

ХРОНИКИ ТИРАННОЗАВРА

БИОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ
САМОГО ИЗВЕСТНОГО
ХИЩНИКА В МИРЕ

David Hone

THE
TYRANNOSAUR
CHRONICLES

THE BIOLOGY OF
THE TYRANT DINOSAURS

BLOOMSBURY
sigma


Дэвид Хоун

ХРОНИКИ ТИРАННОЗАВРА

БИОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ
САМОГО ИЗВЕСТНОГО
ХИЩНИКА В МИРЕ

Перевод с английского



Москва
2017

УДК 568.19
ББК 28.1
Х85

Переводчик Анна Олефир
Научный редактор Александр Аверьянов, д-р биол. наук
Редактор Антон Никольский

Хоун Д.
Х85 Хроники тираннозавра: Биология и эволюция самого известного хищника в мире / Дэвид Хоун ; Пер. с англ. — М. : Альпина нон-фикшн, 2017. — 358 с.

ISBN 978-5-91671-744-0

В современной нам экосистеме нет суперхищников. Нам трудно представить себе животное длиной 14 метров и весом под 10 тонн, нападающее на травоядных животных сопоставимого размера. Именно таким был самый знаменитый хищник всех времен — тираннозавр. В изучении палеобиологии тираннозавров и других динозавров за последние годы были сделаны выдающиеся открытия. Каждый год описываются десятки новых видов динозавров. Эта книга — невероятно интересное и подлинно научное путешествие длиной 100 миллионов лет, от среднеюрского до конца мелового периода. В ней известный специалист по тираннозаврам Дэвид Хоун дает наиболее полное представление об эволюции и всех сторонах жизни этих удивительных древних рептилий и их современников в свете новейших палеонтологических исследований.

УДК 568.19
ББК 28.1

Все права защищены. Никакая часть этой книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме и какими бы то ни было средствами, включая размещение в сети интернет и в корпоративных сетях, а также запись в память ЭВМ для частного или публичного использования, без письменного разрешения владельца авторских прав. По вопросу организации доступа к электронной библиотеке издательства обращайтесь по адресу mylib@alpina.ru.

ISBN 978-5-91671-744-0 (рус.)
ISBN 978-1-4729-1125-4 (англ.)

© David Hone, 2016
© Издание на русском языке, перевод, оформление.
ООО «Альпина нон-фикшн», 2017

Оглавление

Предисловие к русскому изданию	7
Предисловие	11
Примечание иллюстратора	13
Об именах и временах	17
Знакомство с анатомией скелета тираннозавров	25
ЧАСТЬ I. ВВЕДЕНИЕ	31
Глава 1. Знакомство с динозаврами	33
Глава 2. Кто такой тираннозавр?	47
Глава 3. Виды тираннозавров	65
Глава 4. Родственные связи тираннозавров	79
Глава 5. Тираннозавры во времени и пространстве	91
ЧАСТЬ II. МОРФОЛОГИЯ	107
Глава 6. Череп	109
Глава 7. Туловище	121
Глава 8. Конечности	135
Глава 9. Внешний вид	149
Глава 10. Физиология	161
Глава 11. Изменения	179
ЧАСТЬ III. ЭКОЛОГИЯ	193
Глава 12. Размножение и рост	195
Глава 13. Добыча	213

Глава 14. Конкуренты.....	239
Глава 15. Добыча пищи	261
Глава 16. Поведение и экология.....	281
ЧАСТЬ IV. ЧТО ДАЛЬШЕ?.....	295
Глава 17. <i>Тираннозавр</i> : факты и фантазии.....	297
Глава 18. Будущее.....	307
Глава 19. Заключение.....	321
Книги по теме.....	329
Музеи и онлайн-источники	335
Благодарности	339
Библиография.....	341
Предметно-именной указатель.....	351

Предисловие к русскому изданию

В современном мире нет суперхищников. Нам трудно представить хищное животное длиной 14 м и весом больше 8 т, нападающее на травоядных животных сопоставимого размера. Именно таким был самый знаменитый хищник всех времен — тираннозавр. Хотя переведенная на русский язык литература по динозаврам весьма внушительна, она включает в основном издания для детей, где нельзя найти более или менее научно достоверные сведения о тираннозаврах. Данная книга восполняет этот пробел. В ней подробно обсуждаются разнообразные аспекты биологии тираннозавров. Из книги мы узнаем, что известный всем *Tyrannosaurus rex* — на самом деле вершина эволюции целой линии хищных динозавров, которые успешно развивались с середины юрского периода и далеко не всегда были суперхищниками. Читатель может познакомиться с началами зоологической номенклатуры и узнать разницу между тираннозаврами, тираннозавридами и тираннозавроидами. Автор книги — Дэвид Хоун, сравнительно молодой исследователь, успевший прославиться описанием одного из тираннозаврид — чжучэнтираннуса из позднего мела Китая. Кроме написания научно-популярных книг, Дэвид Хоун проводит большую работу по популяризации палеонтологии в интернете. Он ведет несколько блогов и активно участвует в работе сайта «Спросите биолога» (<http://askabiologist.org.uk/>).

В изучении палеобиологии тираннозавров и других динозавров за последние годы были сделаны выдающиеся открытия. Когда-то динозавры рассматривались как холоднокровные рептилии, греющиеся на солнце и медленно переварива-

ющие пищу. Сейчас установлено, что для многих динозавров был характерен высокий уровень метаболизма и они вели активный образ жизни. Все хищные динозавры, включая тираннозавров, а также некоторые орнитисхий были покрыты перьевым покровом. Строение перьев варьировало от простых нитевидных образований и пуховых перьев до контурных и маховых перьев с опахалом. У некоторых хищных динозавров кости были пронизаны каналами для воздушных мешков, что предполагает наличие у них двойного дыхания, как у птиц. Подробно изучены особенности роста тираннозавров и установлено наличие у них полового диморфизма. По современным представлениям, тираннозавры — активные хищники, способные развивать скорость до 5–11 м/с. У них были хорошо развиты обоняние и слух, они обладали бинокулярным зрением. В целом тираннозавры были очень эффективными хищниками, хорошо приспособленными для поиска и добычи крупных животных — травоядных динозавров.

Как справедливо пишет Дэвид Хоун в предисловии, скорость поступления новых данных о тираннозаврах и динозаврах вообще резко возросла в последние годы. Каждый год описываются десятки новых видов динозавров. Больше половины известных таксонов тираннозавроидов было описано в этом веке. Уже после публикации английского варианта книги Хоуна появилось описание тираннозавроида тимурленгии, найденного в Узбекистане. Открытие тимурленгии заполнило важный пробел в эволюции тираннозавроидов, приходящийся на первую половину позднего мела. По результатам филогенетического анализа тимурленгия является промежуточной формой между древнейшими базальными тираннозавроидами и гигантскими тираннозавридами конца позднего мела. Тимурленгия еще не достигала гигантского размера, и у этого таксона еще не развилась интенсивная пневматизация черепа, характерная для *Tyrannosaurus rex* и родственных видов. Однако тимурленгия уже обладала высокоразвитым мозгом и продвинутым строением внутреннего уха, характерным для позд-

них тираннозаврид. Очевидно, что тираннозавроиды быстро увеличивались в размерах в конце мелового периода. Эволюционному успеху этой группы способствовало развитие мозга и органов чувств, которые уже наблюдаются у небольших по размерам тираннозавроидов тимурленгия.

Из ископаемых, найденных на территории России, описан один из среднеюрских предков тираннозавроидов — килеск, родственный процератозавру и гуаньлуну из Великобритании и Китая. Килеск был сравнительно небольшим динозавром — примерно 5–6 м в длину. Зубы тираннозавров известны еще с начала XX в. из отложений конца верхнего мела в Амурской области. По этим зубам был описан первый таксон тираннозавров из России — *Albertosaurus periculosus*. Этот таксон сейчас считается не валидным, поскольку описан по не диагностичному материалу. Возможно, когда-нибудь в России будут найдены более полные остатки тираннозаврид — настоящих суперхищников.

*Александр Аверьянов,
доктор биологических наук, профессор РАН*

Предисловие

Когда вы пишете научную книгу длиной 90 000 слов, можете быть вполне уверены в двух фактах. Первый: в ней окажется как минимум две, а может, и больше достаточно серьезных ошибок; и второй: к моменту публикации она устареет. С первым я практически смирился, а второй важно объяснить подробнее. Темп и количество открытий и научных исследований по теме динозавров постоянно увеличиваются, так что в среднем чуть ли не каждую неделю дается название очередному виду в придачу ко всем новым исследованиям по поведению, анатомии, экологии, эволюции и т. д., которые будут опубликованы за это время.

С тех пор как в 1905 г. тираннозавров впервые выделили в отдельную группу динозавров с родовым названием *тираннозавр* (*Tyrannosaurus*), о них было написано огромное количество научных работ. Результаты моего беглого поиска, не сравнимые с исчерпывающей цифровой библиотекой, дали более 1500 статей и книг, имеющих отношение к данной теме. Одна из известных статей занимает около 150 страниц и представляет собой главным образом описание *одного-единственного* скелета. Мы знаем о тираннозаврах чрезвычайно много, и эти знания растут быстрее, чем я пишу эту книгу. Мне уже несколько раз пришлось добавлять или переписывать разделы, чтобы включить туда новые идеи, новые данные и даже совершенно новые виды, которые были описаны, пока книга создавалась.

Она не задумывалась как учебник или справочник, так что я лишь вскользь цитирую некоторые формальные научные труды, являющиеся основой нашего знания о тираннозаврах. Полный список статей по одним только тираннозаврам оказался бы длиннее всей этой книги, так что я при всем желании

не смог бы включить их все. Однако мне было важно упомянуть ключевые статьи и показать научные основания идей и гипотез, излагаемых по ходу работы. Там, где необходимо, в тексте даны ссылки на источники, которые перечислены в конце книги. Хотя список литературы весьма далек от полного, вся информация здесь подкреплена, насколько возможно, хотя бы несколькими научными исследованиями (разумеется, в некоторых работах эти данные оспариваются, ставятся под сомнение или даже опровергаются), кроме тех мест, где я прямо заявляю, что какое-либо высказывание основано прежде всего на моих мнениях и идеях. Даже при этом на каждую статью из списка литературы приходится, вероятно, десятки других статей, рассматривающих изложенные здесь идеи, и аналогично для каждой упомянутой или приведенной в иллюстрациях окаменелости могут найтись еще десятки или сотни ископаемых экземпляров, служивших объектом изучения или анализа, поддерживающего рассматриваемую идею.

В этой книге я попытался придерживаться золотой середины, излагая в основном то, что считаю предметом единодушного согласия среди исследователей динозавров. Менее популярные идеи также важны, однако объем книги ограничивает возможность рассмотрения некоторых вопросов. Я постарался оптимально структурировать и упростить зачастую сложные и трудные темы, не упустив при этом тонкости или важные контраргументы, и отдать должное идеям и исследователям, насколько это возможно при ограниченном объеме книги; мое намерение — представить беспристрастный и сбалансированный взгляд на то, какими, по моему мнению, были тираннозавры.

Примечание иллюстратора

Научное иллюстрирование ископаемых животных — любопытное занятие. Цель его — создать максимально точное изображение вероятного внешнего вида вымерших организмов, в данном случае тираннозавров и их родственников. Естественно, это изображение не может быть абсолютно точным — ведь часть костей обычно отсутствует, а многие из сохранившихся деформировались, находясь под прессом многих тонн горных пород на протяжении десятков миллионов лет. Если складывать скелет непосредственно из найденных костей, он окажется неполным и зачастую неестественно искривленным.

Я же вместо этого стремился дать максимально точное вероятное отображение того, как скелет располагался внутри живого организма. Первой задачей здесь было правильно уловить и изобразить пропорции. Где возможно, я старался сам сделать измерения оригинальных костей, а там, где затраты и расстояния этого не позволяли, полагался на измерения, выполненные коллегами. Все они сверены с обширной и постоянно растущей научной литературой о динозаврах.

Изображение костей динозавров с соблюдением формы и пропорций — это замечательно, но для полной реконструкции скелета требуется расположить кости в соответствии с тем, как они размещались в теле животного при его жизни. Здесь я опирался на тщательное и подробное изучение экземпляров ископаемых животных, обширную научную литературу по биомеханике и функциональной морфологии, а также для сравнения на анатомические препараты современных организмов.

Где возможно, я старался выполнять анатомические изображения на основании имеющихся данных, однако, разумеется, наши нынешние знания ограничены. Отсутствующие данные

Сравнение разных экземпляров тираннозавров (*Tyrannosaurus rex*)

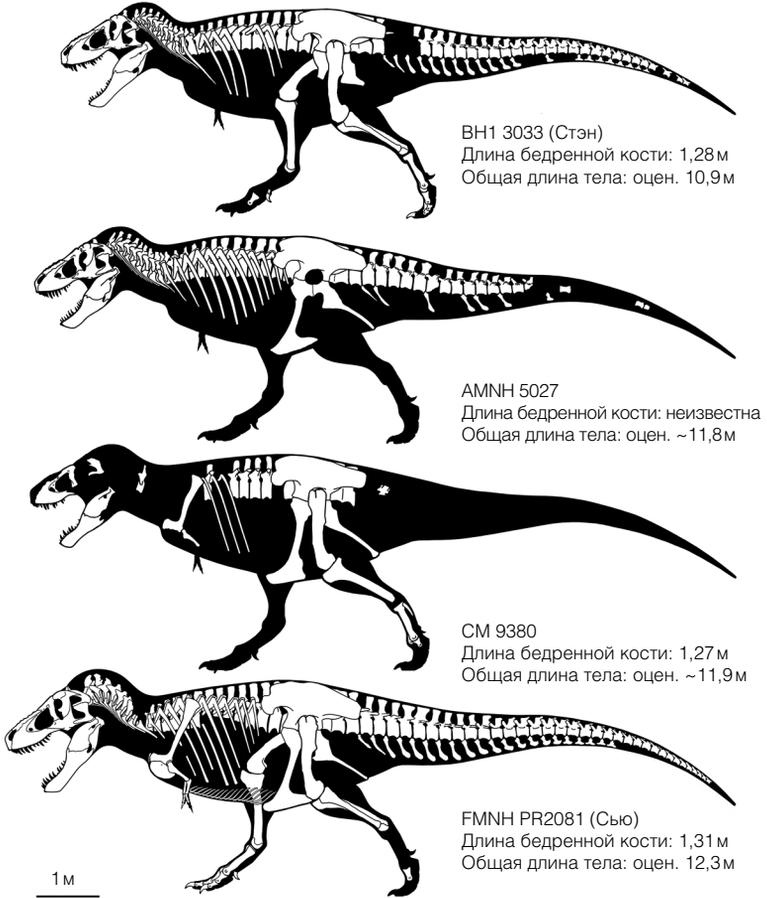


Рис. 1. Ряд скелетов тираннозавров (*Tyrannosaurus rex*). Очень немногие скелеты динозавров собраны целиком, т. е. наличествуют все кости, причем в хорошем состоянии, но между разными экземплярами есть значительные области совпадения, так что мы можем с абсолютной уверенностью восстановить целый скелет по этим неполным останкам

были взяты у других экземпляров того же вида или их близких родственников, а когда конкретные материалы отсутствовали, применялась анатомическая логика (рис. 1). Будущие открытия, несомненно, потребуют пересмотра современных интерпретаций.

Несмотря на возможные ошибки, были приложены все усилия, чтобы воссоздать визуальный образ этих вымерших чудовищ, соответствующий нашим нынешним представлениям о них. Надеюсь, вам они покажутся столь же потрясающе интересными, как и мне.

Скотт Хартман

Об именах и временах

На всем протяжении данной книги встречаются разнообразные научные названия тираннозавров и, разумеется, других динозавров — как отдельных родов и видов, так и официально признанных эволюционных групп (называемых термином «клады»). Терминология и правила конструирования и присвоения этих названий могут показаться сложными и непонятными, тем не менее важно уметь ими пользоваться. Научная терминология существует именно для того, чтобы давать конкретное и точное обозначение, не допускающее путаницы и двусмысленности. Не имеет смысла заново изобретать колесо.

Немногие старые наименования таксономических рангов организмов (царство, тип, класс, отряд, семейство, род и вид) используются современными биологами и палеонтологами. Хотя термины типа «семейство псовые» и «класс птицы» по-прежнему встречаются, исследователи все больше отходят от них, поскольку между различными группами нет четких соответствий. Мы по-прежнему представляем себе группы внутри групп (так, все люди — обезьяны, все обезьяны — приматы, все приматы — млекопитающие и т. д.), и научные названия по-прежнему используются, чтобы обозначать кладу (*Homo*, *Hominidae*, *Primata*, *Mammalia*), но ранги больше не считаются частью этой системы.

Исключение — родовые и видовые названия, традиционное научное или двойное название (часто еще именуемое «латинским»). По крайней мере некоторые из них будут узнаваемы для многих людей: например, *Homo sapiens*, *Boa constrictor* и, да, *Tyrannosaurus rex*. Вид — это базовое понятие в биологии, по сути, оно обозначает группу особей, связанных друг с дру-

гом более близким родством, чем с любыми другими особями (другими видами). На самом деле биологам весьма непросто выделять виды в связи с ошеломляющим разнообразием живых организмов в мире и с тем фактом, что в ходе эволюции виды и филогенетические линии постоянно меняются. Особи, составляющие вид *Boa constrictor* в настоящее время, — не те, что будут жить через 10 или 100 лет после нынешнего момента, и не те, которые существовали 1000 лет назад. Виды в итоге плавно переходят один в другой, хотя это, разумеется, обычно трудно увидеть в пределах человеческой жизни или в палеонтологической летописи.

Когда виду присваивается собственное название, его относят к какому-либо роду, и эти два слова используются вместе, чтобы точно идентифицировать организм; это важно, поскольку внутри одного рода может быть множество видов. В случае динозавров почти во всех родах имеется только один вид, и в результате исследователи (и общественность) чаще всего ссылаются в основном на родовое название, т. е. обычно скажут *трицератопс* и *диплодок*, но довольно редко — *трицератопс грубый* (*Triceratops horridus*), или *диплодок Карнеги* (*Diplodocus carnegiei*), или, например, *диплодок длинный* (*Diplodocus longus*). Часто используется сокращенная форма, которая содержит только начальную букву родового названия, — так *Tyrannosaurus rex* превращается в *T. rex*. Названия родов и видов пишут курсивом, а родовое название, но не видовое — с заглавной буквы. В случае тираннозавров для каждого из упоминающихся родов, кроме *алиорама*, в настоящее время известен только один вид, так что для простоты обычно используют только родовое название, поскольку оно однозначно указывает на животное (например, *Tyrannosaurus* вместо *Tyrannosaurus rex*).

Определение вида, которое вы наверняка хорошо знаете (группа организмов, способных производить потомство друг с другом), — только одно из используемых определений этого понятия, но оно не особенно полезно для не имеющих пола

бактерий или, кстати говоря, вымерших животных, известных только по ископаемым останкам, поэтому также широко применяются и другие определения. В случае ископаемых животных палеонтологи пользуются «морфологической концепцией вида» — если коротко, они задаются вопросом, имеют ли организмы ряд устойчивых анатомических различий, которые, скорее всего, проявлялись у живых представителей вида. Так, например, когда идентифицируют различные ископаемые останки, размер не очень хорошее основание для сравнения (среди представителей многих видов есть значительно различающиеся по размеру особи), как и незначительные отличия вроде одного лишнего или недостающего зуба. Однако серьезное отличие, такое как более длинные ноги, или три пальца вместо четырех, или гребень на черепе, может быть более веским основанием. Тем не менее могут возникать разногласия по поводу того, действительно ли два скелета «достаточно различны», чтобы получить различные видовые или родовые названия, и критерии для разных групп, как правило, различаются в зависимости от имеющихся данных и в некоторой степени от ученых, занимающихся данным исследованием.

Кто кому родственник

За последние лет двадцать значительная часть научной работы переместилась в область родственных связей между видами, в том числе и для динозавров тоже. Суть метода в том, что организм по разнообразным характеристикам сопоставляется и сравнивается с другими видами. Те, у кого оказывается наибольшее количество общих черт, считаются ближайшими родственниками друг друга, поскольку в наименьшей степени изменились относительно общего предка. В случае тираннозавров речь идет о пяти основных группах: тираннозавроиды и тираннозавриды, а далее процератозавриды, альбертозаврины и тираннозаврины (рис. 2). Одни группы включены в другие группы, так что все тираннозаврины и альбертозав-

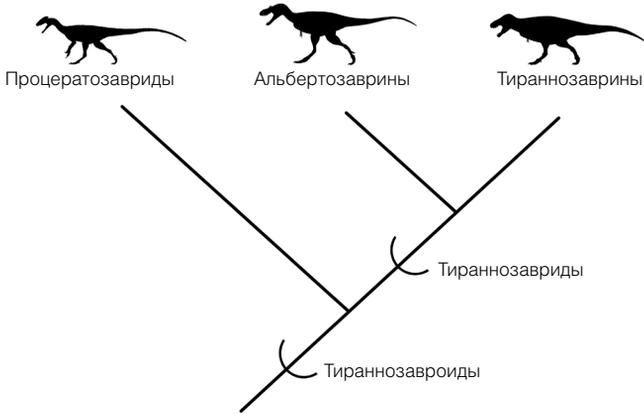


Рис. 2. Очень упрощенная филогения главных клад тираннозавров

рины также относятся к тираннозавридам, а все тираннозавриды являются тираннозавроидами. Мы также можем пользоваться этими названиями, чтобы исключать роды, не входящие в группу, например говоря о нетираннозавринных тираннозавридах. Эта система поначалу выглядит несколько громоздкой, но к ней довольно легко привыкнуть.

Во всей книге слово «тираннозавр» используется в качестве синонима термина «тираннозавроид», охватывая всех животных, показанных на рис. 2. Это не формальные научные термины, но они удобны и, на мой взгляд, уместны. Палеонтологи пользуются термином «нептичьи динозавры», потому что птицы на самом деле являются динозаврами; однако здесь для облегчения чтения наименование «динозавр» подразумевает только «традиционных» динозавров и не включает птиц.

Всему свое время и место

Важно поместить тираннозавров в правильный временной и географический контекст, если мы собираемся изучить их глубоко и подробно. Мир, в котором они обитали (можно

даже сказать «миры», учитывая продолжительность их существования и произошедшие за это время изменения), очень сильно отличался от того, как мы его видим сейчас. Континенты располагались иначе, климат был другой, и окружавшие тираннозавров виды (конкуренты, добыча, растения, паразиты и т. д.) были иными, и эти факторы влияли на то, как тираннозавры жили, эволюционировали и умирали.

Поверхность нашей планеты постоянно меняется. Если каждый день смотреть в окно, то можно и не замечать особенных перемен, но взаимосвязанные процессы эрозии и образования осадков идут постоянно: материал уносится из одного места и откладывается в другом. Отдельные масштабные события вроде наводнений, извержений вулканов и горных оползней могут перемещать тысячи тонн материала за считанные минуты, но в основном такие процессы происходят слишком медленно, чтобы их увидеть или оценить в рамках человеческой жизни, однако при наличии достаточного времени и в самом деле «горы поглотит море»*.

Движение континентов происходит еще медленнее. В ходе отдельных «волнующих» событий вроде землетрясений континентальные плиты могут за секунды переместиться на несколько метров, однако обычно они продвигаются на пару-тройку миллиметров в год. Но опять же подобные явления трудно оценить за человеческую жизнь, которая редко длится хотя бы столетие, а при обсуждении динозавров мы зачастую рассматриваем континентальные изменения, происходившие в течение миллионов или даже десятков миллионов лет.

Важно отметить, что такой фактор, как расположение континентов, влияет на местный климат и погоду, а также ограничивает либо способствует перемещению разнообразных биологических видов между массивами суши. К тому же следует учитывать, что в связи с дрейфом континентов многие ископаемые останки, вероятно, изменили свое местоположение.

* Цитата из песни Led Zeppelin «Thank You». — Прим. пер.

В юрском периоде было относительно легко пройти из Южной Америки в Австралию через Антарктиду — не только потому, что климат тогда был значительно теплее, но и потому, что эти материки составляли один суперконтинент.

Некоторые временные промежутки колоссальны и с трудом поддаются воображению. Первые динозавры появились около 240 млн лет назад, в период, называемый поздним триасом. Первые тираннозавры не выходили на сцену еще довольно долго: самые древние из известных нам появляются в среднеюрском периоде, примерно на 80 млн лет позже (160 млн лет назад). Последние из нептичьих динозавров, включая тираннозавров, вымерли в конце позднего мела — около 66 млн лет назад, так что тираннозавры в тех или иных формах просуществовали почти 100 млн лет.

С позднего триаса до конца мела континенты переместились, разойдясь из практически единого огромного материка до расположения, не слишком отличного от нынешнего. Климат в целом с тех пор стал холоднее — в триасе на полюсах не было ледяных шапок, — и жизнь, существующая на этих территориях, тоже радикально изменилась. В позднем триасе гость из нашего времени смог бы опознать некоторое количество растений и животных, близких к существующим ныне. Первые млекопитающие, больше похожие на крыс или поссумов, сновали бы вокруг; были бы черепахи и крокодилы, а также множество узнаваемых насекомых, пауков, многоножек и других беспозвоночных; обычную растительность составляли бы папоротники, саговники и хвощи. Нединозавровые древние рептилии, такие как птерозавры в воздухе или ихтиозавры в море, процветали начиная с триаса; а в юрском и меловом периодах флора и фауна стали бы еще более привычными с появлением и распространением таких групп, как птицы, змеи, магнолии и араукарии.

Как мы увидим, место тираннозавров в этих экосистемах за 100 млн лет заметно изменилось: от небольших и, вероятно, редко встречающихся членов экосистем до крупнейших хищ-

ников на континентах, где они обитали, — хищников, способных одолеть представителя практически любого вида. Меняющаяся среда и изменения в других видах вокруг тираннозавров не могли не повлиять на их эволюцию (а тираннозавры, в свою очередь, должны были влиять на окружающие виды). Поскольку некоторые животные очень далеки друг от друга во времени и пространстве (разница во времени между появлением *гуаньлуна* и *тираннозавра* намного больше, чем промежуток, разделяющий последнего из *тираннозавров* и вас, читающего эти слова), важно представлять себе истинные масштабы древнего прошлого и вероятное влияние этих масштабов на формирование давно вымерших групп животных.

Знакомство с анатомией скелета тираннозавров

Яограничил количество анатомических подробностей и технических терминов, используемых в книге. Люди часто игнорируют профессиональные термины и названия как слишком специфические, но дело в том, что хороший технический термин может быть точным и конкретным и при этом позволяет избежать путаницы и многословных описаний. Слово «арктометатарсус» не так-то легко выговорить при первой встрече с ним, но его значительно проще использовать, чем каждый раз писать «такая особенность строения, когда срединная длинная кость в стопе сплюснута наверху и расширяется книзу». Поэтому в тексте присутствуют некоторые анатомические термины, и здесь начинается знакомство с ними. Хотя каждая часть скелета имеет свое название и зачастую к ней прилагается еще большее количество терминов, относящихся к ее размеру, форме, расположению и связям с другими составляющими организма, здесь перечислены только те элементы, которые чаще всего встречаются при рассмотрении тираннозавров. Названия, выделенные ниже жирным шрифтом, присутствуют на иллюстрациях.

На рис. За голова легендарного *тираннозавра*, для удобства изображенная в профиль, или, выражаясь более формально, в левой боковой проекции. «Череп» как термин включает все кости, слагающие голову, но также его можно разделить на основные блоки: **мандибулу** (нижняя челюсть) и собственно **череп** (все остальное). Важнейшими костями в черепе являются те, в которых крепятся зубы: в передней части черепа находится **предчелюстная кость**, а за ней — **верхнечелюстные**

(по одной с каждой стороны), а передние части обеих сторон мандибулы называются **зубными костями**. **Носовые кости** располагаются сзади предчелюстной и между верхнечелюстными костями и ограничивают **наружные ноздри** (отверстия в черепе для ноздрей). Позади ноздрей с каждой стороны находится **предглазничное окно**, потом сама **глазница** (глазная впадина). Свод пасти (не показан) называется **нёбом**. У каждого зуба имеется корень, погруженный в челюсть, и коронка, выступающая над челюстью. «Кромка» зуба представляет собой гребень, образованный крошечными зубчиками, называемыми **дентикулами**.

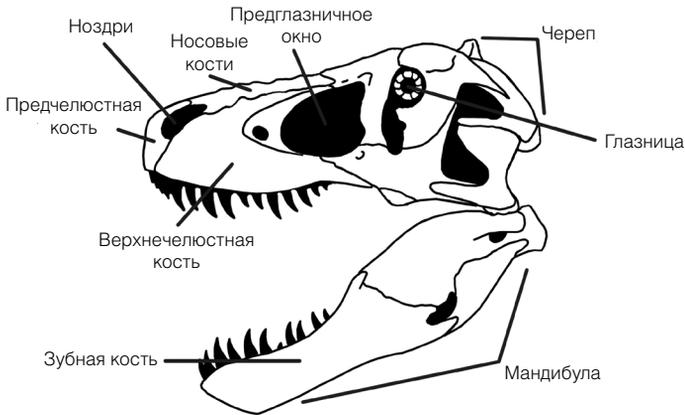


Рис. 3а. Основные кости и элементы черепа тираннозавроидов (на примере тираннозавра)

Переходим к целому *тираннозавру* (снова в левой боковой проекции): можно видеть, что тираннозавры анатомически традиционны, и череп у них располагается в передней части тела (рис. 3б). Рассмотрим осевой скелет (позвоночник и связанные с ним элементы): за головой следует **атлант**, первый шейный позвонок (на рисунке он скрыт задней частью черепа). За атлантом располагается остальной **шейный**, или **цервикальный, отдел позвоночника** (шея) и соединенные с ним

шейные ребра. Потом идет собственно спинная часть позвоночника: **спинные позвонки** и соответствующие им **спинные ребра**. Вдоль брюха располагаются ряды тонких костяных отростков, иногда именуемые «брюшными ребрами», но лучше их называть **гастралиями**. За спинными позвонками следуют **крестцовые позвонки**, сросшиеся вместе и образующие крестец, а также составляющие главную часть таза. Дальше идет хвост, состоящий из **хвостовых позвонков**, ниже которых располагаются **шевроны** (у млекопитающих* также называемые гемальными дугами).

И наконец, аппендикулярный, или добавочный, скелет, т. е. конечности и обеспечивающие их крепление пояса конечностей. Впереди сверху располагаются элементы плеча: **лопатка** и **коракоид**, а между ними — **вилка** и **грудина**, далее **плечевая кость** (кость верхней части передней конечности), потом нижние элементы: **лучевая** и **локтевая кости**, **запястье**, кисть (**пясть**) и кости пальцев (**фаланги**), оканчивающиеся **когтевыми фалангами** (костяными когтями). Таз поддерживает задние ноги и состоит из трех частей с каждой стороны: **подвздошной кости** сверху (она скрывает крестец, с которым срастается), **седалищной кости**, обращенной назад, и **лобковой кости**, направленной вперед. Нога состоит из **бедренной кости**, потом более крупной **большеберцовой кости** и меньшей **малоберцовой**, далее идет **предплюсна** (кости щиколотки), потом **плюсна** и опять **фаланги** и **когтевые фаланги**.

На рисунке представлен упрощенный вид скелета. Всего в одной особи тираннозавра содержится пара сотен костей (и у большинства еще добрая сотня зубов в челюстях), большая часть которых парные (левая и правая плечевые кости, левая и правая подвздошные, левая и правая верхнечелюстные и т. д.), кроме позвонков и вилки (хотя на самом деле она представляет собой сросшиеся парные кости — ключицы). В боль-

* Они называются гемальными дугами у всех позвоночных, начиная с рыб. У млекопитающих гемальные дуги сильно редуцированы и имеются только в самой передней части хвоста. — *Прим. науч. ред.*

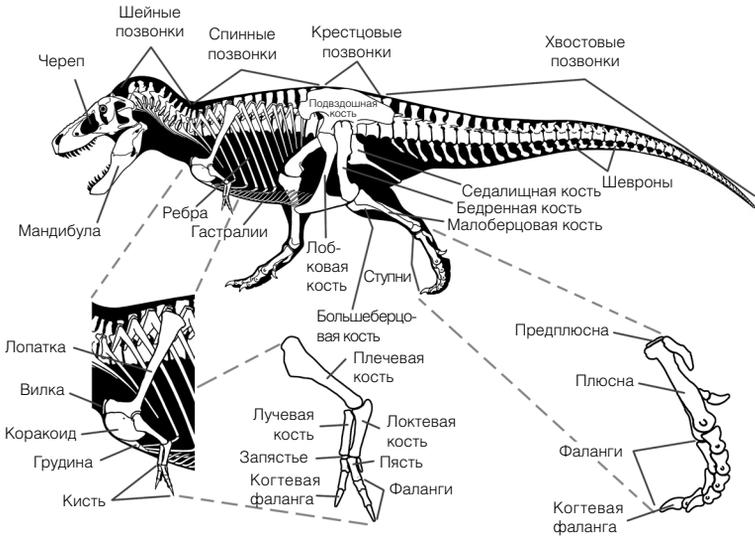


Рис. 3б. Основные кости скелета тираннозавра (на примере тираннозавра)

шинстве ископаемых экземпляров присутствует только лишь малая часть от этого общего количества, и даже в скелетах, характеризующихся как «полные», могут отсутствовать довольно много костей (конечно, если у вас осталась левая передняя лапа, вы имеете представление о том, как выглядела правая и т. д.).

У тираннозавров есть некоторые уникальные относительно других динозавров черты (например, сильно разросшийся свободный конец лобковой кости, называемый «башмак»). Однако в основном строение скелета у них динозавровое и вполне типичное для большинства тетраподов (группы, включающей всех амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих). Те, кто знаком с анатомией человека или других животных, таких как млекопитающие или птицы, узнают многие названия костей. Названия в основном общие, потому что в эволюционном смысле и кости аналогичны (однако, поскольку анатомическую терминологию развивали по отдельности разные люди

в разное время, анатомы млекопитающих, птиц и рептилий могут использовать различные названия для одних и тех же костей). В черепях животных большинство костей тождественны и располагаются на тех же местах, сходный позвоночник, четыре конечности, в каждой сначала одна кость, потом две, потом несколько меньших, образующих сустав, потом пальцы передних и задних конечностей. Эволюционная схема скелета тетраподов возникла рано и остается схожей у почти всех животных, при этом в ходе эволюции получилось не очень много приобретений (например, у многих птиц длинные шеи с многочисленными добавочными позвонками) и изрядное количество потерь (у нас почти нет хвоста, а змеи и киты практически утратили ноги). Различия между животными определяются формой и строением названных частей скелета, а также тем, как они соединяются с мышцами, кровеносными сосудами, легкими и другими анатомическими элементами, формируя по-разному выглядящие (и ведущие себя) виды животных.

