

Замечания по экологии теропод

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

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

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

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

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

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

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

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

Орнитомимозавры представлены двумя ветвями, экологические возможности кото-