideus
rc - ramus cochlearis
rin - recessus intracusticus
rp - recessus paroccipitalis
rv - ramus vestibuli
sas - sulcus arteriae supraorbitalis
sanp - sulcus arteriae et nervi palatini
sbo - sinus basioccipitalis
st - sulcus transversus
svcm - sulcus venae cerebialis medium
t - tuberculum
tex - tuberculum externum
tm - tuberculum mediale
trm - trochanter major
trmn - trochanter minor
trq - trochanter quartus
ts - tuberculum sphenoccipitalis
vcma - foramen anterior venae cerebialis medium
vcmp - foramen posterior venae cerebialis medium
I, II, V-XII - отверстия черепномозговых нер-
ВОВ

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ | 5 |
| ИСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ | 6 |
| МАТЕРИАЛ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ | 12 |
| СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ | 16 |
| МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА | 17 |
| Череп | 17 |
| Осевой скелет | 25 |
| Передние конечности | 33 |
| Тазовый пояс | 35 |
| Задние конечности | 40 |
| МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СКЕЛЕТА | 45 |
| Общий очерк | 45 |
| Особенности строения передних конечностей и черепа | 52 |
| ЗНАЧЕНИЕ АВИМИМА ДЛЯ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ | 62 |
| О птичьих признаках авимима и некоторых теропод | 62 |
| О происхождении птиц и птичьего полета | 77 |
| ВЫВОДЫ | 85 |
| ЛИТЕРАТУРА | 87 |
| ТАБЛИЦЫ I-IV | |