



Т. А. ТУМАНОВА
ПАНЦИРНЫЕ ДИНОЗАВРЫ
МОНГОЛИИ

Выпуск 32

" Н а у к а "
1987

Т.А. ТУМАНОВА

ПАНЦИРНЫЕ ДИНОЗАВРЫ МОНГОЛИИ

СОВМЕСТНАЯ СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКАЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

(Труды, вып. 32)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Р. Барсболд,

академик АН МНР Б. Лувсанданзан,

академик АН СССР Л. П. Татаринов (ответственный редактор),

Б.А. Трофимов, В.Ю. Решетов, М.А. Шишкин



МОСКВА

"НАУКА"

1987

T.A. Tumanova

THE ARMORED DINOSAURS OF MONGOLIA

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN
PALEONTOLOGICAL EXPEDITION

(Transaction, vol. 32)

EDITORIAL BOARD:

*R. Barsbold,
academician B. Luvsandansan,
academician L.P. Tatarinov (editor-in-chief),
B.A. Trofimov, V.Yu. Reshetov, M.A. Shishkin*

Туманова Т.А. Панцирные динозавры Монголии. М.: Наука, 1987. 80 с.

Работа посвящена панцирным динозаврам (анкилозаврам) — одной из наиболее aberrantных групп динозавров, распространенных в меловом периоде практически по всему земному шару. Дан детальный сравнительно-морфологический анализ черепа панцирных динозавров, их сопоставление с другими динозаврами и рептилиями вообще. Анализируются данные, подтверждающие и углубляющие степень обособленности этой группы динозавров. Намечены родственные связи между двумя основными семействами. Приведены реконструкции некоторых несkeletalных систем головы.

Для палеонтологов, зоологов-морфологов, герпетологов, геологов-стратиграфов.

Ил. 34, фототабл. 8, библиогр. 144 назв.

Рецензенты:

В.Ю. РЕШЕТОВ, И.А. ВИСЛОБОВА

Татьяна Алексеевна Т у м а н о в а

ПАНЦИРНЫЕ ДИНОЗАВРЫ МОНГОЛИИ

Совм Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиция

(Труды, вып. 32)

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор *Е.Ю. Федорова*. Художественный редактор *М.Л. Храмова*

Технический редактор *А.Л. Шелудченко*. Корректор *И.Г. Мартынова*

Набор выполнен в издательстве на электронной фотонаборной системе

ИБ № 35034

Подписано к печати 16.07.87 Т-15535. Формат 70 X 100 1/16. Бумага офсетная № 1

Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл.-печл. 6,5 + 0,7 вкл. Усл.кр.-отт. 7,1

Уч.-издл. 7,7. Тираж 700 экз. Тип. зав. 1656. Цена 1 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"

199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ВВЕДЕНИЕ

Анкилозавры — своеобразная группа динозавров, достоверно известных из мелового периода, распространенных практически по всему земному шару.

Морфология анкилозавров указывает на их сильную специализированность и большую примитивность по сравнению с остальными динозаврами.

До последнего времени находки этих животных были представлены, как правило, щитками и шипами панциря или фрагментами посткраниального скелета, черепной материал отличался обычно плохой сохранностью. В силу этого изученность группы оставалась достаточно низкой, а описания носили в основном поверхностный характер. Лишь в последние годы появились монография и отдельные статьи, в которых значительно детальнее рассматривается морфология монгольских (Maryanska, 1971, 1977) и североамериканских (Coombs, 1972, 1978a, б, в, 1979) панцирных динозавров. Сильным тормозом в изучении морфологии черепа анкилозавров явилось сплошное перекрытие крыши черепа остеодермальными щитками, прочно срастающимися с подстилающими костями. В этом отношении удачной оказалась находка Польско-Монгольской палеонтологической экспедиции в Баин-Дзаке (МНР) молодого экземпляра *Pinacosaurus grangeri* (Maryanska, 1971, 1977), на крыше черепа которого еще различимы швы.

Детальное изучение морфологии анкилозавров, их сопоставление с другими динозаврами и рептилиями вообще дают возможность решить более определенно вопрос об их систематическом положении, родственных связях, происхождении, о взаимоотношениях североамериканских и азиатских представителей, позволяет ставить вопросы по эволюции динозавров в целом. Целью настоящей работы является попытка детального изучения морфологии анкилозавров, в частности черепа, что может дать ключ к выяснению происхождения и филогении этой своеобразной группы животных.

Из-за слабой изученности морфологии анкилозавров открытыми оставались не только вопросы об их происхождении и связях с родственными группами, но и о взаимоотношениях внутри группы.

В настоящей работе подробно рассмотрены лишь наименее изученные представители анкилозавров Монголии: известный почти только по описанию посткраниального скелета таларурус, новый одновозрастный с таларурусом род *Amtosaurus*, ревизован диагноз рода *Maleevus*, установлен новый, практически единственный раннемеловой род анкилозаврид — *Shamosaurus*, семейство *Ankylosauridae* разделено на два подсемейства: наиболее древнее *Shamosaurinae*, представленное пока лишь одним родом *Shamosaurus* из нижнего мела, и *Ankylosaurinae*, включившее всех остальных известных анкилозаврид. *Sauroplices* из нижнего мела Китая, возможно, относится к первому подсемейству, но определенно решить этот вопрос не удастся из-за неполноты его остатков (Bohlin, 1953). Критериями для такого разделения явились как разница в форме передней, рыльной части черепа, ориентировке глазниц, удаленности глазниц от затылка, так и некоторая промежуточность строения черепа шамозаврин между анкилозавридами и нодозавридами, сказавшаяся в суженной премаксиллярной части морды, несколько большем повороте вперед птеригонидных флангов, сращении

птеригонидов с базисфеноидом, а также квадратных костей и парокципитальных отростков, круглой форме затылочного мышелка. Все эти "промежуточные" признаки объясняются, очевидно, наибольшей древностью шамозавра и соответственно близостью к общему предку обоих семейств. В результате изучения имеющихся в нашем распоряжении находок получен некоторый предварительный материал, который позволил поддержать заявление У. Кумбса о большой изолированности анкилозавров внутри птицетазовых динозавров, говорит о сильном морфологическом своеобразии этой группы, а поэтому, возможно, дает повод несколько с иных позиций рассматривать филогенетические связи анкилозавров.

Детальная морфологическая изученность способствует также палеоэкологическим исследованиям. Естественно, результаты морфологического анализа должны быть подкреплены данными по стратиграфии вмещающих пород, их литологии и т.д. Очевидно, чем более изучена группа, тем большее значение приобретают ее представители для стратиграфии. То, что в последнее время остатки анкилозавров обнаружены почти во всех свитах верхнего мела, выделяемых на территории МНР, дает возможность введения анкилозавров в состав фаунистических комплексов, характерных для той или иной свиты. Анкилозавры могут стать немаловажным элементом фаунистических комплексов для корреляции меловых отложений Монголии и других районов Азии (разрозненные остатки анкилозавров встречены на территории Казахстана, но в силу фрагментарности находок пока не изучены), а также Азии и Северной Америки.

Изучение монгольских анкилозавров приобретает все большее значение. Прежде всего они помогают выявить необходимые закономерности в развитии группы, поскольку являются ее естественной представительной выборкой. Кроме того, благодаря работам, развернутым в последнее время экспедициями ряда стран, в том числе Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией, коллекции по монгольским анкилозаврам оказались достаточно многочисленными, находки сравнительно полными. Вместе с тем по степени сохранности монгольский материал является уникальным и, пожалуй, превосходит в этом отношении все известные мировые находки животных этой группы.

Изученная коллекция, находящаяся в Палеонтологическом институте АН СССР, содержит материал по семи родам; из них автором установлено три, два рода ревизованы, описания других родов дополнены благодаря наличию более полного материала по ним в упомянутой коллекции.

Кроме того, для сравнения были использованы находки Польско-Монгольской палеонтологической экспедиции, хранящиеся в Варшаве, в Музее Земли и в Институте палеобиологии ПАН, и любезно предоставленные для изучения Польской академией наук.

Работа выполнена в лаборатории низших тетрапод Палеонтологического института АН СССР под руководством академика Л.П. Татарина, которому автор выражает сердечную благодарность. Автор глубоко признателен А.К. Рождественскому за постановку темы и руководство на первых этапах ее разработки.

Автор искренне благодарит сотрудников Палеонтологического института за ряд ценных советов. Кроме того, хочется от всей души поблагодарить заместителя директора Музея Земли ПАН доктора Т. Марнанскую за помощь и ценные консультации.

Рисунки к работе выполнены художниками Т.Д. Раковой, К.П. Мешковым и В.Д. Колгановым.

МАТЕРИАЛ

Shamosaurus scutatus

3779/2 — череп с неполным посткраниальным скелетом и частью панциря. Хамрын-Ус, нижний мел, дзунбаинская свита.

? *Shamosaurus*

3779/1 — часть черепа, Хамрын-Ус, нижний мел, дзунбаинская свита.

? *Shamosaurus*

3101 — нижняя челюсть, отдельные фрагменты. Хобур, нижний мел.

Talarurus plicatospineus

557 — фрагменты посткраниальных скелетов шести индивидумов и два фрагмента черепа. Баин-Ширэ, Восточная Гоби, верхний мел, баинширэннская свита (сеноман — нижний сантон по: Барсболд, 1972).

3780/1 — неполный череп с крышей черепа, затылочной частью и мозговой коробкой. Байшин-Цав, Юго-Восточная Гоби, верхний мел, баинширэннская свита.

Maleevus disparoserratus

554/1—2 — фрагменты правой верхней челюсти.

554/1—1 — левая верхняя челюсть экземпляра, описанного Е.А. Малеевым (1952) как голотип *Syrmosaurus disparoserratus*. Ширэгин-Гашун, Монголия, верхний мел, баинширэннская свита.

554/2—1 — фрагмент эндокrania с затылочным мышцелком.

Amtosaurus magnus

3780/2 — часть черепа — эндокраний. Амтгай, верхний мел, баинширэннская свита.

Pinacosaurus grangeri

614 — полный посткраниальный скелет животного, описанного Е.А. Малеевым (1952) как голотип *Syrmosaurus viminicaudus* Баин-Дзак, верхний мел, джадохтская свита, сантон по Kielan-Jaworowska (1974a, б).

4046 — фрагменты черепов. Бага-Тарнач, верхний мел.

3780/3 — Череп *Pinacosaurus*. Шилт-Ула, верхний мел.

3144 — Фрагменты черепов и посткраниальных скелетов. Алаг-Тэг, верхний мел.

Saichania chulsanensis

3142/251 — полный скелет с черепом. Хэрмин-Цав II, верхний мел, барунгойотская свита.

Tarchia gigantea

3142/250 — череп с неполным посткраниальным скелетом. Хэрмин-Цав, верхний мел, нэмэгэтинская свита.

551—29 — свободные хвостовые позвонки, метакарпалии и фаланги manus, фрагменты панциря. Этот образец описан Е.А. Малеевым как голотип *Dyobrosaurus giganteus*. Нэмэгэту, верхний мел, нэмэгэтинская свита.

Глава 1

ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ АНКИЛОЗАВРИД

Прежде чем перейти непосредственно к истории изучения анкилозавров Азии, необходимо несколько слов сказать об истории развития взглядов на классификацию анкилозавров в целом. Эта необходимость вызвана тем, что первый период изучения панцирных динозавров отличался обсуждением вопроса самостоятельности группы, ее статуса.

Ко времени описания первой находки анкилозаврида *Stereocephalus* (Lambe, 1902) из формации Олдмэн Северной Америки анкилозавры были разбросаны в трех семействах подотряда *Stegosauria*, будучи объединенными в него со стегозаврами по наличию остеодермальных образований (Marsh, 1895, 1896).

Постепенно в пределах подотряда обособливались группы родов — будущие анкилозавровые семейства. Новое семейство *Ankylosauridae* Brown, 1908 было выделено на основании нового рода *Ankylosaurus*, установленного по черепу и неполному посткраниальному скелету. Таким образом, среди анкилозавров обособилось еще одно семейство, в которое и по современным представлениям (Coombs, 1978a) входят *Ankylosaurus* и *Euoploscephalus* (название, данное потом стереоцефалу: Lambe, 1910).

Затем на протяжении нескольких десятилетий существенных изменений в систематике анкилозавров в целом и анкилозаврид в частности не предлагалось. Анкилозавры чаще всего оказывались объединенными со стегозаврами в одного ранга группы в пределах последних. В 1923 г. Ф. Нопча (Nopsca, 1923) предложил схему, преимуществом которой было уравнивание рангов трех групп "четвероногих" орнитисхий: стегозавров, анкилозавров и цератопсов, объединение их в подотряд *Thireophora* вызвало понижение на ранг этих таксонов.

А. Ромер (Romer, 1927) принял и использовал идеи об изолированности анкилозавров в пределах орнитисхий и об обособленности от стегозавров. Хотя детального объяснения возведения анкилозавров в подотряд дано не было, но были подчеркнуты различия в строении таза, не имеющего подобных среди других орнитисхий. Различия панцирей анкилозавров и стегозавров также очевидны. Основное внимание в дальнейших работах уделялось распределению родов среди анкилозавров (Nopsca, 1929; Gilmore, 1930). Гилмор объединил все европейские роды в семейство *Acanthopholidae*, соответствующее по рангу *Nodosauridae*.

А. Ромер (Romer, 1956) придерживался подотрядного ранга анкилозавров и разделял их на *Acanthopholidae* и *Nodosauridae*. Первое семейство включало примитивных представителей, последнее — более прогрессивные формы. Ромер отметил временный характер предложенной схемы из-за недостаточной изученности группы. Этот же ранг сохранен за группой анкилозавров в "Основах палеонтологии" (Малеев, 1964). Подотряд *Ankylosauria* разделен на три семейства: *Acanthopholidae*, *Nodosauridae* и *Syrmosauridae*.

Одна из последних ревизий систематических взаимоотношений внутри подотряда *Ankylosauria* была произведена У. Кумбсом (Coombs, 1978a). Всех анкилозавров он разделил на два семейства. Семейство *Nodosauridae*, куда отнес полностью прежние сем. *Acanthopholidae* и часть *нодозаврид*, включающих представителей с относительно узким черепом из Северной Америки и Европы. Второе семейство

Ankylosauridae, по Кумбсу, включило два североамериканских рода: *Ankylosaurus* и *Euoplocephalus* и всех азиатских панцирных динозавров.

Первое упоминание об анкилозавах Азии было сделано в 1923 г. С. Метли (Matley, 1923), описавшим из туронских отложений района Джаббалпура (Индия) *Lametesaurus indicus*. Принадлежность к панцирным динозаврам ламетозавра, известного по крестцу, подвздошной и большой берцовой костям, оказалась спорной (Chakravarti, 1935). Настоящие анкилозавры были описаны из Китая (Wiman, 1929; Gilmore, 1933a), но остатки их слишком фрагментарны, чтобы по ним дать точное определение. Поэтому первой строго определимой находкой азиатских панцирных динозавров считается *Pinacosaurus grangeri* (Gilmore, 1933b), описанный из отложений верхнего мела (формация Джадохта, местонахождение Баин-Дзак) Монголии.

В 1935 г. Ян Чжунчжен (Young, 1935) описал другой вид этого рода — *P. nighsiensis* из меловых отложений Китая.

А.Н. Рябинин (1938) обнаружил в меловой фауне урочища Сары-Агач в Казахстане остатки анкилозавров. Кроме того, фрагменты, отнесенные им к *Ceratopsia* (Рябинин, 1939), также принадлежат панцирным динозаврам (Maryanska, 1977).

В течение 1930—1931 гг. шведско-китайской экспедицией в Китае были собраны разрозненные части скелетов анкилозавров плохой сохранности. При их описании Б. Болин (Bohlin, 1953) установил три новых рода и вида: *Sauroplices scutiger*, *Heishansaurus pachicephalus* и *Peishansaurus philemis*, а также новый род и вид *Stegosaurides excavatus*, отнесенный им к *Stegosauria*. Поскольку материал, изучавшийся автором, был слишком фрагментарным, все установленные им роды вряд ли можно считать строго определенными, кроме того, Е.А. Малеев (1956), А.С. Ромер (Romer, 1966) и Р. Стил (Steel, 1969) считают, что *Stegosaurides excavatus* принадлежит к *Ankylosauria*. Позднее Советско-Китайская палеонтологическая экспедиция (Рождественский, 1961) пополнила коллекцию анкилозавров из Китая. Однако последнее время мы не имеем практически ни одной работы по описанию анкилозавров Китая. Один практически полный скелет и разрозненные остатки других экземпляров из Алашани до сих пор не описаны и находятся в Пекине (Maryanska, 1977).

Представленная на II симпозиуме по мезозойским наземным экосистемам филогенетическая схема динозавров (Chao Shichin, 1981) указывает на то, что был произведен пересмотр филогении анкилозавров, объединенных со стегозаврами в ранге подотряда.

Во время работы Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР (1946—1949 г.) был собран достаточно полный и разнообразный материал по анкилозаврам (Малеев, 1952a, б, в, 1953, 1954, 1956). По находкам экспедиции из верхнего мела Баин-Ширэ Е.А. Малеев (1952a, в, 1956) описал новые род и вид *Talarurus plicatospineus*. Автор выделил новое семейство *Syrmosauridae* (Малеев, 1952b, 1954) по остаткам верхних челюстей и посткраниального скелета, включающее один род *Syrmosaurus* с двумя видами: *S. viminicaudus* и *S. disparoserratus*. С самого начала был ошибочно определен возраст местонахождения Ширэгин-Гашун как самый ранний из поздне меловых местонахождений (Малеев, 1954); отсюда этому семейству приписывалось промежуточное положение между стегозаврами и собственно анкилозаврами. Новое семейство было введено во многие схемы того времени (Lapparent, Lavocat, 1955; Малеев, 1964). Однако теперь благодаря более полным находкам значительно лучшей сохранности выяснилось, что *S. viminicaudus* является синонимом *Pinacosaurus grangeri* (Maryanska, 1971), само семейство *Syrmosauridae* — синоним семейства *Ankylosauridae* Brown, а *S. disparoserratus*, скорее всего, — новый вид или даже род, входящий в это семейство.

Говоря об азиатских, и в первую очередь монгольских, анкилозавах, следует упомянуть еще о находке из нэмэгэтинской свиты, определенной Малеевым

новый вид американского рода *Dyoplosaurus* — *D. giganteus*. Дополнивший эту находку материал позволил установить принадлежность ее к новому монгольскому роду *Tarchia* (Maryanska, 1977, Туманова, 1977). Остатки, относящиеся к этому же роду, были описаны и ранее (Maryanska, 1970), но под первоначальным названием *Dyoplosaurus* sp. В 1963—1971 гг. в Монголии работала Польско-Монгольская палеонтологическая экспедиция (Kielan-Jaworowska, Dowling, 1969; Maryanska, 1970, 1971, 1977). На основе ее сборов из барунгойотской свиты были выделены два новых рода анкилозавров: *Saichania* (по полному скелету) и *Tarchia* (по части мозговой коробки). На имеющемся материале Т. Марианской удалось показать некоторые пути эволюции анкилозавров, их взаимоотношения с другими птицетазовыми динозаврами, отдельные особенности образа жизни животных.

Последняя из предложенных классификаций анкилозавров принадлежит У. Кумбсу (Coombs, 1978a). Он пересмотрел диагностические признаки подразделений внутри подотряда *Ankylosauria* и пришел к выводу о наличии в его пределах двух семейств: 1) семейство *Nodosauridae*, включающее все европейские формы (бывшее семейство *Acanthopholidae*) и узкочерепные формы северо-американских анкилозавров с немногочисленными крупными остеодермальными пластинками на поверхности крыши черепа; 2) семейство *Ankylosauridae*, куда вошли северо-американские анкилозавры с широким треугольным в плане черепом, крыша которого покрыта большим количеством мелких остеодермальных щитков, и азиатские представители подотряда. Кроме формы черепа и величины и количества остеодерм на крыше черепа, автор указывает ряд существенных различий между представителями выделенных семейств, к которым относится, например, наличие краниальных синусов и усложненная носовая полость у *Ankylosauridae*. Кумбс строит филогенетическую схему анкилозавров и, отмечая сильную изолированность и индивидуальность группы по отношению к остальным орнитомисхиям, говорит о чрезвычайно отдаленной связи с ними анкилозавров.

Нам кажется резонным предложение Кумбса о делении анкилозавров на два семейства по несколько отличным от уже существовавших критериям, т.е. форме черепа, размерам и количеству остеодермальных щитков на крыше черепа, наличию или отсутствию синусов и степени сложности носового прохода и т.д. Однако окончательное мнение о системе нодозаврид высказать невозможно, поскольку представители этой группы изучены крайне плохо, например, совершенно неизвестно строение их крыши черепа, нет сколько-нибудь полного описания мозговой коробки и т.д. С анкилозавридами в последнее время дело обстоит несколько лучше благодаря работам Т. Марианской (Maryanska, 1977) и У. Кумбса (Coombs, 1978).

Глава 2

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подотряд *Ankylosauria*¹

Ancylosauria: Huene, 1914, p. 7

Ankylosauria: Osborn, 1923, p. 3

Apraudentalia: Huene, 1948, p. 95

Apraudentalidae: Huene, 1952, p. 50

Диагноз. Четвероногоходящие, крупные животные. Череп покрыт остеодермальными щитками, срастающимися у взрослых с подстилающими костями крыши черепа. Имеется одно височное окно, по положению близкое к нижнему. Мозговая коробка почти прямая, низкая; основная затылочная кость и базисфеноид обращены вниз, угол, образованный основанием черепа и линией дна эндокраниальной полости, составляет 15—17°; внутренняя сонная артерия проходила по дорсальной поверхности базиптеригиодных отростков. У некоторых представителей возможно срастание птеригиодов с базиптеригиодными отростками; характерен контакт квадратных костей с парокципитальными отростками; ретроартикулярный и короноидный отростки слабые; зубной ряд изогнутый; зубы мелкие, сжатые с боков, с зазубренными по краю коронками, с цингулумом; одновременно функционирует лишь один ряд зубов; лобковая кость редуцирована; ацетабулярная впадина непрободенная; панцирь покрывал всю дорсальную часть головы, шеи и туловища, не доходя до брюха.

Состав. Два семейства: *Nodosauridae* Marsh, 1890; мел; Европа, Северная Америка; *Ankylosauridae* Brown, 1908; мел; Северная Америка, Азия.

Сравнение. От других представителей динозавров анкилозавры отличаются наличием остеодермального панциря, распространявшегося на туловище и голову животного. Отдельные дорсальные остеодермальные шипы стегозавров не сравнимы с панцирными конструкциями, составляющими панцирь анкилозавров. Вместо двух височных окон, типичных для динозавров, у анкилозавров — одно, приближающееся по положению к нижнему височному окну. Мозговая коробка панцирных динозавров низкая, что обусловлено направленностью основной затылочной кости и базисфеноида вниз и маленьким углом, составленным основанием черепа и линией дна мозговой коробки, равным 15—17°, тогда как мозговая коробка других динозавров представляет собой высокую конструкцию, в которой основная затылочная кость и базисфеноид обращены назад, а указанный угол составляет 50—55°. Внутренняя сонная артерия у анкилозавров проходила по дорсальной поверхности базиптеригиодных отростков, а у других динозавров — вентрально, под отростками.

Уникальной чертой является контакт квадратных костей с парокципитальными отростками, тогда как у всех динозавров обычно эти кости разделены пластиной чешуйчатой кости. Короноидный отросток у анкилозавров слабый по сравнению с сильно развитым у орнитомид и цератопсов. Одновременно функционирует один ряд сравнительно мелких зубов в отличие от гипсодонтных "батарей" орнитомид и цератопсов. По способу передвижения из динозавров анкилозавры наиболее близки к стегозаврам, однако отличны от них сильной редукцией лобковой кости и непрободенной ацетабулярной впадиной.

¹ Диагнозы подотряда и семейств, а также деление анкилозавров на два семейства и их объем принимаются по У. Кумбсу (Споотба, 1978) с некоторыми добавлениями.

Nodosauridae: Marsh, 1890, p. 425.
 Acanthopholidae: Nopcsa, 1902, p. 9.
 Placanthidae: Wieland, 1911, p. 118.
 Hylacosauridae: Nopcsa, 1917, p. 210.
 Palaeoscincidae: Nopcsa, 1918, p. 328.
 Acanthopholinae: Nopcsa, 1923a, p. 199.
 Nodosaurinae: Nopcsa, 1923a, p. 199.
 Struthiosaurinae: Nopcsa, 1923a, p. 2126.
 Panoplosaurinae: Nopcsa, 1929, p. 70.
 Edmontoniinae: Russel, 1940, p. 25.

Диагноз. Анкилозавры с узким черепом, длина которого значительно превышает ширину (рис. 1); кости крыши черепа перекрываются несколькими крупными щитками; шипы за орбитами отсутствуют; ноздри латеротерминальные; придаточных синусов носовой полости нет, респираторный тракт простой, прямой; мышечный мышелок круглый, на вентрально направленной короткой шейке; птеригониды срастаются с базиптеригонидными отростками; боковые височные окна и квадратный мышелок не закрыты снаружи остеодермальными пластинами;

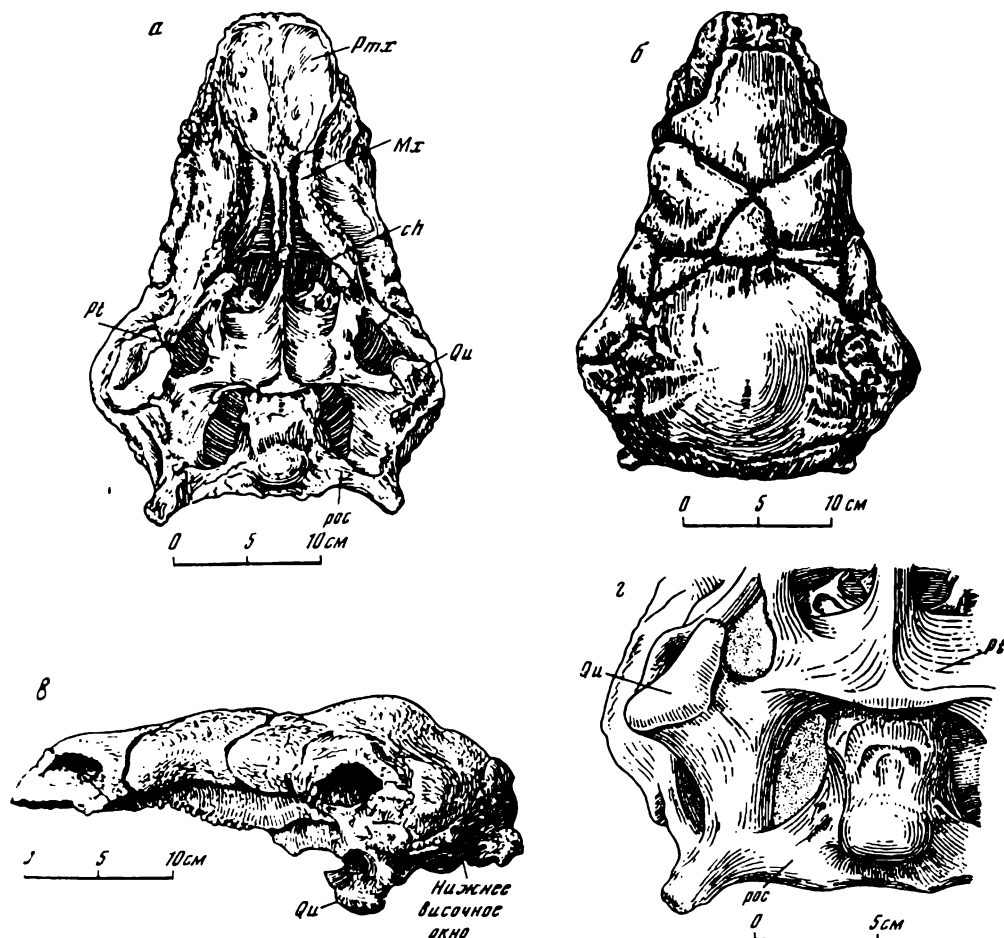


Рис. 1. Череп нодозаврида *Panoplosaurus mirus* Lambe. По У. Кумбсу (Coombs, 1978)

а — снизу; б — сверху; в — сбоку; г — область контакта квадратной кости и парокципитальных отростков
 ch — хоаны; Mх — челюстные кости; Ptх — предчелюстные кости; poc — парокципитальные отростки; Pl — крыло-
 водные кости; Qц — квадратные кости

концы парокципитальных отростков выступают назад дальше заднего края крыши черепа; птеригонидные фланги направлены вперед; зубы крупные.

Состав. *Hylaeosaurus* Mantell, 1832 (= *Polacanthus* Hulke, 1874; *Polacanthoides* Nopcsa, 1929); нижний мел; Западная Европа; *Palaeoscincus* Leidy, 1856, in part.; верхний мел; США; *Acanthopholis* Huxley, 1867; верхний мел; Англия; *Struthiosaurus* Bunzel, 1871 (?= *Crataeomus* Seeley, 1881; *Danubiosaurus* Bunzel, 1871; *Leipsanosaurus* Nopcsa, 1918; *Pteropeltus* Seeley, 1881; *Rhodanosaurus* Nopcsa, 1929); верхний мел; Западная Европа; *Nodosaurus* Marsh, 1889 (= *Stegopelta* Williston, 1905; *Hierosaurus* Wieland, 1909); верхний мел; США; *Hoplitosaurus* Lucas, 1902; нижний мел; Северная Америка; *Sauropelta* Ostrom, 1970; нижний мел; США; *Panoplosaurus* Lambe, 1919 (= *Edmontonia* Sternberg, 1928); верхний мел; Северная Америка; *Silvisaurus* Eaton, 1960; нижний мел; Северная Америка.

Распространение. Нижний и верхний мел; Европа, Америка.

СЕМЕЙСТВО ANKYLOSAURIDAE BROWN, 1908

Ankylosauridae: Brown, 1908, p. 187; Coombs, 1978, p. 143.

Ancylosauridae: Huene, 1909, p. 17.

Syrmosauridae: Малеев, 1952, с. 131.

Диагноз. Анкилозавры с черепом, резко расширяющимся в области орбит и за ними, ширина его равна или превышает длину (рис. 2, 3); кости крыши че-

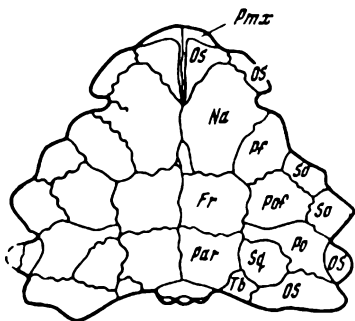


Рис. 2. Схематическая реконструкция костей черепа анкилозавра *Pinacosaurus grangeri* Gilmore. По Т. Марианской (Mariyanska, 1971)

Fr — лобные кости. Na — носовые кости; Os — остеодермальные наросты; Paf — теменные кости; Pof — переднелобные кости; Pmx — предчелюстные кости; Po — заглазничные кости, Pof — заднелобные кости; Sq — чешуйчатые кости; Tb — таблитчатые кости

репа перекрыты большим количеством мелких щитков, которые за глазами могут переходить из пирамидальных остеодерм в шипы; ноздри крупные, терминальные; присутствуют придаточные синусы носовой полости; респираторный тракт изогнутый; затылочный мыщелок овальный, не имеющий шейки; боковые височные окна и квадратный мыщелок (кроме *Shamosaurus*) закрыты снаружи остеодермальными щитками, разросшимися с чешуйчатой кости и несущими на конце шип; парокципитальные отростки направлены латерально, их концы не выходят за задний край крыши черепа; птеригонидные фланги, мандибулярная ветвь птеригоида и эктоптеригонид направлены латерально; зубы мелкие.

Состав. Два подсемейства: *Ankylosaurinae* и *Shamosaurinae*.

Сравнение. От семейства *Nodosauridae* отличаются более широким в плане черепом, большим количеством остеодермальных щитков меньших размеров на крыше черепа; наличием придаточных синусов носовой полости; усложнением и изгибом респираторного тракта; формой затылочного мыщелка, отсутствием шейки мыщелка; большей степенью разрастания остеодермы с чешуйчатой кости, в результате чего боковые височные окна и квадратные мыщелки не видны сбоку; латеральной направленностью парокципитальных отростков, края которых в отличие от положения этих структур у нодозаврид, не выступают назад за уровень окончания крыши черепа; боковой направленностью птеригонидных флангов; более мелкими зубами.

Распространение. Нижний и верхний мел; Северная Америка, Азия.

Типовой род — *Ankylosaurus* Brown, 1908; верхний мел; Северная Америка.

Диагноз. Анкилозавры с широким черепом, ширина которого лишь немного превышает или равна длине, с широкой передней частью морды; глазницы ориентированы слегка вперед; угол плоскости глазниц с длинной осью черепа около 45°. Передняя стенка птеригонидов наклонена иногда круто назад, чаще — вперед, затылочный мыщелок овальный; базиптероидное сочленение несросшееся; глазницы в задней половине длины черепа.

Состав подсемейства. Восемь родов: *Ankylosaurus* Brown, 1908; *Euoplocephalus* Lambe, 1910; верхний мел; Северная Америка; *Pinacosaurus* Gilmore, 1911; *Talarurus* Maleev, 1952; *Maleevus* Tumanova, gen. nov.; *Saichania* Maryanska, 1977; *Tarchia* Maryanska, 1977; *Amtosaurus* Kursanov, Tumanova, 1978; верхний мел, МНР.

Распространение. Верхний мел; Северная Америка, Азия.

Род *Ankylosaurus* Brown, 1908

Ankylosaurus: Brown, 1908, p. 188; Coombs, 1978, p. 145.

Ankylosaurus: Huene, 1909, p. 17; Sternberg, 1917, p. 257.

Типовой вид — *Ankylosaurus magniventris* Brown, 1908; верхний мел; маастрихт; Северная Америка.

Диагноз. Предчелюстной клюв широкий, овально закругленный спереди, его ширина меньше расстояния между задними максиллярными зубами; задний и особенно передний максиллярные шельфы хорошо развиты; нёбные кости и все структуры нёба подняты горизонтально; медиальная часть передней стенки птеригонидов наклонена назад; плоскость затылка имеет уклон назад; парокципитальные отростки направлены латерально; затылочный мыщелок широкоовальный, направленный постероventрально; квадратные кости и парокципитальные отростки не срастаются.

Видовой состав. Один вид.

Распространение. Верхний мел, маастрихт; Северная Америка.

Род *Euoplocephalus* Lambe, 1910

Stereoecephalus: Lambe, 1902, p. 55.

Euoplocephalus: Lambe, 1910, p. 151; 1920, p. 40; Nopcsa, 1923, p. 197; 1928a, p. 185.

Dyoplosaurus: Parks, 1924, p. 5; Hay, 1929, p. 236.

Scolosaurus: Nopcsa, 1928b, p. 54; Nehl, 1936, p. 19.

Anodontosaurus: Sternberg, 1929, p. 28.

Типовой вид — *Stereoecephalus tutus* Lambe, 1902; верхний мел, кампан — верхний маастрихт; Северная Америка.

Диагноз. Премаксиллярный клюв очень широкий, оканчивающийся округло, его ширина равна или превышает расстояние между задними зубами верхних челюстей; максиллярные шельфы развиты достаточно хорошо; плоскость нёбных костей наклонена вбок; передняя стенка медиальной части птеригонидов наклонена вперед; парокципитальные отростки ориентированы латерально; затылочный мыщелок широкоовальный, направленный постероventрально; квадратные кости и парокципитальные отростки не срастаются; плоскость затылка несколько наклонена вперед.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От *Ankylosaurus* отличается значительно более широким премаксиллярным клювом, заканчивающимся более округло, отношением его ширины к расстоянию между задними верхнечелюстными зубами; слабее развитым пе-

¹ За основу большинства диагнозов родов, вошедших в п/сем. *Ankylosaurinae*, взяты диагнозы, приводимые Т. Марианской (Maryanska, 1977).

редним максиллярным шельфом; наклонно расположенными небными структурами; наклоненной вперед передней стенкой птеригоидов; уклоном плоскости затылка вперед.

Распространение. Верхний мел, кампан—маастрихт: Канада, (Альберта), Северная Америка (Монтана).

Род *Pinacosaurus* Gilmore, 1933

Pinacosaurus: Gilmore, 1933b, p. 3; Young, 1935, p. 5; Maryanska, 1971, p. 45; 1977, p. 101.

Syrmosaurus: Малеев, 1952, с. 137; 1954, с. 147.

Типовой вид — *Pinacosaurus grangeri* Gilmore, 1933; верхний мел, джадохтская свита; МНР, Баин-Дзак.

Диагноз. Некрупный анкилозаврид; в свободной от остеодерм области ноздрей находится три пары отверстий; над орбитами остеодермы развиваются в продольный надглазничный шип, состоящий из двух пирамидальных щитков; постеролатеральные углы черепа обозначены верхним и нижним заглазничными шипами; над медиальной частью затылка остеодермы не нависают, поэтому затылочный мыщелок виден сверху; премаксиллярный клюв квадратно-округлый, его ширина превышает расстояние между последними верхнечелюстными зубами; передний и задний максиллярные шельфы развиты слабо; небные кости подняты; медиальная часть передней стенки птеригоидов наклонена вперед, плоскость затылка перпендикулярна плоскости крыши черепа; затылочный мыщелок широко-овальный, ориентированный постероventрально; контакт квадратных костей и парокципитальных отростков не окостеневал; квадратные кости несколько наклонены вперед, челюстное сочленение на уровне заднего края орбиты; вентральная поверхность базисфеноида без ярко выраженного рельефа; овальное окно не слито с яремным отверстием.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От североамериканских *Ankylosaurus* и *Euoplocephalus* отличен округленно-овальным окончанием предчелюстного клюва, слабо развитыми максиллярными шельфами, перпендикулярностью плоскости затылка крыше черепа; в отличие от *эвоплоцефалюса* ширина премаксиллярного шельфа превышает расстояние между последними верхнечелюстными зубами; в отличие от анкилозавра медиальная часть передней стенки птеригоидов наклонена вперед.

Pinacosaurus grangeri Gilmore, 1933

Табл. V, фиг. 1—2

Pinacosaurus grangeri: Gilmore, 1933b, p. 3; Maryanska, 1971, p. 45; 1977, p. 101.

Pinacosaurus ninghsienensis: Young, 1935, p. 5.

Syrmosaurus viminicaudus: Малеев, 1952, с. 131; 1954, с. 147.

Голотип — AMNH 6523, разрушенный череп и челюсть, первые шейные позвонки, несколько дермальных щитков; верхний мел, джадохтская свита; МНР, Баин-Дзак.

Материал. ПИН 614 — полный посткраниальный скелет; МНР, Баин-Дзак, верхний мел, джадохтская свита; ПИН 4046 — фрагментарные части черепа; МНР, Бага-Тариач, верхний мел, джадохтская свита; ПИН 3780/3 — череп в конкреции; МНР, Шилт-Ула, верхний мел; ПИН N 3144 — фрагментарные остатки черепа и посткраниальных скелетов нескольких экз.; МНР, Алаг-Тэг, верхний мел.

Диагноз. Отростки предчелюстных костей, разделяющие ноздри и поднимающиеся высоко, вклиниваясь между носовыми костями, не закрыты остеодермальным наростом.

Над медиальной частью затылка остеодермы не нависают, затылочный мыщелок виден сверху.

Распространение. Джадохтская свита; Баин-Дзак, МНР.

Род *Talarurus* Maleev, 1952

Talarurus: Малеев, 1952, с. 273; 1956, с. 56; 1977, р. 99; Курзанов, Туманова, 1978, с. 90.

Типовой вид — *Talarurus plicatospineus* Maleev, 1952; верхний мел, баинширэнская свита; МНР, Баин-Ширэ.

Диагноз. Четкие остеодермы в виде пирамидальных щитков расположены над и за глазами; вся поверхность крыши черепа покрыта остеодермами с мелкобугорчатой скульптурой. Плоскость затылка перпендикулярна плоскости крыши черепа; парокципитальные отростки направлены несколько постеролатерально; затылочный мыщелок узкоовальный, направленный постероventрально; квадратные кости не срастались с парокципитальными отростками; на вентральной поверхности основной затылочной кости, впереди мыщелка, находится медиальное возвышение, латеральнее которого расходятся депрессии; дно мозговой полости прямое; овальное окно не сливается с яремным отверстием.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus* и *Pinacosaurus* отличается узкоовальным затылочным мыщелком; направленными постеролатерально парокципитальными отростками; рельефом вентральной поверхности основной затылочной кости, выраженным четкими симметричными депрессиями, располагающимися относительно срединного возвышения; от *Ankylosaurus* и *Euoplocephalus* отличается также перпендикулярность плоскостей затылка и крыши черепа.

Замечания. В состав рода *Talarurus* Т. Марианская (Maryanska, 1977) включает второй вид — *T. disparoserratus*, описанный Е.А. Малеевым (1952) как *Syrmosaurus disparoserratus*. Мы оставляем в описываемом роде один вид, а *S. disparoserratus* считаем отдельным родом, отличия между ним и *Talarurus* имеют, по-видимому, более высокий ранг, чем видовой.

Talarurus plicatospineus Maleev, 1952

Табл. III, фиг. 1—2; Табл. IV, фиг. 1—3

Talarurus plicatospineus: Малеев, 1952, с. 273; 1956, с. 54; Maryanska, 1977, р. 99; Курзанов, Туманова, 1978, с. 98.

Голотип — ПИН 557/91, затылочный отдел черепа с частью крыши и посткраниальный скелет; верхний мел, баинширэнская свита; МНР, Баин-Ширэ.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН 557 — фрагменты посткраниальных скелетов шести индивидумов, той же локализации; ПИН 3780/1 — крыша черепа с затылочной частью и мозговой коробкой; МНР, Байшин-Цав, верхний мел, баинширэнская свита.

Диагноз. Часть остеодермального покрова крыши черепа сзади нависает над медиальной областью затылка. Предчелюстные кости покрыты остеодермальным наростом.

Распространение. Верхний мел, баинширэнская свита; Баин-Ширэ, Байшин-Цав, МНР.

Род *Amtosaurus* Kursanov et Tumanova, 1978;

Amtosaurus: Курзанов, Туманова, 1978, с. 91.

Типовой вид — *Amtosaurus magnus* Kursanov et Tumanova, 1978; верхний мел, баинширэнская свита; МНР, Амтгай.

Диагноз. Затылочный мыщелок узкоовальный, направленный постероventрально, на вентральной поверхности основной затылочной кости симметрично относительно срединного углубления расположены два продольных пологих возвышения; дно мозговой полости с некоторым изгибом в передней части. Отверстия в эндокрании крупных размеров. Овальное окно не сливается с яремным отверстием.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От *Euoplocephalus*, *Ankylosaurus* и *Pinacosaurus* отличается узкоовальным затылочным мышелком, наличием срединного углубления на вентральной поверхности основной затылочной кости, относительно которого расположены пологие возвышения; от *Talarurus*, кроме рельефа этой области, отличают более крупные размеры отверстий в эндокрании, наличие некоторого изгиба в дне мозговой полости.

Amtosaurus magnus Kursanov et Tumanova, 1978

Табл. V, фиг. 3—4

Amtosaurus magnus: Курзанов, Туманова, 1978, с. 92.

Голотип — ПИН 3780/2, мозговая коробка; верхний мел, баинширзинская свита; МНР, Амтгай.

Материал. Голотип.

Диагноз. Затылок высокий, мозговая полость большая.

Распространение. Верхний мел, баинширзинская свита; Амтгай, МНР.

Род *Maleevus* Tumanova, gen. nov.

Syrmosaurus: Малеев, 1952, с. 134; 1954, с. 162.

Talarurus: Maryanska, 1977, p. 100 (partim).

Типовой вид — *Syrmosaurus disparoserratus* Maleev, 1952; верхний мел, баинширзинская свита; МНР, Ширэгин-Гашун.

Диагноз. Затылочный мышелок почти круглый с вентрально ориентированной суставной поверхностью; рельеф вентральной поверхности основной затылочной кости представлен двумя слабо выраженными, расходящимися впереди возвышениями; медиально расположено углубление, усиливающееся к сфенокципитальным буграм; дно мозговой полости почти прямое; максиллярные шельфы развиты слабо.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От всех описанных выше анкилозавров отличается почти круглым, вентрально ориентированным затылочным мышелком. От таларуруса отличен иным рельефом вентральной поверхности основной затылочной кости, представленным медиально расположенным углублением, по обе стороны от которого тянутся слабо выраженные возвышения, тогда как у таларуруса рельеф этой области обратный: латеральные депрессии расходятся симметрично относительно медиального возвышения.

Замечания. Несмотря на близость местонахождений *Maleevus* и *Talarurus*, а также приуроченность их к породам одной и той же свиты, мы не можем согласиться с мнением, что оба они относятся к роду *Talarurus* (см. Maryanska, 1977). Наиболее близким к *Maleevus* по строению мозговой коробки является пинакозавр, от которого описываемый род отличен более крупными размерами, а в области эндокрания — более острым углом между осями основной затылочной кости и парабазисфеноидного комплекса и сильнее разросшейся спереди назад сочленовой поверхностью затылочного мышелка.

Maleevus disparoserratus (Maleev, 1952)

Табл. VI, фиг. 1—3; табл. VII, фиг. 1—8

Syrmosaurus disparoserratus: Малеев, 1952, с. 134; 1954, с. 162.

Talarurus disparoserratus: Maryanska, 1977, p. 100.

Голотип — ПИН 554/1, два фрагмента правой и левая ветвь верхней челюсти; верхний мел, баинширзинская свита; МНР, Ширэгин-Гашун.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН N 554/2—1 — фрагмент базикrania с затылочным мышелком, той же локализации.

Диагноз. Верхнечелюстные зубы с цингулумом, отделенным от коронки с наружной стороны W-образным утолщением.

Распространение. Верхний мел, баинширэнская свита; МНР.

Род *Saichania* Maryanska, 1977

Saichania: Maryanska, 1977, p. 103.

Типовой вид — *Saichania chulsanensis* Maryanska, 1977; верхний мел, нэмэгтэтинская свита; МНР, Хулсан.

Диагноз. Крупный анкилозаврид с четко обособленными остеодермальными пластинками на крыше черепа, с шиповидными заглазничными остеодермами; ноздри большие, терминально расположенные, разделенные горизонтальной перегородкой на дорсальный — собственно дыхательный канал и вентромедиальный, ведущий в премаксиллярный синус; премаксиллярный клюв овально закруглен, его ширина равна расстоянию между последними верхнечелюстными зубами; небо с сильно развитыми передним и задним максиллярными шельфами; медиальная часть передней стенки птеригоидов наклонена вперед; плоскость затылка перпендикулярна плоскости крыши черепа; парокципитальные отростки низкие, перпендикулярные своей верхней частью к крыше черепа, нижняя же их часть загнута вперед; затылочный мышелок широкоовальный, слабо выпуклый; суставная поверхность направлена вентрально; квадратные кости

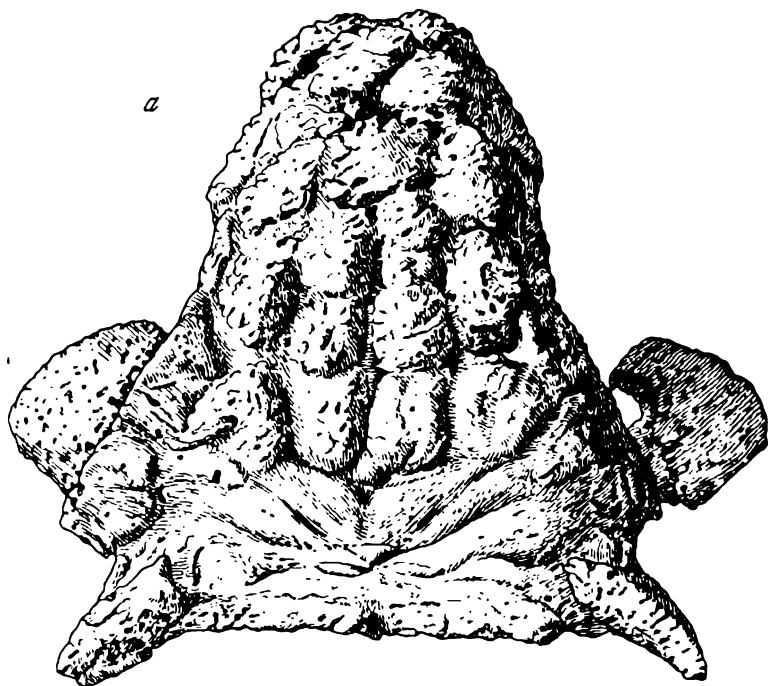


Рис. 3. Череп с нижней челюстью анкилозаврида *Tarchia gigantea* (Maleev). Экз. ПИН, N 3142/250; Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгтэтинская свита

а — череп сверху; б — снизу; в — спереди; г — сзади; д — сбоку; е — левая ветвь нижней челюсти снаружи; ж — изнутри
 4гг — сочленовная кость; во — основная затылочная кость; С — венечная кость; sh — хоаны; Есп — наружные крыловидные кости; Ех — боковые затылочные кости; f. Meck. — меккелево отверстие; f. sang. — отверстие для нерва в надглазловой кости; ips — нижние заглазничные шипы; Ju — скуловые кости; lops — место прикрепления m. pseudo — m. rostralis superficialis и m. ps. profundus; Мх — челюстные кости; О — глазницы; os — остеодермальные наросты; P — небные кости; Pmx — предчелюстные кости; pos — парокципитальные отростки; Pr — ретроартикулярный отросток; Pt — крыловидные кости; Qu — квадратные кости; Sa — надглазловая кость; So — верхняя затылочная кость; sps — место прикрепления птеригоидного мускула; os Meck — окостеневший Меккелев хрящ; sps — верхние заглазничные шипы

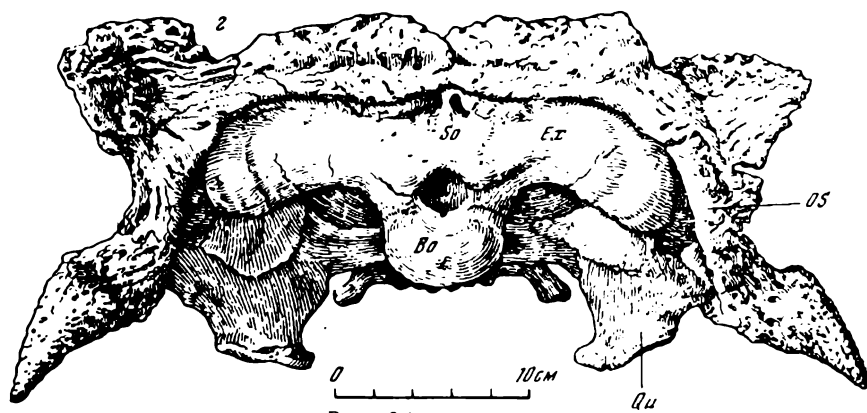
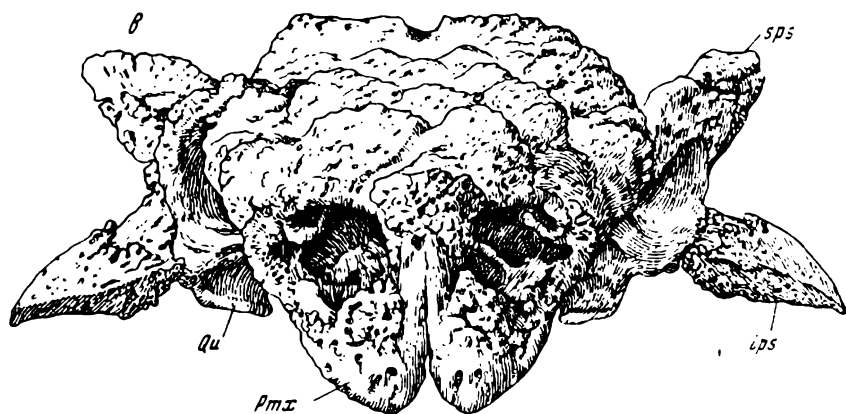
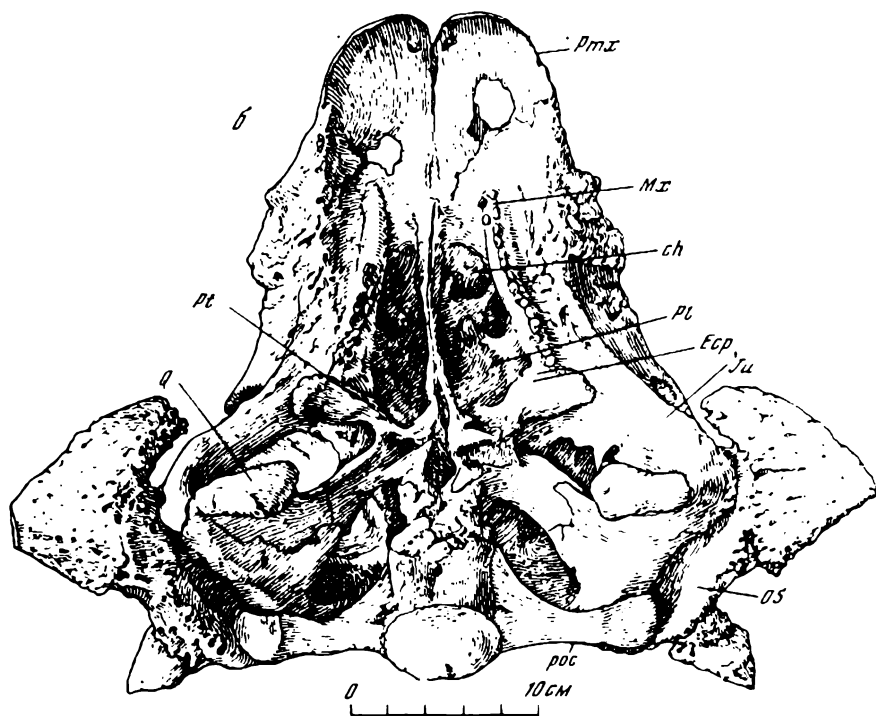


Рис. 3 (продолжение)

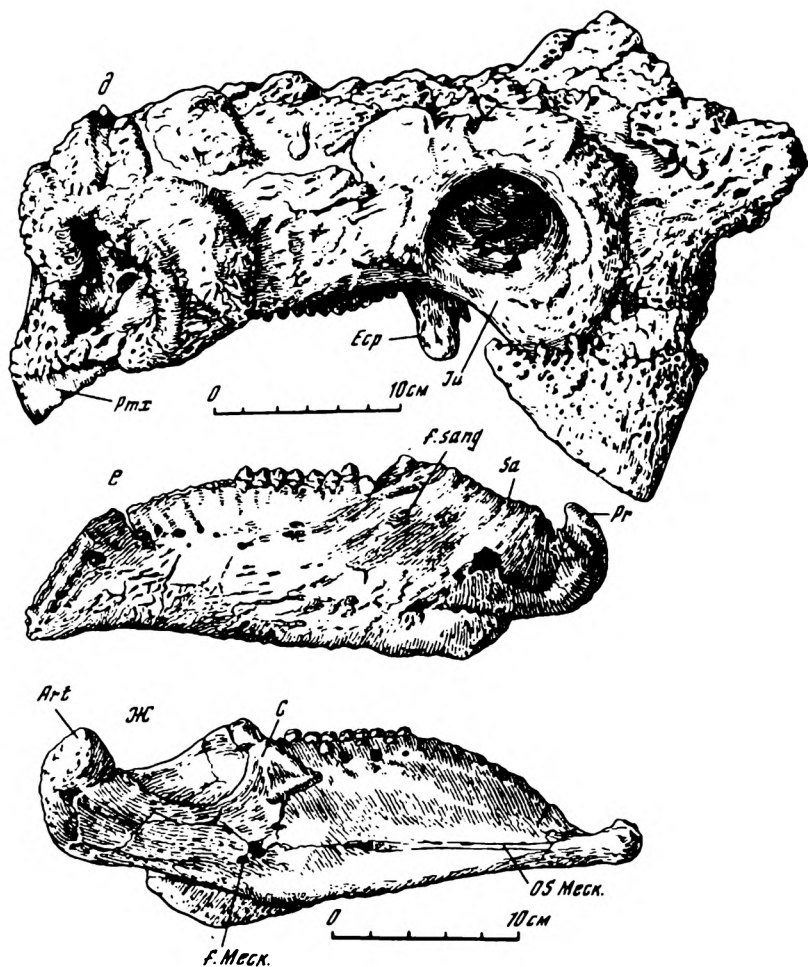


Рис. 3 (окончание)

и парокципитальные отростки срастаются; челюстное сочленение на уровне середины глазницы; сильное окостенение передней и задней стенок глазниц; поверхность вентральной части основной затылочной кости без четко выраженного рельефа; овальное окно сливается с яремным отверстием.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От всех представителей подсемейства отличается срастанием квадратных костей и парокципитальных отростков; своеобразно и само строение парокципитальных отростков с подвернутым вниз вентральным краем; в отличие от таларуруса, амтозавра и пинакозавра сайхания имеет единое отверстие вместо кремного и овального окна; затылочный мыщелок менее выпуклый, чем у всех остальных, его суставная поверхность направлена вентрально.

Распространение. Верхний мел, барунгойотская свита; МНР.

Saichania chulsanensis Maryanska, 1977

Saichania chulsanensis: Maryanska, 1977, p. 103.

Голотип — GISP 100/151 (Музей Земли, Варшава), череп с челюстями и передняя часть посткраниального скелета; верхний мел, барунгойотская свита; МНР, Хулсан

Материал. ПИН N 3142/251 — полный скелет с черепом и нижней челюстью; МНР, Хэрмин-Цав; верхний мел, барунгойотская свита.

Диагноз. Предчелюстные кости частично покрыты остеодермальным наростом, спускающимся с носовых костей.

Распространение. Верхний мел, барунгойотская свита; Хулсан, Хэрмин-Цаб, МНР.

Род *Tarchia* Maryanska, 1977

Dyoplosaurus: Малеев, 1956, с. 78; Maryanska, 1970, p. 24.

Tarchia: Maryanska, 1977, p. 105; Туманова, 1977, с. 92.

Типовой вид — *Tarchia gigantea* (Maleev, 1956): верхний мел, нэмэгэтинская свита; МНР, Нэмэгэту.

Диагноз. Премаксиллярная часть морды овально закругленная, ее ширина равна расстоянию между задними верхнечелюстными зубами (рис. 3); передний и задний максиллярные шельфы развиты хорошо; плоскость нёбных костей горизонтально поднята; передняя стенка птеригонидов наклонена вперед; плоскость затылка слегка наклонена назад; затылочный мыщелок широкоовальный с несильно выдающейся постеровентрально ориентированной суставной поверхностью; парокципитальные отростки высокие, короткие, перпендикулярные плоскости крыши черепа; квадратные кости и парокципитальные отростки не срастаются; челюстное сочленение на уровне заднего края глазницы; вентральная поверхность основной затылочной кости без четкого рельефа.

Видовой состав. Два вида: *T. gigantea* (Maleev, 1954); *T. kielanac* Maryanska, 1977.

Сравнение. От *Euoplocephalus*, *Pinacosaurus* и *Saichania* отличается более узкой премаксиллярной частью морды; кроме того, от *Euoplocephalus* — горизонтально расположенными нёбными костями; от *Ankylosaurus* — птеригоидами, передняя стенка которых наклонена вперед, большей длиной парокципитальных отростков, расширением и удлинением вентральной части основной затылочной кости; от *Talarurus*, *Amtosaurus* и *Pinacosaurus* отличается слиянием яремного отверстия с овальным окном.

Распространение. Верхний мел, барунгойотская и нэмэгэтинская свита; Нэмэгэту, Хэрмин-Цав, Хулсан, МНР.

Tarchia gigantea (Maleev, 1956)

Табл. I фиг. 1—4; табл. II, фиг. 1—2

Dyoplosaurus giganteus: Малеев, 1956, с. 78.

Tarchia gigantea: Туманова, 1977, с. 92.

Голотип — ПИН N 551/29, серия хвостовых позвонков, метакарпадии и фаланги кисти, фрагментарные остатки панциря; верхний мел, нэмэгэтинская свита; МНР, Нэмэгэту.

Материал. ПИН N 3142/250 — череп с неполным посткраниальным скелетом; МНР, Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгэтинская свита.

Диагноз. Крупный анкилозаврид, с четко обозначенными остеодермальными образованиями на крыше черепа, с заглазничными остеодермами в виде шипов; ноздри крупные, терминальные; премаксилла, свободная от остеодермы, поднимается высоко между носовыми костями.

Распространение. Верхний мел, нэмэгэтинская свита; МНР, Нэмэгэту, Хэрмин-Цав.

Tarchia kielanae: Maryanska, 1977, p. 108.

Голотип — *Tarchia kielanae*, фрагмент крыши черепа с мозговой коробкой и затылочной частью; верхний мел, барунгойотская свита; Хулсан, МНР.

Материал. Голотип.

Диагноз. Высота большого затылочного отверстия превышает ширину; плоскость мозговой коробки очень высокая; отверстия для нервов крупных размеров; позади овального окна имеется одно отверстие для последних мозговых нервов.

Замечания. Сравнение вида *T. kielanae* с видом *T. gigantea* провести невозможно, поскольку первый вид установлен по фрагменту крыши черепа и мозговой коробке, строение которых сходно с таковым типового вида. Возможно, оба вида относятся к *T. gigantea*, но идентификация затруднена из-за недостаточности материала по *T. kielanae*.

Распространение. Верхний мел, барунгойотская свита; МНР, Хулсан.

ПОДСЕМЕЙСТВО SHAMOSAUURINAE TUMANOVA, 1983

Типовой род — *Shamosaurus* Tumanova, 1983.

Диагноз. Анкилозавриды с узким передним концом морды. Угол плоскости глазницы с длинной осью черепа менее 25° ; передняя стенка птеригойдов наклонена полого назад; затылочный мыщелок от широкоовального до круглого; птеригойды прочно срастались с базисфеноидом; межптеригойдная впадина очень маленькая; глазницы на середине длины черепа.

Состав подсемейства. Один род *Shamosaurus* Tumanova.

Сравнение. От *Ankylosaurinae* отличается узкими премаксиллами, почти латерально ориентированными глазами, расположенными на середине длины черепа; почти круглым, вентрально ориентированным затылочным мыщелком; срастанием птеригойдов с базисфеноидом; меньшим размером межптеригойдной впадины.

Распространение. Нижний мел; МНР.

Род *Shamosaurus* Tumanova, 1983

Типовой вид — *Shamosaurus scutatus* Tumanova, 1983; нижний мел, дзунбаинская свита; МНР, Хамрын-Ус.

Диагноз. Крупный анкилозавр с крышей черепа, полностью перекрытой остеодермальными щитками, скульптура щитков мелкобугорчатая, заглазничные остеодермы не разрастаются в шипы (рис. 4); латерально остеодермальный покров не закрывает область квадратного мыщелка; передняя часть морды узкоовальная, ее ширина значительно меньше расстояния между задними верхнечелюстными зубами; задний максиллярный шельф хорошо развит; вентральная поверхность небных костей наклонена латерально; челюстное сочленение далеко позади заднего края глазницы; плоскость затылка имеет уклон назад; затылочный мыщелок ориентирован вентрально; квадратные кости и парокципитальные отростки срастались; вентральная поверхность основной затылочной кости округлая, узкая.

Видовой состав. Один вид.

Распространение. Нижний мел; МНР.

Shamosaurus scutatus Tumanova, 1983

Табл. VIII—X

Голотип — ПИН N 3779/2, череп; нижний мел, дзунбаинская свита; МНР, Хамрын-Ус.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН N 3779/2 — часть черепа, той же

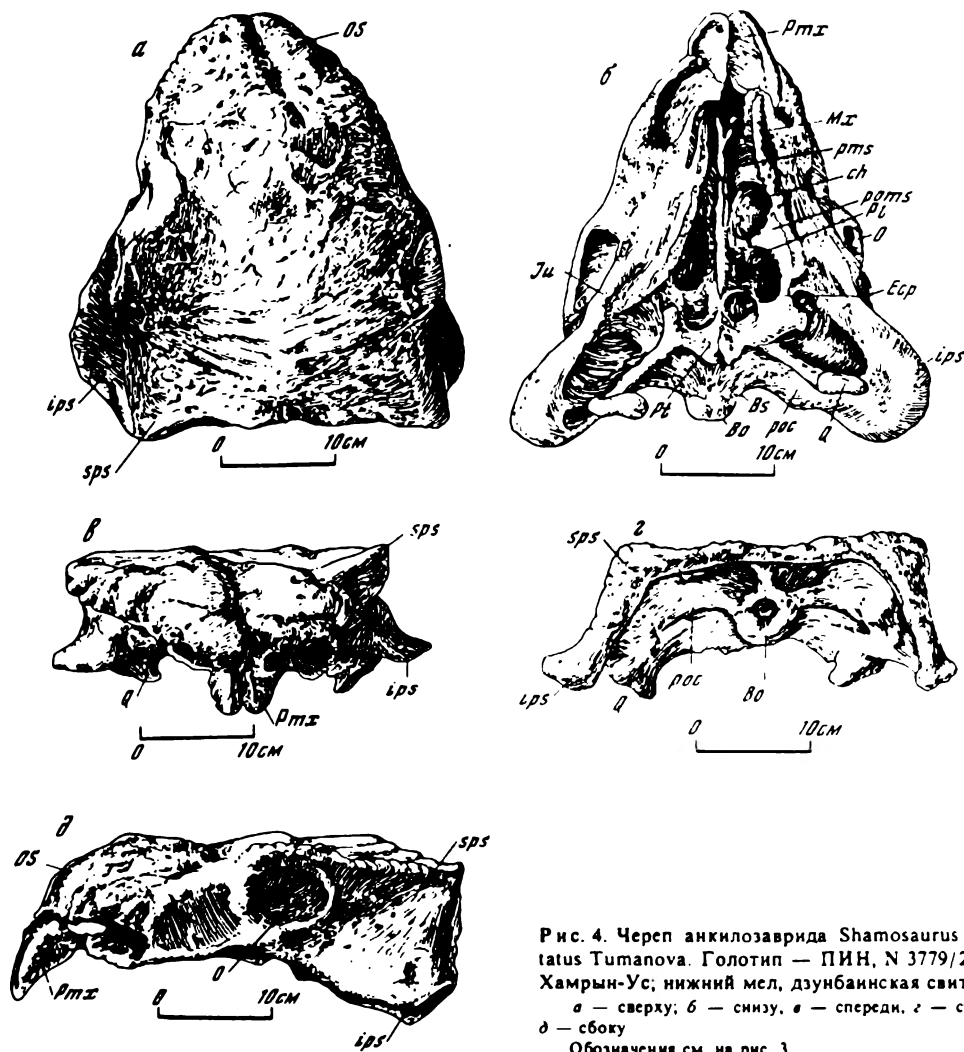


Рис. 4. Череп анкилозаврида *Shamosaurus scutatus* Tumanova. Голотип — ПИН, N 3779/2—1; Хамрын-Ус; нижний мел, дзунбаинская свита
 а — сверху; б — снизу, в — спереди, г — сзади,
 д — сбоку
 Обозначения см. на рис. 3

локализации;? ПИН N 3101 — нижняя челюсть, отдельные фрагменты; МНР, Хобур; нижний мел, дзунбаинская свита.

Диагноз. Верхняя часть предчелюстных костей закрыта остеодермальным наростом. Затылочный мыщелок выступает за уровень крыши черепа.

Распространение. Нижний мел, дзунбаинская свита; МНР, Южная Гоби.

Глава 3

МОРФОЛОГИЯ

ЧЕРЕП

ФОРМА И ВНЕШНИЙ ОБЛИК

Длина черепа взрослых особей от 20 до 50 см. Ширина в области глазниц может превышать длину. В плане (рис. 1, б, 3, а, 4, а) череп представляет собой треугольник равнобедренный (для семейства *Nodosauridae*) либо равносторонний (для семейства *Ankylosauridae*), дорсовентрально череп несколько уплощен впереди, над глазницами имеется некоторое вздутие и затем, в премаксиллярной части, резкое крутое опускание у *Ankylosauridae* или постепенное пологое у *Nodosauridae*.

Костные ноздри, как правило, крупные, терминальные или латеро-терминальные (у *Ankylosaurus* они зарастают остеодермами так, что остаются лишь небольшие латеральные отверстия). У большинства анкилозавров в носовой области одна пара отверстий — собственно наружные ноздри. У молодого экземпляра пинакозавра Т. Марианская (Maryanska, 1971, 1977) отмечает в этой области три пары отверстий, из которых, по ее данным, собственно ноздрям соответствует дорсально расположенная пара.

Глазницы анкилозавров средних размеров, расположенные латерально, направленные у большинства несколько вперед, а у шамозавра — вбок (см. рис. 4).

Верхние височные окна ни у одного из известных анкилозавров не обнаружены. Существовало предположение об их зарастании остеодермами (Eaton, 1961), однако их не оказалось и на молодом экземпляре пинакозавра, крыша черепа которого несет несплошной остеодермальный покров (Maryanska, 1971).

Нижние височные окна имеются и расположены между заглазничными, чешуйчатыми, квадратными и квадратно-скуловыми костями (см. рис. 1, в), однако у представителей семейства *Ankylosauridae* они закрыты латерально разросшимися остеодермами (см. рис. 3, д).

ОСТЕОДЕРМАЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ЧЕРЕПА

Остеодермальные элементы черепа представлены либо отдельными пластинами, принимающими в заглазничной области вид типов, либо они сливаются без четких разграничений в сплошной щит, покрывающий кости черепа и срастающийся с ними. Предчелюстные кости могут быть полностью перекрыты остеодермами (см. рис. 1, в), в большинстве же случаев самый нижний край премаксиллы остается свободным от них, а иногда остеодермы не покрывают и высокие восходящие отростки предчелюстных костей, разделяющие медиально ноздри (*Garchia*, *Euoplocephalus* и *Pinacosaurus*).

От развития остеодерм в области наружных костных ноздрей зависит форма последних, размеры, положение и даже количество наружных отверстий. Так, у *Ankylosaurus* в этой области остеодермальные щитки почти полностью закрывают крупные терминальные, характерные для большинства анкилозавров ноздри, оставляя лишь пару маленьких латеральных отверстий. Далее назад, за носовой областью, щитки упорядочиваются: у *Nodosauridae* остеодермы крупные (см. рис. 1, б), четко разграниченные друг от друга глубокими бороздами, расположенные билатерально симметрично относительно трех срединных щитков; у *Ankylosauridae* щитки (если они различимы и имеют определенные очертания) более мелкие, также симметрично расположенные, но относительно медиальной борозды, доходящей приблизительно до уровня заднего края глазниц (см. рис. 3, а). Позади глазниц скульптура меняется: остеодермы сливаются, образуя

в этой области радиально-лучистый рельеф. Задний щиток вытянут поперечно (см. рис. 3, г) и может нависать над затылком, как, например, у *Talarurus* и в некоторой степени у *Euoplocephalus* и *Shamosaurus*, а может заканчиваться на уровне затылка; этот щиток может быть высоким и составлять около трети от высоты затылка (*Tarchia*), но может быть и низким, сравнимым по толщине с обычными остеодермальными пластинами (*Panoplosaurus*, *Talarurus*, *Euoplocephalus*, *Ankylosaurus*). У *Ankylosaurus magniventris* отчетливо видно (Coombs, 1978, p. 146, text-fig. 1), что этот щиток образован путем срастания четырех расположенных вдоль заднего края черепа остеодерм.

Латеральная часть черепа анкилозаврид покрыта остеодермами несколько более крупных размеров. Над глазницей у анкилозавров тянутся два продольных низких килеватых шипа (см. рис. 3, д). У У. Кумбса (Coombs, 1978) они фигурируют под названием *palpebralia*, Ч. Гилмор (Gilmore, 1914) называет их *suraoorbitalia*. Сильная вариабельность наблюдается в степени выраженности заглазничных шипов в постеролатеральном углу черепа и на квадратно-скуловой кости. У нодозаврид эти шипы отсутствуют (см. рис. 1, в). У шамозавра здесь расположена пирамидальная остеодерма, разрастающаяся вниз и сливающаяся с узкой килеватой пластиной, лежащей на квадратно-скуловой кости; киль пластины направлен латерально спереди назад. Верхние заглазничные шипы у таларуруса также имеют вид треугольных пирамид. У более поздних анкилозаврид (пинакозавра, сайхании, тархии, анкилозавра и эвоплоцефала) упомянутые образования преобразуются в рогообразные шипы, направленные острием соответственно вбок и назад и вбок и вниз. У нодозаврид за глазницами сбоку имеется лишь узкая полоса остеодерм, не заходящих назад далее квадратно-скуловой кости и не закрывающих нижним краем квадратный мыщелок. Благодаря этому у представителей названного семейства в латеральном аспекте нижнее височное отверстие открыто и виден квадратный мыщелок (см. рис. 1, в). Для семейства *Ankylosauridae* характерно сильное разрастание остеодерм с чешуйчатой кости вниз и назад до плоскости затылка так, что нижнее височное окно и квадратный мыщелок снаружи не видны (см. рис. 3, д). Исключение представляет шамозавр, у которого, как и у всех анкилозаврид, нижнее височное окно закрыто латерально остеодермой, но квадратный мыщелок виден сбоку (см. рис. 4, д).

Описанное перекрытие костей черепа остеодермальными образованиями характерно для всех анкилозавров, однако у молодых индивидуумов (например, *Pinacosaurus grangeri*, *Maruanska*, 1971) остеодермы срастались с подстилающими костями лишь в передней части носовых костей, между ноздрями; мелкие остеодермы расположены также медиально, между задними концами носовых костей, а также над и за глазницами. В заглазничной области границы костей даже на этом экземпляре являются совершенно необычными, поэтому не исключено, что и здесь мы имеем дело не с истинными костями, а с комплексом костей и остеодерм.

СТРОЕНИЕ КРЫШИ ЧЕРЕПА

Строение крыши черепа нодозаврид изучено мало, поскольку поверхность черепа всех известных образцов всегда перекрыта остеодермами. Из анкилозаврид наружная поверхность крыши черепа относительно свободна от остеодермальных пластин лишь у пинакозавра (*Maruanska*, 1971, 1977), внутренняя ее сторона вскрыта у таларуруса (экз. N 3780/1) (рис. 5, б). Обозначения костей принимаются по Марианской.

Передняя часть морды, образованная предчелюстными костями, у анкилозаврид тупая (см. рис. 3, б). Премаксиллы ограничивают наружные ноздри, а их восходящие отростки разделяют их медиально, поднимаясь высоко между ноздрями к носовым костям и внедряясь в них в месте вентрального утолщения

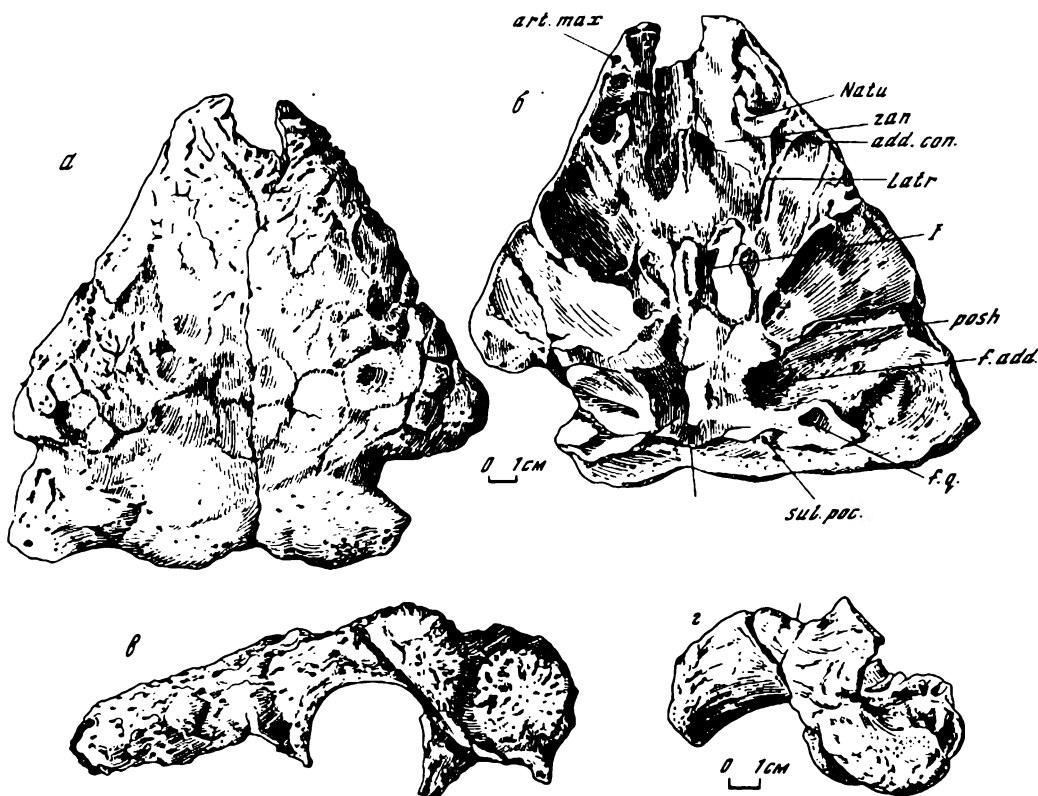


Рис. 5. Череп анкилозаврида *Talarurus plicatospineus* Maleev. Экз. ПИН, N 3780/1; Байшин-Цав; верхний мел, байнширэнская свита

a — крыша черепа сверху; *б* — снизу; *в* — сбоку; *г* — мозговая коробка сзади
add. con. — additus conchae; *art. max* — максиллярная артерия; *f. add.* — аддукторная (височная) яма; *f. q.* — ямка для верхних отростков квадратных костей; *latr.* — lamina transversalis anterior; *Natu* — назотурбиналин; *posh* — заглазничный шельф; *sub. pos.* — борозда для парокципитальных отростков; *zan* — zona annularis; *l* — борозда для обонятельного нерва

последних, оканчиваются почти на уровне половины длины крыши черепа (см. рис. 3, *в*). Челюстные кости, ограничивающие постеролатерально ноздри у тархии (Туманова, 1977), в образовании ни одного из трех отверстий в этой области у пинакозавра не участвуют, оба дополнительных отверстия обрамлены лишь предчелюстными костями (Magyanska, 1971). Поверхность предчелюстных костей, свободная у анкилозавров от остеодерм, несет снаружи несколько крупных отверстий для сосудов (см. рис. 3, *в*), свидетельствующих, возможно, о наличии при жизни в нижней части морды рогового чехла, который покрывал загнутые вниз острые концы премаксилл, образуя режущий край. На переднем конце, медиально, имеется вырезка, соответствующая по форме выступу на верхней стороне предзубной кости (см. рис. 3, *в*). Кроме медиальных, предчелюстные кости имеют еще постеролатеральные отростки, значительно менее протяженные, вклинивающиеся между носовыми и верхнечелюстными костями.

Верхнечелюстные кости латерально распространены незначительно, в высоту достигают уровня глазниц. Контакт с носовыми костями короткий. Задним краем челюстные кости соединяются со скуловыми, верхнезадним — со слезными костями.

Носовые кости большие, занимающие по площади большую часть передней половины крыши черепа сверху и спускающиеся латерально вниз до уровня

середины высоты глазниц. Передняя часть их даже у пинакозавра (см. рис. 2) перекрыта остеодермальным наростом, но более задние контакты проследить удастся. Сзади носовые кости граничат с лобными и предлобными костями, внизу, на боковой поверхности черепа, — со слезными и верхнечелюстными. Носовые кости прикрывают пару максиллярных синусов (см. рис. 5, б), расположенных латеральнее основных каналов респираторного тракта, в этих синусах имеется несколько вдавлений: переднее и заднее дорсальные и переднее латеральное. В задней высокой стенке синуса, в верхней ее части имеется отверстие, ведущее назад, к которому сходятся мелкие ветвящиеся бороздки, разбросанные на стенках синуса. На медиальной части задней стенки находится горизонтальная площадка, контактирующая с челюстной костью. Латеральнее на этой стенке видны два отпечатка, суживающиеся постеромедиально, задний из них более широкий и сложен постеролатеральной частью носовых костей и горизонтальной частью предлобных костей.

Указанные образования представляют собой отпечатки структур хрящевой носовой капсулы, а частично и окостеневающих ее участков, следы которых могут быть выражены умеренно, как только что описано на примере таларуруса, или более сильно, с окостеневающими перегородками не только в кровле, но и в полости носовых капсул: сайхания (Maryanska, 1977), тархия (см. рис. 3, в) и эвоплоцефалюс (Coombs, 1978), или, наконец, могут отсутствовать, как у всех нодозаврид (Coombs, 1978). Степень окостенения внутриносовых перегородок, возможно, зависит не только от родовой принадлежности, но и от возраста особи. Однако однозначно трактовать этот признак затруднительно, поскольку проследить возрастные изменения в этой области у анкилозавров не удастся.

Предлобные кости спереди налегают на заднебоковой край носовых костей и тянутся до лобных, контактируя сзади с заднелобными костями и супраорбитальными остеодермами. На латеральную поверхность черепа предлобные кости спускаются лишь до высоты середины передней стенки глазницы. Внизу предлобные кости граничат со слезными.

Слезные кости контактируют с носовыми костями и тянутся по латеральной поверхности черепа вдоль границы с челюстными костями до переднего края глазницы, образуя середину ее передней стенки, контактируя внизу и сзади со скуловыми костями, а медиально — с окостенением, образующим медиальную часть передней стенки орбиты и интерпретируемым Т. Марианской (Maryanska, 1977) как новообразование. В этом месте к крыше черепа подходит латеральный отросток сфензтмоида, и, возможно, описанное образование может быть его разрастанием.

В передней стенке глазницы, приблизительно в центре слезных костей, расположены два отверстия слезного протока, идущего вперед, вероятно, в толще верхнечелюстных костей и открывающегося каналом в обширный максиллярный синус.

Лобные кости расположены в медиальной части крыши черепа, граничат спереди с носовыми, сзади — с теменными костями, латерально — с пред- и заднелобными костями, а постеролатерально, возможно, контактируют с заглазничными костями (Maryanska, 1977), однако последний контакт закрыт остеодермами.

Вентральная поверхность лобных костей несет гребни (*cristae frontalis*) прикрепления срединной септы сфензтмоида и его боковых разрастаний. По бокам от места прикрепления септы вперед и вбок отходят два желоба, по которым мог идти в носовые капсулы обонятельный нерв (см. рис. 5, б).

Заднелобные кости отчетливо обособлены (Maryanska, 1977, pl. 20) в отличие от большинства динозавров, у которых они, как правило, срастаются с заглазничными костями (Romer, 1956). Расположены они латеральнее лобных и ограничены спереди предлобными, сзади — заглазничными костями, а латерально — надглазничными остеодермами.

Теменные кости формируют середину заднего края крыши черепа. Латерально они контактируют очень коротко с заглазничными, "чешуйчатыми" и "таблитчатыми" костями. Их вентральная поверхность образует крышу мозговой полости. Здесь имеется углубление (см. рис. 5, б). Контур его грушевидный, расширенный впереди, в области переднего и промежуточного мозга. Латеральнее, на уровне посторбитального шельфа, в месте подхода к крыше черепа верхних концов эпиптеригондов, на вентральной поверхности теменных костей образуются утолщения, с которыми соприкасаются верхние концы эпиптеригондов. Задняя часть костей также несет вентральные утолщения, соответствующие вырезкам в местах контакта с верхней и боковыми затылочными костями. Передняя часть этих утолщений, а также постеролатеральные края теменных костей в области контакта с чешуйчатыми костями участвуют в формировании медиального края аддукторной ямы. Пинакозавр из Баин-Дзака — единственный из известных анкилозавров, имеющий свободный контакт крыши черепа с мозговой коробкой, у всех остальных эти структуры срастаются, зарастают и посттемпоральные окна, тогда как у пинакозавра они имеются.

Достоверность контактов между предлобными, лобными, теменными и заглазничными костями утверждать трудно, поскольку даже у молодого экземпляра пинакозавра (Maryanska, 1971, fig. 1, pl. VI) в этой области начинают развиваться остеодермы. Однако очевидно, что заглазничные кости внизу образуют заднюю стенку глазниц, переходя медиально в посторбитальный шельф (Naas, 1969). Посторбитальный шельф является передней стенкой аддукторной ямы.

"Чешуйчатые" кости занимают необычное положение на крыше черепа, не спускаясь на его щёчную поверхность. Расположены они между заглазничными спереди и сбоку, теменными медиально и "таблитчатыми" костями и остеодермальными наростами сзади (см. рис. 2). Антеромедиально они прикрывают аддукторную яму. Медиальная стенка ямы сложена теменными и, по-видимому, переднеушными костями, передняя стенка — вентральным утолщением теменных костей и медиальной частью заглазничных костей, латеральная и задняя — утолщением заднего края чешуйчатых костей. Латерально на упомянутом утолщении у таларуруса (см. рис. 5, б) находится еще одна ямка, меньших размеров, треугольных очертаний, она предназначена для верхних концов квадратных костей. Позади утолщения в пологую поперечную бороздку ложатся верхними краями парокципитальные отростки.

Наличие среди структур на вентральной поверхности "чешуйчатых" костей ямок для восходящих отростков квадратных костей является характерной чертой яматоза большинства динозавров. Однако присутствие позади этих ямок углублений для парокципитальных отростков отличает эти кости анкилозавров от всех других динозавров, у которых чешуйчатые кости лишь контактируют с верхней частью парокципитальных отростков, заходя на переднюю сторону и отделяя их от квадратных костей (Рождественский, 1964; Ostrom, 1961). Интересно, что очертания чешуйчатых костей, видимые на крыше черепа пинакозавра (см. рис. 2), сходны с формой и положением надвисочных костей примитивных тетрапод.

"Таблитчатыми" костями Т. Марианская (Maryanska, 1971) назвала у пинакозавра мелкие косточки, лежащие в маргинальном ряду задней части крыши черепа над затылком. Названы они так условно, по топографическому положению. Вероятно, существует возможность и остеодермального образования этих структур, так как у большинства представителей анкилозаврид на этом месте имеются утолщенные остеодермы, а срастание остеодермальных щитков с костями крыши черепа у пинакозавра происходило выборочно, главным образом в местах образования крупных остеодерм.

Скуловые кости составляют нижний край и нижнее основание глазницы, контактируя впереди с верхнечелюстными костями, антеродорсально — со

слезными, сзади — с квадратно-скуловыми и заглазничными, а антеромедиально — с птеригоидами. Скуловые кости частично свободны от остеодермального перекрытия даже у сайхании и тархии, так как нарост, налегающий на латеральную поверхность челюстных костей сверху, на описываемые кости заходит лишь слегка.

МОРФОЛОГИЯ НОСОВЫХ КАПСУЛ

Наружные носовые отверстия у анкилозавров обычно крупные, у большинства края обрамлены остеодермами, поэтому их форма и размеры находятся в прямой зависимости от степени развития последних. Расположены костные ноздри, как правило, терминально. Единственное, пожалуй, исключение составляет *Ankylosaurus*, у которого маленькие округлые ноздри из-за сильного разрастания остеодермальных пластин находятся скорее сбоку, так как остеодермальные щитки закрывают всю переднюю часть морды, оставляя лишь маленькие отверстия антеролатерально.

У тархии костные ноздри крупные, разделенные медиально восходящими отростками предчелюстных костей, лишь в самой верхней части перекрытых остеодермами. В верхнем крае ноздри сбоку имеется вырезка, вероятно, для одной из ветвей максиллярной артерии (см. рис. 3, в). У сайхании Т. Марианская (Maryanska, 1977) отмечает наличие двух пар отверстий в области наружных ноздрей, разделенных разрастающимися горизонтально выростом *praemaxillae*. Собственно ноздрям соответствует верхняя пара отверстий. Возможно предположить, что перегородка между отверстиями является септомаксиллой, создающей впечатление вертикальной раздвоенности наружных ноздрей. Для пинакозавра Т. Марианская констатирует наличие трех пар отверстий в назальной области: две медиальных, разделенных горизонтальной перегородкой и соответствующих таковой сайхании, и одна латеральная, интерпретированная вместе с окружающей ее гладкой поверхностью предчелюстных костей в качестве вместилища латеральной носовой железы. Однако, основываясь на возможности присутствия септомаксиллы, возможно было бы предположить, что латеральная носовая железа располагалась на ней, прилегая латерально к челюстным костям. Тогда третья пара отверстий могла бы являться сильно гипертрофированным (вероятно, это связано с молодым возрастом особи) выходом одного из питающих эту область сосудов. На нашем материале, представленном остатками взрослых экземпляров, следов этих отверстий обнаружено не было.

Интерназальная костная перегородка у пинакозавра и таларуруса неполная, составленная поднимающимися медиальными отростками предчелюстных костей и свисающими вертикально "крыльями" носовых костей, причем у таларуруса срастания не происходит и высота костной перегородки не превышает 0,7—1 см. В переднем конце носовых костей, в месте вклинивания в них отростка *praemaxillae*, верхний край перегородки прерывается. Затем перегородка восстанавливается уже на уровне постеромедиальной части собственно носовых капсул за счет медиального разрастания сфензтмоида в месте прикрепления его к лобным костям. Интерназальная септа сайхании и тархии значительно более массивная, сплошная. Спереди она, аналогично таковой пинакозавра, составлена предчелюстными и носовыми костями, медиально продолжающимся вперед килем сошников, в формировании постеродорсальной части септы принимают участие этмоидные окостенения.

Тонкая костная пластинка, тянущаяся горизонтально от выступа на передней стенке внутренней поверхности верхнечелюстной кости к интерназальной перегородке, соединяясь с ней в месте, где она образована килем сошников, вероятно, является септомаксиллой. Вентральнее септомаксиллы, между нею и горизонтально разросшейся предчелюстной костью, предположительно был расположен яacob-

снов орган. Латеральнее, несколько позади наружного края костной ноздри, вероятно, помещалась латеральная носовая железа.

В передней части респираторного тракта у пинакозавра и сайхании Марианская (Maryanska, 1977) отмечает структуры, сходные с таковыми териодонтов и млекопитающих. Гребень, тянущийся вдоль верхнечелюстных костей, назван *crista maxilloturbinalis*, а структуры, связанные с ним (автор обратил внимание на высокую степень окостенения носовой области сайхании), — максиллотурбиналиями. Гребень на носовых костях пинакозавра был сравнен с *crista nasoturbinalis* млекопитающих и нес на себе назотурбиналии (Maryanska, 1971). У сайхании таких гребней оказалось несколько. Были обнаружены и более тонкие турбиналии, сравнимые с этмотурбиналиями млекопитающих. Автор описывает образование за счет окостенения турбиналий разнообразных синусов: максиллярного и премаксиллярных. Переднюю дорсомедиальную часть респираторного тракта сайхании Т. Марианская сравнивает с *meatus nasi superior* млекопитающих, основываясь на том, что воздух отсюда мог поступать непосредственно в обонятельный отдел собственно носовых капсул. В этом случае, по ее мнению, вентральнее расположенный воздушный проход, ведущий из дополнительного отверстия через максиллярный синус в носовую полость, будет соответствовать *meatus nasi medium*, из которого воздух поступал в дыхательную часть носовой полости.

У. Кумбс (Coombs, 1978) на примере североамериканского *Euplocephalus* указывает на большое количество синусов в носовой полости представителей семейства *Ankylosauridae*. Он считает это диагностичной чертой семейства анкилозаврид, отличающей их от нодозаврид и прочих рептилий. Ни изгиба респираторного тракта, ни дополнительных черепных синусов у нодозаврид не обнаружено.

Общий план строения носовой области, подобный анкилозаврам, не был отмечен ни для одной другой группы динозавров и ныне живущих рептилий (Maryanska, 1977). Единственный элемент, сходный с современными рептилиями, по мнению Т. Марианской, — дорсальный носовой проход, ведущий от наружных ноздрей к задней части собственно носовых капсул, его дорсомедиальное положение и выход в носовые пустоты напоминают вестибюль у современных игуанид и агамид, живущих в песчаных местностях.

Однако при подробном рассмотрении вентральной поверхности крыши черепа галауруса (см. рис. 5, б) удастся найти более значительное сходство в строении носовых капсул анкилозавра и ящериц. На этом основании для отдельных структур этой области возможно использовать терминологию, применяемую для ящериц (Oelrich, 1956).

Носовая область анкилозавров была очень обширной, занимая по длине более половины черепа. Медиально дыхательный тракт ограничен непосредственно костями крыши черепа, латерально — продольными гребнями носовых костей, а впереди — углублением в передней стенке медиального утолщения на назальном гребне. Латеральнее дыхательного тракта находятся синусы, ограниченные изгибом носовых костей на наружной поверхности крыши черепа и продольным назальным гребнем. В передней стенке синусов имеется борозда, по-видимому, для ветви максиллярной артерии, проходившей в верхнем крае костной ноздри, где она могла образовывать циркумариальный анастомоз с ветвью фронтальной артерии. Задней стенкой синусам служат поперечные гребни на вентральной поверхности носовых костей, заканчивающиеся овальным горизонтальным утолщением, гомологичным, вероятно, назотурбиналиям по Т. Марианской. Описываемые структуры, возможно, представляют собой верхнюю часть максиллярных синусов и частично могли быть заполнены расширенными венозными каналами венозной вены, шедшей по дорсальной поверхности верхнечелюстных костей. Большая же часть этих полостей, очевидно, была заполнена воздухом.

Вентральнее к переднему ростру сошников предчелюстные кости протяги-

ваются перегородкой, по положению сравнимой с септомаксиллой и идущей далее постеролатерально к верхнечелюстным костям. Вентральнее нее мог помещаться яacobsonов орган, который, вероятно, имел выходы на небо в пределах предчелюстных костей, на которые указывает Т. Марианская (Maryanska, 1977).

За передней частью респираторной области следует район хрящевых носовых капсул.

Крыша черепа в этой области имеет несколько гребней, которые, возможно, фиксируют границы распространения хрящевых структур. И если использовать терминологию, применяемую для ящеров (Oelrich, 1956), можно предположить наличие здесь структур, сопоставимых с *zona annularis*, *aditus concha* и *Lamina transversalis anterior* (см. рис. 5, 6). Окостенение этой области несколько в большей степени развито у пинакозавра. Максимума оно достигает у сайхании, выражаясь в наличии большого количества синусов (Maryanska, 1977).

НЁБНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ

Предчелюстные кости (см. рис. 3, 6) сильно разрастаются у анкилозавров на нёбной поверхности в виде ковшеобразного клюва, причем у нодозаврида он узкий (см. рис. 1, а), а у анкилозаврида — широкий (см. рис. 3, б). Поверхность костей, как правило, уплощенная, несколько вогнутая, лишь у пинакозавра она немного выпуклая, что, вероятно, обусловлено ювенильностью особи. Передний край предчелюстных костей может принимать различную форму: от узкоовальной у шамозавра и широкоовальной у тархии, сайхании и анкилозавра до круглой у эвоплоцефалюса и квадратно-округлой у пинакозавра. Медиально, около шва между *pterygothallia*, у острия вырезки расположена пара отверстий, служивших, вероятно, выходами для этмоидной ветви тройничного нерва (V_1). Вентральные пластины предчелюстных костей, особенно в задней части, очень тонкие, легко проламывающиеся. Приблизительно до $1/3—1/4$ длины медиального контакта *pterygothallia* сзади на них налегают сошники, несколько разрастаясь при этом в горизонтальной плоскости. Постеролатерально на предчелюстные налегают челюстные кости, в зависимости от степени развития переднего максиллярного шельфа они могут отодвигать предчелюстные кости от обрамления латерального (пинакозавр и, вероятно, малеевус) и даже переднего края хоан (сайхания, эвоплоцефалюс и анкилозавр).

У сильвизавра из нодозаврида (Eaton, 1960) имеются предчелюстные зубы, расположенные в один ряд с каждой стороны и сидящие по латеральному краю *pterygothallia*. У более поздних представителей этого семейства премаксиллярных зубов нет, но на месте их рядов, вдоль латеральных краев предчелюстных костей сохраняются гребни, соединяющие эти кости с передней частью верхнечелюстного зубного ряда. У анкилозаврида ни премаксиллярных зубов, ни гребней не обнаружено.

Верхнечелюстные кости удлиненные, вогнутые снаружи, несущие зубы. Антеро-медиально они могут соединяться с сошниками (сайхания, тархия, эвоплоцефалюс, анкилозавр). Передняя часть *maxillaria* образует передний максиллярный шельф, который слабо выражен и начинается лишь около самых первых челюстных зубов у малеевуса и пинакозавра, но хорошо развит у сайхании и эвоплоцефалюса и является очень сильным, начинающимся с середины длины челюсти у анкилозавра и тархии. Таким образом, у позднемеловых анкилозавридов вторичное небо постепенно разрастается за счет переднего максиллярного шельфа. Раннемеловой шамозавр оказывается исключением, поскольку имеет хорошо развитый шельф, начинающийся на уровне середины зубного ряда.

В зависимости от степени развития заднего максиллярного шельфа можно наметить две группы. К первой относятся эвоплоцефалюс, сайхания и шамозавр

с хорошо развитым шельфом, распространенным в латерально наклонной плоскости. Вторая группа включает остальных анкилозаврид, задний максиллярный шельф которых слабый, выглядящий лишь как небный отросток верхнечелюстной кости, направленный вверх. Вследствие различного развития описываемой структуры несколько по-иному расположено у обеих групп подглазничное окно. У первых подглазничное окно расположено в латерально наклонной плоскости заднего максиллярного шельфа, между верхнечелюстными костями, обрамляющими его спереди и латерально, небными — медиально и эктоптеригоидами — сзади; у шамозавра это отверстие сильно увеличено. У представителей второй группы подглазничное окно находится несколько сзади, в боковой стенке углубления в птеригоидах. Исключение представляет пинакозавр, у которого подглазничное окно по положению близко к первой группе. У остальных оно маленькое, расположенное в задней латеральной стенке кармана, образованного в птеригоидах. Вход в карман ограничивают верхнечелюстные кости спереди, эктоптеригоиды — латерально, небные — медиально и птеригоиды — сзади. Маленькое подглазничное окно лежит между верхнечелюстными костями, эктоптеригоидами и небными костями и открывается назад в аддукторную яму, соединяясь узким желобком с входным отверстием инфраорбитальной артерии, которое расположено на заднем торцевом конце максилл, на границе их с эктоптеригоидами.

Небные кости расположены высоко над дном ротовой полости. Вентрально они в разной степени наклонены вбок. Медиально соединяются с сошниками, латерально контактируют с небными отростками верхнечелюстных костей. Сзади небные кости налегают на вертикальную стенку птеригоидов, образуя верхнюю часть задней стенки небных пустот; у североамериканских анкилозаврид, сайхании и тархии они доходят лишь до верхнего основания медиальной части птеригоидов, образуя с последними угол, близкий к прямому. Передний край небных костей обрамляет сзади костные хоаны, боковым краем они ограничивают подглазничное окно и контактируют с задним максиллярным шельфом, который обычно начинается от небного отростка верхнечелюстных костей и тянется латеральнее контакта с небными костями. Поверхность небных костей вентрально неровная. У сайхании наблюдаются симметрично расположенные впадины. Сзади на границе небных костей с птеригоидами у *Saichania* имеются округлые отверстия, названные задненебными (Magyanska, 1977). В этом же месте у тархии продольные углубления (см. рис. 3, б).

Сошники сливаются в тонкую вертикальную перегородку, разделяющую небные пустоты. Вперед дорсально сошники протягиваются до интернариальной перегородки, составляя ее заднюю часть. Вентрально они налегают на предчелюстные кости, контактируя у форм с хорошо развитым передним максиллярным шельфом антеролатерально с *maxillaria*. Нижний край перегородки может расщепляться (*Tarchia*, *Euoplocephalus*), свидетельствуя о парности костей, образующих ее. Ее верхний край на контакте с небными костями у *Euoplocephalus* и *Pinacosaurus* расширяется, несколько разрастаясь в горизонтальной плоскости. Сзади сошники контактируют с небными отростками птеригоидов, составляя их продолжение перегородки.

Птеригоидные фланги образуют вертикальную структуру, перпендикулярную перегородке, составленной небными отростками птеригоидов и сошниками. Собственно фланги птеригоидов у анкилозаврид направлены вбок (см. рис. 3, б), тогда как у нодозаврид они тянутся вперед параллельно сошникам (см. рис. 1, а). Птеригоиды, как правило, образуют заднюю стенку небных пустот, лишь у *Pinacosaurus* на переднюю поверхность медиальной части птеригоидов могут налегать небные кости (Magyanska, 1977). В верхнем углу вертикальной стенки птеригоидов имеется карманообразное выпячивание назад. Медиально у анкилозаврид птеригоиды разделены межптеригоидной впадиной (см. рис. 3, б). У ранне-

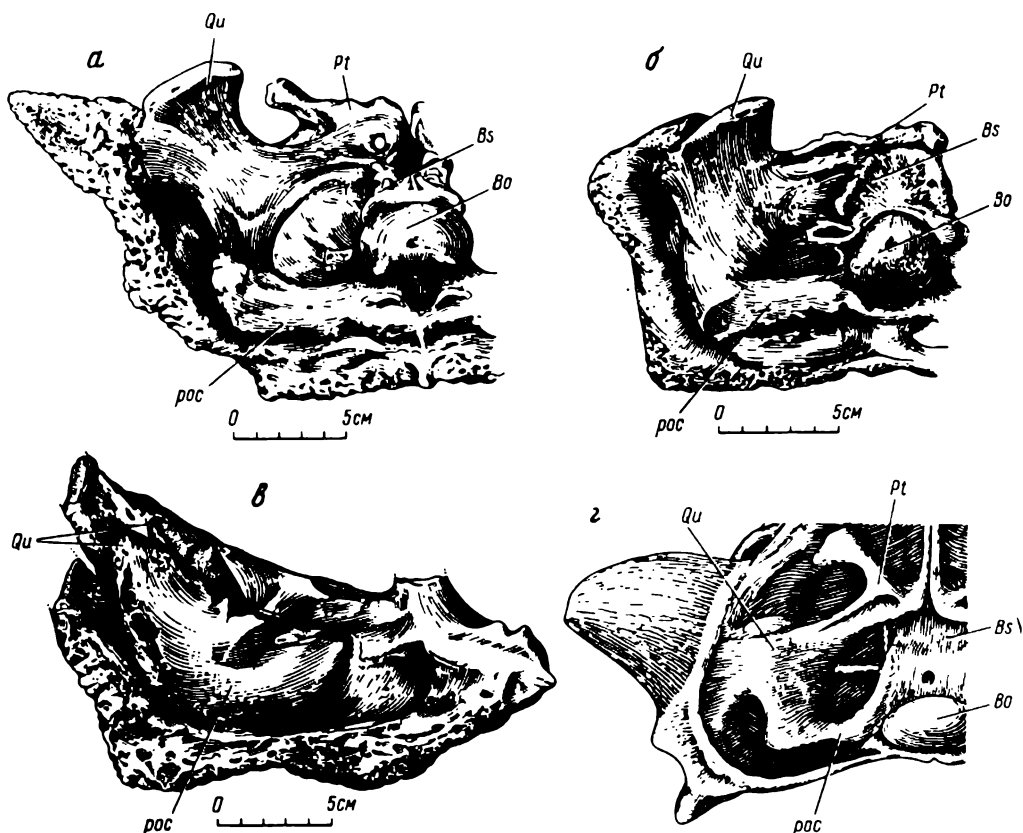


Рис. 6. Типы контакта квадратных костей с парокципитальными отростками у анкилозавридов
 а — тархия; б — шамозавр; в — шамозаврин, экз. ПИН, N 3779/1; г — сайхания (по: Maryanska 1977)
 Обозначения см. на рис. 3

мелового *Shamosaurus* она была очень мала или даже вовсе отсутствовала (см. рис. 4, б), подобно представителям семейства нодозавридов (см. рис. 1, а). Несколько латеральнее впадины стенки птеригонидов прободена двумя симметрично расположенными округлыми отверстиями. Контакт птеригонидов с мозговой коробкой у анкилозавридов шовный (рис. 6, а), кроме шамозавра, у которого эти две структуры полностью срастаются (рис. 6, б), как у нодозавридов (см. рис. 1, г). Квадратные отростки птеригонидов длинные, достигающие половины длины квадратно-птеригонидной ветви, лишь у шамозавра более высокие и короткие в силу укороченности всей ветви.

Наружные крыловидные кости лежат впереди птеригонидов и образуют внешнюю переднюю часть птеригонидных флангов. Их передняя и внешняя части контактируют с челюстными костями. Вверху они поднимаются до небных костей, слагающих только верхнюю (тархия) или значительную часть (пинакозавр) задней стенки небных пустот, обрамляя сзади подглазничное окно.

ОКОСТЕНЕНИЯ ПАЛАТО-КВАДРАТНОГО ХРЯЩА

Верхние крыловидные кости впервые из анкилозавров обнаружены у сайхания (Maryanska, 1977) и, по всей вероятности, характерны для всех анкилозавров. Положение этих костей очень необычное: они расположены не вертикально, как у большинства животных, а сильно наклонены за счет сдвига верхних

концов назад и тянутся почти параллельно мозговой коробке, соединяя под углом около 45° к вертикали место базиптеригиодного сочленения с утолщением на вентральной поверхности теменных костей на уровне медиальной части посторбитального шельфа. По форме это тонкие палочковидные кости, сплюснутые дорсовентрально, утолщающиеся на концах.

Квадратные кости широкие, плоские, несколько наклоненные вперед, треугольных очертаний. Широкая полоса птеригиодного отростка идет вперед и внутрь, прочно срастаясь с птеригиодом, лишь у молодой особи пинакозавра квадратная ветвь птеригоида и птеригиодный отросток квадратной кости свободно налегают друг на друга. Дорсальный конец квадратной кости поднимается к крыше черепа, соприкасаясь у большинства анкилозаврид с передней стороной парокципитальных отростков (см. рис. 6). У. Кумбс (Coombs, 1978) уделяет большое внимание этому контакту и считает его характерным признаком семейства анкилозаврид, поскольку у всех представителей семейства нодозаврид верхний отросток квадратной кости срастается с нижней частью дистального конца парокципитального отростка. Исключение в этом плане составляет сайхания (Maryanska, 1977), которая принадлежит к анкилозавридам, но отличается срастанием дорсальных концов квадратных костей и парокципитальных отростков (см. рис. 6, з), подобным таковому у нодозаврид. Однако у нижнемелового шамозавра также происходит полное срастание этих костей (см. рис. 6, б). Более того, у экз. ПИН N 3779/1 (см. рис. 6, а) из этого же местонахождения имеется две ветви дорсального конца квадратной кости: первая шла параллельно парокципитальному отростку к крыше черепа, вторая срасталась с его нижним краем. По-видимому, находившийся в этой области при жизни хрящ мог окостеневать в разной степени: у большинства анкилозаврид более окостеневала передняя часть хряща, у нодозаврид, сайханий и шамозавра — задняя, а у экз. N 3779/1 (по-видимому, также шамозавра) — обе. Таким образом, характер контакта квадратных костей с парокципитальными отростками едва ли может служить твердым систематическим критерием для семейства анкилозаврид. Самый верхний конец квадратной кости, как правило, прочно прирастает к нижней поверхности чешуйчатой кости, но у молодого экземпляра пинакозавра (Maryanska, 1977) и у таларуруса (экз. N 3780/1; см. рис. 5, б) срастания нет, контакт свободный, в месте соединения дорсального конца квадратной кости и крыши черепа на внутренней поверхности последней имеется ямка. Граница между квадратными и квадратно-скуловыми костями у анкилозаврид заметна в виде поперечной полосы, соединяющей квадратный мыщелок с лежащими на латеральной поверхности черепа квадратно-скуловыми костями (у нодозаврид не выражена; см.: Coombs, 1978). Полоса подходит изнутри к квадратно-скуловым костям в месте их соединения с чешуйчатыми костями. Нижняя суставная поверхность квадратных костей выглядит как овал, ориентированный длинной осью перпендикулярно оси черепа, с суженной внешней частью.

МОЗГОВАЯ КОРОБКА

ЭТМОСФЕНОИДНЫЙ ОТДЕЛ

Базисфеноид короткий, массивный, слабо окостеневающий. Сфенокципитальные бугры в виде более или менее выраженных гребней, наиболее четко видных у таларуруса (экз. N 3780) и направленных антеромедиально-постеролатерально (рис. 7, а). Сфенокципитальные бугры сильно сближены с базиптеригиодными отростками, маленькими, ориентированными поверхностью сочленения с птеригоидами вперед. Соединение с птеригоидами у анкилозаврид шовное, в отличие от нодозаврид, у которых базисфеноидная часть сильно вдавлена в птеригиоды и срастание костей прочное. Исключения представляют сайхания и шамозавр.

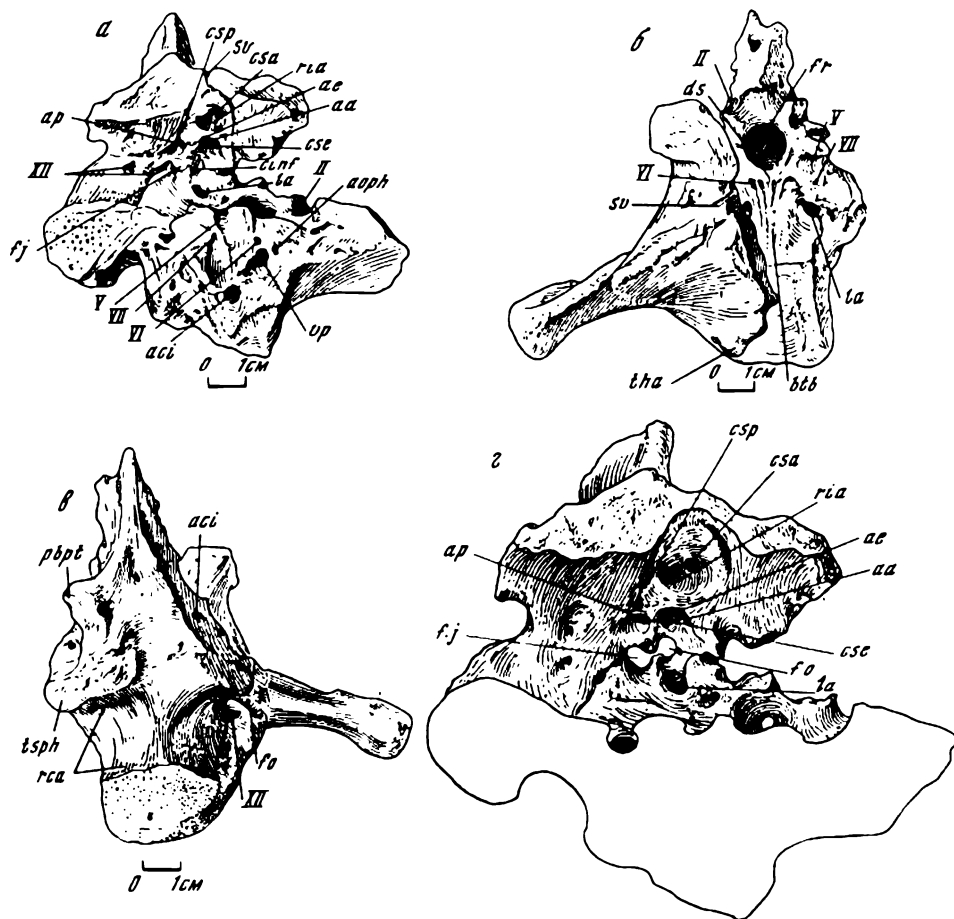


Рис. 7. Мозговая коробка анкилозаврида *Talarurus plicatospineus* Maleev. Экз. ПИН, N 3780/1; Байшин-Цав; верхний мел, банширэнская свита

a — в латеральном аспекте; *б* — сверху; *в* — снизу; *г* — реконструкция структур внутреннего уха
aa — передняя ампула; *aci* — arterii carotis interna; *ae* — наружная ампула; *aoph* — arteria optalmica; *ap* — задняя ампула; *brb* — basis trabeculi basalis; *cinf* — crista interfenestralis; *csa* — передний полукружный канал; *cse* — горизонтальный полукружный канал; *csp* — задний полукружный канал; *ds* — спинка турецкого седла; *fj* — яремное отверстие; *fo* — овальное окно; *fp* — гипофизарная ямка; *la* — лагена; *rca* — m. rectus capiti anterior; *ria* — внутрислуховой карман; *sv* — борозда для вены; *tba* — бугорки для нервных дуг первого шейного позвонка; *tsph* — сфенокипитальные бугры; *up* — питунтарная вена; *lsp* — борозда для первого спинального нерва; II—XII — черепные нервы

У последнего имеет место то же, что и у нодозавридов, движение базисфеноидного комплекса в птеригониды. Хорошо выраженных швов в этой области не было обнаружено ни на одном из имеющихся экземпляров.

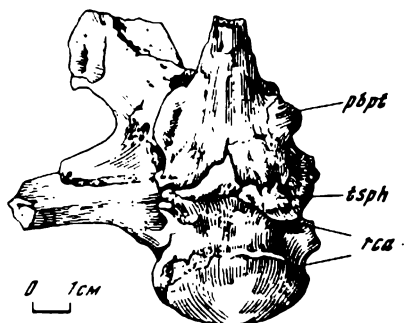
Вперед и несколько дорсальнее от базисфеноида тянется ростр, подстилающий вентрально сфенэтмоид, о существовании которого мы можем предполагать, основываясь на остаточных структурах, сохранившихся на внутренней поверхности крыши черепа таларуруса экземпляра N 3780/1: два — от боковых стенок, расположенных у медиального края передней стенки глазницы, и один медиальный, находящийся под мелким остеодермальным наростом на крыше черепа, условно названным у пинакозавра этмоидом (Maryanska, 1971). На латеральной поверхности границы со сфенэтмоидом находится площадка, соответствующая ретракторному миодому ящериц, где прикреплялись пучки глазной мускулатуры.

ОТИКО-ОКЦИПИТАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ

Передне-, заднеушные и боковые затылочные кости полностью срастаются, лишь у пинакозавра (экз. N 4046) из Бага-Тариача виден вертикальный шов проотики и парокципитального отростка приблизительно на уровне лагены (рис. 8). Передняя часть проотики срастается с латеросфеноидами, идущими к крыше черепа, и с вентральным выступом теменных костей — медиальным продолжением посторбитального шельфа.

Внутреннее ухо (см. рис. 7) открыто со стороны мозговой полости, так как его медиальная стенка не окостеневала. Лагены крупные. Над ними в боковой стенке мозговой коробки расположено преддверие. Ампулы полукружных каналов четко обозначены: задняя в виде сильного расширения нижней части заднего и конца горизонтального полукружных каналов, передняя и горизонтальная — сближены; последняя расположена несколько ниже и медиальнее передней.

Рис. 8. Мозговая коробка анкилозаврида *Pinacosaurus grangeri* Gilmore (снизу). Экз. ПИН, N 4043; Бага-Тариач; верхний мел, джадохтская свита
Обозначения см. на рис. 7



Передний полукружный канал проходит в толще передней стенки капсулы внутреннего уха и выходит верхней частью на ее внутреннюю поверхность для соединения с задним каналом. Здесь в стенке эндокrania имеется углубление, направленное назад и вниз и заканчивающееся слепо. Возможно, эта структура вмещала утолщенную верхнюю часть *scus communis*, который шел в медиальной, не окостеневавшей стенке. Но не исключено, что оно не имело связи с перепончатым лабиринтом (Курзанов, Туманова, 1978), в этом случае оно может быть сравнимо с *recessus interacusticus* хищного динозавра итемируса (Курзанов, 1976). Над полостью внутреннего уха, в верхнем крае стенки эндокrania, проходит борозда, по-видимому, эндолимфатического протока, разделяющаяся на две веточки: задняя далеко не прослеживается, а передняя входила в полость внутреннего уха на уровне верхнего края горизонтальной капсулы. За пределами полости эндокrania борозда прослеживается до верхнего края парокципитального отростка, где эндолимфатический проток мог выходить наружу.

Затылок анкилозаврида широкий (см. рис. 3, з; 4, з). Кости прочно срастались между собой. Посттемпоральное окно в виде щели имеется у пинакозавра, но полностью зарастает у остальных анкилозаврида. Большое затылочное отверстие крупное, составляющее свыше 1/3 высоты затылка, округло-ромбовидное, несколько удлинненное в горизонтальном направлении у пинакозавра, сайхании и амтозавра (рис. 9, а) и вытянутое вертикально у таларурса и тархии (см. рис. 3, з, 5, з). Парокципитальные отростки, по высоте в два раза уступающие затылку, тянутся перпендикулярно сагиттальной оси черепа (см. рис. 3, б), у нодозаврида — под некоторым углом (см. рис. 1, а), у сайхании они очень низкие, с загibaющимся вниз нижним краем. Парокципитальные отростки у *Tarchia* (см. рис. 3, з), приблизительно одинаковой высоты по всей длине, но у *Talarurus* (см. рис. 5, з) и особенно у *Shamosaurus* (см. рис. 4, з) в дистальной части они шире, а в проксимальной вдаются вперед, в результате чего остеодермальный

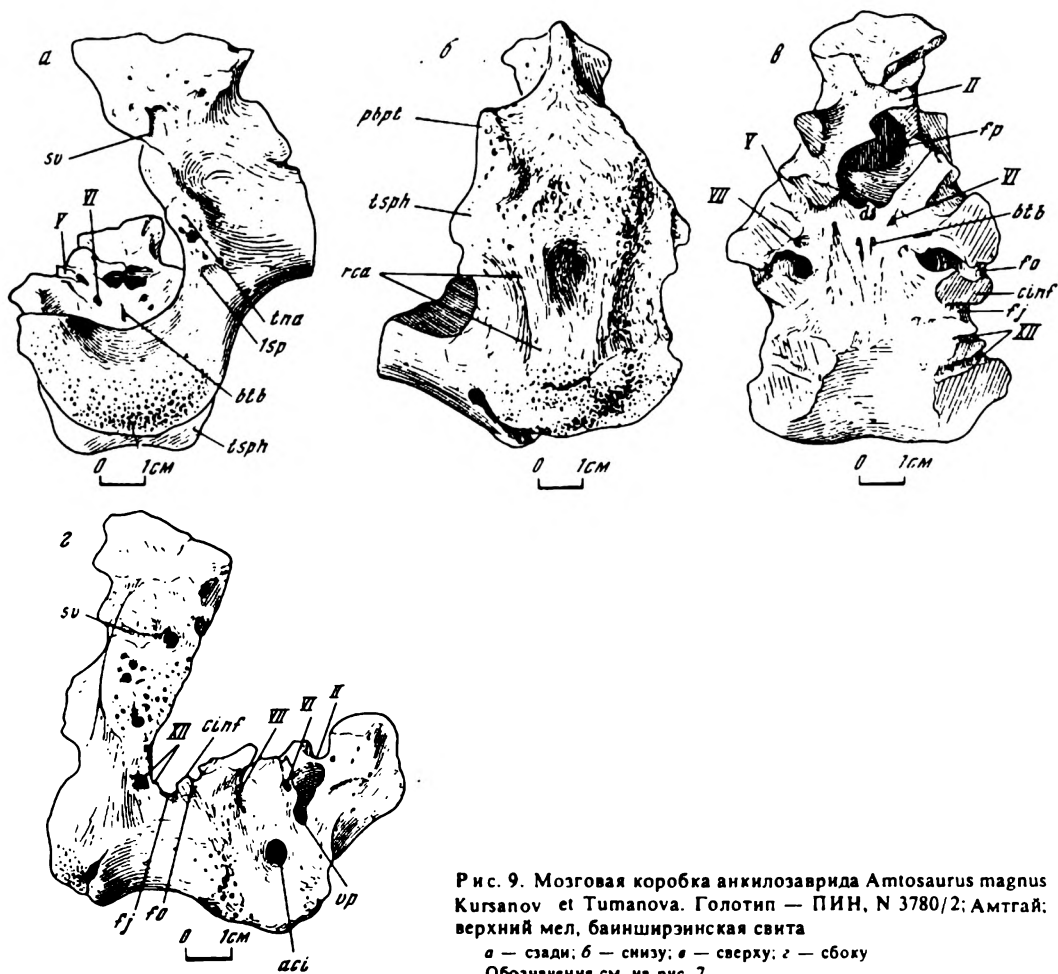


Рис. 9. Мозговая коробка анкилозаврида *Amosaurus magnus* Kursanov et Tumanova. Голотип — ПИН, N 3780/2; Амтрай; верхний мел, байнширэнская свита

а — сзади; б — снизу; в — сверху; г — сбоку
Обозначения см. на рис. 7

край крыши черепа несколько нависает над медиальной частью затылка. У таларуруса (см. рис. 5, г) концы парокципитальных отростков крючкообразно загнуты вниз, у большинства анкилозавров — лишь незначительно опущены.

У таларуруса (экз. 3780/1) благодаря неполному срастанию затылка с крышей черепа на нижней поверхности крыши черепа, позади ямки для верхнего отростка квадратных костей, видна поперечная бороздка, вмещающая верхний край парокципитальных отростков. "Tabulare", обозначенное на черепе *Pinacosaurus grangeri* (Maryanska, 1971, 1977), является элементом нависающего заднего края крыши черепа, составленного остеодермами.

Верхняя затылочная кость подходит к foramen magnum лишь в самой его вершине. У всех анкилозавров, кроме молодого экземпляра пинакозавра, supraoccipitale прочно срастается с крышей черепа (см. рис. 3, г; 4, г).

Боковые затылочные кости полностью срастаются с заднеушными костями. На границе с большим затылочным отверстием на Exoccipitalia наблюдаются парные бугорки, по-видимому, для невралных дуг первого шейного позвонка, а в основании бугорков — бороздки, в которых могла проходить затылочная вена.

Основная затылочная кость выстилает заднюю часть дна мозговой полости и ограничивает затылочное отверстие снизу, образуя затылочный мыщелок. За-

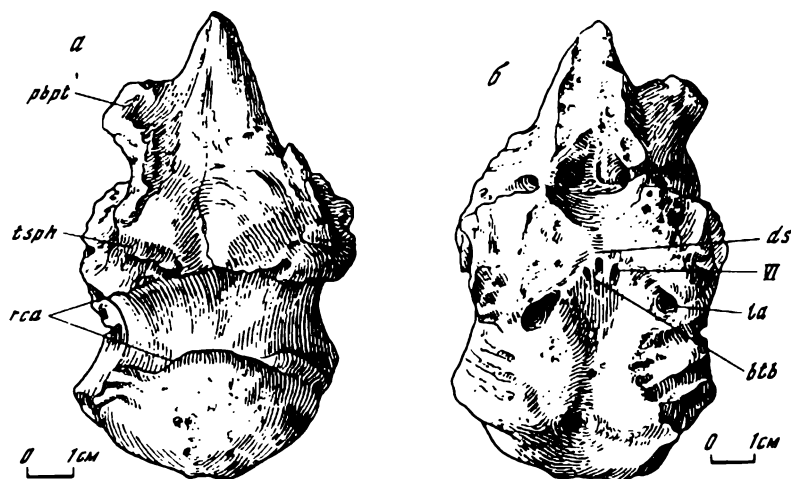


Рис. 10. Мозговая коробка анкилозаврида *Maleevus disparoserratus* (Maleev). Экз. ПИН, N 554/2—1; Ширэгин-Гашун; верхний мел, банширээнская свита

a — снизу; *b* — сверху.

Обозначения см. на рис. 7

тылочный мыщелок — от узкоовального у таларуруса и амтозавра (см. рис. 7, *a*) до широкоовального у сайхани, тархии (см. рис. 3, *b*) и округлого у пинакозавра, малеевуса и шамозавра (рис. 10, *a*; 4, *b*). Суставная поверхность направлена более или менее постеровентрально. На дорсальной стороне основной затылочной кости неглубокая ямка.

На вентральной поверхности основной затылочной кости, между мыщелком и сфенокипитальными буграми, находится поверхность прикрепления *m. rectus capiti anteriores*. Рельеф этой области сильно различается: у шамозавра здесь сравнительно узкая, выпуклая вентрально, округлая поверхность; у таларуруса срединное положение занимает пологий гребень, латерально от которого тянутся депрессии; у амтозавра рельеф обратный: в центре — углубление, по бокам — пологие гребни, направленные спереди назад. У пинакозавра поверхность здесь сильно сглажена, вогнута, с резким опусканием к медиальной части сфенокипитальных бугров; у малеевуса вентральная поверхность основной затылочной кости также сглаженная, антеролатерально расширяющаяся, медиально еще более резко опускающаяся к сфенокипитальным буграм; у сайхани и тархии этот регион короткий и выровненный. На границе основной затылочной кости с базисфеноидом, между сфенокипитальными буграми, неизменное углубление, достигающее у сайхани и тархии значительных размеров (см. рис. 3, *b*).

Эндокраниальная полость. Самое конечное положение в боковой стенке мозговой коробки занимали отверстия для двух веточек XII нерва, на границе *exoccipitale* и *opisthotica* — крупное яремное отверстие, через которое выходили IX, X и XI черепные нервы. Немного вперед, отделяясь *crista interfenestralis*, — овальное окно. У амтозавра (см. рис. 9, *a*, *z*) *crista interfenestralis* — толстая, сплошная, у таларуруса (рис. 10, *a*, *e*) — неполная, у тархии — яремное отверстие и овальное окно полностью сливаются.

Эндокраниальная полость небольшого объема. Ее высота увеличивается вперед. Дно ровное, прямое, лишь слегка поднимающееся у амтозавра в передней половине полости, перед гипофизарной ямкой. Угол, составленный плоскостями парабазисфеноидного комплекса и основной затылочной кости колеблется между 120° у амтозавра (см. рис. 9, *z*) и 150° у таларуруса (см. рис. 7, *a*).

Вдоль передней половины дна мозговой полости тянется гребень, сравнимый с *basis tuberculi basalis* черепах (Gaffney, 1972), заканчивающийся у амтозавра на вершине спинки турецкого седла (см. рис. 9, а) треугольным выростом. У основания задней стенки спинки, по бокам от *basis tuberculi basalis*, — углубления (у амтозавра значительные) для прикрепления тяжей, поддерживавших продолговатый мозг. Спинка турецкого седла хорошо выражена. Ее передняя стенка наклонена вперед, составляя острый угол с задней поверхностью *sella turcica*, затем, примерно на уровне половины высоты (у пинакозавра и малеевуса несколько ниже) она становится почти вертикальной. Через спинку турецкого седла вперед и в сторону проходит канал VI нерва. Над ним — небольшое выходное отверстие глазной ветви тройничного нерва, несколько сзади — отверстие для двух челюстных ветвей п. *trigeminus* ($V_{2,3}$). Несколько назад и выше — более мелкий канал VII нерва. По форме наружного отверстия можно судить о направлении ветвей лицевого нерва: гломандибулярной, шедшей наружу и назад, и нёбной — вперед и вниз по желобку к нёбной ветви внутренней сонной артерии. Соединение происходило на дорсальной поверхности базиптеригиоидного отростка — парабазальный канал отсутствует. От входного отверстия в канал VII нерва по внутренней поверхности эндокrania тянется желобок VIII нерва, направленный в костный лабиринт внутреннего уха. Над следом от соединенных нёбных ветвей сонной артерии и лицевого нерва находится вертикально-овальное крупное входное отверстие церебральной ветви внутренней сонной артерии. Вперед и выше относительно него расположено отверстие примерно равного размера в форме неправильного овала с наклоненной назад осью. В этом месте из мозговой полости выходила, по всей вероятности, питающая вена. Антеролатеральную стенку гипофизарной ямки пронизывают каналы меньших размеров, направленные наружу вверх, предназначенные, по-видимому, для а. *ophthalmica*, имеющей в этом случае отдельный несколько заниженный выход. Впереди гипофизарной ямки поперек проходит крупная борозда зрительного нерва.

Указания о большой морфологической отдаленности анкилозавров и других орнитиский и предположение о раннем отделении их от предкового ствола псевдозухий уже имелись (Coombs, 1978a). Основанием для этого служила морфология черепа, а также детали строения посткраниального скелета. Изучение строения эндокrania подтверждает это предположение. При сравнении морфологических схем строения мозговых коробок динозавров (Osborn, 1912; Brown, and Schlaikjer, 1940; Ostrom, 1961; Russel, 1969; Курзанов, 1976) и приведенного выше плана, характерного для монгольских анкилозавров, становится очевидно, что по ряду признаков мозговая коробка анкилозавров отлична от таковой других динозавров. Отчасти специфика строения мозговой коробки анкилозавров связана с полностью "выпрямленным" ее основанием.

ВЕРХНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ

Зубной ряд у пинакозавра прямой, у всех остальных — изогнутый (см. рис. 3, б), содержащий различное количество недифференцированных зубов: у малеевуса их 19, у молодого пинакозавра — 17, 18 — у тархии, 22 — у сайхании и эвоплоцефалюса и 35 — у анкилозавра. Одновременно действует один ряд зубов.

НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ

Высота ветви нижней челюсти составляет от длины приблизительно одну треть. Передний верхний край отогнут наружу (рис. 11), образуя лопатообразную поверхность, за счет чего узкий симфиз расположен почти горизонтально. В этой части челюсти анкилозавра зубы отсутствуют. В области озубления верхний край челюсти становится вогнутым внутрь так, что расстояние между передними зубами обеих ветвей больше расстояния между задними зубами. Наружная стенка аддуктор-

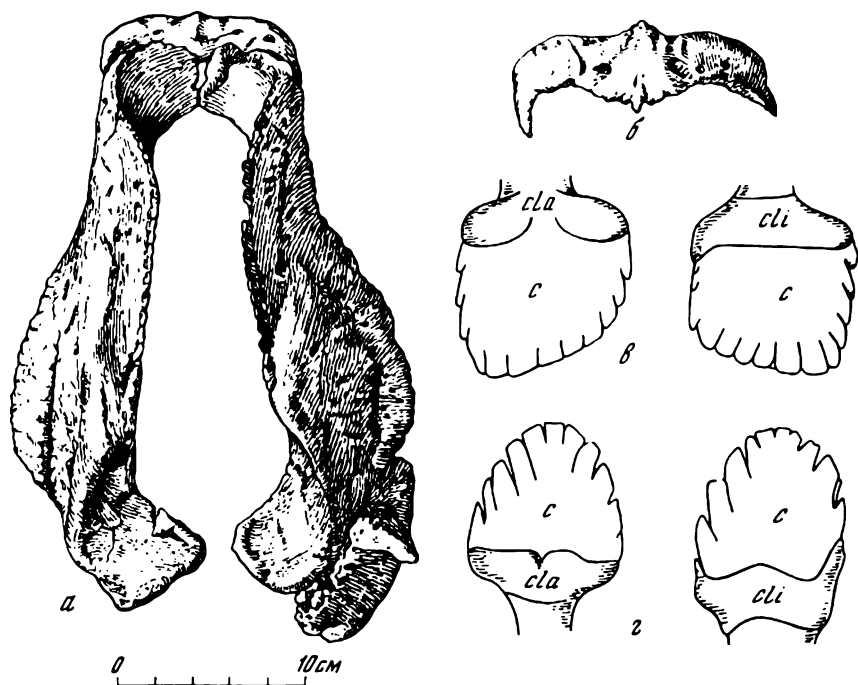


Рис. 11. *Tarchia gigantea* (Maleev). Экз. ПИН, N 3142/250; Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгтгинская свита

а — нижняя челюсть сверху; б — предзубная кость спереди; в — зуб из верхней челюсти; г — зуб из нижней челюсти
с — коронка; cla — лабиальный цингулум; cli — лингвальный цингулум

ной ямы выпуклая изнутри. Позади аддукторной ямы верхний край уплощается и переходит в сочленовную поверхность с направленным назад ретроартикулярным отростком. Часть сочленовной поверхности, осуществляющая контакт с медиальной частью квадратного мыщелка, вдаётся внутрь отростком (рис. 12, г).

Нижний край в целом прямой, лишь в средней трети челюсти он становится несколько выпуклым вентрально.

Правая и левая ветви в симфизе были неподвижно соединены. Симфиз низкий, составляющий по высоте приблизительно четвертую часть высоты челюсти.

Нижняя часть внешней стороны челюсти покрыта остеодермой с сильно бугристой поверхностью, которая у большинства полностью маскирует нижележащие кости. Вдоль нижнего края тянется узкий шип, направленный килем вбок (см. рис. 3 е), он полностью покрывает наружную поверхность распространения угловой кости, которая и у пинакозавра, не будучи покрытой остеодермой, является килеватой. Броня на челюсти тархии не покрывает область симфиза (см. рис. 3, е), но границ и швов тем не менее здесь наблюдать не удастся. Скульптура ослаблена на зубной и надугловой костях. Согопаге достаточно большой по площади, соединяющийся позади с наружной стороны с надугловой костью (см. рис. 3, е). Корonoидный отросток слабо выраженный, низкий. У. Кумбс (Coombs, 1978) считает, что он у анкилозавров отсутствует вовсе.

Венечная кость возвышается над альвеолярным краем в среднем лишь на 15 мм, но размеры ее довольно крупные: своим передним концом она налегает на зубную кость и доходит до половины зубного ряда в виде узкого языка. Описываемая кость имеет киль, проходящий приблизительно под углом 45° по отношению к зубному ряду. Позади вверху корonoид граничит с надугловой костью, а внизу обрамляет передний край и образует полосу внутренней стенки аддукторной ямы.

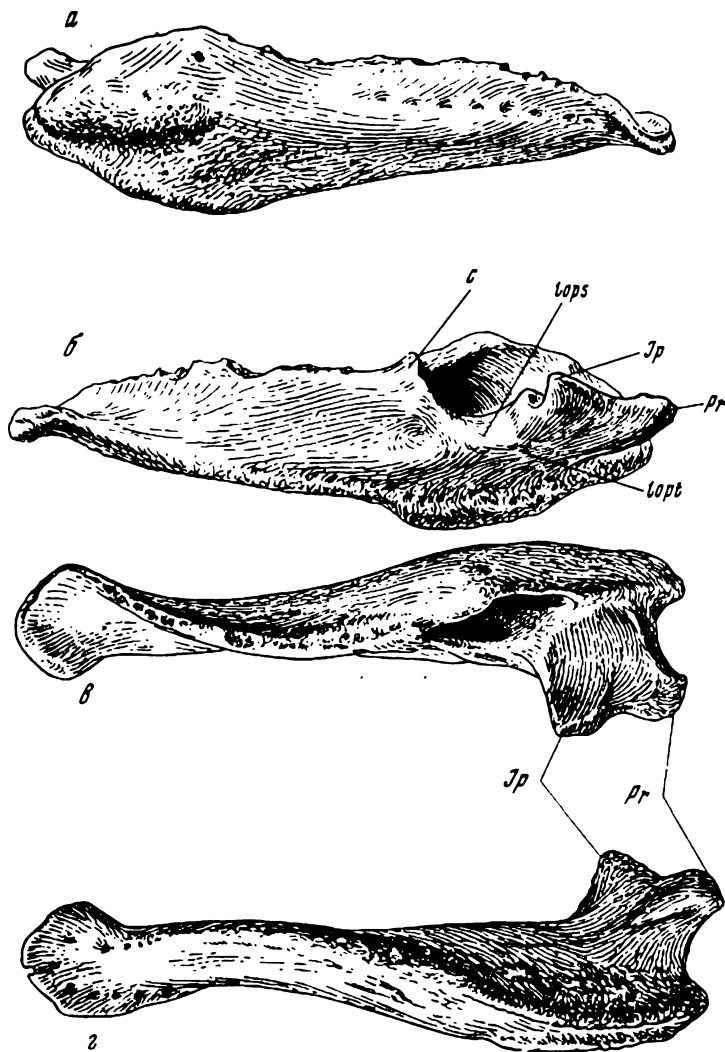


Рис. 12. Правая ветвь нижней челюсти *Shamosaurus scutatus* Tumanova. Экз. ПИН, N 3779/2—2; Хамрын-Ус; нижний мел, дзунбаинская свита

а — снаружи; б — изнутри; в — сверху; г — снизу.

лр — внутренний отросток; остальные обозначения см. на рис. 3

Зубная кость составляет большую поверхность нижней челюсти. На переднем конце она лопатообразно отогнута вбок—наружу и ниспадает вперед, в области симфиза резко уменьшается, поверхность ее становится почти перпендикулярной поверхности ее заднего конца. На наружной стороне, вдоль переднего края челюсти на зубной кости имеется бороздка, которая служила вместилищем для боковой ветви предзубной кости. Вся бороздка испещрена отверстиями для кровеносных сосудов и нервных ветвей, что указывает на наличие в этой области рогового покрова. Однако "полосков", подобных имеющимся на переднем конце черепа у черепах и обусловленных сравнительно большей скоростью роста рогового чехла относительно кости, не обнаружено.

Надугловая кость составляет наружную стенку аддукторной ямы и видна с наружной стороны на челюсти тархин (см. рис. 3, е) как область с сильно ослаблен-

ной бугристостью. По форме кость напоминает неправильный овал. Впереди, в области контакта с короноидом, и вентральнее надугловая кость граничит с зубной. Внизу можно наметить границу с угловой костью, покрытой у анкилозавридов остеодермой. Далее назад надугловая кость подходит к сочленовой поверхности.

Предсочленовная кость верхним краем налегает на венечную кость и принимает участие в обрамлении внутреннего края аддукторной ямы, а также в образовании медиального отростка и сочленовой поверхности и верхним краем срастается с сочленованной костью. На протяжении нижнего края предсочленовная кость граничит с угловой.

Сочленовная кость широкая, сросшаяся с угловой костью сзади и предсочленованной в области медиального отростка, входящая конусом в область аддукторной ямы (см. рис. 11, а). Сзади снизу на слабо выраженном ретроартикулярном отростке наблюдается шероховатость, которая свидетельствует, по-видимому, о месте прикрепления депрессорной мускулатуры.

На внутренней поверхности челюсти, вдоль передней половины нижнего края, протягивается полоса шириной 5 мм, входящая до симфизарного конца. По-видимому, это отпечаток меккелева хряща (*sulcus Meckelii*), выходящего на внутреннюю поверхность челюсти. Примерно на этой же высоте, под передним концом аддукторной ямы, имеется отверстие — *foramen Meckelianum posterior*, через которое выходили милогиоидные артерия, вена и ветвь нижнечелюстного нерва.

На внутренней поверхности наружной стенки аддукторной ямы имеется *foramen supraangular* для *n. recurrens cutaneus*, а снаружи — *foramen supraangular anterior* для *n. cutaneus externus*.

ЗУБЫ

Зубы верхней челюсти (см. рис. 11, в) имеют асимметричную шпательевидную коронку и цилиндрический корень. Нижний передний угол коронки плавно срезан. На границе с корнем коронка образует "воротничок" (цингулум). Лингвальный цингулум представляет собой ровный валик, охватывающий коронку снизу, в то время как лабиальный цингулум в верхней части начинает расщепляться бороздкой, а у малеевуса в этом месте имеется w-образное утолщение. Край коронки зубчатый (8—10 зубчиков). Кпереди зубчики становятся все мельче, в передней части они уже расположены не рядом, как по всей коронке, а поперечно, в направлении к языку, с последним зубчиком цингулум уже не имеет перегиба. Лабиальный цингулум более рельефен, чем лингвальный. Это происходит из-за более выпуклой внутренней поверхности коронки и более ровной и плоской наружной.

Следует отметить, что на зубах анкилозавров не было обнаружено явных следов стирания, подобных сильным повреждениям на коронках протоцератопсов или гадрозавров. Однако слабое стесывание зубчиков, похожее больше на заточенность края, чем на следы стирания, на некоторых зубах верхней и нижней челюсти тархии имеется.

Зубы нижней челюсти (см. рис. 11, г). Альвеолярный край зубной кости длиной около 120 мм у тархии и сайхани и 160 мм у шамозавра (приблизительно равных размеров черепов) имеет альвеолы. В целом зубной ряд вогнут внутрь, под каждым из действующих зубов имеется не менее одной альвеолы для сменных зубов (см. рис. 3, ж). Лабиальный цингулум более выпуклый, чем лингвальный. Лабиальный цингулум у позднемеловых анкилозавридов рассеченный.

Зубы стегозавроидного типа: коронка в форме шпателя, сжата латеромедиально. Верхний край рассечен на зубчики. Апикальный зубец расположен приблизительно в центре, но коронка не является симметричной. Ребристость всеообразна относительно апикального зубца и не доходит даже до середины коронки (здесь наблюдается лишь слабая морщинистость). Спереди зубчики расположены поперечно к языку, и самый передний зубчик не имеет перегиба с цингулумом.

ГИОИДНЫЙ АППАРАТ

Остатки гиоидного аппарата обнаружены пока лишь у двух из монгольских анкилозавров: сайхании (Maryanska, 1977) и тархии (N 3142/250—5). У анкилозавров (рис. 13) он состоял из непарного тела гиоида (*basihyale*), первой пары цератобранхиалей и парных цератохиалей. Это практически первый случай наличия у динозавров столь сильно окостеневающего гиоидного аппарата (Maryanska, 1977). Тело гиоида довольно узкое, треугольных очертаний, с достаточно тонким лингвальным отростком (см. рис. 13). Цератохиалии (по: Camp, 1923) или гиоидные рожки, от которых у сайхании осталось лишь основание, вероятно, играли для подъязычной мускулатуры роль поддерживающих элементов. Основным местом прикрепления пучков этой мускулатуры служили килеватые цератобранхиалии. Эти элементы гиои-

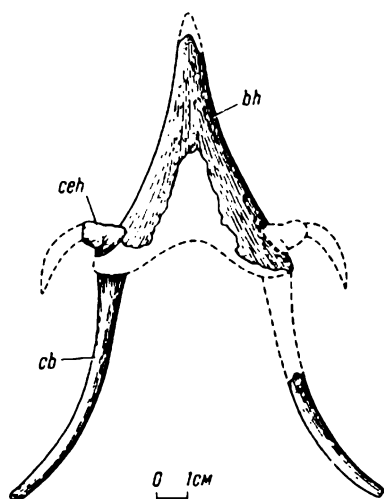


Рис. 13. Гиоидный аппарат анкилозавра *Saichania chulsanensis* Maryanska. По Т. Марианской (Maryanska, 1977)

bh — тело гиоида, ch — цератобранхиалии;
cb — цератохиалии

да представляют собой дистально утоньшающиеся изогнутые палочки с тремя резкими киями, между которыми в разной степени развиты углубления (табл. II). На проксимальных концах они образуют сочленовную поверхность, которая и контактировала с телом гиоида. Вероятно, мускулатура этой области у анкилозавров была несильной, поскольку цератобранхиалии, принимающие на себя функции по ее прикреплению, довольно слабые, особенно при сравнении их с соответствующими элементами гадрозавра *Corythosaurus casuarius* (Ostrom, 1961). Второй пары цератобранхиалей, найденных в гиоидных аппаратах протоцератопса и пситтакозавра (Colbert, 1945), у анкилозавров не обнаружено. По той причине, что у анкилозавров довольно тонкое, с узким лингвальным отростком тело гиоида, их гиоидный аппарат более сопоставим с таковым не крокодилов, с которыми сравнивается соответствующая структура пситтакозавров и цератопсов, а с ящерицами (Goodrich, 1930).

МУСКУЛЫ, ЖЕЛЕЗЫ И НЕРВНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА ГОЛОВЫ

МУСКУЛАТУРА ГОЛОВЫ

Единственная попытка восстановления аддукторов нижней челюсти анкилозавров принадлежит Хаасу (Haas, 1969). Реконструкция была дана на основе сопоставления структур нижней челюсти анкилозавров с современными рептилиями. При сравнении структур черепа анкилозавров и современных ящеров стало возможным сделать предположения о местах прикрепления и степени развития и ряда других мышц головы.

Депрессор нижней челюсти. Положение депрессора на черепе, возможно, соответствовало постеролатеральным частям верхнего отростка квадратных костей и дистальным концам парокципитальных отростков. На нижней челюсти депрессор оставлял выпуклый овальный отпечаток на внутреннем отростке (см. рис. 11, а).

Аддукторы нижней челюсти. Судя по мелким зубам, мощных усилий челюсти анкилозавров не развивали в противоположность животным, челюсти которых производят давящие, перетирающие, рвущие и т.п. движения. Однако сами по себе челюсти высокие и массивные, аддукторная яма большая, поэтому скорее всего аддукторы у анкилозавров были достаточно сильно развиты.

Задняя порция *m. adductor mandibularis* распределялась по поверхности передней стенки парокципитальных отростков и гребню на квадратных костях, а также на вентральной площадке области распространения переднеушных костей. Один из пучков аддуктора предположительно прикреплялся в месте соединения с крышей черепа верхней ветви квадратных костей и парокципитальных отростков. На нижней челюсти пучки *m. adductor mandibulae externus medialis* располагались в верхней части внутренней поверхности надугловой кости, а *m. adductor mandibulae profundus* шел несколько глубже, к нижней части наружной стенки аддукторной ямы.

У ящеров *m. pseudotemporalis superficialis* и *m. pseudotemporalis profundus* на черепе занимают антеромедиальный край верхнего височного окна, поверхность крыльного (алярного) отростка на проотике и верхнюю треть эпиптеригоида. У анкилозавров верхние височные окна отсутствуют, поэтому эти мышцы у них располагались, вероятно, в передне-верхней части узкой аддукторной ямы (см. рис. 3, в), ограниченной спереди задней стенкой орбиты и посторбитальным шельфом, а сзади — восходящим отростком квадратной кости. На нижней челюсти местам прикрепления мышц соответствует площадка на внутреннем крае аддукторной ямы сразу же за килем на короноиде (см. рис. 3, ж). Эта площадка сильно выражена у шамозавра, у которого киль очень слабый, а площадка расширена и углублена (см. рис. 12, б), и значительно слабее у тархии (см. рис. 3, ж).

Птериго-мандибулярный (птеригоидный) мускул ящеров на черепе прикреплялся к латеральному краю квадратных отростков птеригоидов. У анкилозавров в этом районе нет структур, сколько-нибудь говорящих о месте прикрепления мускула. Однако несколько впереди, в латеральном крае птеригоидов, имеется некоторое углубление, которое могло соответствовать положению этого мускула. На нижней челюсти он прикреплялся к задней части внутренней поверхности, возможно, переходя через нижний край на наружную (см. рис. 3, ж). У шамозавра — верхняя задняя часть, поскольку на нижнюю заходила порция депрессора с внутреннего отростка.

M. adductor mandibularia posterior у анкилозавров мог идти от внутренней поверхности квадратных костей и квадратного отростка птеригоидов вниз на конечную часть внутренней поверхности наружной стенки аддукторной ямы.

"Глазные" мышцы. *M. bursalis* и *M. retractor bulbi*, возможно, шли от боковой части латеросфеноида. Основная же мускульная масса "глазной" группы,

включая *m. rectus superior*, прикреплялась впереди, в резком медиальном углублении в задней стенке орбиты. *M. oblique inferior* и *m. oblique superior* узкими пучками выходили из ямки, расположенной на медиальной части орбитальной стенки.

Шейная мускулатура. Часть мускулов групп *rectus capitis* и *longissimus capitis* прикреплялась к сфенокипитальным буграм, которые выражены у анкилозаврид по-разному вследствие, очевидно, различной степени развития мускулов этой группы. У амтозавра сфенокипитальные бугры представляют собой почти бесструктурные образования (см. рис. 9, б). У таларуруса бугры в виде резких гребней (см. рис. 7, в), говорящих о достаточной силе прикреплявшихся мускулов. У тархии и сайхании они также гребнеобразные (см. рис. 3, б), но не столь резкие и иначе ориентированные.

Прямые мускулы головы (*m. rectus capiti*), возможно, прикреплялись на вентральной поверхности основной клиновидной кости, и определенные их порции были развиты различно, вследствие чего рельеф этой области в некоторой степени отличается у представителей разных родов. У амтозавра (см. рис. 9, б) здесь находятся два пологих продольных гребня, примерно такой же рельеф, но с менее выраженными гребнями — у тархии (см. рис. 3, б). У таларуруса между затылочным мышцелком и сфенокипитальными буграми гребень занимает срединное положение (см. рис. 7, в). У шамозавра эта поверхность безрельфная, округлая (см. рис. 4, б), поэтому о распределении пучков мускулатуры судить трудно.

ЛАТЕРАЛЬНАЯ НОСОВАЯ ЖЕЛЕЗА И ЯКОБСОНОВ ОРГАН

Латеральная носовая железа является, пожалуй, одной из немногих, расположение которых можно предполагать у анкилозавров с некоторой степенью достоверности. Она занимала, вероятно, место на дорсальной поверхности септомаксиллы (см. рис. 3, в), прилегая к наружной стенке костной ноздри. Марианская (Maryanska, 1977), описывая одно из трех, самое латерально расположенное отверстие в области ноздрей, предполагает, что оно служило вместилищем для латеральной носовой железы. Однако остается неясным, почему железа занимала столь наружное положение и поместилась на предчелюстных костях, тем более что ни у тархии, ни у сайхании, ни у таларуруса соответствующего отверстия не обнаружено. У таларуруса в носовых костях над ориентировочным положением латеральной носовой железы имеется еще синус с двумя дорсальными углублениями, назначение его неясно.

Якобсонов орган, предполагаемый у анкилозавров (Maryanska, 1977), мог размещаться в полости под септомаксилле, основанием и задней стенкой полости служили разрастающиеся праемаксилле и передняя часть сошников, латерально ее ограничивала тахилле. В целом, судя по полости, якобсонов орган был небольших размеров. Открываться он мог маленьким отверстием в пределах горизонтально разрастающихся премаксилл.

Наличие септомаксиллы и якобсонова органа — явление для архозавров уникальное, поэтому однозначно утверждать их присутствие у анкилозавров затруднительно. Однако тот факт, что в их черепе имеются описанные выше структуры, косвенно свидетельствует в пользу возможности наличия септомаксиллы и якобсонова органа.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Артериальная система. Система артерий головы поддается реконструкции благодаря сохранению на костях определенных видов ее следов, т.е. бороздок, отпечатков и отверстий для сосудов. Реконструкция, подобно восстановлению мускулатуры, может быть произведена с помощью сопоставления костных структур с кровеносной системой современных ящеров.

От внутренней сонной артерии в районе периотики ответвляется стапедальная

артерия, проходящая либо рядом со слуховой косточкой, либо через отверстие в ней. Из анкилозавров слуховая косточка найдена лишь у пинакозавра, но из-за ее плохой сохранности невозможно определить, имелось ли в ней отверстие для прохождения артерии. Одна из ветвей стапедальной артерии, мандибулярная, отходила вниз, в аддукторную яму нижней челюсти, где делилась на переднюю и заднюю ветви. Часть задней у анкилозавров входила в надугловую кость, в толще кости разветвлялась, и ее основной ствол выходил на наружную поверхность челюсти через супраангулярное отверстие. Другая часть задней ветви в толще сочленованной кости шла назад и выходила на медиальной поверхности внутреннего отростка.

Передняя ветвь у ящеров, дав ответвление в Меккелево отверстие, входила в Меккелев канал. Вероятно, тем же путем шла она и у анкилозавров. Меккелев канал у них хорошо сформирован, впереди уменьшен в сечении. У тархии он подстилается лентой окостеневшего хряща, отделяющего Меккелев канал от нижележащей полости с менее окостеневающим хрящем (см. рис. 3, ж). У шамозавра Меккелев канал обособливается лишь в передней части челюсти (см. рис. 12, б). На всем протяжении канала артерия дает ответвления к зубам. На наружную поверхность она выходит в передней части челюсти через отверстия в бороздке на краю зубной кости (см. рис. 12, б). Полоска окостеневающего хряща, выходящего на внутреннюю поверхность приблизительно на уровне середины длины челюсти, по-видимому, снабжалась вентральным (у ящеров — медиальным) ответвлением передней части мандибулярной артерии. У шамозавра у внутреннего края аддукторной ямы, ниже углубления для прикрепления псевдотемпоральной мускулатуры, находится отверстие питающих мускулы веточек артерии.

Мандибулярная артерия сопровождалась одноименными ветвями тройничного и лицевого нервов.

Другой ветвью стапедальной артерии является темпоральная артерия, делящаяся на три ветви: фронтальную, под- и надглазничную. Самая дорсальная из ветвей темпоральной артерии, фронтальная, проходит высоко под крышей черепа и у анкилозавров практически не оставляет на ее вентральной поверхности никаких следов. Тонкие борозды на структуре в пределах носовых костей, образованной при соединении их продольного и поперечного гребней, возможно, принадлежат одной из ветвей, отданных артерией в район носовой капсулы.

Открывается фронтальная артерия, по-видимому, в вершине ноздрей, где образует анастомоз с субнариальной ветвью максиллярной артерии. Фронтальная артерия сопровождается глазной ветвью тройничного нерва.

Первая из орбитальных ветвей, отходящих от темпоральной артерии, *art. orbitalis superior*, дает ветви к глазу и "глазной" мускулатуре; вторая, *art. orbitalis inferior* (максиллярная артерия), у ящеров подходит к инфраорбитальному отверстию и дает в этом месте четыре ответвления. На черепе тархии можно наблюдать лишь непосредственный вход основной ветви максиллярной артерии в толщу верхнечелюстной кости, где она ветвится, отдавая веточки к зубам и в кожу, но основным стволом поднимается к кровле максиллярного синуса и открывается у таларуса в передней стенке назального синуса у верхнего края наружных ноздрей и образует циркулярный анастомоз с фронтальной артерией. Максиллярную артерию сопровождает вторая, верхнечелюстная ветвь тройничного нерва.

Внутренняя сонная артерия приблизительно на уровне базиптеригоидных отростков давала две ветви: мозговую, входившую в отверстие в базисфеноиде в районе дна гипофизарной ямки, и небную, проходившую вместе с небной веточкой лицевого нерва по дорсальной поверхности базиптеригоидных отростков.

Одна из веточек небной артерии идет у ящеров по вентральной стороне парабазисфеноидного комплекса назад, другая поднимается по базисфеноидному ростру и проходит вдоль межглазничной септы в носовую капсулу, оканчиваясь в обонятельной области. Подобное положение можно предполагать у анкилозавров. Основная, самая крупная ветвь артерии (латеральная) проходила в подглазничное окно. Там

она раздваивалась, как у проколофонов (Ивахненко, 1978), на анастомозную веточку, идущую в верхнечелюстную кость на соединение с инфраорбитальной артерией, и ветвь, питающую структуры вентральной поверхности нёба. Далее вперед нёбная артерия на черепном материале анкилозавров не прослеживается.

ЧЕРЕПНО-МОЗГОВЫЕ НЕРВЫ

Обонятельные нервы (I) у анкилозавров крупные. Они тянулись от обонятельных долей головного мозга по крупным бороздам в крыше черепа на лобных костях к носовым капсулам (см. рис. 8, б).

Глазные нервы (II) располагались в дне промежуточного мозга и проходили через отверстия крупных размеров в передней части латеральных стенок мозговой коробки.

Нервы мышц глаз: *n. oculomotorius* (III) отходил от вентральной поверхности среднего мозга через маленькое отверстие в стенке мозговой коробки на уровне середины входа в гипофизарную ямку, шел к внутренней поверхности глаза, где иннервировал верхнюю, нижнюю и внутреннюю прямые мышцы глаза и одну косую; *n. trochlearis* (блочный нерв) (IV) шел от дорсальной поверхности среднего мозга через маленькое отверстие высоко в стенке мозговой коробки к мышцам группы *obliquus superior*; *n. abducens* (VI) направлялся от вентральной поверхности продолговатого мозга по крупным каналам, пронизывающим края спинки турецкого седла, выходил из нее под выходами III нерва и шел к внутренней поверхности глаза, иннервируя мускулатуру группы *rectus posterior*.

M. trigeminus (V) — крупный нерв, начинающийся в продолговатом мозге, выходящий из мозговой коробки через довольно большое по размеру отверстие и делящийся после выхода на три ветви: глазную (*n. ophthalmicus*), верхнечелюстную (*n. maxillaris* или *infraorbitalis*) и нижнечелюстную (*n. mandibularis*).

Глазная ветвь (V_1) проходила высоко под крышей черепа совместно с фронтальной артерией и направлялась к носовой капсуле, где делилась на медиальную и латеральную ветви. Латеральный этмоидный нерв у ящериц выходит в верхней части латеральной носовой железы; возможно, тот же путь он проделывал и у анкилозавров. Медиальный этмоидный нерв, как у всех рептилий, подойдя к передней стенке носовой капсулы, выходил в переднем крае вентральной поверхности предчелюстных костей ближе к их медиальному контакту, где у анкилозавров имеются небольшие отверстия.

Верхнечелюстная ветвь (V_2) проникала в максиллу через инфраорбитальное окно, отдавая перед входом в него отдельные ветви под глазное дно и для анастомоза с ветвями лицевого нерва. Основной его ствол проходил в челюсти, сопровождая максиллярную артерию, но одна из ветвей могла идти поверхностно.

Нижнечелюстная ветвь (V_3) шла к нижней челюсти, опускалась в аддукторную яму, разветвляясь на переднюю и заднюю части. Передняя ветвь отдавала ответвление язычного нерва и совместно с ветвью лицевого нерва иннервировала язык, основной же ее ствол проходил в зубной кости и иннервировал зубы и кожу. Задняя ветвь вместе с ветвью нижнечелюстной артерии выходила в отверстие в ретроартикулярном отростке и отдавала веточку — *n. cutaneus*, выходящую через отверстие в надугловой кости.

Лицевой нерв (VII) *N. facialis* — некрупный, выходящий из мозговой полости через отверстия впереди лаген, по каналу, направленному вентролатерально. Судя по бороздкам у выхода нерва на наружной поверхности стенки эндокrania, сразу после выхода нерв разветвлялся на нёбную и гиомандибулярную ветви. Нёбная ветвь шла вперед и вниз, до одноименной ветви внутренней сонной артерии, после достижения которой сопровождала ее к нёбу, отдавая по пути веточки, идущие к подглазничному сплетению в районе глазного дна.

Гиомандибулярная ветвь, по-видимому, так же как и у ящериц, делилась на два ствола — *ramus hyoideus* и *chorda tympani*.

Гиоидная ветвь, шедшая к структурам, окружающим гиоидный аппарат, не оставляла отпечатков.

Chorda tympani входила в нижнюю челюсть в районе сочленовной кости и сопровождала вперед мандибулярную ветвь тройничного нерва.

С лицевым нервом тесно связан слуховой нерв (*n. acusticus*), они сливаются внутри эндокраниальной полости по выходе *n. acusticus* из полости внутреннего уха, о чем свидетельствуют отпечатки на внутренней поверхности стенки эндокrania.

Языкоглоточный, блуждающий и добавочный нервы покидали мозговую полость через яремное отверстие, которое у сайхании и тархин сливается с овальным окном.

Подъязычный нерв выходил, как правило, двумя веточками через сравнительно крупные отверстия в боковой затылочной кости.

Глава 4

ОСТЕОДЕРМАЛЬНЫЙ ПАНЦИРЬ АНКИЛОЗАВРОВ

В целом панцирь анкилозавров представляет собой комплекс остеодермальных элементов, часто срастающихся между собой и расположенных на туловище по строго определенному плану. Благодаря комбинированию отдельных элементов туловище анкилозавров, лишенное сплошного, подобного черепашьему панциря, оказывалось практически "бронированным" на всей поверхности.

Исходной составной частью любых панцирных конструкций являются различные по форме и размерам пластины и разнообразные по высоте, размерам и степени симметричности шипы. Основная часть панциря представлена именно этими элементами, свободно помещавшимися в коже. Можно выделить шесть основных типов панцирных элементов: крупные килеватые, тонкостенные острооканчивающиеся пластины; меньших размеров, килеватые, толстостенные пластины; конические щитки, несколько вогнутые в основании; гребнеобразные, латерально уплощенные, крупные шипы с узким основанием и острой, расположенной периферически вершиной; овальные, низкие, асимметричные, острозаканчивающиеся щитки; различные мелкие окостенения.

Консолидация панциря шла в различной степени у разных родов анкилозавров. У таларуруса среднего размера щитки ладьевидной формы срастались в узкие полукольца, облекавшие туловище дорсолатерально. Наиболее уязвимые места — шея и надплечевая область — у большинства анкилозавров защищены мощными шейным и плечевым поясами. Это конструкции отличаются двухъярусным строением: нижний ярус представляет собой ленту из сросшихся поперек туловища уплощенных остеодермальных пластин, верхний — ленту, составленную у анкилозаврид из трех крупных килеватых пластин, срастающихся друг с другом посредством полей овальных бугоркоподобных окостенений. Оба яруса пояса срастаются друг с другом перемышками, причем сзади области слияния менее протяженные. Щитки нижнего яруса срастаются с образованием утолщения на их внутренней поверхности, что, по всей вероятности, связано с упрочением основания своеобразной арочной конструкции, которую представляют собой остеодермальные пояса. Конструкции шейного и плечевого поясов идентичны, однако килеватые пластины верхнего яруса, составляющие плечевой пояс, значительно крупнее, чем пластины шейного пояса, а поля вокруг них не столь упорядочены в ряды, как в шейном поясе. У нодозаврид элементы верхнего яруса низкие (лишь на боках

туловища конечные щитки приобретают форму шипов), плотно прилегающие друг к другу, в силу чего поля бугоркоподобных образований у них отсутствуют.

Остеодермальный надплечевой пояс молодого пинакозавра (Maryanska, 1971) представлен лишь верхним ярусом, состоявшим из мелких шипов, расположенных по описанному выше плану, нижний ярус или отсутствовал, или не сохранился (срастания между ярусами не происходило) (Maryanska, 1977).

У нижнемелового шамозавра наблюдается развитие сходных — шейного и плечевого — дермальных поясов, но верхний и нижний ярус в них срастались полностью. Высота остеодерм сильно возрастала маргинально, краевые пластины направлены килем вперед, поперек туловища. О полном срастании ярусов следует говорить и в отношении шейного пояса тархии.

Виланд (Wieland, 1911) на примере североамериканского хиерозавра установил, что элементы верхнего яруса панциря располагались на теле животного семью рядами: одним — невральным и парными — плевральными, супраплевральными и маргинальными. В строении остеодермальных поясов у монгольских анкилозавров невральная ряд отсутствует, но наблюдаются плевральные, супраплевральные и маргинальные парные ряды.

Сзади от описанных поясов располагались разнообразные по форме и размерам разрозненные остеодермальные элементы, сидевшие непосредственно в коже, складывающиеся также в продольные и поперечные пояса, но не имеющие под собой нижнего яруса и, как правило, не срастающиеся друг с другом; у сайхании наблюдается лишь обрастание по периметру основания крупного шипа мелкими округлыми щитками (Maryanska, 1977).

Для панциря анкилозавров характерно присутствие шипов в любом участке туловища, однако высота их в большинстве случаев увеличивается маргинально. Подтверждение тому можно найти в строении только что описанных шейного и плечевого поясов тархии, сайхании и шамозавра. Яркой иллюстрацией этой закономерности является палеосцинк (Sternberg, 1946) из нодозаврид, хорошо прослеживается она и в реконструкции таларуруса (Малеев, 1954). Но у североамериканского сколозавра (Swinton, 1929) и еропейского полаканта (Nopsca, 1905), наоборот, наибольшее развитие получают шипы, расположенные ближе к середине спины, образуя некоторое подобие плану строения медиального ряда шипов стегозавров.

Направленность вершин краевых шипов является предметом споров. На реконструкции палеосцинка (Brown, 1908) длинные острые краевые шипы направлены вперед и в стороны. Таким же образом, по мнению Острома (Ostrom, 1970), были повернуты шипы плечевой области *Sauropelta edwardsi*. Марианская (Maryanska, 1977) считает, что у сайхании свободные шипы, располагавшиеся по бокам туловища продольными рядами, были обращены в одном ряду острием назад, килем вперед, а в следующем, наоборот, — острием вперед, килем назад.

Бронированность надкрестцовой области монгольских анкилозавров недостаточно изучена. У таларуруса, пинакозавра, сайхании в этом районе имеются отдельные шипы, никаких сведений о наличии каких-либо подстилающих их образований нет. Вполне возможно, что их не было совсем. В отличие от сайхании, у североамериканской завропелты остеодермы в этой области прилегали плотно друг к другу. У шамозавра обнаружено неизвестное прежде у монгольских анкилозавров образование: хорошо развитые, сильно разросшиеся подвздошные кости покрывали единый остеодермальный тонкий шлейф, подобный по положению и распространению надкрестцовому панцирному щиту европейского полаканта. Возможно, в силу своей тонкости этот шлейф не всегда сохранялся и поэтому не был обнаружен у других анкилозаврид.

Интересную конструкцию представляет собой дистальная часть хвоста анкилозаврид. Составлена она позвонками с окостеневшими, сросшимися по всей длине сухожилиями. На конце этой своеобразной "паллицы" — остеодермальное образо-

вание. Нодозавриды были лишены каудальной остеодермы. У. Кумбс (Coombs, 1978) выражает также сомнение по поводу наличия у струтиозавра (Norpsa, 1929) многочисленных колец, облекавших хвост. Маловероятно присутствие таких колец и у *Duoplosaurus* (Parks, 1924), *Scolosaurus* (Norpsa, 1928) и *Talarurus* (Малеев, 1956), поскольку строение хвоста у представителей анкилозаврид в целом сходно, различия касаются лишь частностей в строении терминальной "булавы".

Возвращаясь к вопросу о внешнем сходстве в плане расположения шипов на туловище стегозавров и некоторых анкилозавров, следует отметить, что ранее оно служило одной из причин отнесения анкилозавров к группе стегозавров. Однако, не говоря уже о различиях в строении черепа и посткраниального скелета, между панцирями этих животных наблюдаются отличия не только морфологические, но и функциональные.

Кожный скелет анкилозавров является консолидированным, сплошным, настоящим панцирем и в этом отношении сравним не со стегозаврами, а с такими типично панцирными животными, как черепахи и глиптодонты.

Структура шипов, внешне сходных у стегозавров и анкилозавров, отлична. У стегозавров они покрыты разветвленной сетью поверхностных каналов, питавших кожу, покрывавшую при жизни шипы. Остеодермальные образования анкилозавров пронизаны каналами значительно глубже, а на поверхности имеются борозды их ветвления на выходе в роговой чехол, покрывавший при жизни шипы анкилозавров. Таким образом, если крупные остеодермальные шипы стегозавров с некоторыми оговорками можно представить в качестве составной части механизма терморегуляции (Farlow, Thompson, Rosner, 1976), то шипы анкилозавров могут быть интерпретированы подобным образом с некоторым ослаблением терморегулирующей функции, о чем будет сказано в главе "Экология".

Однако возможно допустить, что панцирь, возникнув в эволюции этой ветви животных, мог быть использован как полифункциональное приспособление. Так, кроме защиты от врагов, от механических повреждений, панцирь мог частично задерживать перегрев тела или, с другой стороны, излишнее излучение теплоты. Участие панциря в теплообмене организма, как это происходит у черепах (Хозацкий, 1965; Трусова, Хозацкий, 1970), было возможно за счет перекрывтия разрозненных остеодермальных образований анкилозавров сплошным роговым покровом, что способствовало относительной изоляции организма животного. Кроме того, панцирь является полезным щитом от неблагоприятно влияющих на организм изменений окружающей среды, таких, к примеру, как вредное воздействие радиации.

Несмотря на сильную вариабельность формы щитков и высоты шипов в зависимости от местоположения на туловище, можно наметить некоторые диагностические для ряда родов черты. Таковыми являются: мелкобугорчатость шипов таларуруса, сильная ажурность крупных полых шипов тархии и мелкая извилистая скульптура поверхности остеодерм с плотными стенками шамозавра.

Некоторые признаки строения кожного скелета У. Кумбс (Coombs, 1978a) ставит на уровень семейственных (наличие на дорсальной стороне туловища высоких узких шипов у анкилозаврид и отсутствие их в этом районе у представителей нодозаврид). Отличной является также конструкция эпитекального яруса остеодермальных шейных поясов: у анкилозаврид он состоит из шипов, мало отличающихся по высоте от маргинальных, между которыми могут располагаться мелкие шипики и пластинки. У нодозаврид верхний ярус образован низкими шиповатыми пластинами, плотно прилегающими друг к другу, переходящими маргинально в длинные узкие шипы, значительно превышающие по высоте остеодермы плеврального и супраплеврального рядов.

Глава 5

ФИЛОГЕНИЯ АНКИЛОЗАВРОВ

Предков анкилозавров долгое время искали среди стегозавров. Это наиболее близкая к анкилозаврам группа по сравнению с другими динозаврами. Их объединяет наличие остеодермальных элементов в коже, узкий треугольный череп стегозавров сходен с таковым нодозаврид, некоторое сходство обнаруживается и в строении нёба, а также района базисфеноида.

Наиболее вероятным в качестве исходного на основании строения тазового пояса считался род *Scelidosaurus* (Romer, 1968; Thulborn, 1971). Однако, по мнению У. Кумбса (Coombs, 1978), такие черты в строении посткраниального скелета сцелидозавров, как длинный задний отросток лобковой кости, прободенная ацетабулярная впадина, короткая преацетабулярная часть подвздошной кости и широко вентрально поставленная ее постацетабулярная часть, не могут свидетельствовать в пользу такого предположения. Кроме того, принадлежность к *Scelidosaurus* материала, на основании которого была высказана возможность схождения короткого переднего отростка лобковой кости с таковым анкилозавров, оспаривается (Rixon, 1968; Charig, 1972). В некоторой степени подтверждением У. Кумбсу может служить находка в Монголии нового нижнемелового анкилозавра *Shamosaurus*, который имеет типично анкилозавровое строение тазового пояса, с разросшейся горизонтально очень длинной преацетабулярной частью подвздошной кости. И вызывает сомнение, могла ли совершиться сравнительно резкая метаморфоза в этой области таза у анкилозавров при их относительно медленных темпах эволюции и незначительном морфологическом разнообразии (Coombs, 1978) за период с юры (времени существования сцелидозавров) до раннего мела. Другими словами, представляется возможным существование анкилозавров или, по крайней мере, их истинных предков в юре вместе со сцелидозаврами. К этому можно добавить и черты в строении черепа, отличающие анкилозавров от всех стегозавров в целом. К ним относятся: сплошное перекрытие поверхности крыши черепа остеодермальными щитками и срастание их с подстилающими костями, отсутствие верхнего височного окна, которое у стегозавров может быть маленьких размеров, но присутствует неизменно, своеобразный контакт квадратных костей с парокципитальными отростками.

Т. Марианская предполагает, что предки анкилозавров были, по всей вероятности, четвероногоходящими в отличие от орнитопод и цератопсов, исходная бипедальность которых очевидна (Maryanska, 1977). Не исключено, что считающиеся предками всех птицетазовых динозавров триасовые орнитоподы типа *Fabrosaurus* (Galton, 1974) могли дать начало только первично бипедальным орнитисхиям. Однако в любом случае следует согласиться с мнением У. Кумбса (Coombs, 1978) о достаточно большом морфологическом различии анкилозавров и стегозавров.

Гипотетических предков анкилозавров вероятнее всего предполагать четвероногоходящими, с примитивной мозговой коробкой, значительно менее изогнутой по сравнению не только с типичными динозаврами мезозоя (игуанодонты, гадрозавры, цератопсы), но и, по-видимому, с триасовыми орнитоподами (*Fabrosaurus*) и даже триасовыми псевдозухиями (*Erythrosuchus*). В противном случае придется допускать, что в процессе эволюции в ветви анкилозавров наряду с другими крупными морфологическими преобразованиями произошло выпрямление мозговой коробки, что нетипично ни для одной другой группы динозавров.

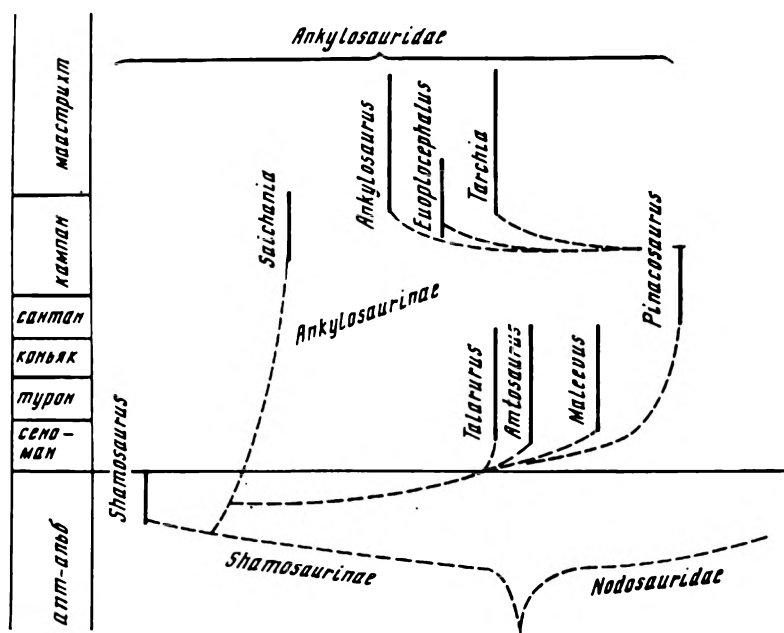


Рис. 14. Схема родовой филогении анкилозаврид

Вопрос о взаимоотношениях двух семейств анкилозавров У. Кумбс (Combs, 1978) считал открытым, ссылаясь на то, что выведению их друг из друга мешают такие специфические признаки, как слияние верхних концов квадратных костей с парокципитальными отростками и приближение лопаточного гребня к гленоидной впадине у нодозаврид и рогообразные остеодермальные щитки в постеролатеральных углах крыши черепа; закрытые остеодермами боковые височные окна; сложная система придаточных синусов носовой полости и концевая хвостовая булава у анкилозаврид.

Теперь, после находки черепа *Shamosaurus* — первого достоверного анкилозаврида из нижнего мела Монголии, появилась возможность построения предполагаемой схемы взаимоотношений данных семейств (рис. 14). Наличие у шамозавра, являющегося по строению неба уже типичным анкилозавридом, морды с суженной премаксиллярной частью говорит о расширении этой части у более поздних анкилозаврид и об узкомордости как исходном признаке всех анкилозавров. Узкомордость не является препятствием для выведения анкилозавров из стегозавров, как считал А. Ромер (Romer, 1968); против связи обеих групп говорят те различия, о которых шла речь выше. Наличие у ранних нодозаврид (*Silvisaurus*) премаксиллярных зубов, от которых у более поздних представителей семейства остаются лишь гребни, соединяющие предчелюстную кость с началом каждого зубного ряда, а у анкилозаврид исчезающие вовсе, может свидетельствовать об их большей примитивности. Такие сходные с нодозавридами признаки в морфологии черепа шамозавра, как срастание квадратных костей с парокципитальными отростками; неподвижный контакт птеригонидов с базисфеноидом; круглый, вентрально ориентированный затылочный мыщелок, а также неполное закрытие латерально спускающейся остеодермой квадратного мыщелка могут, по-видимому, говорить о некоторой степени переходности, отраженной в морфо-

логии древних, раннемеловых анкилозаврид, шамозаврин. Общие признаки, имеющиеся и у нодозаврид, и у шамозаврин, являются, очевидно, характерными чертами их предков, но у нодозавров они оказались более стабильными, закреплёнными. У анкилозавров морфология черепа в сравнении с исходной изменилась существенно: рано исчезли премаксиллярные зубы, форма черепа модифицирована уже у шамозавра, полное срастание квадратных костей с парокципитальными отростками и птеригондов с мозговой коробкой сохранилось лишь у двух представителей.

Поскольку у нодозаврид наблюдаются черты, которые, на наш взгляд, с большим основанием можно считать исходными, например премаксиллярные зубы у ранних представителей, открытое боковое височное окно (у анкилозаврид оно закрывается остеодермальным щитком, разрастающимся спереди и сверху с чешуйчатой кости и закрывающим в латеральном аспекте квадратный мыщелок, тогда как у шамозавра эта остеодерма спустилась не так низко и квадратный мыщелок виден сбоку), то, по-видимому, общего предка анкилозавров можно назвать нодозавроподобным. Существенные различия в морфологии анкилозаврид вызваны, возможно, их ранним ответвлением от предкового ствола и приспособлением к несколько иным условиям обитания и образу жизни. Что касается несплошного срастания квадратных костей с парокципитальными отростками, а также птеригондов и мозговой коробки у большинства анкилозаврид, то это, видимо, можно объяснить развитием ничтожно слабого кинетизма, совершенно отсутствующего у нодозаврид.

Среди представителей семейства нодозаврид У. Кумбс (Coombs, 1978) наметил несколько ветвей: самых примитивных, типа *Hylaeosaurus* и *Struthiosaurus*, характеризующихся мелкими размерами, наличием зубов на предчелюстных костях и раздельностью коракоида и лопатки; другая ветвь представлена североамериканскими нодозавридами, для которых характерно срастание лопатки с коракоидом. Ранние представители второй ветви — *Sauropelta* и *Silvisaurus* — сохраняют предчелюстные зубы, но у более позднего — *Panoplosaurus* — они отсутствуют. Ни один из представителей анкилозаврид предчелюстных зубов не имеет. Имеется ряд других морфологических признаков, по которым можно поделить анкилозаврид на две группы. К первой будут отнесены два рода анкилозаврид — шамозавр, как самый древний представитель семейства, и сайхания, обладающая более примитивными чертами строения: относительно узкой премаксиллярной частью морды, срастанием квадратных костей с парокципитальными отростками, срастанием птеригондов с мозговой коробкой, маленькой межптеригондной ямой. Вторая группа включает всех остальных монгольских анкилозавров, древние представители которых, возможно, были исходными для североамериканских эвоплоцефалюса и анкилозавра.

Очевидно, первая группа имеет большое морфологическое сходство с нодозавридами, которые по облику, видимо, были максимально приближены к предкам. При переходе к шамозавринам произошли такие изменения в морфологии черепа, как некоторое расширение его в заглазничной области, закрытие разросшимися остеодермальными щитками боковых височных окон, превращение остеодерм в постеролатеральных углах черепа в подобие рогов. Небо типичных анкилозаврид, начиная с шамозаврин, отличается ориентированными поперечно птеригоидами и эктоптеригоидами. Затылочный мыщелок у шамозавра, так же как и у нодозаврид, обращен вниз, но он лишен "шейки", на которой сидит у последних, т.е. несколько вдавлен в основание эндохрания. Прямым потомком шамозаврин, по-видимому, можно считать сайханию.

По линии шамозавр — сайхания происходили следующие преобразования: расширение предчелюстной области морды, разрастание остеодермальных щитков

с чешуйчатых костей дальше вниз, до закрытия квадратного мыщелка, преобразование остеодерм в постеролатеральных углах черепа в шипы, принятие орбитами более заднего положения и направление их плоскости несколько вперед, разрастание вторичного нёба, укорочение челюстей. Однако без изменений остался характер контакта квадратных костей с парокципитальными отростками и птеригоидов с мозговой коробкой. Вероятно, все остальные анкилозавриды могли быть дериватами этой линии.

При переходе к новой ветви, в основании которой стоит таларурус (наиболее древний из известных позднемеловых анкилозавридов), наряду с преобразованиями в вышеуказанной ветви происходило изменение характера контакта квадратных костей с парокципитальными отростками и птеригоидов с мозговой коробкой, а также увеличение размеров межптеригоидной впадины. Верхние отростки квадратных костей у этих анкилозавров не срастаются с нижней частью парокципитальных отростков, а контактируют с их передней частью, в различной степени прилегая к ней: у таларуруса плотно, у наиболее молодого монгольского анкилозавра — тархии, по-видимому, контакт осуществлялся на связках. На базиптеригоидных отростках у всех анкилозавридов имеются сочленовные площадки, посредством которых осуществлялось базиптеригоидное сочленение.

Тенденция к усилению бронированности, дальнейшей консолидации панциря (Magyarska, 1977; Coombs, 1978) предполагает наличие у предка панциря, состоявшего из отдельных не сраставшихся друг с другом остеодермальных элементов. Вместе с тем у шамозавра мы наблюдаем достаточно высокую степень консолидации элементов наружного скелета в нем имеются те же два кольца (шейное и плечевое), что и у более поздних сайхании и тархии, а также надкрестцовый тонкий остеодермальный щит; кроме того, встречены другие конструкции из срастающихся элементов панциря, не отмечавшиеся у остальных монгольских анкилозавров. Исходя из этого, ясно, что шамозавр не мог стоять непосредственно в основании ветви анкилозавридов. По этим же причинам, а также из-за отсутствия уже на предчелюстных костях зубов и закрытых боковых височных окон мы предполагаем вид предка нодозавро-, а не шамозавроподобным, хотя в обеих группах имеются одинаково древние находки и шамозаврины обладают некоторым набором морфологических черт, характерных, как мы выяснили, для предков.

Расхождение нодозавридов и анкилозавридов произошло предположительно в юре, поскольку раннемеловые представители этих ветвей имеют уже типичное для своего семейства строение.

В результате изучения морфологии и возможных взаимоотношений имеющихся видов была составлена следующая схема (см. рис. 14).

Глава 6

К ВОПРОСУ О НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ АНКИЛОЗАВРОВ И ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ

Один из характерных признаков динозавров как диапсидных рептилий — наличие в черепе двух височных окон. Есть отдельные отклонения от этого правила. Например, у некоторых пахицефалозавров (*Preoposcephale prenes*) верхнее височное окно может зарастать за счет сильно увеличенной, утолщенной теменной кости. Известен также случай зарастания верхнего височного окна у крокодилов (*Palaeosuchus*). Здесь перекрытие имеет остеодермальный, поверхностный характер, который достаточно четко фиксируется с вентральной стороны за счет образования вокруг бывшего височного окна костного кольца, к которому крепилась аддукторная мускулатура.

Толщина костей крыши черепа анкилозавров в целом вполне сопоставима с костями большинства других динозавров. И если даже предположить, что бороздчатая, крупнобугристая поверхность костей черепа анкилозавров принадлежит не перекрывающим и срастающимся с подстилающими костями остеодермам, а утолщенным костям, толщина ни одной из них не сравнима со вздутыми теменными костями пахицефалозавров, способными распространиться на прилегающие кости и закрыть височное окно.

Место расположения верхнего височного окна у анкилозавров предполагалось закрытым остеодермами (Eaton, 1960). На всех имеющихся экземплярах анкилозавров кости и остеодермы в этом районе настолько сильно срослись, что невозможно установить первичность отсутствия или вторичность зарастания верхних височных окон. Однако на единственном экземпляре молодого пинакозавра (ZPAL MgD—11/1) кости крыши черепа в большинстве своем свободны от остеодермального перекрытия, и тем не менее верхнее височное окно и на этом черепе отсутствует. Следовательно, если реконструкция крыши черепа пинакозавра произведена достоверно (Maryanska, 1977), остается констатировать, что верхние височные окна у анкилозавров могли отсутствовать.

Следов окон не видно также и на вентральной поверхности крыши черепа, где в этой области находится лишь вершина аддукторной ямы в виде небольшого углубления с пологими краями между основаниями задней стенки глазницы и парокципитального отростка. Очевидно, гладкая безрельефная поверхность этой области, а также отсутствие видимого контакта костей — остеодерма могут свидетельствовать в пользу предположения о первичности отсутствия верхних височных окон. При описанных структурах прикрепление аддукторной мускулатуры, вероятно, было перераспределено и осуществлялось за счет гребней на квадратных костях и передней поверхности парокципитальных отростков; возможно, использовалась также площадка на вентральной поверхности в районе переднеушных костей.

Нижнее или боковое височное окно у анкилозаврид закрыто снаружи нависающей с чешуйчатой кости остеодермой и видно лишь сзади. У представителей другого семейства анкилозавров — нодозаврид — оно открыто сбоку. Сзади нижнее височное окно анкилозавров имеет овальные очертания и образовано заглазничной и квадратноскуловыми костями спереди и снизу; квадратной и, очевидно, чешуйчатой сзади и сверху; кроме того, в обрамлении нижнего височного окна сзади участвует еще и дистальный конец парокципитального отростка.

В строении мозговой коробки анкилозавров также имеется целый ряд черт, существенно отличающих ее от этой части черепа других динозавров. В мозговых коробках динозавров характерными являются низко опущенные базиптеригиоидные

отростки, за счет чего вся мозговая коробка производит впечатление высокой. Другими словами, угол, образованный линией дна и линией, соединяющей вход в мозговой канал и самую нижнюю точку на базиптеригоидном сочленении, у них довольно существенный.

У анкилозавров базиптеригоидные отростки сближены со сфенокипитальными буграми и выражены очень слабо, поэтому указанный угол очень острый, не превышающий 15—17°.

Кроме того, ось мозгового канала у большинства динозавров за гипофизарной ямкой резко опускается вниз, образуя как бы ступенеобразный перегиб (*Jaxartosaurus*, *Corythosaurus*, *Anatosaurus*, *Triceratops*). У анкилозавров вход в гипофизарную ямку лежит почти в плоскости дна мозгового канала, и далее вперед его ось лишь незначительно приподнимается. Очевидно, среди динозавров возможны случаи, когда перегиб не столь резок: к примеру, это можно предположить у гипсилофодонтов (Galton, 1974), однако из-за недостаточной хорошей сохранности материала по гипсилофодонтам трудно более определенно судить о строении у них этой области. Логично было бы думать, что более выпрямленное дно, нежели у типичных динозавров, имели триасовые представители группы, такие, как пизанозавр (Bonaparte, 1976), но отдельно эта особенность не оговаривается, хотя, судя по иллюстрациям неполных мозговых коробок, отверстия для нервов располагались почти по одной прямой вдоль стенки мозговой коробки, т.е. некоторая выпрямленность дна могла иметь место. В то же время на иллюстрациях видно, что угол между дном мозговой полости и направлением на базиптеригоидное сочленение значительный. Угол этот хорошо заметен даже на мозговой коробке триасовых псевдозухов, например *Erythrosuchus*. Прямая же мозговая коробка с очень маленьким углом между указанными прямыми характерна для таких филогенетически далеких от анкилозавров низко организованных рептилий, как парейзавры и черепахи.

И, наконец, еще один признак мозговой коробки, очевидно, не претендующий на решающий, но отличающий анкилозавров от типичных динозавров. У анкилозавров внутренняя сонная артерия проходила по дорсальной поверхности базиптеригоидных отростков, тогда как у большинства динозавров она шла более вентрально, под отростком (Курзанов, 1976).

В черепе анкилозавров существует еще ряд отличий от типичных динозавров, которые, возможно, играют второстепенную роль, но должны быть упомянуты.

Несмотря на сильную сближенность структур в постероквадратном регионе черепа, у типичных динозавров (*Ornithopoda*, *Stegosauria*, *Ceratopsia*) контакт квадратных костей с парокципитальными отростками отсутствует. Между верхним отростком квадратной кости и парокципитальным отростком у них, как правило, располагается пластина чешуйчатой кости. У всех известных анкилозавров эта связь так или иначе фиксируется: либо квадратные кости подходят к крыше черепа, соприкасаясь с передней частью парокципитальных отростков (анкилозавр, эвоплоцефалюс, таларурус, пинакозавр, тархия), либо нижние края парокципитальных отростков срастаются с верхними отростками квадратных костей (сайхания, шамозавр и все нодозавриды), а в отдельных случаях имеются обе формы связи (шамозаврин из Хамрын-Уса, ПИН N 3779/1).

Очертания, форма и контакты чешуйчатых костей анкилозавров также обнаруживают некоторые отличия от таковых типичных динозавров, у которых эти кости обычно узкие, расположенные в щечной области, достигающие на дорсальной поверхности крыши черепа лишь верхнего края парокципитальных отростков. Чешуйчатые же кости анкилозавров необычно распространены по крыше черепа дорсально, хотя латерально, на вентральной поверхности, несут ямки для верхних отростков квадратных костей (если не проис-

ходит полного срастания), как это бывает у всех других динозавров (*Ornithopoda*, *Stegosauria*, *Ceratopsia*). Однако пластина, отделяющая у других динозавров квадратную кость от парокципитального отростка, уменьшена у анкилозавров до низкого поперечного гребня (если эти структуры можно считать аналогичными), а парокципитальный отросток ложится в борозду в чешуйчатой кости, перекрывающей его верхний край и продолжающейся несколько назад за него.

У. Кумбс (Coombs, 1978a) указывает на характер контакта птеригондов с мозговой коробкой, как на семейственный признак: у нодозаврид он отмечает полное срастание этих структур, у анкилозаврид — соединение посредством мышелка на базиптеригондных отростках. Однако за последнее время сделаны находки представителей анкилозаврид (сайхания, шамозавр), которые тоже имеют неподвижный контакт птеригондов с базисфеноидом, т.е. базисфеноидное сочленение осуществляется путем полного срастания. Следовательно, в качестве семейственного признака характер описанного контакта использован быть не может. Но срастание птеригондов с мозговой коробкой, присущее отдельным родам анкилозавров, выделяет этот подотряд среди остальных орнитисхий и всех других динозавров (к сожалению, характер базиптеригондного сочленения не описан у стегозавров, поэтому в отношении этой группы утверждать что-либо преждевременно).

Таким образом, оценивая приведенные различия, можно прийти к следующим выводам:

1) если перечисленные признаки считать вторичными, то анкилозавры представляют собой группу птицетазовых динозавров, чрезвычайно своеобразную по морфологии черепа, сильно специализированную, рано отделившуюся от основного ствола динозавров. Однако, принимая во внимание основные направления, приведшие к формированию орнитисхивой ветви, трудно представить пути преобразования признаков общего динозаврового предка в анкилозавровую конструкцию черепа, поскольку в трех перечисленных моментах придется предположить изменения, обратные направлению эволюционных преобразований в этой ветви;

2) если же перечисленные признаки принять за унаследованные от предков, то последних логично будет искать среди ранних псевдозухий (вероятно, еще нам неизвестных), которые не имели еще в строении черепа черт, характерных для триасовых их представителей и ранних динозавров, происшедших от них. Возможно, отхождение этой своеобразной ветви приходилось на пермь. В этом случае мы предполагаем отделение анкилозавров от ветви псевдозухий еще до того, как орнитисхивый предок приобрел характерные черты. Однако однозначно утверждать отсутствие общего предка с другими птицетазовыми динозаврами — значит отрицать вхождения анкилозавров в состав этой группы. И хотя анкилозавры по выделенным чертам строения черепа не соответствуют современным взглядам на группу динозавров, более определенные выводы относительно их систематического положения делать преждевременно, поскольку не найдены еще критерии для определения первичности или вторичности морфологических различий в черепе анкилозавров и других динозавров, а также плохо еще известны ранние представители динозавров, изучение детальной морфологии которых помогло бы во многом разобраться.

К перечисленным отличиям можно добавить признаки, приведенные У. Кумбсом (Coombs, 1978a) в качестве отличающих анкилозавров от других птицетазовых динозавров. Специфика анкилозавров заключается в том, что крыша их черепа перекрыта остеодермальными пластинками, срастающимися, как правило, с подстилающими костями; кроме того, вся поверхность туловища также бронирована панцирными пластинами и шипами, более низкими в срав-

нении с образованиями стегозавров. Сильное окостенение внутренних стенок орбиты и образование посторбитального шельфа также является для анкилозавров специфичным. В посткраниальном скелете обращает на себя внимание необычное для птицетазовых динозавров строение подвздошных костей, разрастающихся в горизонтальной плоскости и сильно удлинённых и расширенных в преацетабулярной области. Лобковые кости маленькие, прямоугольные, с коротким задним отростком, передний отросток отсутствует (ни у одного из монгольских экземпляров не обнаружен).

Отдельные специфичные черты в строении анкилозавров, видимо, можно объяснить адаптационными особенностями. К ним относятся наличие остеодермального панциря, перекрытие панцирными щитками поверхности крыши черепа. Большой степенью адаптации можно объяснить и своеобразие тазового пояса, используя в качестве исходного примитивный орнитомимий. Однако особенности, отмеченные нами к более существенным, вряд ли обусловлены приспособлением, скорее, они имеют более глубокие корни, которые подлежат еще выяснению.

Глава 7 ЭКОЛОГИЯ

Об образе жизни анкилозавров существует несколько точек зрения. С одной стороны, их рассматривают как животных сугубо наземных, связанных с водоемами лишь потребностью в питье и сборе пищи в прибрежных заводях. С другой стороны, некоторые черты их строения, в первую очередь неуклюжесть, неповоротливость, свидетельствуют о более тесной связи их с водой. Скорее всего правильно мнение, что жили анкилозавры по берегам рек и озер, богатых растительностью, проводя большую часть времени в воде.

В строении анкилозавров проявляются морфологические признаки, которые в комплексе могут указывать на их амфибиотический образ жизни. Это бочонковидная или сильно уплощенная форма туловища, далеко заходящие на вентральную поверхность ребра, наличие у сайхании отростков ребер, разрастающихся шлейфом и перекрывающих соседние ребра; крупные ноздри, слегка поднятые над уровнем нижнего края черепа (по их внутренним краям, возможно, крепились мышцы, регулирующие закрытие вероятно имевшегося клапана, предохранявшего дыхательный проход от попадания воды); мелкие зубы, способные измельчать только мягкую водную растительность; широкие плоские копытообразные широко расставленные концевые фаланги пальцев для передвижения по мягкому грунту.

Подтверждением такого предположения служат массовые скопления остатков анкилозавров в одном местонахождении. К примеру, на площади менее 30 м² на местонахождении Алаг-Тэг в 1969 г. было найдено девять скелетов анкилозавров различной степени сохранности. Рядом, на площади, не превышающей 14 м², было обнаружено около шести неполных скелетов. Тафономический анализ местонахождения (Твердохлебов, Цыбин, 1974) показывает, что породы, вмещающие большое количество костных остатков анкилозавров, представляли собой обезвоживающуюся часть берега, ставшую болотом вследствие аридизации климата, о чем говорит своеобразная текстура пород.

Подобная массовость остатков анкилозавров характерна и для таких местонахождений, как: Хонгил-Цав, Баин-Ширэ и особенно Бага-Тариач. В этих массовых скоплениях представлены два рода: пинакозавр и в несколько меньшей степени таларурус.

Очевидно, систематичность находок массовых скоплений анкилозавров, не имеющих места ни в одной другой группе динозавров, может быть объяснена, скорее всего, тесной связью жизни животных с водой. Подобная концентрация особей в одном местонахождении дает основательный повод полагать, что анкилозавры вели полуводный образ жизни. К этому же выводу мы приходим, используя морфофункциональный анализ, являющийся, безусловно, более надежным критерием для реконструкции образа жизни животных.

Внешне анкилозавры были достаточно крупными животными: размеры их туловища достигали 4—5, а иногда и 8—9 м. Под поверхностным слоем рога, покрывавшего туловище и голову животного, лежал панцирь из остеодермальных элементов. Остеодермальные щитки и шипы, срастаясь определенным образом, составляли различные конструкции, однако панцирь анкилозавров никогда не достигал степени консолидации черепащего панциря, а скорее напоминал защитные образования броненосцев. Часто в панцире анкилозавров наблюдается двухъярусность расположения остеодерм. Такое строение, например, имели шейное и плечевое полукольца сайхании и тархии. В двойных конструкциях наблюдается такая закономерность: нижележащий ярус состоит из сравнительно толстых и плотных щитков, верхний же ярус, представленный шипами, значительно более легкий; у поздних анкилозаврид (пинакозавр, сайхания, тархия) стенки шипов тонкие, пористые, с большим количеством отверстий для кровеносных сосудов.

Остеодермальный панцирь анкилозавров, возникнув как защитное образование от неблагоприятных факторов внешней среды (например, высыхания, а также от хищников), возможно, расширил свои функции. Так, например, хотя кость и не является наилучшим проводником теплоты, панцирь вторично мог бы служить животному своего рода аппаратом для регулирования перегревания и переохлаждения тела.

Учитывая тот факт, что и шипы стегозавров, и шипы анкилозавров увеличивали поверхность туловища, логично предположить, что интерпретация шипов стегозавров как составной части механизма отдачи или поглощения тепла (Farlow, Thompson, Rosner, 1976) в некоторой степени может быть применена и к анкилозаврам. Вряд ли в ходе эволюции шипы анкилозавров становились более тонкостенными и ажурными для усиления роли защиты. Создается впечатление, что количество отверстий, пронизывающих их стенки, явно превышает необходимое для теплоснабжения рогового чехла. Обилие их, если мы примем аналогию со стегозаврами, возможно, объяснялось усиленным кровоснабжением кожи над остеодермами. Сильно васкуляризованная кожа вместе с остеодермальными элементами могла представлять собой примитивную терморегулирующую систему. В периоды, когда температура окружающей среды превышала температуру тела животного, поверхность его нагревалась. Сосуды, расположенные в верхних слоях кожи, над остеодермами, расширялись, за счет чего кровь начинала стремиться к этим более легко проходимым участкам сосудов, скорость кровообращения увеличивалась, начинала осуществляться усиленная передача тепла от тела к среде, благодаря чему перегревания животного не происходило. Во время резкого падения температуры окружающей среды, когда животное оказывалось под угрозой переохлаждения, сосуды сужались, кровь от поверхностных слоев кожи "отводилась", кровообращение в этом районе замедлялось, теплообмен со средой сокращался. Эффект подобной системы увеличивался благодаря тому, что под шипами, как говорилось выше, обычно располагались остеодермальные пластины, которые, срастаясь, могли работать как временный пассивный ограничитель выделения или поглощения теплоты; другими словами, внутри остеодермального панциря поддерживалась достаточно стабильная температура за счет его пассивной изоляции, а благодаря сильно васкуляризированной

коже, покрывавшей поверхность туловища и увеличивающие его площадь шипы, осуществлялась относительно активная терморегуляция.

Различия рисунков поверхностей шипов стегозавров и анкилозавров можно объяснить следующим образом. У стегозавров ветвление кровеносных сосудов происходило на поверхности шипов, в области, непосредственно покрытой при жизни только кожей. У анкилозавров шипы имели роговой покров, поэтому, видимо, для повышения эффективности сосуды ветвились в сравнительно более верхнем слое кожи, отделяющей остеодерму от рога, не оставляя при этом следов ветвления на поверхности шипа.

Поскольку относительного совершенства данная система могла достигнуть лишь у поздних анкилозавров с более пористыми шипами, возможно, первоначально панцирь играл роль лишь пассивного терморегулятора, замедляя перегрев, как, по предположению Л. Хозацкого (1965), это происходит у черепах, одновременно выполняя защитную функцию.

Форма тела анкилозавров варьирует, но преобладает бочонковидная, с различной степенью латерального сжатия. У пинакозавра, единственного из монгольских анкилозавров, туловище уплощено дорсовентрально.

Строение поясов и конечностей говорит об отсутствии каких-либо приспособлений у анкилозавров к быстрому передвижению. Передние конечности, как показала Т. Марианская (Maryanska, 1977) на примере *Saichania*, были сильно согнуты, плечо ориентировано в сторону почти горизонтально и слегка назад, локтевая и лучевая кости сильно наклонены медиально. Очевидно, на таких конечностях тяжелое бронированное туловище не могло передвигаться со сколько-нибудь значительной скоростью. К этому же выводу приводит и изучение мускулатуры конечностей эвоплоцефалюса (Coombs, 1978в). Сросшиеся коракоид и лопатка, наличие добавочной связи коракоида с позвоночником (Maryanska, 1977) также свидетельствуют об отсутствии приспособлений к подвижности в плечевом поясе. Вследствие сильной изогнутости передних конечностей передняя часть туловища была несколько более приближена к земле и отстояла от нее у сайхании приблизительно на 35 см (Maryanska, 1977), т.е. в целом туловище было поставлено очень низко. Задние конечности были более выпрямлены, поэтому тазовый пояс располагался выше уровня плечевого.

Анкилозавры были четвероногоходящими животными. И если, основываясь на строении ацетабулярной впадины, мы можем констатировать вторичный переход цератопсов к четвероногохождению, то непрободенная *acetabulum*, по мнению Марианской (Maryanska, 1977), говорит о первичности их четвероногохождения.

Голова соединялась с туловищем посредством сравнительно длинной шеи (7 позвонков). Постероventрально ориентированный затылочный мышцелок говорит о том, что *atlas* контактировал с ним сзади—снизу, т.е. под некоторым углом к оси черепа, следовательно, голова сидела не на палкообразно вытянутой шее, как указывалась на некоторых реконструкциях (Lull, 1922). Об изогнутости шеи и наличии некоторого прогиба свидетельствует и развитый в разной степени (у таларуруса слабо, у пинакозавра и тархии значительно) скос фасеток шейных позвонков. С помощью этой конструкции шея избегала нагрузок на излом, которые неизбежно возникали при наличии тяжелой бронированной головы, и прогиб служил в качестве амортизатора. Благодаря такой форме затылочного мышцелка (суставная поверхность больше повернута вентрально) движения головы в горизонтальной плоскости были более свободны, чем в вертикальной, что, возможно, было важно при почти латеральной постановке глаз на черепе.

Движения нижней челюсти также были сильно ограничены за счет конструкции квадратных и птеригоидных мышцелков. Таким образом, челюсти

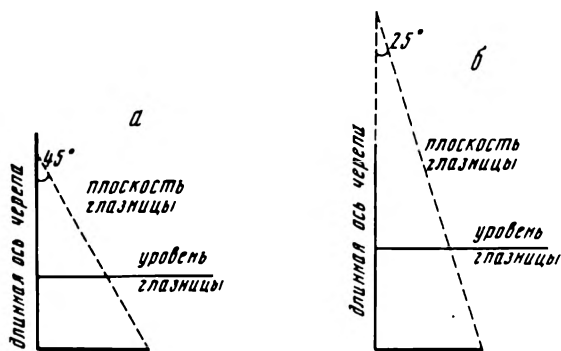


Рис. 15. Схема направленности плоскости орбит в черепе анкилозаврид
а — шамозавр; б — тархия

были в состоянии осуществлять лишь режущие движения в вертикальной плоскости с помощью ряда мелко зазубренных по краю зубов, на которых у большинства анкилозавров не обнаружено сколько-нибудь достоверных следов стирания. Животное срывало растения посредством острых, загнутых в виде тупого клюва премаксилл, скорее всего, покрытых при жизни роговым чехлом, с помощью примитивной зубной системы мелко настигало мягкую сочную водную растительность, не наносящую повреждений эмали зубов.

Анализируя строение гиондного аппарата сайхании, Т. Марианская (Maryanska, 1977) пришла к мнению, что он более всего сходен с таковым варанов, т.е. возможно, анкилозавры были не исключительно растительноядными животными, а могли питаться, к примеру, насекомыми или их личинками (Nopcsa, 1928). В этом случае длинный язык, который мог иметься у них (по аналогии с варанами), помогал в поисках и добыче пищи.

Вероятное присутствие яacobсонова органа (Maryanska, 1971, 1977) также говорит в пользу того, что рацион анкилозавров, возможно, не был ограничен только растениями, хотя последние, несомненно, составляли его значительную часть.

Глаза анкилозавров в процессе эволюции передвигались несколько назад, изменяя свою плоскость от параллельной длинной оси черепа до немного повернутой вперед и составляющей с плоскостью длинной оси острый угол. За счет подобного поворота плоскости глазниц увеличивалась площадь обзора и появлялась основа для зрения с перекрытием полей обзора (рис. 15).

Т. Марианская (Maryanska, 1977), анализируя выдвинутую впервые Е.А. Малеевым (1954) на примере сирмозавра (=пинакозавра) гипотезу о зарывании анкилозавров, приходит к выводу, что в пользу этого предположения могут говорить и уплощенная форма туловища пинакозавра, и наличие панциря на вентральной стороне, и короткие килеватые пластины, расположенные латерально, а также возможное наличие костного века (Coombs, 1972), которое могло быть приспособлением для защиты глаз при зарывании. Однако костей, названных у эвоплоцефалюса костным веком, ни у пинакозавра, ни у других монгольских анкилозавров не было обнаружено, хотя они есть и у многих других динозавров. Кроме того, у большинства анкилозавров туловище сжато с боков. От принятия предположения о зарывании анкилозавров нас удерживает и тот факт, что для этого анкилозавры, по-видимому, были слишком крупными животными.

Хвост анкилозаврид имел несколько необычное строение. Подвижной оказывалась лишь его проксимальная часть, тогда как дистальная была образована сильно измененными позвонками, соединенными не только широко перекры-

вающимися пре- и постзигапофизами и сочлененными соседними гемальными дугами, но и удлинненными окостеневающими сухожилиями (табл. II). Она представляла собой, очевидно, ударную палицу, на конце которой располагался остеодермальный диск в виде булавы. Существует предположение (Рождественский, 1974), что длинный сильный хвост мог служить анкилозаврам активным органом защиты. И хотя у анкилозавридов уже имеется пассивная защита в виде панциря, трудно пока найти другое назначение хвоста столь своеобразной конструкции.

Глава 8

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ АНКИЛОЗАВРОВ

В настоящее время можно говорить уже о повсеместном распространении анкилозавров. Наибольшее количество находок приходится на Северную Америку, Азию и, несколько в меньшей степени, на Европу. Отдельные сообщения об остатках анкилозавров имеются из Африки (Lapparent, 1958), Южной Америки (Huene, 1929) и Австралии (Molnar, 1980).

В Северной Америке возраст местонахождений анкилозавров лежит в пределах от неокома или апта (формация Арандел) до маастрихта, причем представители сем. *Nodosauridae* встречаются начиная с самых нижних отложений до кампана или самого нижнего маастрихта (N A формации Эдмонтон); правда, имеется еще единственный зуб из позднего маастрихта, который мог принадлежать нодозавриду (Coombs, 1979), тогда как все находки анкилозавридов в этом регионе приурочены к кампану (формации Ту-Медисин, Джудит-Ривер, Олдмэн) и верхнемаастрихтским отложениям. Южноамериканская находка слишком фрагментарна, чтобы можно было говорить об интервале времени распространения какого-либо семейства анкилозавров на этой территории.

Найденные в Африке разрозненные остатки анкилозавров отнесены А. Лаппараном (Lapparent, 1958) условно к *Nodosauridae*.

В Европе нодозавриды встречаются начиная с неокома (вельд) до кампана (средние слои Гозау).

В последнее время появились сообщения об ошибочности первоначального отнесения некоторых остатков из юрских отложений Европы к стегозаврам. Предполагается, что эти остатки принадлежат юрским анкилозаврам (Galton, 1980a,6). Пересматриваемый материал сейчас находится в стадии изучения и обработки. Анкилозавриды в Европе отсутствуют.

В Азии нет нодозавридов, зато анкилозавриды имеют в этом регионе наиболее широкое распространение. О находках азиатских анкилозавров имеются сообщения из Индии (Matley, 1923), Китая (Bohlin, 1953; Young, 1935, 1958), Монголии (Малеев, 1952a,б,в; 1953; Maryanska, 1970, 1971, 1977). Отдельные, большей частью разрозненные остатки анкилозавров найдены и на территории Советского Союза, в Казахстане (Рябинин, 1938).

Весь описываемый в работе материал собран в апт—альбских (дзунбаинская свита) — маастрихтских отложениях (нэмэгтэтинская свита) на территории Монголии, где благодаря исследованиям американских, советских и польских специалистов в последнее время развернуты большие палеонтологические и стратиграфические работы. В результате для меловых отложений МНР различными авторами был выработан ряд стратиграфических схем (рис. 16).

Berkey, Morris, 1927	Ефремов, 1954	Маринов, 1957	отдел	ярус	Васильев и др., 1959	Мартинсон, Сочава Барсбелд, 1969		Барсбелд, 1970	Мартинсон, 1973	Grudzinski et al., 1977	Fox, 1978			
						формация	ярус				формация			
	Баин-Ширэ (анкилозав- ровые слои)	Баин- Ширэинская свита	Верхний. мел	Маастрихт		Восточная Гоби	Южная Гоби	Низин- Цавская		Нэмэгэт	Северная Америка	Южная Америка	Гоби	
	Баин-Ширэ хара-хутул-3 (черепаховые слои)			Кампан		Джибха- лантская свита	Нэмэгэтинс- кая свита	Нэмэгэтинс- кая свита	Нэмэгэтинс- кая свита		Ланс	хепл Крик Ланс- Верхний Зимантан		
	Алтан-Ула Цаган-Ула			Сантан					Зимантан		Нижний Зимантан st Мэри-Ривер	Нэмэгэт		
	Нэмэгэту Хара-Хутул-2	Сайншандинс- кая свита		Коньяк		Баин- Ширэинская свита		Барун- Гойотская свита	Баин- Дэаковская Джибхалан- тская Барун- Гойотская свиты	Барун- Гойотская свита (Джибха- лантская)	Барун- Гойот		Барун- Гойот	
	Ширэтин- Гашун Олгой-Упан- цаб			Турон	Баин- Ширэинская свита					Джадолта	Верхний Милк Ривер	Джадолта ?		
Джадолта	Баин-Дэа Упан-Ош хара-хутул-1			Сеноман	Сайншан- динская свита		Сайншан- динская свита							
				Нижний	Альб-Япт	Дзунбаинс- кая свита				Хухтыкская свита				

Рис. 16. Схема геологического расчленения меловых отложений Монголии различными авторами

Верхний мел	свиты	нэмэгтунская	<i>Tarchia gigantea</i>
		барунгайтская	<i>Tarchia kielanae</i> <i>Saichania chulsanensis</i>
		джадохтская	<i>Pinacosaurus grangeri</i>
		баинширэнская	<i>Talarurus plicatospineus</i> <i>Maleevus disparaserratus</i> <i>Amosaurus magnus</i>
		сайншандинская	
нижний мел		дзунбаинская	<i>Shamosaurus scutatus</i>

Рис. 17. Схема приуроченности монгольских анкилозавров к свитам

Отложения верхнего мела на территории Монголии впервые установили американские геологи Ч. Берки и Ф. Моррис (Barkey, Morris, 1927). Они выделили в разрезе открытого американской экспедицией местонахождения Шабарак-Усу (Баин-Дзак) формацию Джадохта. Помимо серии скелетов арханских рогатых динозавров — *Protoceratops andrewsi* и остатков мелких хищных динозавров, здесь был найден череп панцирного динозавра, описанного Ч. Гилмором (Gilmore, 1933) как *Pinacosaurus grangeri*.

Вскоре после этого начинается становление палеонтологических исследований и геологических работ советскими учеными. В этот период начинают активно разрабатываться стратиграфические схемы описываемого региона (рис. 16). Работы Палеонтологической экспедиции 1946—1948 гг. привели не только к получению огромной уникальной коллекции скелетов разнообразных динозавров, преимущественно самых крупных (карнозавры, орнитоподы, анкилозавры и др.), но и к стратиграфическому установлению костеносных горизонтов в отложениях верхнего мела и других геологических подразделениях на территории МНР. В основу этих палеонтологически документированных схем, так же как и схем формаций американских исследователей (см. рис. 16), были положены представления о последовательности развития фаунистических комплексов позвоночных мезозоя и кайнозоя. Стратиграфическая схема, опубликованная И.А. Ефремовым в 1954 г. (см. рис. 16), явилась основой для всех последующих, которые дополняли и совершенствовали ее. Уточненный вариант возрастного определения главных костеносных горизонтов был предложен А.К. Рождественским (1957). Это стало возможным лишь после изучения материала, собранного экспедицией, а также сравнения его с близкими группами других районов Азии и других континентов. Кроме того, такая корреляция дала возможность заполнить пробел, имеющийся среди находок монгольских динозавров, соответствующий по возрасту турону—нижнему сantonу, фаунистическим комплексом с территории Советского Союза (Рождественский, 1957, 1971).

Все геологические данные, полученные в описываемый период и с учетом первых научных результатов Палеонтологической экспедиции АН СССР, Н.А. Маринов свел в фундаментальном труде по стратиграфии МНР, опубликованном в 1957 г. (см. рис. 16). В пределах верхнего мела он выделил две

свиты: сайншандинскую — нижнюю и верхнюю — баинширэнскую. Основанием для такого подразделения послужило наличие к тому времени двух фаунистических комплексов динозавров, которые были подтверждены находками моллюсков и остракод, а также данными нефтяников.

Описанный вариант стратиграфического расчленения послужил принципом, по которому разделялись верхнемеловые отложения при геологической съемке как в Восточной Гоби, так и в более западных районах гобийской части МНР. К сожалению, остались нечеткими границы свит и отсутствовало описание стратотипических разрезов.

В 60-х гг. в Монголии возобновляются палеонтологические исследования советских палеонтологов (Крамаренко, 1974), давшие много новых ценных палеонтологических материалов. Важно отметить, что работы ученых на этом этапе приобретают характер совместных исследований (Каландадзе, Курзанов, 1974; Мартинсон, Сочава, Барсболд, 1969; Цыбин, Курзанов, 1979). Кроме советско-монгольской, была организована польско-монгольская палеонтологическая экспедиция (Kielan-Jaworowska; Dovchin, 1969; Kielan-Jaworowska, Barsbold, 1972). Параллельно с палеонтологическими были развернуты стратиграфические работы специалистов тех же стран (Маринов и др., 1973; Твердохлебов, Цыбин, 1974; Шувалов, 1974, 1975; Gradzinski, 1970; Lefeld, 1971; Gradzinski, Jerzykiewicz, 1972).

В результате комплексных исследований по стратиграфии, литографии и палеонтологии беспозвоночных, осуществленных Совместной Советско-Монгольской геологической экспедицией, Г.Г. Мартинсон, А.В. Сочава и Р. Барсболд в 1969 г. предложили расчленять верхнемеловые отложения Восточной Гоби на три, а Заалтайской Гоби на две свиты. Несколько позже Р. Барсболд (1970) унифицировал эту схему, предложив единое деление и для восточных, и для южных районов Гоби. Предшественниками барунгойотской и нэмэгтинской свит были выделенные Р. Градзинским (Gradzinski, 1970) соответственно нижние и верхние слои Нэмэгэту.

Схемы названных авторов были дополнены дальнейшими исследованиями Советско-Монгольской геологической экспедиции и ревидованы Г.Г. Мартинсоном (1973), который считал возможным выделить четырех свит как в Восточной, так и в Заалтайской Гоби (см. рис. 16).

Последняя стратиграфическая схема наиболее полно отражает закономерности распространения во времени костеносных горизонтов и поэтому принята за основу в настоящей работе. Однако нельзя обойти вниманием тот факт, что польские исследователи (Gradzinski et al., 1977) оставляют за Джадохтой ранг самостоятельного лито- и биостратиграфического подразделения. Поэтому, возможно, верхнюю часть схемы, данной Г.Г. Мартинсоном, следует принимать с некоторой поправкой.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ МОНГОЛЬСКИХ АНКИЛОЗАВРОВ

НИЖНЕМЕЛОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Остатки анкилозавров в нижнемеловых отложениях Монголии сравнительно редки, впервые они были найдены на местонахождении Хобур (Шувалов, 1974). Здесь разрез представляет собой переслаивание серых песчаников, желтоватых песков, голубых и красноватых глин. В прослоях песчаников, песков и алевролитов были найдены кости млекопитающих: мультитуберкулят, триконодонт, симметродонт и насекомоядных; рептилий: ящериц; динозавров: *Psittacosaurus mongoliensis*, завропод, крупных и мелких хищных динозавров; отдельные зубы рыб. В 1972 г. одним из отрядов СМПЭ на этом место-

нахождении найдены остатки нового анкилозавра, заключенного в конкреции. Многочисленные крупные и мелкие конкреции, имеющиеся здесь, сходны с таковыми из Оши-Нуру, откуда известны находки анкилозавров (Каландадзе, Курзанов, 1974). Местонахождение имеет предположительно озерно-аллювиальный генезис (Шувалов, 1974).

Более полная находка нижнемелового анкилозавра была сделана ВГО в 1977 г. на местонахождении Хамрын-Ус. Здесь, в верхах дзунбаинской свиты, в сероцветках, был найден скелет с черепом и нижней челюстью, идентичной таковой из Хобура. Костный материал был заключен в большой линзе крупнозернистого песка, местами гравелита. В целом разрез костеносной сероцветной толщи, залегающей на красноцветках, в которых остатков фауны обнаружено не было, представлен переслаиванием песчаников и глин с редкими прослоями конгломератов, гравелитов, известняков. В разрезе выделяется наиболее грубая часть, приблизительно 10 м; составленная переслаиванием гравелитов, песчаников и конгломератов, именно к этой части приурочены наиболее интересные палеонтологические находки. В основном же кости динозавров встречаются более или менее равномерно по всему разрезу. Из собранной фауны определены *Psittacosaurus* sp., завроподы, карнозавры, ящерицы сем. *Iguanidae* и сем. *Varanidae*, а также новый род анкилозаврид *Shamosaurus* и триконодонты подсем. *Amphilestinae* (определение Б.А. Трофимова).

Фауна (как, впрочем, и литология пород, и их генезис) является сходной с имеющейся на местонахождении Хобур, что свидетельствует об идентичности возрастов обоих местонахождений, т.е. об апт—альбском возрасте Хамрын-Уса.

Анализ отдельных фаций нижнемеловых отложений показал пролювиальный, склоновый генезис красноцветных отложений Хамрын-Уса. Условия накопления костеносных сероцветов оказались сложнее. В них присутствуют как озерные, так и речные фации, причем аллювиальные косослоистые песчаники имеют подчиненное значение. Смена в разрезе озерных фаций речными — вероятно, результат периодического сокращения в это время площади озерных бассейнов или их перемещения по впадине. Большинство находок полных скелетов динозавров, черепах и ящериц приурочено именно к озерным отложениям. Захоронение анкилозавров происходило в несколько иных условиях, соответствующих формированию речных фаций. При этом имел место длительный перенос с сопутствующей мацерацией, полное расчленение скелетов и соответственно захоронение преимущественно фрагментов костей.

ВЕРХНЕМЕЛОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Баин-Ширэ — местонахождение, где впервые был найден *Talarurus plicatospineus* Maleev (Малеев, 1954). Разрез представляет собой верхнюю часть баинширэинской свиты и сложен тремя толщами: глинисто-гравелитовой пестроцветной, светлоокрашенными песками и песчаниками и глинистой красноцветной. Кроме анкилозавра, на местонахождении были обнаружены другие динозавры. Из нижней толщи этого разреза была собрана и определена фауна двустворок, в ее числе Г.Г. Мартинсоном установлен вид толстостенных массивных раковин *Protounio carbiculoides*.

Первоначально возраст Баин-Ширэ был определен как самый молодой среди известных местонахождений Монголии (рис. 22), соответствующий маастрихту (Малеев, 1952; Ефремов, 1954). Однако последующими исследованиями это не было подтверждено, поэтому более вероятной является датировка Г.Г. Мартинсона (1973, 1975), считающего возраст Баин-Ширэ позднесеноманским—раннесантонским.

Остатки таларуруса (крыша черепа с мозговой коробкой) были обнаружены и несколько юго-западнее, на местонахождении Байшин-Цав. Здесь, по сведениям Ю. Цыбина и С.М. Курзанова (1979), разрез представлен более или менее закономерными ритмами, образованными конгломератами, гравелитами, песчаниками, алевролитами и глинами, и характеризующимся "утоњшением" материала от нижних к верхним слоям ритма. Породы вмещают остатки новой формы плоскоголовых динозавров, *Paraligator* sp., *Alectrosaurus* sp., *Archaeornithomimus* sp. (определения С.М. Курзанова). Состав фауны говорит о типично байнширзинском времени накопления вместивших ее остатков (Цыбин, Курзанов, 1979).

В отложениях той же свиты, в Ширэгин-Гашунской впадине, были найдены обломки челюстей и затылочный мыщелок анкилозавра *Maleevus disparoserratus* (Maleev), 1952. Байнширзинская свита, по данным И.А. Ефремова (1949), представлена здесь толщей переслаивающихся мергелистых глин, конгломератов и серых глинистых песчаников. Остатки анкилозавров сопровождаются фрагментарными остатками черепов, крокодилов, описанных Е.Д. Конжуковой (1954) как *Paraligator gradilifrons*, и динозавров *Microceratops gobiensis*, орнитомимид и гадрозавров (Maryanska, Osmolska, 1974). Моллюски, согласно данным Г.Г. Мартинсона, представлены *Pseudohyria cardiiformia* и *Ps. mongolica*.

Возраст ширэгин-гашунской фауны не совсем ясен. По-видимому, разрез Ширэгин-Гашуна включает отложения нескольких свит первой половины верхнего мела. Е.А. Малеев (1952) и Е.Д. Конжукова (1954) считали, что породы, вмещающие фауну, соответствуют отложениям Нэмэгэту и являются одними из поздних по времени накопления, т.е. маастрихтскими. А.К. Рождественский (1971, 1974) датировал их кампаном. А. Сочава (1975) сопоставляет эту часть разреза с барунгойотской свитой. По мнению Т. Марианской и Г. Осмольской (Maryanska, Osmolska, 1975), едва ли отложения, содержащие остатки *Microceratops gobiensis* и *Maleevus disparoserratus*, моложе сантона: во всяком случае, они являются более древними, чем формация Джадохта, включающая в свой фаунистический комплекс *Protoceratops andrewsi* (Maryanska, 1977).

В Амтгае в байнширзинской свите также сделана находка анкилозавра, принадлежащего, судя по строению мозговой коробки, новому роду *Amptosaurus* (Курзанов, Туманова, 1976). Здесь в гравелитах и конгломератах, кроме анкилозавра, встречены панцири черепов, скелеты крокодилов и остатки двустворок, которые Г.Г. Мартинсон определил как *Sainshandia robusta*, *S. cf. hongliabica*, *Pseudohyria* sp.

Генезис пород Байшин-Цава и Амтгая большей частью озерный. Осадко-накопление происходило в небольших мелководных водоемах озерного типа с периодически менявшимися гидродинамическими условиями (Цыбин, Курзанов, 1979).

Впервые анкилозавры в МНР были встречены в отложениях формации Джадохта (местонахождение Байн-Дзак) (Gilmore, 19336). По данным Барсболда (1969), разрез отложений в северо-западной части обрыва Байн-Дзак представлен рыхлыми песчаниками, карбонатными глинами (скорее всего, это линза, вклинивающаяся по простиранию) и сменяющими друг друга буровато-серыми и оранжевыми песчаниками с 5—7 горизонтами известковистых конкреций. Г.Г. Мартинсон (1973, 1975) и Шувалов (1975) высказывают мнение, что отложения Байн-Дзак входят в состав барунгойотской свиты и являются ее нижней частью. Однако американские (Berkey, Morris, 1927) и польские ученые (Gradzinski et al., 1969; Gradzinski, Jerzykiewicz, 1972; Kielan-Jawowska, 1974, 1975a, 1975b; Maryanska, 1977; Osmolska, Maryanska, 1975) утверждают, что описываемая серия пород является самостоятельным лито-

и биостратиграфическим подразделением, более древним, чем барунгойотская свита.

В разрезах Баин-Дзака различными исследователями были собраны многочисленные остатки пресмыкающихся: динозавров, крокодилов, ящериц и черепах. Комплекс динозавровой фауны этой серии отложений является достаточно своеобразным, он включает панцирного динозавра *Pinacosaurus grangeri* (Gilmore, 1933; Maryanska, 1971), многочисленные скелеты *Protoceratops andrewsi* (Granger, Gregory, 1923), черепа мелких динозавров—хищников (*Velociraptor mongoliensis*, *Oviraptor phyloceratops*, *Saurornithoides mongoliensis* (Osborn, 1924)) и остатки крокодилов (Mook, 1924), *Gobiosuchus kielanae* (Osmolska, 1972), а также ящериц *Adamisaurus magnidentatus* (Sulimski, 1972), *Macrocephalosaurus fessugenous* (Gilmore, 1943) и др. Кроме того, из Баин-Дзака имеются и находки млекопитающих: *Djadochtatherium matthewi* (Simpson, 1925; Kielan-Jaworowska, 1970), *Krypto* — *baatar dashzevegi* (Kielan-Jaworowska, 1970), *Deltatheridium pretrituberculare* (Kielan-Jaworowska, 1975a), *Zalambdalestes lechei* (Kielan-Jaworowska, 1968), *Z. grangeri* (Kielan-Jaworowska, 1969), *Kennalestes gobiensis* (Kielan-Jaworowska, 1969).

Градзинский (Gradzinski et al., 1977) предположительно указывает поздне-сантонский и (или) раннекампанский возраст пород Баин-Дзака.

В отличие от разноречивых взглядов на возраст и самостоятельность баиндзаковского комплекса пород, на их генезис существует единое мнение почти у всех исследователей этого вопроса: местонахождение имеет озерное происхождение.

Остатки некоторых анкилозавров, в особенности пинакозавров, часто образуют массовые скопления. Таковыми являются, например, расположенное несколько западнее Баин-Дзака местонахождение Алаг-Тэг и лежащее восточнее — Бага-Тариач. В Алаг-Тэге, кроме анкилозавров, встречаются разрозненные скелеты крупных хищных динозавров, завропод и черепах (Твердохлебов, Цыбин, 1974). Кости заключены в нижнюю пачку разреза, лежащую под серыми песками (песчаниками) и представляющую собой чередование слоев красных и серых глинистых тонкозернистых песков (песчаников).

В Бага-Тариаче вместе с фрагментарными остатками анкилозавра, относящегося к роду *Pinacosaurus*, найдены разрозненные кости крокодилов и терапод.

Из более высоких горизонтов верхнего мела, из барунгойотской свиты известны анкилозавриды сайхания и тахия (Maryanska, 1977). Оба скелета найдены на местонахождении Хулсан. Среди сопутствующей фауны позвоночных динозавры ?*Protoceratops kozlowskii*, *Tylocephale gilmore*, *Velociraptor* sp., карнозавры, завроподы; птица *Gobipterix minuta* (Elzanovski, 1974, 1977); черепаха *Zangerlia testudinimorpha* (Mlynarski, 1972); ящерицы *Natansaurus chulsanensis* и *Macrocephalosaurus* (по Maryanska, 1977); млекопитающие, определенные Kielan-Jaworowska (1974) как *Djadochtatherium catapsaloides*, *Nemegtbaatar gobiensis*, а также *Asioryctes nemegtensis*, *Barunlestes butleri* (Kielan-Jaworowska, 1975) и др.

Остатки сайхании найдены также в отложениях той же свиты в слоях красноцветов в Хермин-Цаве. Здесь, по определению польских палеонтологов (Maryanska, Osmolska, 1975), ей сопутствовали такие динозавры, как *Vagaceratops rozdestvenski*, мелкие тераподы, овирапторы; ящерицы *Cherminisaurus kozlowskii*, *Erdenetsaurus robinsonae*, *Darchansaurus estesi*, *Macrocephalosaurus gilmorei* и др. Из млекопитающих З. Киелан-Яворовска (Kielan-Jaworowska, 1974) определила *Djadochtatherium catapsaloides*, *Nemegtbaatar gobiensis* и др.

В самых высоких горизонтах верхнего мела, в нэмэгэтинской свите, встречен другой вид тархии *T. gigantea*, описанный впервые Е.А. Малеевым (1956) из Нэмэгэту под названием *Dyoplosaurus giganteus*. Кроме этой находки, из тех же горизонтов Е.А. Малеевым (1955) определен *Tarbosaurus baatar*

и А.К. Рождественским (1957) описан *Saurolophus angustirostris*. Позже здесь был найден *Gallimimus bullatus* (Osmolska et al., 1972). Более полная находка тархии (череп с костью скелета) была сделана значительно позже, в 1975 г., в нэмэгэтинской свите Хермин-Цава (Туманова, 1977). Здесь, кроме нее, были найдены динозавры *Tarbosaurus baatar* (по: Maryanska, 1977), гадрозавры, завроподы и черепахи, относящиеся, по определению В.М. Чхиквадзе, к крупным формам *Mongolomys* sp. и *Thryonux* sp. (Шувалов, Чхиквадзе, 1975).

Костные остатки были обнаружены в толще, лежащей согласно на отложениях барунгойотской свиты, содержащих остатки протоцератопсов *Protoceratops andrewsi* и скорлупу динозавровых яиц (Шувалов, Чхиквадзе, 1975), в нэмэгэтинской свите, которая представлена здесь двумя слоями. Нижний слой состоит из песчаников с линзами гравелитов и песчанистых глин, содержащих остатки раковин пресноводных моллюсков *Pseudohyria autochthona*, характерных, по мнению Г.Г. Мартинсона, для маастрихта. Верхний слой представлен переслаивающимися песчаниками, гравелитами и песчанистыми глинами. В горизонтах гравелитов были обнаружены аналогичные указанным выше раковины моллюсков, костные остатки динозавров, в том числе *Tarchi gigantea*, и черепах.

Поскольку в местонахождении Хермин-Цав присутствует сразу несколько свит, время накопления толщи разреза заняло значительный интервал от кампана до маастрихта (Шувалов, Чхиквадзе, 1975). Самая же верхняя, нэмэгэтинская свита, несомненно, датируется маастрихтом не только по наличию характерных для этого возраста двустворок, но и по содержанию остатков анкилозавра *T. gigantea*, который является самым последним и совершенным с точки зрения эволюции анкилозавров.

Таким образом, очевидно, анкилозавры являются неотъемлемым компонентом фаунистического комплекса каждой свиты (рис. 17), от дзунбаинской до нэмэгэтинской (исключение составляет лишь сайншандинская), и, следовательно, могут играть немаловажную роль в стратиграфическом расчленении верхнемеловых отложений Гоби, являться в силу своеобразия строения надежным ориентиром в определении возраста пород, а также дополнять данные по другим позвоночным и беспозвоночным животным для детализации стратиграфии Монголии. Кроме того, в дальнейшем анкилозавры могут дать возможность корреляции разновозрастных отложений различных регионов Азии, а также Азии и Северной Америки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Анкилозавры являются примитивной, сильно специализированной группой динозавров. Многие черты строения (низкая мозговая коробка, отсутствие верхнего височного окна, контакт квадратной кости и парокципитального отростка) указывают на большую примитивность по сравнению с другими динозаврами.

Анкилозавры появились, скорее всего, в домеловое время от четвероногих предков, которыми могли быть животные, морфологически более примитивные по сравнению с фаброзаврами, считающимися одной из возможных групп, стоявших в основании всех птицетазовых динозавров.

2. По степени выраженности определенных морфологических особенностей анкилозавры делятся на более примитивных нодозаврид и более специализированных анкилозаврид. Основные различия заключаются в форме и пропорциях черепа, характере остеодермального перекрытия крыши черепа, величине зубов, строении нёба и мозговой коробки, а также затылочной области. Предки обоих семейств имели нодозавроподобное строение черепа.

3. Анкилозавриды по характеру контакта птеригонидов с базисфеноидом, пропорциям и некоторым признакам строения нёба делятся на два подсемейства: относительно рано появившееся подсемейство *Shamosaurinae* и подсемейство *Ankilosaurinae*, включающее всех позднемеловых анкилозаврид.

Переходными между двумя семействами признаками обладали ранние представители анкилозаврид — шамозаврины. С одной стороны, они имели уже анкилозавридные пропорции черепа, мелкие зубы, закрытые остеодермальными щитками нижние (боковые) височные окна. С другой стороны, они сохранили от предков узкую предчелюстную область, заднее положение орбит, латеральное положение наружных ноздрей, еще слабо выраженные рельефно остеодермы позади орбит, некоторые черты строения нёба и характер контакта квадратных костей с парокципитальными отростками.

4. Эволюционные изменения в ветви примитивный анкилозавр—сайхания коснулись таких признаков, как расширение предчелюстной области, укорочение челюстей, некоторое обращение вперед орбит, дальнейшее разрастание остеодермальных щитков в посторбитальной области в рогаобразные выросты.

5. Анкилозаврины эволюционировали в сторону усиления остеодермального перекрытия крыши черепа, разрастания остеодерм в постеролатеральных углах черепа в рогаобразные выросты, совершенствования вторичного нёба, усложнения строения носовой области. Контакт квадратных костей с парокципитальными отростками у них оставался ослабленным.

Проведенный морфофункциональный анализ внутриносовой области показал наличие на вентральной поверхности крыши черепа анкилозавров следов структур, отчасти сопоставимых с таковыми современных ящериц, но наряду с этим сходством своеобразие носовой области у анкилозавров заключается в наличии большого количества перегородок и синусов, с трудом объясняемых функционально.

В работе впервые для этой группы восстановлена кровеносная система головы, черепно-мозговые нервы, структуры внутреннего уха. Особое внимание

уделено чертам необычайно примитивности анкилозавров, позволяющим противопоставлять их всем прочим динозаврам.

6. По образу жизни анкилозавры были, по всей вероятности, менее водными животными, чем гадрозавры, однако их связь с водой была, пожалуй, более тесной, чем, к примеру, у современных бегемотов, выходящих питаться на сушу. Большую часть жизни они, вероятно, проводили в воде, о чем свидетельствует неуклюжесть и большой вес животного, которому было трудно передвигаться по суше и тем более скрываться от хищников. Простая зубная система, мелкие, примитивные, тонко зазубренные по краям зубы практически без следов стирания говорят о питании животного мягкой сочной растительностью, скорее всего, водного образа жизни является массовость находок остатков анкилозавров на некоторых местонахождениях в Монголии, что редко наблюдается в отношении других динозавров.

7. Благодаря легкой диагностике остатков анкилозавров, обусловленной своеобразием их морфологии, наличием остеодермальных щитков, а также из-за частой их встречаемости в континентальных меловых отложениях они могут служить надежным ориентиром в определении возраста пород, содержащих их остатки.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсболд Р.** Позднемеловой род *Buginella* gen. nov. в Монголии // Палеонтол. журн. 1969. N 1. С. 31—38.
- Барсболд Р.** О стратиграфическом расчленении и корреляции верхнемеловых отложений МНР // Тр. Геол. ин-та АН МНР. 1970. С. 30—38.
- Ефремов И.А.** Предварительные результаты работ Первой Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1946 г. // Тр. Монг. ком. 1949. Вып. 38. С. 5—28.
- Ефремов И.А.** Некоторые замечания по вопросам исторического развития динозавров // Тр. ПИН. 1954. Т. 48. С. 125—141.
- Ивахненко М.Ф.** Пермские и триасовые прокоптоны Русской платформы // Там же. 1978. Т. 164. С. 80.
- Каландадзе Н.Н., Курзанов С.М.** Нижнемеловые местонахождения наземных позвоночных Монголии // Фауна и биостратиграфия мезозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 288—295. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Конжукова Е.Д.** Новые ископаемые крокодилы из Монголии // Тр. ПИН. 1954. Т. 48. С. 171—193.
- Крамаренко Н.Н.** О работах совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции в 1969—1972 гг. // Фауна и биостратиграфия мезозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 9—18. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Курзанов С.М.** Строение мозговой коробки карнозавра *Itemirus* gen. nov. и некоторые вопросы краниальной анатомии динозавров // Палеонтол. журн. 1976. N 3. С. 127—137.
- Курзанов С.М., Туманова Т.А.** О строении згодкрания некоторых анкилозавров Монголии // Палеонтол. журн. 1978. N 3. С. 90—96.
- Малеев Е.А.** Некоторые замечания о геологическом возрасте и стратиграфическом распределении панцирных динозавров Монголии // Докл. АН СССР. 1952а. Т. 85, N 4. С. 893—896.
- Малеев Е.А.** Новое семейство панцирных динозавров из верхнего мела Монголии // Там же. 1952б. Н.С. Т. 87, N 1. С. 131—134.
- Малеев Е.А.** Новый анкилозавр из верхнего мела Монголии // Там же. 1952в. Т. 87, N 2. С. 273—276.
- Малеев Е.А.** Находки новых панцирных динозавров в Монголии // Природа. 1953. N 1. С. 109—112.
- Малеев Е.А.** Панцирные динозавры верхнего мела Монголии // Тр. ПИН. 1954. Т. 48. С. 142—170.
- Малеев Е.А.** Новые хищные динозавры из верхнего мела Монголии // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104, N 5. С. 779—782.
- Малеев Е.А.** Панцирные динозавры верхнего мела Монголии: Семейство *Ankylosauridae* // Тр. ПИН. 1956. Т. 62. С. 54—91.
- Малеев Е.А.** Подотряд *Ankylosauria*. Анкилозавры // Основы палеонтологии. М.: Наука, 1964. Т. 12. С. 574—577.
- Маринов Н.А.** Стратиграфия Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 266 с.
- Маринов Н.А., Зоненшайн Л.П., Благоданова В.А.** Геология Монгольской Народной республики. Т. 1. Стратиграфия. М.: Наука, 1973. 584 с.
- Мартинсон Г.Г.** О стратиграфии юрских и меловых отложений Монголии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1973. N 12.
- Мартинсон Г.Г.** К вопросу о принципах стратиграфии и корреляции мезозойских континентальных образований Монголии // Тр. Совмест. Сов.-Монг. науч.-исслед. геол. экспедиции. 1975. Вып. 13. С. 7—24.
- Мартинсон Г.Г., Сочава А.В., Барсболд Р.** О стратиграфическом расчленении верхнемеловых отложений Монголии // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189, N 5. С. 1081—1084.
- Рождественский А.К.** Краткие итоги изучения ископаемых позвоночных Монголии по материалам Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР в 1946—1949 гг. // *Vertebra Palasiatica*. 1957. Vol. 1, N 2. P. 169—185.
- Рождественский А.К.** Полевые исследования Советско-Китайской палеонтологической экспедиции АН СССР и АН Китая в 1960 г. // Палеонтол. журн. 1961. N 1. С. 170—174.
- Рождественский А.К.** Изучение динозавров Монголии и их роль в расчленении континентального мезозоя // Тр. Совмест. Сов.-Монг. науч.-исслед. геол. экспедиции. 1971. Вып. 3. С. 21—32.
- Рождественский А.К.** История динозавровых фаун Азии и других материков и вопросы палеогеографии // Фауна и биостратиграфия мезозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 107—131. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Рябинин А.Н.** Некоторые результаты изучения верхнемеловой динозавровой фауны из окрестностей ст. Сары-Агач в Южном Казахстане // Пробл. палеонтологии. 1938. Т. 4. С. 125—130.
- Рябинин А.Н.** Фауна позвоночных из верхнего мела Южного Казахстана // Тр. ЦНИГРИ. 1939. Т. 118. С. 1—40.
- Сочава А.В.** Стратиграфия и литология верхнемеловых отложений Южной Монголии // Тр. Совмест. Сов.-Монг. науч.-исслед. геол. экспедиции. 1975. Вып. 13. С. 113—182.
- Твердохлебов В.П., Цыбин Ю.И.** Генезис верхнемеловых местонахождений динозавров Тугрик-Ус и Алаг Тэг // Фауна и биостратиграфия мезозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 314—319. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Трусова В.К., Хозацкий Л.И.** Роль панциря в теплообмене черепах // Материалы симпозиума "Адаптация организма человека и животных к

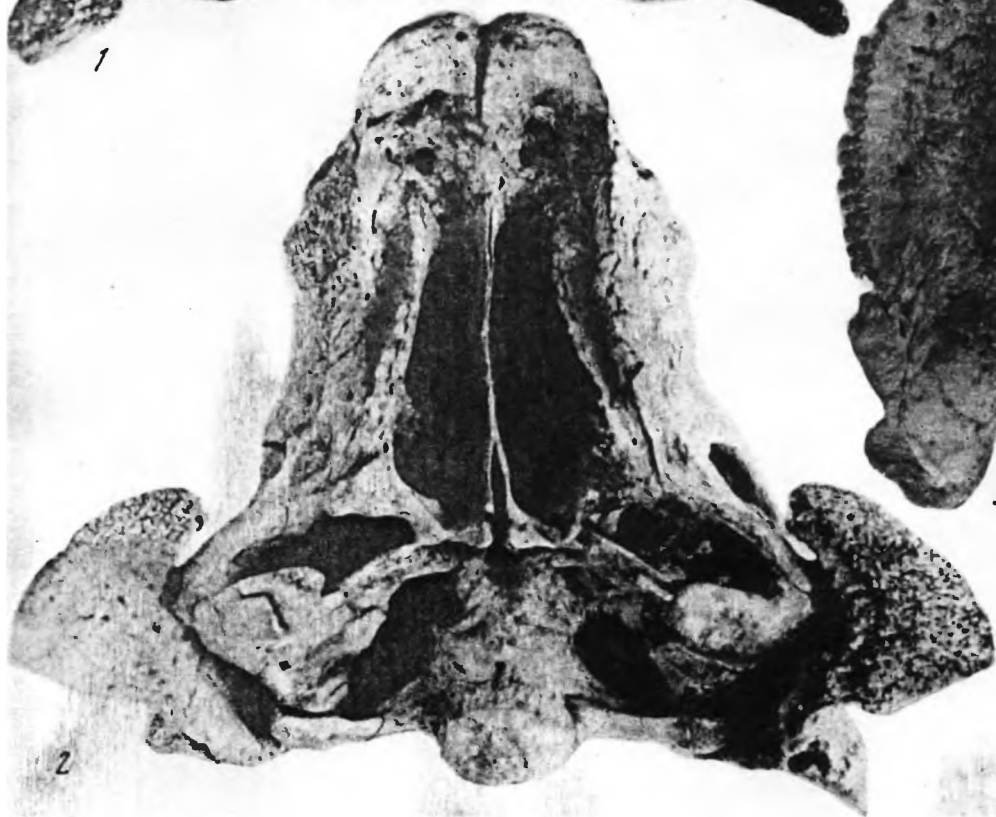
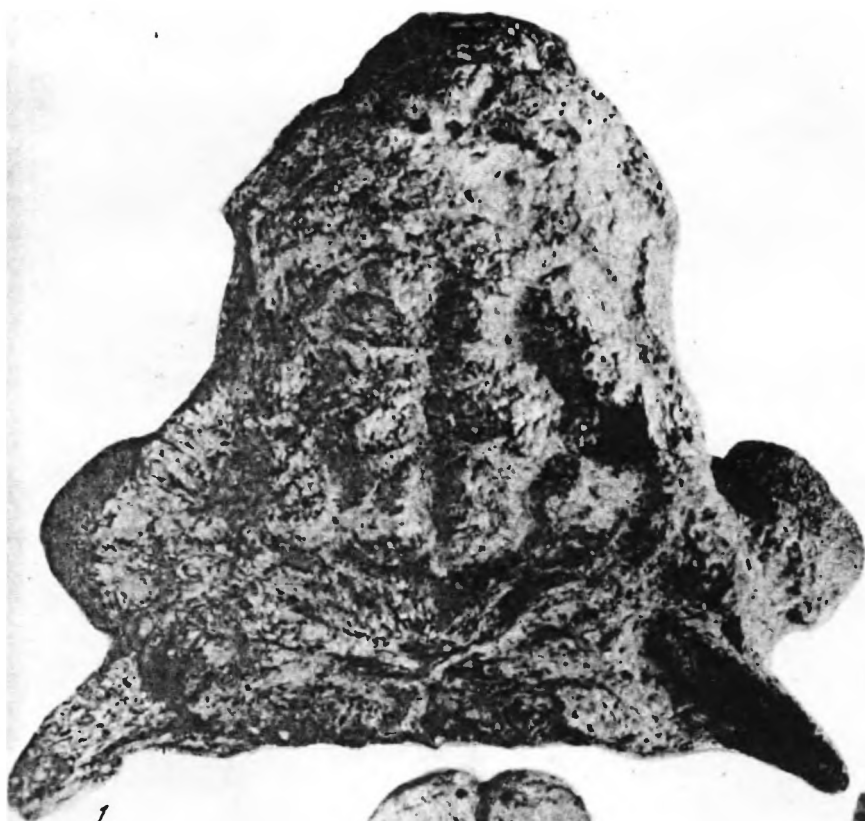
- экстремальным природным факторам среды". Новосибирск: Наука, 1970. С. 120—122.
- Туманова Т.А. Новые данные об анкилозавре *Tarchia gigantea* // Палеонтол. журн. 1977. N 4. С. 92—100.
- Хозацкий Л.И. Некоторые особенности теплообмена черепах // Герпетология. Ташкент: Фан, 1965. С. 36—39.
- Цыбин Ю.И., Курзанов С.М. Новые данные о верхнемеловых местонахождениях позвоночных района Байшин-Цав // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979. С. 108—112. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Шувалов В.Ф. О геологическом строении и возрасте местонахождений Хобур и Хурэн-Дух // Фауна и биостратиграфия мезозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 296—304 (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Шувалов В.Ф. Стратиграфия мезозоя Центральной Монголии // Тр. Совмест. Сов.-Монг. науч.-исслед. геол. экспедиции. 1975. Вып. 13. С. 50—112.
- Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. Новые данные о позднемеловых черепахах Южной Монголии // Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука, 1975. С. 214—239. (Тр. ССМПЭ; Вып. 2).
- Berkey Ch., Morris F.K. Geology of Mongolia // Natural History of Central Asia. N.Y., 1927. Vol. 2. P. 1—475.
- Bohlin B. Fossil reptiles from Mongolia and Kansu // Rep. Sci. Exp. Northwest. Prov. China Publ. 1953. Vol. 6, N 37. P. 1—113.
- Bonaparte J.F. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia // J. Paleontol. 1976. Vol. 50, N 5. P. 808—820.
- Brown B. The *Ankylosauridae*, a new family of armoured dinosaurs from the Upper Cretaceous // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1908. Vol. 24. P. 187—201.
- Brown B., Schlaykjer E.M. The structure and relationships of *Protoceratops* // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1940. Vol. 40. P. 133—266.
- Camp Ch. Classification of the lizards // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1923. Vol. 48. P. 289—481.
- Carpenter K. Skeletal reconstruction and life restoration of *Sauropelta* (*Ankylosauria*: *Nodosauridae*) from the Cretaceous of North America // Canad. J. Earth Sci. 1984. Vol. 21, N 12. P. 1491—1498.
- Charig A.J. The evolution of the archosaur pelvis and hind limb: and explanation in functional terms // Studies in Vertebrate Evolution. Edinburgh, 1972. P. 121—155.
- Chakravati D.K. Is *Lametasaurus indicus* armoured dinosaur? // Amer. J. Sci. 5. 1935. Vol. 30, N 176. P. 138—142.
- Colbert E. The hyoid bones in *Protoceratops* and *Psittacosaurus* // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1945. N. 1201. P. 1—10.
- Coombs W.P. The bony eyelid of *Euplocephalus* // J. Paleontol. 1972. Vol. 46. P. 637—650.
- Coombs W.P. The families of the ornithischian dinosaur order *Ankylosauria* // Paleontology. 1978a. Vol. 21, pt 1. P. 143—170.
- Coombs W.P. Fore-limb muscles of the *ankylosauria* (*Reptilia*, *Ornithischia*) // J. Paleontol. 1978b. Vol. 52, N.3. P. 642—657.
- Coombs W.P. An endocranial cast of *Euplocephalus* (*Reptilia*, *Ornithischia*) // *Palaeontographica*. 1978c. Bd. 161. S. 146—182.
- Coombs W.P. Osteology and myology of the hind limb in the *Ankylosauria* (*Reptilia*, *Ornithischia*) // J. Paleontol. 1979. Vol. 53, N. 3. P. 666—684.
- Eaton Th. A new armoured dinosaur from the Cretaceous of Kansas // Univ. Kans. Paleontol. Contrib. 1960. Art. 8. P. 1—24.
- Elżanowski A. Preliminary note on the palaeognathous bird from the Upper Cretaceous of Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. V. Warszawa—Kraków, 1974. P. 103—109. (Paleontol. Pol.; N 30.)
- Elżanowski A. Skulls of *Gobipteryx* (*Aves*) from the Upper Cretaceous of Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. VII. Warszawa—Kraków, 1977. P. 153—165. (Paleontol. Pol.; N 37.)
- Farlow J., Thompson C., Rosner D. Plates of the dinosaur *Stegosaurus* forced convection heat loss fins? // Science. 1976. N. 192. P. 1123—1125.
- Gaffney E.S. An illustrated glossary of Turtle skull nomenclature // Amer. Mus. Novit. 1972. N 2486. P. 1—30.
- Galton P.N. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1974. Vol. 25, N 1. P. 1—152.
- Galton P.N. Jurassic *Ankylosaur* discoveries // New Mesozoic. Faunas — Mesozoic. Vertebr. Life. 1980a. Vol. 1, N 1. P. 2.
- Galton P.N. Armoured dinosaurs (*Ornithischia*: *Ankylosauria*) from the Middle and Upper Jurassic of England // *Geobios*. 1980b. Vol. 13, N 6. P. 825—837.
- Gilmore Ch.W. Osteology of the armoured dinosauria in the United States Nat. Mus., with special reference to the genus *Stegosaurus* // Bull. US Nat. Mus. 1914. Vol. 89. P. 1—143.
- Gilmore Ch.W. A new species of *Corythosaurus* with notes on other Belly River dinosaurs // Canad. Field-Natur. 1923. Vol. 37. P. 46—52.
- Gilmore Ch.W. On dinosaurian reptiles from the Two Medicine Formation of Montana // Proc. US Nat. Mus. 1930. Vol. 77, art. 16. P. 1—39.
- Gilmore Ch.W. On the dinosaurian fauna of the Iren Dabosu Formation // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1933a. Vol. 67. P. 23—78.
- Gilmore Ch.W. Two new dinosaurian reptiles from Mongolia, with notes on some fragmentary specimens // Amer. Mus. Novit. 1933b. N 679. P. 1—20.
- Gilmore Ch.W. Fossil lizards of Mongolia // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1943. Vol. 81, N 4. P. 361—381.
- Goodrich E.S. Studies on the structure and development of vertebrates. L., 1930. 837 p.
- Gradziński R. Sedimentation of dinosaur-bearing Upper Cretaceous deposits of the Nemegt Basin, Gobi Desert // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. II // Warszawa — Kraków, 1970. N 21. P. 147—229. Paleontol. Pol.; N 21.)

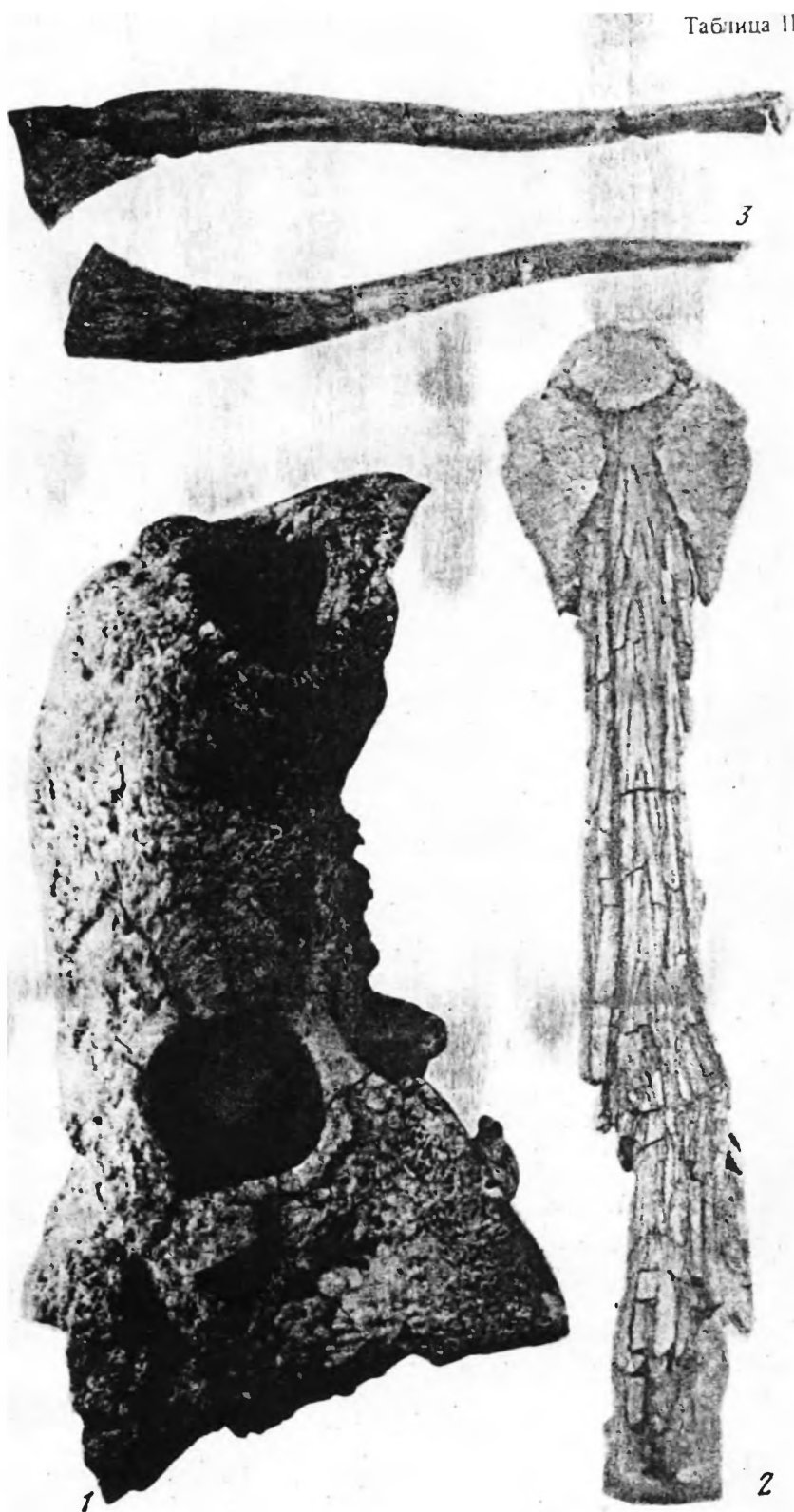
- Gradziński R., Jerzykiewicz T. Additional geographical and geological data from the Polish-Mongolian paleontological expeditions // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. IV // Warszawa — Kraków. 1972. P. 17—32. (Paleontol. Pol.; N 27.)
- Gradziński R., Kielan-Jaworowska Z., Maryńska T. Upper Cretaceous Djadokhta, Barun Goyot and Nemegt formations of Mongolia, including remarks on previous subdivisions // Acta geol. Pol. 1977. Vol. 27, N 3. P. 281—318.
- Haas G. On the jaw muscles of Ankylosaurs // Amer. Mus. Novit. 1969. Vol. 2399. P. 1—11.
- Hennig E. Stegosauria // Fossilium catalogus. (Berlin.) I. Animalia. 1915. Pt. 9. P. 1—15.
- Hennig E. Kentrurosaurus aethiopicus. Die Stegosaurier. Funde vom Tendaguru, Deutsch-Ostafrika // Palaeontographica. 1924. Bd. 7. S. 101—254.
- Huene F. Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier // Zentr.-Bl. Miner., Geol. und Paläontol. 1909. N 1. S. 12—22.
- Huene F. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier // Geol. Paläontol. Abh. N.F. 1914. Bd. 13. S. 1—53.
- Hulke J.W. Note on a reptilian tibia and humerus (probably of Hylaeosaurus) from the Wealden formation of the Isle of Wight // Quart. J. Geol. Soc. 1874. Vol. 30. P. 516—520.
- Huxley Th.H. On Acanthopholis a new reptile from the Chalk-Marl // Geol. Mag. 1867. Vol. 4. P. 65—67.
- Kielan-Jaworowska Z. Preliminary data on the Upper Cretaceous eutherian mammals from Bayn Dzak Gobi Desert // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. I. Warszawa — Kraków, 1969. P. 171—191. (Paleontol. Pol.; N 19.)
- Kielan-Jaworowska Z. New Upper Cretaceous multituberculate genera from Bayn Dzak, Gobi Desert // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. II. Warszawa — Kraków, 1970. P. 35—49. (Paleontol. Pol.; N 21.)
- Kielan-Jaworowska Z. Multituberculata succession in the Late Cretaceous of the Gobi Desert, Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. V. Warszawa — Kraków, 1974. P. 23—44. (Paleontol. Pol.; N 30.)
- Kielan-Jaworowska Z. Preliminary description of two new eutherian genera from the Late Cretaceous of Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. VI. Warszawa — Kraków, 1975a. P. 5—16. (Paleontol. Pol.; N 33.)
- Kielan-Jaworowska Z. Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part I. Delatheridiidae // Ibid. 1975b. P. 103—132.
- Kielan-Jaworowska Z., Barsbold R. Narrative of the Polish-Mongolian paleontological expeditions 1967—1971 // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. IV // Warszawa — Kraków, 1972. P. 5—13. (Paleontol. Pol.; N 27.)
- Kielan-Jaworowska Z., Dovchin N. Narrative of the Polish-Mongolian paleontological expeditions 1963—1965 // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. I. // Warszawa — Kraków, 1969. P. 7—30. (Paleontol. Pol.; N 19.)
- Lambe L.M. New genera and species from the Belly River series // Contribs Canad. Paleontol. 1902. Vol. 3, pt. 2. P. 25—81.
- Lambe L.M. Note on the perietal crest of Centrosaurus and proposed new genetic name for Stereocephalus tutus // Ottawa Natur. 1910. Vol. 24. P. 149—151.
- Lambe L.M. Description of new genus and species (Panoplosaurus mirus) of armoured dinosaur from the Belly River Beds of Alberta // Trans. Roy. Soc. Canada. 1919. Vol. 13. P. 39—50.
- Lapparent A.F. Sur le dinosaures du "continental intercalaire" du Sahara Central // C.r. Acad. sci. 1958. Vol. 246, N 8. P. 1237—1240.
- Lapparent A.F., Lavocat R. Dinosauriens // Traité de paléontologie. P., 1955. Vol. 5. P. 783—962.
- Lefeld J. Geology of the Djadokhta Formation at Bayn Dzak (Mongolia) // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. III. Warszawa — Kraków, 1971. P. 101—127. (Paleontol. Pol.; N 25.)
- Leidy J. Notice of the remains of extinct reptiles and fishes discovered by Dr. F.V. Hayden in the Badlands of the Judith River, Nebraska Territory // Proc. Acad. Natur. Sci. Phila. 1856. Vol. 8. P. 72.
- Mantell G.A. Memoir on the Hylaeosaurus, a newly discovered fossil from the strata of Tilgate forest // Geology of the South-East of England. London, 1832. P. 289.
- Marsh O.C. Comparison of the principal forms of the Dinosauria of Europe and America // Amer. J. Sci. Ser. 3. 1889. Vol. 37. P. 323—331.
- Marsh O.C. Description of new dinosaurian reptiles // Ibid. 1890. Vol. 39. P. 81—86.
- Marsh O.C. Notes on Mesozoic vertebrate fossils // Ibid. 1892. Vol. 44. P. 171—176.
- Marsh O.C. On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles // Ibid. 1895. Vol. 50. P. 483—498.
- Marsh O.C. Restoration of some European dinosaurs // Geol. Mag. Ser. 4. 1896. Vol. 3. P. 1—9.
- Maryńska T. Remains of armoured dinosaurs from the Uppermost Cretaceous in Nemegt Basin, Gobi Desert // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. II. Warszawa — Kraków, 1970. P. 23—32. (Paleontol. Pol.; N 2.)
- Maryńska T. New data on the skull of Pinacosaurus grangeri (Ankylosauria) // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. III. Warszawa — Kraków, 1971. P. 45—53. (Paleontol. Pol.; N 25.)
- Maryńska T. Ankylosauridae (Dinosauria) from Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. VII. Warszawa — Kraków, 1977. P. 85—151. (Pol.; N 37.)
- Maryńska T., Osmólska H. Protoceratopsidae (Dinosauria) of Asia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. VI. Warszawa — Kraków, 1975. P. 133—182. (Paleontol. Pol.; N 33.)
- Matley C.A. Note on an armoured dinosaur from the Lameta Beds of Jabulpore // Rec. Geol. Surv. India. 1923. Vol. 55, pt 2. P. 105—109.
- Młynarski M. Zangerlia testudinimorpha n. gen., n. sp., a new primitive land tortoise from Upper Cretaceous of Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. IV. 1972. P. 85—92. (Paleontol. Pol.; N 27.)
- Molnar R.E. An Ankylosaur (Ornithischia: Reptilia) from the Lower Cretaceous of Southern Queens-

- land // Mem. Queensland Mus. 1980. Vol. 20. N 1. P. 77—87.
- Mook C.C.** A new crocodilian from Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1924. Vol. 117. P. 1—5.
- Nopcsa F.** Synopsis und Abstammung der Dinosaurier // Földt. Kozlony. Suppl. 1901. Bd. 31. S. 247—288.
- Nopcsa F.** Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. II. (Schädelreste von Mochlodon). Miteinem Anhang: Zur Phylogenie der Ornithopodiden // Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1902. Bd. 72. S. 149—175.
- Nopcsa F.** Notes on British dinosaurs. Part III. *Palacanthus* // Geol. Mag. Ser. 5. 1905. Vol. 2. P. 241—250.
- Nopcsa F.** Die Dinosaurier der Siebenbürgischen Landesteile Ungarns // Mitt. Jb. Kgl. Ungar. geol. Reichsanst. 1915. Bd. 23. S. 1—26.
- Nopcsa F.** Über Dinosaurier. I: Notizen über die Systematik der Dinosaurier // Zent.-Bl. Miner., Geol. und Paläontol. 1917. S. 203—213.
- Nopcsa F.** Notes on British dinosaurs. Part VI. *Acanthopholis* // Geol. Mag. 1923. Vol. 60. P. 193—199.
- Nopcsa F.** Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. V // Geol. hung. Ser. paleontol. 1929. Vol. 1, fasc. 4. P. 1—76.
- Oelrich Th.M.** The anatomy of the head of *Ctenosauria pectinata* (Iguanidae) // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. 1956. N 94. P. 1—122.
- Osborn H.F.** Intergument of the iquanodont dinosaur *Trachodon* // Mem. Amer. Mus. Natur. Hist. N.S. 1912. Vol. 1. P. 33—54.
- Osborn H.F.** Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1923. N 95. P. 1—10.
- Osborn H.F.** Saurupoda and Theropoda, Protoceratops zone, Central Mongolia // Ibid. 1924. N 144. P. 1—12.
- Osmólska H.** Preliminary note on a crocodilian from the Upper Cretaceous of Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. IV. 1972. P. 33—47. (Paleontol. Pol.; N 24.)
- Ostrom J.H.** Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1961. Vol. 122. P. 33—186.
- Ostrom J.H.** Stratigraphy and paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin and Wyoming and Montana // Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. Yale Univ. 1970. Vol. 35. P. 1—152.
- Owen R.** Monograph on the fossil reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Part IV. Dinosauria (*Hylaeosaurus*) // Paleontogr. Soc. Monogr. 1858. Vol. 10, pt. 4. P. 8—26.
- Owen R.** Monograph on the fossil reptilia of the Liassic formation. Part I, II. A monograph of a fossil dinosaur (*Scelidosaurus harrisoni* Owen) of the Lower Lias // Ibid. 1863. Vol. 14. P. 1—26.
- Parks W.A.** *Dyoplosaurus acutosquameus*, a new genus and species of armoured dinosaur; and notes on a skeleton of *Prosaurolophus maximus* // Univ. Toronto Stud. Geol. Ser. 1924. N 18. P. 1—35.
- Rixon A.E.** The development of the remains of a small *Scelidosaurus* from a Lias nodule // Mus. J. 1968. N 67. P. 315—321.
- Romer A.S.** The pelvic musculature of the ornithischian dinosaurs // Acta zool. 1927. Vol. 8, N 2/3. P. 225—275.
- Romer A.S.** Osteology of the reptiles. Chicago: Univ. Chicago press. 1956. P. 1—772.
- Romer A.S.** Vertebrate paleontology. Chicago: L.; Univ. Chicago press. 1966. P. 1—468.
- Romer A.S.** Notes and comments on vertebrate paleontology. Chicago: Univ. Chicago press. 1968. P. 5—304.
- Russell D.A.** The dinosaurs of Central Asia // Canad. Geogr. J. 1969. Vol. 81, N 6. P. 208—215.
- Russell L.S.** *Edmontonia rugosidens* (Gilmore), an armoured dinosaur from the Belly River series of Alberta // Univ. Toronto Stud. Geol. Ser. 1940. N 43. P. 1—27.
- Seeley H.G.** Index to the fossil remains of Aves. Ornithosauria and reptilia from the Secondary Strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Cambridge. 1869. 143 p.
- Seeley H.G.** On the dinosauria of the Cambridge Greensand. London // Quart. J. Geol. Soc. 1979. Vol. 35. P. 591—636.
- Seeley H.G.** On the reptile fauna of the Gosau Formation preserved in the Geological Museum of the University of Vienna // Ibid. 1981. Vol. 37. P. 619—707.
- Simpson G.G.** Mesozoic mammal skull from Mongolia // Amer. Mus. Mus. Novit. 1925. N 201. P. 1—11.
- Stell R.** Ornithischia // Kuhn O. Handbuch der Paläoherpetologie. Jena, 1969. Bd. 15. S. 1—67.
- Sternberg C.M.** A new armoured dinosaur from the Edmonton Formation of Alberta // Trans. Roy. Soc. Canada. Sect. III. 1928. Vol. 22. P. 93—106.
- Sternberg C.M.** A toothless armoured dinosaur from the Upper Cretaceous of Alberta // Bull. Nat. Mus. Canada. Dep. Mines. 1929. N 54. P. 28—33.
- Sternberg C.M.** Canadian dinosaurs // Ibid. 1946. N 103. P. 1—20.
- Swinton W.E.** A Canadian armoured dinosaur // Nat. Hist. Mag. 1929. Vol. 2. P. 67—74.
- Sulimski A.** *Adamisaurus magnidentatus* n. gen., n. sp. (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia // Results Pol.-Mongol. Paleontol. Exp. IV. Warszawa — Kraków, 1972. P. 33—40. (Paleontol. Pol.; N 27.)
- Thulborn R.A.** Origins and evolution of ornithischian dinosaurs // Nature. 1971. Vol. 234, N 5324. P. 75—78.
- Wiman C.** Die Kreide — Dinosaurien aus Schantung // Paleontol. sin. C. 1929. Vol. 6, fasc. 1. P. 1—67.
- Young C.C.** On a new *Nodosaurid* from Ninghsua // Palaeontol. Sin. 1935. Vol. 11, fasc. 1. P. 1—28.
- Young C.C.** The dinosaurian remains of Laiyang. Shantung // Palaeontol. Sin. N.S.C. 1958. Vol. 16. P. 1—139.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Материал	7
Глава 1	
Очерк истории изучения анкилозаврид	9
Глава 2	
Систематическая часть	12
Подотряд Ankylosauria	12
Семейство Nodosauridae Marsh, 1890	13
Семейство Ankylosauridae Brown, 1908	14
Подсемейство Ankylosaurinae Brown, 1908	15
Подсемейство Shamosaurinae Tumanova, 1983	23
Глава 3	
Морфология	25
Череп	25
Форма и внешний облик	25
Остеодермальные элементы черепа	25
Строение крыши черепа	26
Морфология носовых капсул	30
Нёбная поверхность	32
Окостенения палато-квадратного хряща	34
Мозговая коробка	35
Этмосфеноидный отдел	35
Отико-окципитальный отдел	37
Верхняя челюсть	40
Нижняя челюсть	40
Зубы	43
Гиоидный аппарат	44
Мускулы, железы и нервно-сосудистая система головы	45
Мускулатура головы	45
Латеральная носовая железа и яacobсонов орган	46
Кровеносная система	46
Черепно-мозговые нервы	48
Глава 4	
Остеодермальный панцирь анкилозавров	49
Глава 5	
Филогения анкилозавров	52
Глава 6	
К вопросу о некоторых морфологических особенностях анкилозавров и их систематическом значении	56
Глава 7	
Экология	59
Глава 8	
Геологическое и географическое распространение анкилозавров	63
Местонахождения монгольских анкилозавров	65
Нижнемеловые местонахождения	65
Верхнемеловые местонахождения	66
Заключение	71
Литература	73
Объяснения к таблицам	77







1



2



3



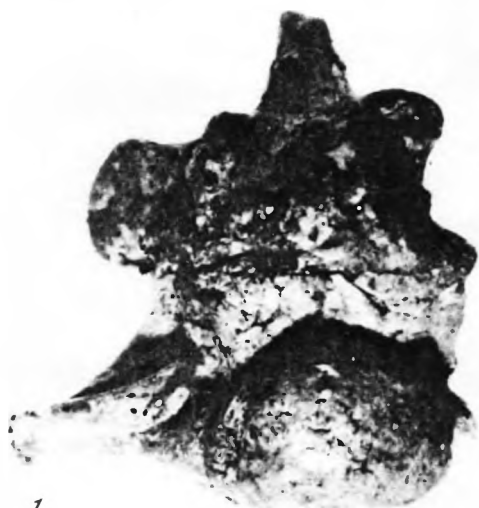
1



2



3



1



3



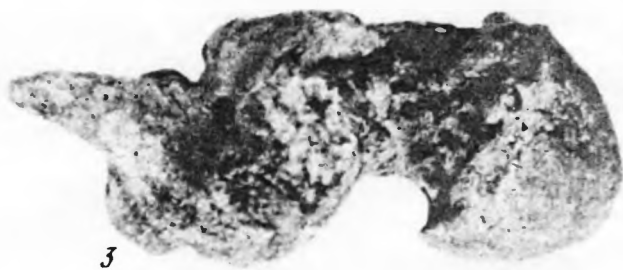
2

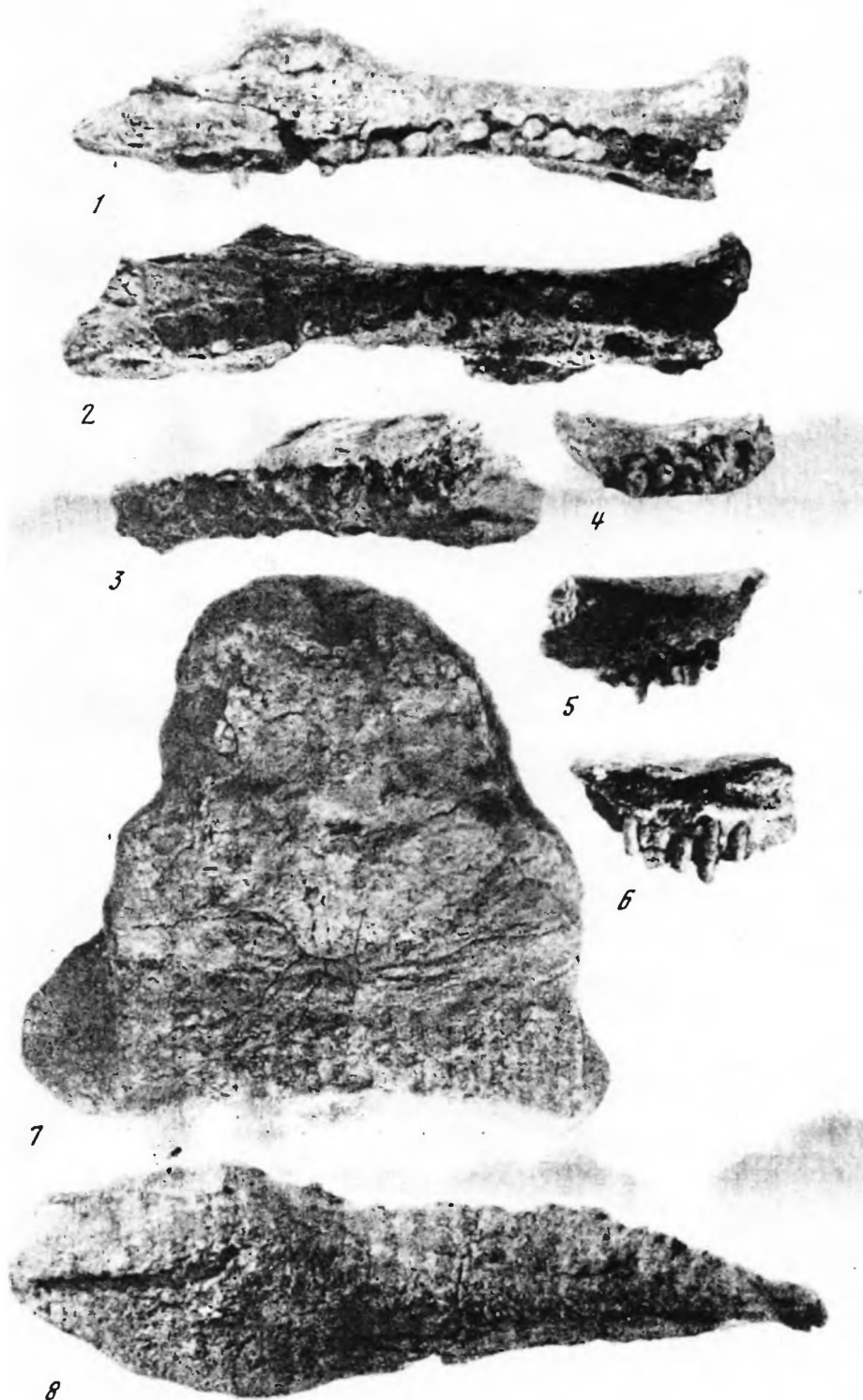


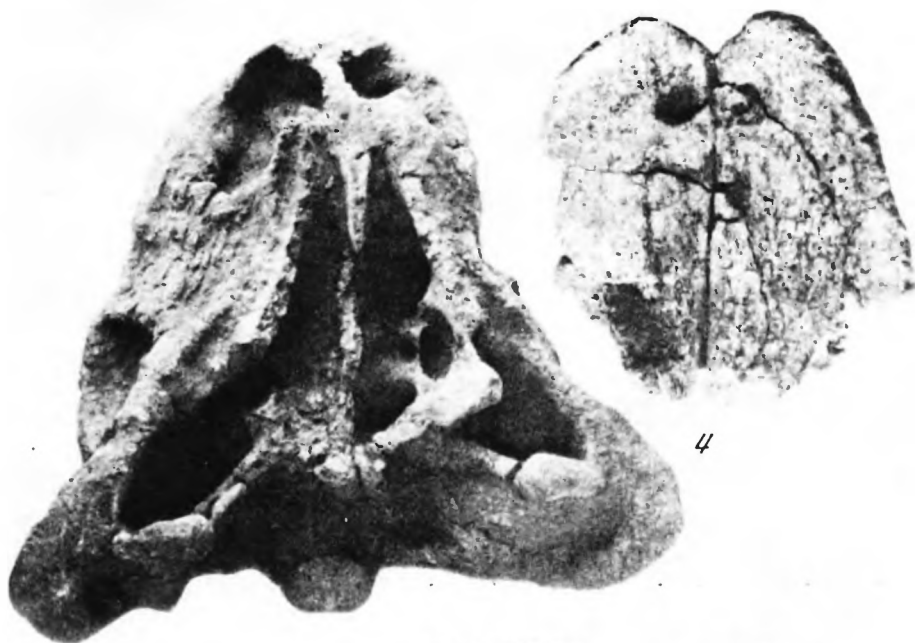
4



5



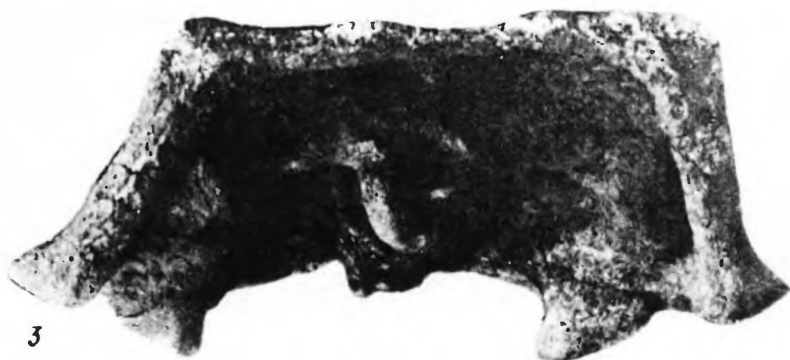




1



2



3

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1—2. *Tarchia gigantea* (Maleev). Экз. ПИН, 3142/250—1, череп (×0,4); МНР, Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгэтинская свита

1 — сверху; 2 — снизу.

Фиг. 3. *Tarchia gigantea* (Maleev). Экз. ПИН, 3142/250-2, правая ветвь нижней челюсти (×0,4); МНР, Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгэтинская свита.

Таблица II

Фиг. 1. *Tarchia gigantea* (Maleev). Экз. ПИН, 3142/250—1, череп сбоку (×0,4); МНР, Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгэтинская свита.

Фиг. 2—3. *Saichania chulsanensis* Maryanska. Экз. ПИН, 3142/251; МНР, Хэрмин-Цав; верхний мел, нэмэгэтинская свита

2 — хвост (×0,2); 3 — элементы гиоидного аппарата (×0,8).

Таблица III

Фиг. 1—2. *Talarurus plicatospineus* Maleev. Экз. ПИН, 3780/1, крыша черепа (×0,4); МНР, Байшин-Цав; верхний мел, байнширэнская свита

1 — сверху; 2 — снизу.

Фиг. 3. *Tarchia gigantea* (Maleev). Экз. ПИН, 3142/250—5, элементы гиоидного аппарата.

Таблица IV

Фиг. 1—3. *Talarurus plicatospineus* Maleev. Экз. ПИН, 3780/1, мозговая коробка (×0,4); МНР, Байшин-Цав; верхний мел, байнширэнская свита

1 — снизу; 2 — сверху; 3 — сбоку.

Таблица V

Фиг. 1—2. *Pinacosaurus grangeri* Gilmore. Экз. ПИН, 4043, мозговая коробка (×0,8); МНР, Бага-Тарнац; верхний мел, джадохтская свита

1 — снизу; 2 — сверху.

Фиг. 3—5. *Amtoosaurus magnus* Kursanov et Tumanova. Голотип — ПИН, 3780/2, мозговая коробка (×0,8); МНР, Амтгай; верхний мел, байнширэнская свита

3 — снизу; 4 — сверху; 5 — сбоку.

Таблица VI

Фиг. 1—3. *Maleevus disparoserratus* (Maleev). Экз. ПИН, 554/2—1, мозговая коробка (×0,8); МНР, Ширэгин-Гашун; верхний мел, байнширэнская свита

1 — снизу; 2 — сверху; 3 — сбоку.

Фиг. 4—5. *Talarurus plicatospineus* Maleev. Экз. ПИН, 557—51, фрагмент мозговой коробки (×0,8); МНР, Байн-Ширэ; верхний мел, байнширэнская свита

4 — снизу; 5 — сверху.

Таблица VII

Фиг. 1—2. *Maleevus disparoserratus* (Maleev). Голотип — ПИН, 554/1—1, левая ветвь верхней челюсти (×0,9); МНР, Ширэгин-Гашун; верхний мел, байнширэнская свита

1 — снаружи; 2 — снизу.

Фиг. 3—6. *Maleevus disparoserratus* (Maleev). Экз. ПИН, 554/1—2, фрагменты правой ветви верхней челюсти (×0,9); МНР, Ширэгин-Гашун; верхний мел, байнширэнская свита

3, 4 — снизу; 5 — снаружи; 6 — изнутри.

Фиг. 7—8. *Shamosaurus scutatus* Tumanova. МНР, Хамрын-Ус; нижний мел, дзунбаинская свита

7 — голотип — ПИН, 3779/2—1, череп (×0,2); 8 — экз. ПИН, 3779/2—2, правая ветвь нижней челюсти (×0,4).

Таблица VIII

Фиг. 1—4. *Shamosaurus scutatus* Tumanova. Голотип — ПИН, 3779/2—1, череп (×0,2); МНР, Хамрын-Ус; нижний мел, дзунбаинская свита

1 — снизу; 2 — сбоку; 3 — сзади; 4 — предчелюстная кость снизу.