

УДК 568.191:591.481

АНАТОМИЯ МОЗГА AMUROSaurus RIABININI И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕЙРОБИОЛОГИИ УТКОНОСЫХ ДИНОЗАВРОВ

© 2012 г. С. В. Савельев*, В. Р. Алифанов**, Ю. Л. Болотский***

*НИИ морфологии человека РАН
e-mail: embrains@hotmail.com

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: valifan@paleo.ru

***ИГиП ДВО РАН, Благовещенск
e-mail: dinomus@ascnet.ru

Поступила в редакцию 01.02.2011 г.

Принято к печати 16.03.2011 г.

Изучено 22 слепка эндокраниальной полости от 12 экз. *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov (Lambeosaurinae, Hadrosauridae). Обсуждены наиболее существенные особенности нейробиологии этого вида и утконосых динозавров в целом. Установлено, что обоняние являлось основной системой афферентации гадрозаврид. Возможно, у ламбезаврин имело место усиление вомероназального обоняния для поиска партнеров в брачный период на значительном удалении. Гипотезы о звуковых и зрительных коммуникациях у утконосых динозавров данными работы не подтверждаются.

ВВЕДЕНИЕ

Гадрозавриды (Hadrosauridae) — одно из самых крупных семейств птицетазовых динозавров (Ornithischia). Его представители обитали в течение позднего мела на большинстве континентов (нет в Австралии и Африке), но максимального разнообразия достигли в Северной Америке и Азии. В составе группы к настоящему времени описано около 80 видов (из них валидными признается примерно 50), традиционно классифицируемых в подсемействах Hadrosaurinae (плоскоголовые) и Lambeosaurinae (гребнеголовые).

Гадрозавриды составляют основу разнообразия таксона Ornithopoda, в котором наблюдается их многостороннее сходство с Iguanodontidae. Оно проявляется в опистоцельном строении шейных и части грудных позвонков, большем числе позвонков сакрального отдела, развитии крупного преацетабулярного и короткого нисходящего отростков лобковых костей, в строении кистей, на которых терминальные фаланги вторых и третьих пальцев увеличены, а вторые-четвертые пальцы удлинены и сближены друг с другом. В сравнении с игуанодонтидами, у гадрозаврид отсутствуют первые пальцы передних и задних конечностей, редуцировано число и размеры костей запястья, а в черепе никогда не бывает предглазничных и параквадратных отверстий, но есть тенденции к утрате надглазничных костей, увеличению размеров предчелюстных костей (у гадрозаврин происходит латеральное разрастание их роstralной части, ведущее к образованию широкого и уплощенного рыла, а у ламбезаврин — окципитальное удлинение

восходящих отростков, формирующих большую часть крыши супракраниального гребня) и росту числа зубов. Последние мелкие, многочисленные и группировались в вертикальные ряды. При соприкосновении зубы верхней и нижней челюстей, как у многих птиценогих и рогатых динозавров, стирались под углом (с внешней стороны на нижней и с внутренней стороны на верхней челюстях).

Разнообразна форма супракраниального гребня гадрозаврид. В составе Hadrosaurinae гребень отчетливо сформирован у *Brachylophosaurus* и *Saurolophus*, у которых он поддерживается, главным образом, носовыми костями, преобразованными в узкий и протяженный стержень с простираем его выше и окципитальнее затылочного отдела крыши черепа. У других представителей подсемейства гребень отсутствует, но нередко выражен дорсальный изгиб широких носовых костей. У *Lambeosaurinae* наличие супракраниального гребня имеет регулярный характер и сопровождается дорсоокципитальным смещением носовой камеры. При этом у одной части форм (*Corythosaurus*, *Nuragcosaurus* и, видимо, у большинства других представителей подсемейства) предчелюстные кости доходят до уровня орбитальной части черепа, а укрупненные носовые кости вместе составляют задний край гребня, тогда как у другой части форм (*Lambeosaurus*, *Parasaurolophus*) предчелюстные кости простираются далеко за орбитальный край, сильно расклиная и оттесняя сравнительно небольшие носовые кости на латеральные поверхности гребня.

Открытие гадрозаврид сопровождалось возникновением точки зрения об их амфибиотическом образе жизни. Большинство современных авторов признает представителей этой группы наземными или околоводными животными, с бипедальной походкой при быстром ходе. Предпочитаемые гадрозавридами виды корма точно не известны. Обычно указывается на вхождение в их рацион листьев и плодов низкорослых наземных растений. Для гадрозаврид предполагается способность к миграциям в сухие периоды и в сезон размножения. В основе многих современных реконструкций биологии ископаемой группы лежит попытка ее сравнения с копытными млекопитающими. Аналогии прослеживаются в стирании свободного края функционирующих зубов, в тенденции к формированию крупных размеров тела (гадрозавры нередко достигали 10–12 м в длину и веса более тонны; по некоторым источникам – 2–3 и более тонны) и склонностью к стадным или колониальным скоплениям (Weishampel, Horner, 1990; Horner et al., 2004).

Поиск ответов на многие неясные вопросы биологии гадрозаврид привели к изучению их центральной нервной системы. Естественные и искусственные слепки, а также объемные томографические реконструкции головного мозга были рассмотрены более чем у 10 видов в составе обоих подгрупп семейства (Lund, Gates, 2006). В ранних работах были изучены мозговые слепки у видов рода *Edmontosaurus*: *E. regalis* (Lambe, 1920) и *E. annectens* (Lull, Wright, 1942). Морфологический анализ эндокаста *Tsintaosaurus spinorhinus* опубликовал С. Ян (Young, 1958), а Дж. Остром переизучил мозговую полость у *E. regalis* и сделал подробное описание эндокаста *Gryposaurus notabilis* (Ostrom, 1961). Позднее Дж. Хопсон (Hopson, 1979) попытался оценить особенности головного мозга *Nadrosauridae* в сравнении с другими таксонами рептилий. Основным выводом большинства перечисленных выше работ является заключение о преимущественно хеморецепторной специализации представителей данного семейства. Превалирование обоняния над другими органами чувств у утконосых динозавров отмечалось и позднее (Ostrom, 1962; Serrano-Branas et al., 2006).

При сравнении различных видов гадрозаврид большинство авторов не видит специфических отличий в строении их головного мозга. Чаще всего реконструкция последнего рассматривается в качестве дополнительного источника информации для обсуждения функции супракраниального гребня. Связь между носовыми ходами и головным мозгом у ламбеозаврин попытался представить Остром (Ostrom, 1962) на примере *Edmontosaurus regalis*, *Corythosaurus excavatus*, *Parasaurolophus cyrtocristatus*, *Lambeosaurus clavinitalis* и *Procheneosaurus cranibrevis*. У двух последних форм он показывает наличие отчетливого изгиба обонятельных

трактов вверх относительно продольной оси мозга, что позволяет подвести обонятельные луковицы к смещенным дорсококципитально полостям обонятельных камер. Остром считает, что супракраниальные гребни гадрозаврид связаны с увеличением носовых полостей. Однако при этом функциональный смысл их разнообразной внешней формы и внутреннего объема не имеет очевидного объяснения. Отчасти поэтому продолжают существовать другие предположения, из которых наиболее часто обсуждается связь головных гребней ламбеозаврин со звуковыми коммуникациями (Wiman, 1931; Hopson, 1975; Weishampel, 1981, 1997; Horner, 2000; Horner et al., 2004; Evans, 2006; Evans et al., 2009).

Настоящая работа представляет собой описание поверхностного строения головного мозга и попытку реконструкции элементов нейробиологии архаичного представителя *Lambeosaurinae* – амурозавра Рябинина (*Amurosaurus riabinini* Volotsky et Kurzanov, 1991), наиболее массовой формы в составе гадрозаврид на территории Российской Федерации (рис. 1, а). Среди находок этой формы открыто несколько изолированных мозговых коробок (подробное описание нейрокрания недавно было опубликовано: Godefroit et al., 2004), которые позволяют сделать качественные слепки нейрокраниальной полости с дублированием тех или иных морфологических структур.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании использовано 22 искусственных эндокаста от 12 экз. *Amurosaurus riabinini* Volotsky et Kurzanov, 1991 (далее амурозавра) различной сохранности из коллекции Амурского музея естественной истории Института геологии и природопользования ДВО РАН (ранее Амурского комплексного научно-исследовательского института, АмурКНИИ), которые были собраны в период с 1982 по 1991 гг. Все образцы происходят из отложений удурчуканской (ранее нижнецаганской) свиты (маастрихт) местонахождения Благовещенск. Отливы выполнялись из силиконовой резины “Ласил – С” и затем изучались анатомически. Основу для реконструкции мозга составили образцы АЕНМ, № 1/21, №1/43, №1/50, №1/90, №1/92, №1/93, №1/232, №1/233, №1/239, №1/240, № 1/255, № 1/1002. Наиболее полный искусственный отлив мозга амурозавра был сделан с помощью экз. № 1/232 (рис. 1, б). Отливы остальных образцов использовались для уточнения тех или иных деталей строения.

В нейробиологическом анализе нами учитывался тот факт, что для тетрапод характерны устойчивые корреляции между диаметрами нервов и выраженностью выполняемой функции. Это означает, что как при увеличении линейных размеров иннервируемой ткани или железы, так и при

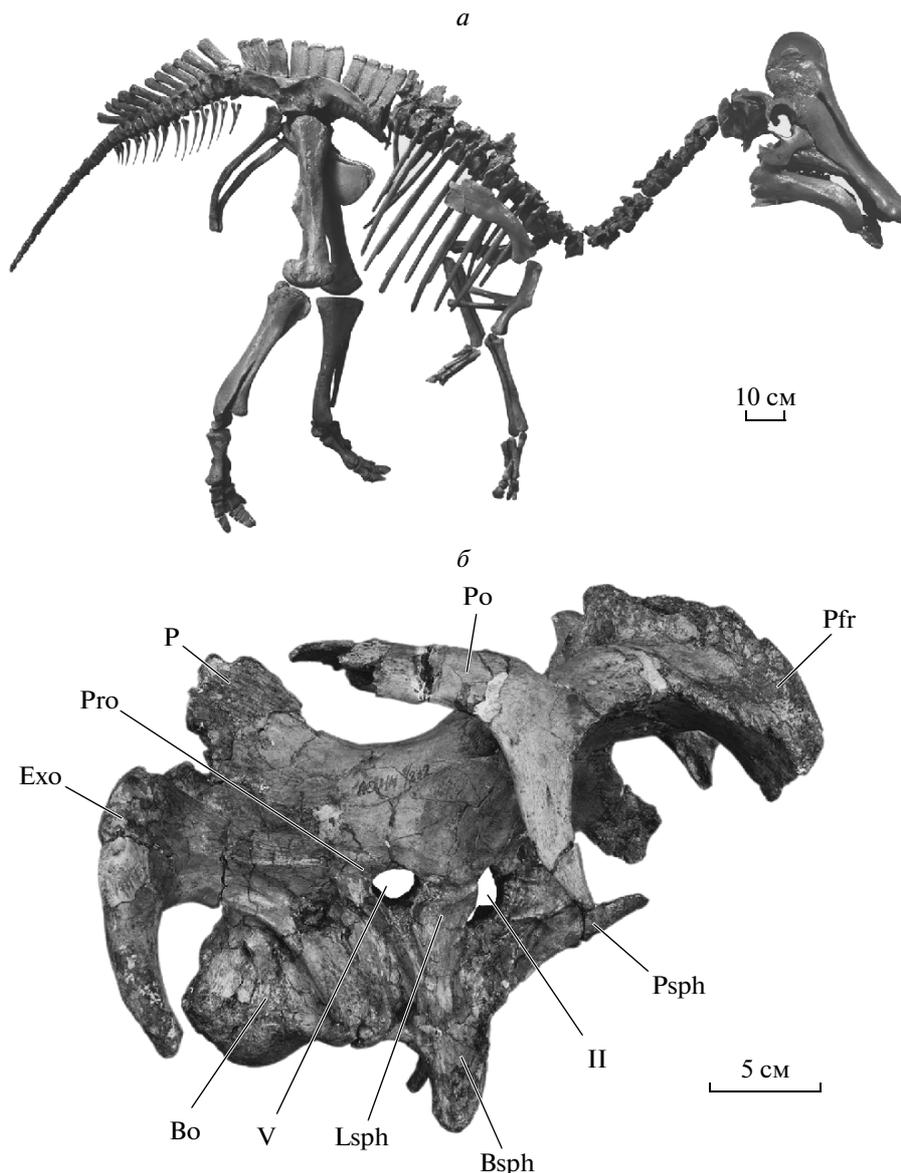


Рис. 1. Amurosaurus riabinini Bolotsky et Kurzanov, 1991: *a* – сборный скелет с элементами реставрации черепа; *б* – мозговая капсула (экз. АЕНМ, № 1/232) справа; местонахождение Благовещенск, Амурская обл., Россия; удурчуканская свита, маастрихт, верхний мел. Обозначения: Bo – основная затылочная кость, Bsph – базисфеноид, Exo – боковая затылочная кость, Lsph – латеросфеноид, P – теменная кость, Pfr – предлобная кость, Po – заглазничная кость, Pro – переднеушная кость, Psph – парасфеноид, II – отверстие для выхода глазничного нерва, V – отверстие для выхода тройничного нерва.

усложнении функций сенсорного органа диаметр обслуживающего нерва пропорционально возрастает. Однако значение увеличения или уменьшения диаметра нерва можно оценить только после сравнительного анализа всего комплекса черепно-мозговых нервов. В анализе ключевую роль играют сопоставления монофункциональных нервов с размерами нервов, имеющих хорошо известные и многочисленные функции. Например, у крокодилов отводящий нерв (*n. abducens*, VI), который иннервирует только одну заднюю прямую мышцу глаза (*m. rectus externus*), в 12–20 раз меньше, чем

многофункциональный тройничный нерв (*nervus trigeminus*, V). Эта ситуация типична для большинства современных рептилий. По изменению известного соотношения диаметров нервов можно говорить о возможном развитии или инволюции функции.

ОПИСАНИЕ

Длина наиболее полного эндокаста амурозавра, сделанного по экз. АЕНМ, № 1/123, составляет 230 мм, а максимальная ширина, которая прихо-

дится на середину переднего мозга, — 72 мм (рис. 2). Наибольшую высоту — 67 мм — мозг амурозавра достигает в районе мозжечка. Слепок имеет объем 370–400 см³, а прижизненная масса мозга достигала почти 400 г (из расчета средней плотности нервной ткани мозга рептилий в 1.087 г/см³). Результаты вычислений приведены без учета мозговых оболочек, которые при жизни ящера покрывали весь мозг. У амурозавра объем головного мозга был существенно больше, чем у *Huarcosaurus altispinus* (276 см³, без обонятельных луковиц) и в два раза массивнее, чем у крупных теропод из семейства *Tyrannosauridae* (например, у *Tarbosaurus bataar* масса мозга достигала 200 г: Савельев, Алифанов, 2007).

Нейрокраниальные эндокасты от различных экземпляров (табл. XII, XIII; см. вклейку) позволяют морфологически охарактеризовать практически все основные анатомические детали строения головного мозга, черепно-мозговых и первых спинальных нервов амурозавра.

Головной мозг вытянут в rostroокципитальном направлении и не имеет дорсовентрального изгиба, как у современных ящериц и змей.

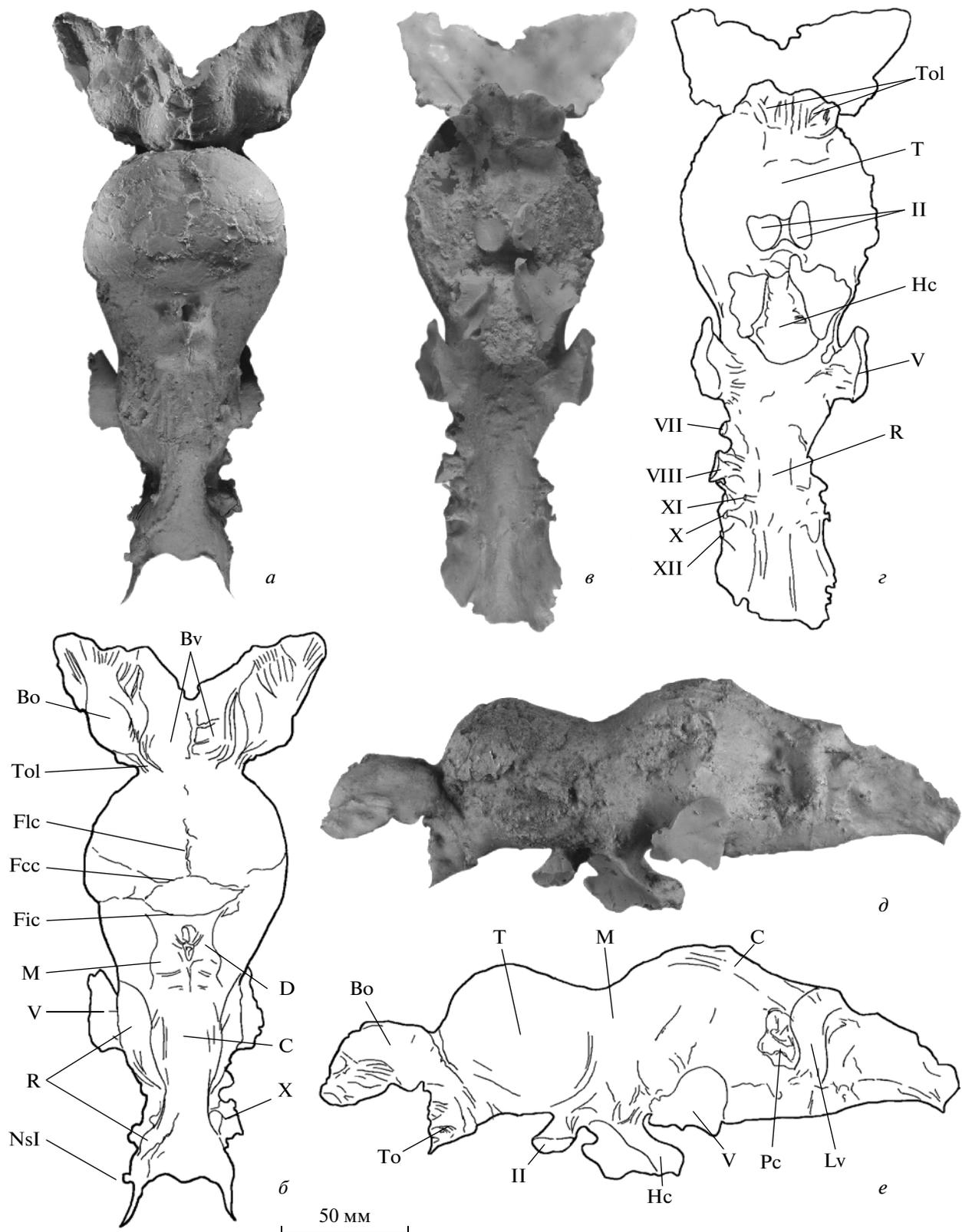
Передний мозг (telencephalon; рис. 2) амурозавра является наиболее развитым отделом. Он не разделен на полушария, а продольная межполушарная борозда (fissura longitudinalis cerebry) может только предполагаться под линией крепления мозговых оболочек к черепу. Наилучшую сохранность дорсальной поверхности полушарий переднего мозга и обонятельных луковиц демонстрируют экз. АЕНМ, № 1/240 и № 1/232. По этим образцам длина переднего мозга определяется в 52 мм, а ширина составляет 72–74 мм, т.е. ширина полушарий оказывается больше их длины примерно на 30%, что является нехарактерной пропорцией для всех современных рептилий (Nieuwenhuys et al., 1997; Савельев, 2005). Объем переднего мозга с учетом объема сохранившихся на слепке фрагментов обонятельных луковиц составляет 210–240 см³, тогда как все остальные отделы вместе взятые не превышают 150–160 см³. Фактически соотношение переднего и других, связанных с ним морфологически и функционально, отделов мозга превосходит по размерам все известные варианты специализации этого отдела у позвоночных, за исключением

птиц и млекопитающих. По форме и относительным размерам передний мозг амурозавра сопоставим с длиннокрылой акулой (*Carcharhinus longimanus*), являющейся пелагическим хищником с гипертрофированным обонянием (Савельев, Черников, 1994; Савельев, 2005). На задней поверхности переднего мозга выявляется каудальная (fissura caudalis cerebry) и интермедиальная борозды (fissura intermedialis cerebry), которые отделяют асимметричный затылочный участок переднего мозга (рис. 2, а, б). Подобные структуры у позвоночных выявлены впервые.

Рострально передний мозг переходит в короткие обонятельные тракты, хорошо заметные только на вентральной поверхности отлива (рис. 2, в, г). Обонятельные луковицы (bulbus olfactorius) исключительно крупные и сравнимы по размерам с передним мозгом. Их длина составляет 52 мм, а максимальная ширина — 87 мм. Медиальнее от обонятельных луковиц расположены крупные вомероназальные луковицы (bulbus vomeronasalis). Обе пары луковиц рострально переходят в короткие обонятельные (n. olfactorius) и вомероназальные (n. vomeronasalis) нервы соответственно (рис. 2, а, б, д, е). Судя по локализации вомероназальных нервов и луковиц, половой обонятельный эпителий располагался вдоль носовой перегородки. Терминальный нерв (n. terminalis, 0) выявить не удастся, хотя его отсутствие крайне маловероятно. Реконструкция мозга *Corythosaurus* sp. (Evans et al., 2009) показывает, что обонятельные тракты и луковицы у этой формы и у амурозавра совпадают по размерам.

Наличие вомероназального комплекса и терминального нерва у гадрозаврид, как и у тираннозаврид, отрицается некоторыми современными авторами (Evans, 2006; Evans et al., 2009; Witmer, Ridgely, 2009). Отчасти эта точка зрения основана на том, что у птиц, сближаемых с динозаврами, названные структуры выражены недостаточной четко. У молодых аллигаторов вомероназальный комплекс также плохо идентифицируется, но терминальный нерв развит отчетливо (Kappers et al., 1936a; Nieuwenhuys et al., 1997; Савельев, 2001, 2005). У всех остальных наземных позвоночных вомероназальная обонятельная система формирует собственные нервы и луковицы.

Рис. 2. Искусственный отлив головного мозга *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov, 1991 и его схематическое изображение: а, б — с дорсальной стороны (выполнен по экз. АЕНМ, № 1/232 и № 1/240); в, г — с вентральной стороны; д, е — с латеральной стороны (выполнен по экз. АЕНМ, № 1/232). Обозначения: Во — обонятельная луковица (bulbus olfactorius); Вв — вомероназальная луковица (bulbus vomeronasalis); С — мозжечок (cerebellum); Д — промежуточный мозг (diencephalon); Fcc — каудальная борозда (fissura caudalis cerebry); Fic — интермедиальная борозда (fissura intermedialis cerebry); Flc — латеральная борозда (fissura lateralis cerebri); Hc — гипофиз (hypophys cerebry); Lv — бугорок блуждающего нерва (lobus vagus); М — средний мозг (mesencephalon); NsI — корешок первого спинального нерва (n. spinalis); Т — передний мозг (telencephalon); Tol — обонятельный тракт (tractus olfactorius); Pc — сосудистое сплетение четвертого желудочка (plexus chorioideus ventriculi quarti); R — задний и продолговатый мозг (rhombencephalon); нервы: II — зрительный (n. opticus); V — тройничный (n. trigeminus); VII — лицевой (n. facialis); VIII — слуховой (n. vestibulocochlearis); IX — языкоглоточный (n. glossopharyngeus), см. рис. 3; X — блуждающий (n. vagus); XI — добавочный (n. accessorius); XII — подъязычный (n. hypoglossus).



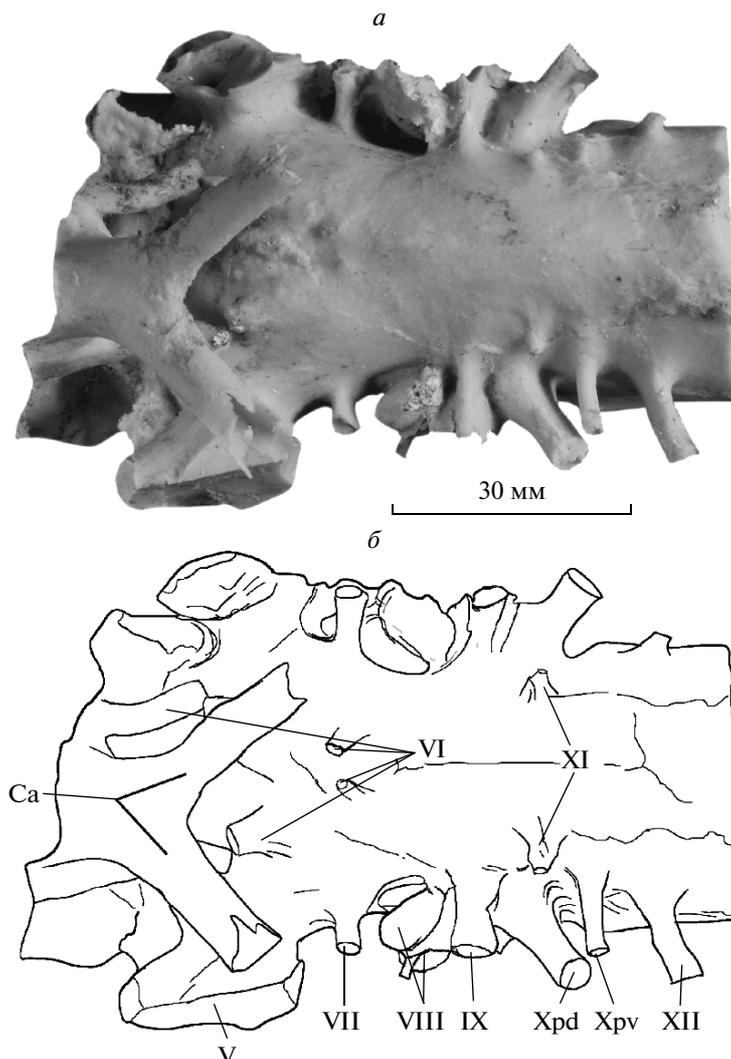


Рис. 3. Вентральная поверхность искусственного слепка ствола мозга *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov, 1991 (а), выполненного по экз. АЕНМ, № 1/90, и его схематическое изображение (б). Обозначения: Ca – ветви сонной артерии (rami arteria carotis); VI – отводящий нерв (n. abducens); Xpd – дорсальный корешок блуждающего нерва (n. vagus, pars dorsalis); Xpv – вентральный корешок блуждающего нерва (n. vagus, pars ventralis). Остальные – как на рис. 2.

На большинстве эндокастов амурозавра детали морфологии промежуточного (diencephalon) и среднего мозга (mesencephalon) установить сложно. Для изучения дорсальной поверхности промежуточного мозга наилучшей сохранностью обладает экз. АЕНМ, № 1/240, с помощью которого удастся обнаружить углубление, топографически соответствующее сосудистому сплетению третьего желудочка (табл. XIII, фиг. 2). Наличие последнего у современных анамний отмечается часто. По-видимому, у амурозавра эпифиз, как и у современных крокодилов (Nieuwenhuys et al., 1997; Савельев, 2001), морфологически был не выражен, а циркадианные ритмы в жизни имели небольшое значение, что предполагает стабильную среду обитания.

На слепках промежуточного мозга, которые удалось получить с помощью экз. АЕНМ, №1/90,

№1/92, №1/232, №1/233, отчетливо устанавливается гипофиз (hypophysis cerebry; рис. 3; табл. XIII, фиг. 1), его воронка (infundibulum) и пара крупных сосудов, формирующих воротную систему этого органа. Диаметр очень крупных гипофизарных сосудов составляет 6–8 мм, что свидетельствует об усиленном кровоснабжении промежуточного мозга. В самом узком месте длина гипофизарной воронки доходила до 17 мм, а ширина – до 36 мм. На слепках гипофиза можно ясно различить его нейро- и аденогипофизарную части. Нейрогипофиз расположен окципитально, а аденогипофиз – вентрорострально (рис. 2, в, г; табл. XII, фиг. 4, табл. XIII, фиг. 1). Средняя длина всего гипофиза составляла 32 мм, ширина – 28 мм, а объем – 6–7.5 см³. По морфологической организации он не отличается от других гадрозаврид. В сочетании с

высокой васкуляризацией такой крупный гипофиз свидетельствует о преимущественно инстинктивно-гормональных механизмах регуляции поведения.

Реконструировать детали строения среднего мозга амурозавра из числа выше названных образцов позволили экз. АЕНМ, № 1/90 и № 1/240. На первом позади каудального края крыши среднего мозга хорошо виден дорсальный выход блокового нерва (*n. trochlearis*, IV; табл. XIII, фиг. 2). Ориентируясь на положение этого нерва и переднее анатомическое сужение крыши среднего мозга можно оценить параметры слуховых бугорков, которые немного превышали по размерам практически незаметные с поверхности зрительные бугорки.

Передняя граница мозжечка (*cerebellum*; рис. 2, *d, e*) на отливе, выполненном по экз. АЕНМ, № 1/90, совпадает с выходом блокового (*n. trochlearis*), задняя – блуждающего нерва (*n. vagus*), а ventральный край – с краем углубления для сосудистого сплетения четвертого желудочка (*plexus chorioideus ventriculi quarti*). Учитывая указанные морфологические границы, можно утверждать, что мозжечок амурозавра имел типичное для современных рептилий строение в виде дорсального выпячивания позади среднего мозга, которое изгибалось назад и нависало над четвертым желудочком.

Задний (*metencephalon*) и продолговатый (*myelencephalon*) мозг у амурозавра образуют единую морфологическую структуру (*rhombencephalon*), как у большинства низших тетрапод. Твердые мозговые оболочки, окружавшие мозжечок и ствол мозга, в месте расположения сосудистого сплетения формировали латеральные углубления. Наиболее заметной структурой ромбэнцефалона являются крупные латеральные бугры, расположенные позади мозжечка и образованные сенсорными, а также моторными ядрами блуждающего нерва. Каудальнее выхода последнего начинается спинномозговое расширение, от которого отходит корешок первого шейного нерва (*n. spinalis*, I; рис. 2, *a, б*).

Черепно-мозговые нервы у амурозавра фрагментарно присутствуют практически на всех исследованных отливах, что позволило провести их сравнительный анализ на различных экземплярах и оценить морфо-функциональную организацию.

Диаметр корешков зрительных нервов (*n. opticus*, II; рис. 2, *в–е*) достигает 7–10 мм. После хиазмы они исчезают под мозговыми оболочками и далее не прослеживаются. У рептилий поперечный размер зрительного нерва пропорционален аналогичному параметру зрительного тракта и линейному диаметру глазного яблока, что позволяет определить последний: у амурозавра он не превышал 5–6 см. Таким образом, с учетом небольшого размера зрительных бугорков среднего мозга, зрительная система не показывает признаков гипер-

специализации и явно не играла главенствующей роли.

Глазодвигательный нерв (*n. oculomotorius*, III; табл. XII, фиг. 2) выходит из мозга ротральнее тройничного нерва в виде тонкой ветви диаметром около 1 мм. Такой незначительный размер отражает и масштабы участия четырех глазничных мышц (*m. recti: superior, inferior, internus; m. obliquus inferior*) в ротации глазного яблока. Нерв также содержит автономные волокна, иннервировавшие мускулатуру ресничного тела и радужину глаза, а также обеспечивавшие зрачковые рефлексы и аккомодацию хрусталика. Судя по представленным данным, амурозавр обладал малоподвижными глазами. В работе Д. Эванса и др. (Evans et al., 2009) у *Nuracrosaurus altispinus* за глазодвигательный нерв принимается глазничная и верхнечелюстная ветви тройничного нерва, а у *Corythosaurus* sp. – асимметричный карман мозговых оболочек вокруг воронки гипофиза.

Корешок блокового нерва (*n. trochlearis*, IV; табл. XII, фиг. 1) расположен позади крыши среднего мозга вместе с дорсальной головной веной. Отпечатки на поверхности крыши черепа показывают, что этот нерв после выхода из мозга разделялся на ротральную и окципитальную ветви. Первая иннервировала верхнюю косую мышцу глаза (*m. obliquus superior*), а вторая – заглазничный участок головы. Вполне возможно, что последняя эффекторная (двигательная) ветвь могла снабжать нервными волокнами специализированные железы, находившиеся позади или под глазами, на что предположительно указывает необычно большой диаметр корешка блокового нерва, достигавший 4–5 мм.

Тройничный нерв (*n. trigeminus*, V; рис. 2, 3; табл. XIII, фиг. 4) амурозавра хорошо выражен почти на всех искусственных слепках мозга, а его ветви представлены ясными бороздками на поверхности мозговой коробки. По размерам он уступает только нервам и трактам обонятельной системы. Диаметр черепного отверстия при выходе тройничного нерва из мозга на образцах № 1/21, № 1/90, № 1/92 и № 1/232 составляет от 14 до 20 мм. Этот нерв обеспечивает соматическую чувствительность тканей головы и иннервирует челюстную мускулатуру. Тройничный нерв выходит из мозга в виде одного корешка, который за пределами мозговой коробки разделяется на три ветви: глазничную (*ramus ophthalmicus*, V1), верхнечелюстную (*r. maxillaries*, V2) и нижнечелюстную (*r. mandibularis*, V3).

Корешок глазничной ветви ориентирован ротралью. При отделении от общего нервного ствола его диаметр составлял на разных образцах от 6 до 7 мм. Чувствующие волокна глазничной ветви, иннервировавшие покровы этмоидной части головы, у амурозавра отделялись на уровне ги-

пофизарного комплекса. Они также располагались в веках и слезных железах. В ротовой полости волокна этой ветви иннервировали вкусовые и механорецепторы. На образце корешок также прослеживается на уровне гипофизарных сосудов, где его диаметр достигал 3–4.5 мм.

Верхнечелюстная и нижнечелюстная ветви отходят от общего ствола тройничного нерва в вентральном направлении. Верхнечелюстная ветвь лежит немного глубже нижнечелюстной и оставляет отпечаток на поверхности мозговой капсулы, что дает возможность установить ее диаметр — 3–4 мм. Видимый на отливке незначительный фрагмент не позволяет определить реальный размер нижнечелюстной ветви, но, по-видимому, он был сопоставим с верхнечелюстной ветвью. И та, и другая ветви включают в себя как двигательные, так и соматически-чувствующие волокна, иннервирующие ротовую полость и большую часть поверхности головы. Чувствующие волокна верхнечелюстной ветви преимущественно связаны с покровами верхней лицевой части головы, а нижнечелюстной ветви — с тканями ниже разреза рта. Учитывая размеры и специализацию тройничного нерва, следует отметить, что амурозавр несомненно имел хорошо развитый аналитический аппарат как на глазничной поверхности головы, так и в ротовой полости. Он также мог детально идентифицировать содержание пищи и ее механические особенности. На это указывает превалирование чувствительной глазничной ветви тройничного нерва, которая была почти в два раза больше, чем верхнечелюстная. Столь развитый сенсомоторный аппарат предполагает возможность использования весьма разнообразной пищи, вплоть до мелких позвоночных. Для глубоко специализированных растительноядных рептилий и млекопитающих отмеченный тип организации тройничного нерва не характерен: у них, как и у хищников, преобладает нижнечелюстная ветвь.

Отводящий нерв (*n. abducens*, VI; рис. 3; табл. XIII, фиг. 3, 4) выходит на вентральную поверхность заднего мозга, ближе к его медиальной оси. У амурозавра нерв обладает двумя самостоятельными корешками, которые, что необычно, не сливаются друг с другом даже перед выходом из мозговой коробки. Задняя ветвь, имеющая корешок диаметром в 2–2.5 мм, снабжала волокнами только заднюю прямую мышцу глаза (*m. rectus externus*). Передняя ветвь выходит из мозга корешком в 4–4.5 мм диаметром ближе к средней линии и на 2–4 мм ростральнее тонкой задней порции, огибает гипофиз и направляется к *m. retractor bulbi*, который у наземных позвоночных обычно отвечает за втягивание глаза, а у рептилий и птиц контролирует движение мигательной перепонки. У других видов гадрозаврид двойного выхода ветвей отводящего нерва в настоящее время не обнаружено. Относительно крупный размер корешков этого

нерва в целом не опровергает сделанный выше вывод о незначительной подвижности глазного яблока у амурозавра.

Лицевой нерв (*n. facialis*, VII; рис. 2, в, г; 3; табл. XIII, фиг. 4) у амурозавра представлен корешком овальной формы с минимальным и максимальным диаметрами, равными 3 и 4.5 мм. Это крупные размеры для данного нерва, что допускает обильную иннервацию слизистой оболочки ротовой полости и вкусовых луковиц (вкусовая чувствительность обычно необходима при смешанном питании). На развитие лицевого нерва, отвечающего за иннервацию покровов и подкожной мускулатуры, влияют приемы добывания пищи. Увеличение числа нервных волокон в данном случае может быть объяснено активными действиями головы, например, при разгребании субстрата. По развитию лицевого нерва амурозавр мало отличается от других видов гадрозаврид.

Корешок слухового нерва (*n. vestibulocochlearis*, VIII; рис. 2, в, г, 3; табл. XIII, фиг. 4) расположен на латеральной части заднего мозга. Он не разделен на компоненты и сразу переходит в слуховой ганглий с диаметром в 8–10 мм. Небольшие размеры слухового нерва и ганглия говорят о слабо развитом слухе, относительно несовершенном вестибулярном аппарате, а также о небольших функциональных возможностях системы рецепторов углового ускорения (полукружные каналы) и рецепторов линейного ускорения (гравитационные рецепторы). Маловероятно, что амурозавр принадлежал к активным или быстрым животным.

Языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*, IX; рис. 3), который содержит чувствующие и двигательные висцеральные волокна, у амурозавра выходил окципитальнее и медиальнее слухового нерва самостоятельным корешком (также самостоятельным корешком языкоглоточный нерв выражен и у молодого *Lambeosaurus* sp.: Evans et al., 2009; обычно такое состояние характерно для млекопитающих, тогда как у рептилий данный нерв часто интегрирован в общий корешок с блуждающим нервом). Корешок имеет эллипсоидную форму с минимальным и максимальным диаметрами, составляющими 3 и 4.5 мм соответственно. Весьма вероятно, что у амурозавра была хорошо развита иннервация поперечнополосатой мускулатуры глотки, гортани, надгортанника и слюнных желез. Висцеральные чувствительные волокна языкоглоточного нерва обслуживают вкусовые почки в корне языка и систему анализа механического состава пищи ротовой полости. Крупные размеры нерва допускают наличие у амурозавра довольно крупного языка. Изолированный языкоглоточный нерв в целом подтверждает высказанное выше в связи с обсуждением лицевого нерва предположение о смешанном типе питания амурозавра и гадрозаврид в целом.

Блуждающий (n. vagus, X; рис. 2, в–е; 3; табл. XII, фиг. 4; табл. XIII, фиг. 3, 4) нерв обладает двумя самостоятельными корешками. Дорсальный, или передний корешок (pars dorsalis, n. vagus) имеет 5 мм в диаметре и выходит позади заднего края четвертого желудочка. В этом корешке есть все виды висцеральных волокон, особые чувствительные волокна, принадлежащие соматической системе и висцеральные моторные компоненты. Вентральный, или задний корешок блуждающего нерва (pars ventralis, n. vagus) располагается между основной ветвью последнего и корешком подъязычного нерва. Размер корешка – 2–3 мм – позволяет предположить наличие хорошей системы вегетативного контроля сердца, дыхательной и сосудистой систем, желудка и кишечника. Возможно, наличие самостоятельного вентрального корешка блуждающего нерва – признак архаичности, поскольку аналогично он представлен у некоторых амфибий (Савельев, 2001). Крупные размеры этого же корешка показывают, что амурозавр обладал развитой мускулатурой гортани и сжимателей глотки.

Добавочный нерв (n. accessorius, XI; рис. 2, в, г; 3) выходит из мозга самостоятельными округлыми корешками ближе к средней линии ствола мозга. Самостоятельность корешка последнего нерва показывает, что двигательная иннервация мускулатуры груди и шеи играла в биологии амурозавра значительную роль. Ранее у гадрозаврид несомненных корешков добавочного нерва не обнаруживалось.

Подъязычный нерв (n. hypoglossus, XII; рис. 2, в, г; 3) выходит из продолговатого мозга обособленным и мощным корешком. Такое состояние нерва показывает, что амурозавр имел развитую иннервацию ротовой полости, совершенное управление языком и производными гипобранхиальной мускулатуры.

ОБСУЖДЕНИЕ

Широко распространенное представление о филогенетической близости птиц и динозавров с помощью нейробиологических данных явных подтверждений не находит. Однако идея родства двух групп оказывает существенное влияние на итоги палеоневрологического анализа. Так, в работе Эванса (Evans, 2006) сделана попытка понизить статус гадрозаврид, как макросматиков. При этом автор отрицает существование дополнительной обонятельной системы, а вомероназальному нерву присваивает нулевой номер, под которым принято обозначать терминальный нерв. Эта линия также имеет место в работе, посвященной анализу результатов томографического сканирования полостей нейрокрания и головных гребней гадрозаврид (Evans et al., 2009), где, в частности, указывается на сходство их нейробиологии с манирапторными тероподами, сближаемыми, как известно, с птицами.

При этом на объемных компьютерных моделях головного мозга утконосых динозавров большая часть обонятельных луковиц и обонятельных трактов (Evans et al., 2009: фиг. 5, С; 6, С, Е), кроме случая с молодым *Corythosaurus* (там же: фиг. 7, В), отсутствует.

В исследовании также некритично принимается гипотеза об участии супракраниальных полостей в качестве резонаторов, как предполагали некоторые более ранние авторы. Эксперименты с физическими моделями позволили предположить даже диапазон генерируемых частот у *Parasaurolophus*: от 50 до 375 Гц (Weishampel, 1997). В дальнейших исследованиях частотные характеристики только расширялись. На современном этапе сторонники резонансной гипотезы передачи звуковых сигналов для одних видов (например, *Parasaurolophus tubicen*) указывают частоты в 30 Гц, а для других (например, *Hypacrosaurus altispinus*) – 1.2 и 2.1 кГц (Diegert, Williamson, 1998; Evans et al., 2009). Для сравнения можно отметить, что слуховая система крокодилов и аллигаторов, судя по данным электрофизиологических экспериментов, воспринимает сигналы от 300 до 3000 Гц, а тело, находящееся в воде, – инфразвук (Wever, 1978; Dehnhardt, Mauck, 2008; Vergne et al., 2009).

С нашей точки зрения, связь супракраниальных гребней с генерацией звуков исключительно спорна, поскольку как низкочастотные, так и высокочастотные звуковые колебания вызывают разрушение микровиллярной поверхности рецепторных клеток и реснитчатого аппарата обонятельного эпителия. Эффективность носовой камеры в качестве резонатора снижают покровы головы, гидратированные ткани и черепные кости. Именно поэтому современные копытные носовые ходы для генерации звуков в качестве резонаторов не используют, а у дельфинов, способных испускать высокочастотные сигналы, обонятельный эпителий отсутствует. Наконец, если бы система звуковой коммуникации гадрозаврид была хорошо развита, то соответствующие центры головного мозга имели бы преобладающие размеры. В этом случае мы могли бы видеть на слепках мозга увеличение дорсолатеральных участков заднего мозга в зоне первичных кохлеарных ядер и (или) крупные задние (слуховые) бугорки четверохолмия. Однако каких-либо признаков увеличения этих структур выявить не удастся. Поэтому представление об акустических принципах коммуникации гадрозаврид без палеоневрологического подтверждения – пример неудачной спекуляции.

Не менее сомнительно выглядит предположение о связи головных гребней гадрозаврид с демонстрационными формами поведения (Hopson, 1975; Evans, 2006; Evans et al., 2009; Witmer, Ridgely, 2009), фактически признающее у представителей группы наличие зрительных коммуникаций. Животные, использующие подобный вид коммуника-

ции, обычно обладают прекрасно развитой организацией соответствующих мозговых центров. Например, хамелеоны и птицы не только демонстрируют яркую окраску, но также имеют хорошо выраженную анатомически переднюю половину крыши среднего мозга, крупную хиазму и большой диаметр зрительных нервов. У птиц передняя часть крыши среднего мозга столь велика, что смещается вентрально, образуя зрительные доли. Однако для гадрозаврид характерно отсутствие морфологически выраженных признаков мозгового представительства зрения в крыше среднего мозга, которое не устанавливается ни с помощью томографических реконструкций, ни с помощью эндокраниальных отливов, в связи с чем демонстрационная функция супракраниальных гребней как специальная коммуникационная адаптация нейробиологически подтверждения не находит.

Опыт некоторых ранних работ и наш собственный показывает, что мозг у гадрозаврид был построен на основе рептилийного архетипа по обонятельному типу. О превалировании хеморецепции в поведении гадрозаврид свидетельствуют крупные размеры обонятельной и вомероназальной систем, которые, судя по амурозавру, вместе занимали более половины объема всего головного мозга.

Значение крупных обонятельных камер отчасти может быть понято через аналогию с крокодилами, у которых они способны мгновенно закрываться внешними и внутренними клапанами. Так крокодилы депонируют воздух в носовой полости для сохранения текущей запаховой информации при нырянии. Не исключено, что гадрозавриды обладали аналогичными возможностями, если им приходилось добывать корм в воде или полужидкой среде.

Очевидна связь обширных носовых камер с вомероназальной (якобсоновой) системой, которая является органом полового обоняния. Весьма вероятно, что для запуска каких-то форм полового поведения у гадрозаврид возникала необходимость депонировать те или иные рецептируемые феромоны в носовых камерах.

Предположим, что закладки костей, формирующих носовую камеру, топографически соответствуют разным участкам расположения рецепторов обонятельной системы. В случае превалирования основного обоняния над вомероназальным предчелюстные кости могут сохранять типичное строение и оставаться относительно короткими, как у плоскоголовых гадрозаврид. Тогда теоретически допустима возможность формирования у представителей этого подсемейства относительно постоянных компактных групп, на что указывают и массовые скопления их остатков во многих известных захоронениях. Если какие-то утконосые динозавры вели сезонное или постоянное автономное существование, то им для успешного раз-

множения необходимо было разыскивать или привлекать своего полового партнера с учетом степени удаленности. Для этого требуется более дифференцированный тип организации вомероназальной системы. В рамках обсуждаемой гипотезы разрастание предчелюстных костей и формирование крупных полостей супракраниального гребня может быть связано с увеличением размеров рецепторных камер полового обоняния для гарантированного обнаружения полового партнера на большом удалении или в условиях пересеченного ландшафта. К формам с наиболее обособленным образом жизни допустимо, прежде всего, причислить род *Parasaurolophus*, представители которого обладали гигантской площадью внутренней поверхности носовой камеры и остатки которых в летописи представлены только единичными находками (см. Weishampel, Horner, 1990; Horner et al., 2004). Не исключено также, что *Lambeosaurinae* в большей степени, чем *Nadrosaurinae*, тяготели к образованию не постоянных, а временных скоплений, связанных с теми или иными природными или поведенческими циклами.

Развитость обонятельной и вомероназальной систем допускает связь головных гребней гадрозаврид не только с анализом, но и с распространением запаховых сигналов. При этом на их поверхности вполне могли формироваться гормональные железы, которые выделяли вещества, необходимые как для половой, так и для других видов социальных коммуникаций. Активизация зон повышенной секреции на голове в период размножения отмечается у нильского крокодила (перс. наблюдения в природе первого автора). Протяженные сплошные гребни, известные у *Saurolophus* и *Lambeosaurus*, возможно, облегчали распространение запаховых меток, например, на растениях вдоль маршрутов продвижения.

Развитие иннервации мускулатуры втягивания глаза и управления третьим веком говорит о том, что амурозавр активно действовал головой при добывании пищи. Эффективная защита глазных яблок могла потребоваться, например, при разгребании головой илистого дна водоема или грязевых слоев. Зрение в биологии амурозавра не играло сколь-нибудь значительной роли. Отсутствие эпителиального комплекса, который регулирует суточную активность, указывает на то, что время дня для физиологической активности также не имело какого-либо существенного значения.

Весьма вероятно, что амурозавр и гадрозавриды в целом обладали способностью идентифицировать качество пищи по ее запаху, поступающему через хоаны в носовые камеры после растирания ее зубами. Это позволяет говорить о полифагии с включением в рацион как растительных, так и животных кормов. Не исключено, что гадрозавриды обладали также способностью фильтровать корм по типу современных гусеобразных птиц.

Работа поддержана грантами РФФИ № 10-05-00151 и НШ-2210.2008.4, а также Специализированным фондом управления целевыми капиталами для поддержки деятельности научно-исследовательских работ в области биологии и медицины “ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЙ”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Савельев С.В.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М.: Гэотар-мед, 2001. 272 с.
- Савельев С.В.* Происхождение мозга. М.: Веди, 2005. 367 с.
- Савельев С.В., Алифанов В.Р.* Новое исследование мозга хищного динозавра *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae) // Палеонтол. журн. 2007. № 3. С. 47–55.
- Савельев С.В., Черников В.П.* Длиннокрылая акула *Sarcophagus longimanus* может использовать воздушное обоняние для поиска пищи // Вопр. ихтиол. 1994. Т. 34. № 2. С. 219–225.
- Dehnhardt G., Mauck B.* Mechanoreception in secondarily aquatic vertebrates // Sensory evolution on the threshold, adaptations in secondarily aquatic vertebrates / Eds J.G.M. Thewissen, S. Nummela. Berkeley: Univ. California Press, 2008. P. 295–314.
- Diegert C.F., Williamson T.E.* A digital acoustic model of the lambeosaurine hadrosaur *Parasaurolophus tubicen* // J. Vertebr. Paleontol. 1998. V. 18. Suppl. № 3. P. 38A.
- Evans D.C.* Nasal cavity homologies and cranial crest function in lambeosaurine dinosaurs // Paleobiology. 2006. V. 32. № 1. P. 109–125.
- Evans D.C., Ridgely R., Witmer L.M.* Endocranial anatomy of lambeosaurine hadrosaurid (Dinosauria: Ornithischia): a sensorineural perspective on cranial crest function // Anat. Record. 2009. V. 292. № 9. P. 1315–1337.
- Godefroit P., Bolotsky Ju.L., Van Itterbeek J.* The lambeosaurine dinosaur *Amurosaurus riabinini* from the Maastichtian of Far Eastern Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 4. P. 585–618.
- Hopson J.A.* The evolution of cranial display structures in hadrosaurian dinosaurs // Paleobiology. 1975. V. 1. № 1. P. 21–43.
- Hopson J.A.* Paleoneurology // Biology of the Reptilia V. 9, Neurology. A. / Eds C. Gans, R.G. Northcutt, P. Ulinski. L., N.Y.: Acad. Press, 1979. P. 39–146.
- Horner J.R.* Dinosaur reproduction and parenting // Ann. Rev. Earth Planet Sci. 2000. V. 28. P. 19–45.
- Horner J.R., Weishampel D.B., Forster C.A.* Hadrosauridae // The dinosauria. 2nd edition / Eds D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska. Berkeley et al.: Univ. California Press, 2004. P. 438–463.
- Kappers C.U.A., Huber G.C., Crosby E.C.* The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. N.-Y.: MacMillan Co., 1936. P. 1–1845.
- Lambe L.M.* The hadrosaur *Edmontosaurus* from the Upper Cretaceous of Alberta // Can. Dep. Mines (Geol. Surv.). 1920. Mem. 120. № 102. P. 1–79.
- Lull R.S., Wright N.E.* Hadrosaurian dinosaurs of North America // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1942. № 40. P. 1–242.
- Lund E.K., Gates T.A.* A historical and biogeographical examination of hadrosaurian dinosaurs // Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior / Eds S.G. Lucas, R.M. Sullivan. Bull. Natur. Hist. Sci. New Mexico Museum. 2006. V. 35. P. 263–276.
- Nieuwenhuys R., ten Donkelaar H.J., Nicholson C.* The central nervous system of vertebrates. Reptiles. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1997. V. 2. P. 1315–1524.
- Ostrom J.H.* Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1961. V. 122. Art. 2. P. 33–186.
- Ostrom J.H.* The cranial crest of hadrosaurian dinosaurs // Postilla Yale Peabody Mus. Natur. Hist. 1962. V. 62. P. 1–29.
- Serrano-Brañas C.I., Hernández-Rivera R., Torres-Rodríguez E., Chaves B.E.* A natural hadrosaurid endocast from the Cerro Del Pueblo Formation (Upper Cretaceous) of Coahuila, Mexico // Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior / Eds S.G. Lucas, R.M. Sullivan. Bull. Natur. Hist. Sci. New Mexico Mus. 2006. V. 35. P. 317–321.
- Vergne A.L., Pritz M.B., Mathevon N.* Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain // Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. 2009. V. 84. P. 391–411.
- Weishampel D.B.* Acoustic analyses of potential vocalization in lambeosaurine dinosaurs (Reptilia: Ornithischia) // Paleobiology. 1981. V. 7. № 2. P. 252–261.
- Weishampel D.B.* Dinosaur cacophony: inferring function in extinct organisms // Bioscience. 1997. V. 47. № 3. P. 150–159.
- Weishampel D.B., Horner J.R.* Hadrosauridae // The Dinosauria / Eds D. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska. Berkeley et al.: Univ. California Press, 1990. P. 534–561.
- Wever E.G.* The reptile ear: its structure and function. Princeton: Princeton Univ. Press, 1978. P. 1–1024.
- Wiman C.* *Parasaurolophus tubicen* n. sp. aus der kreide in New Mexico // Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsiensis. Ser. IV. 1931. V. 7. № 5. P. 1–11.
- Witmer L.M., Ridgely R.C.* New insights into the brain, braincase, and ear region of Tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior // Anat. Rec. 2009. V. 292. № 9. P. 1266–1296.
- Young C.* The dinosaurian remains of Laiyang, Shantung // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1958. № 16. P. 1–138.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–4. Слпки промежуточного, среднего и заднего мозга с деталями организации некоторых черепно-мозговых нервов *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov, 1991, выполненные по экз. АЕНМ, № 1/90: 1 – дорсо-латеральная часть границы среднего и ромбовидного мозга; 2 – угол воронки и боковой поверхности гипофиза; 3 – вентральная поверхность ромбовидного мозга позади гипофиза; 4 – вентролатеральная поверхность ромбовидного, среднего и промежуточного мозга с фрагментом гипофиза. Обозначения: *hc* – гипофиз (hypophys cerebri, pars neuralis); *vrn* – ростральная среднечеребная вена (vena mesencephali anterior); *III* – глазодвигательный нерв (n. oculomotorius); *IV* – блоковый (n. trochlearis); *V* – тройничный (n. trigeminus); *VI* – отводящий (n. abducens); *VII* – лицевой (n. facialis); *VIII* – слуховой (n. vestibulocochlearis); *IX* – языкоглоточный (n. glossopharyngeus); *X* – блуждающий (n. vagus). Длина масштабной линейки 10 мм.

Объяснения к таблице XIII

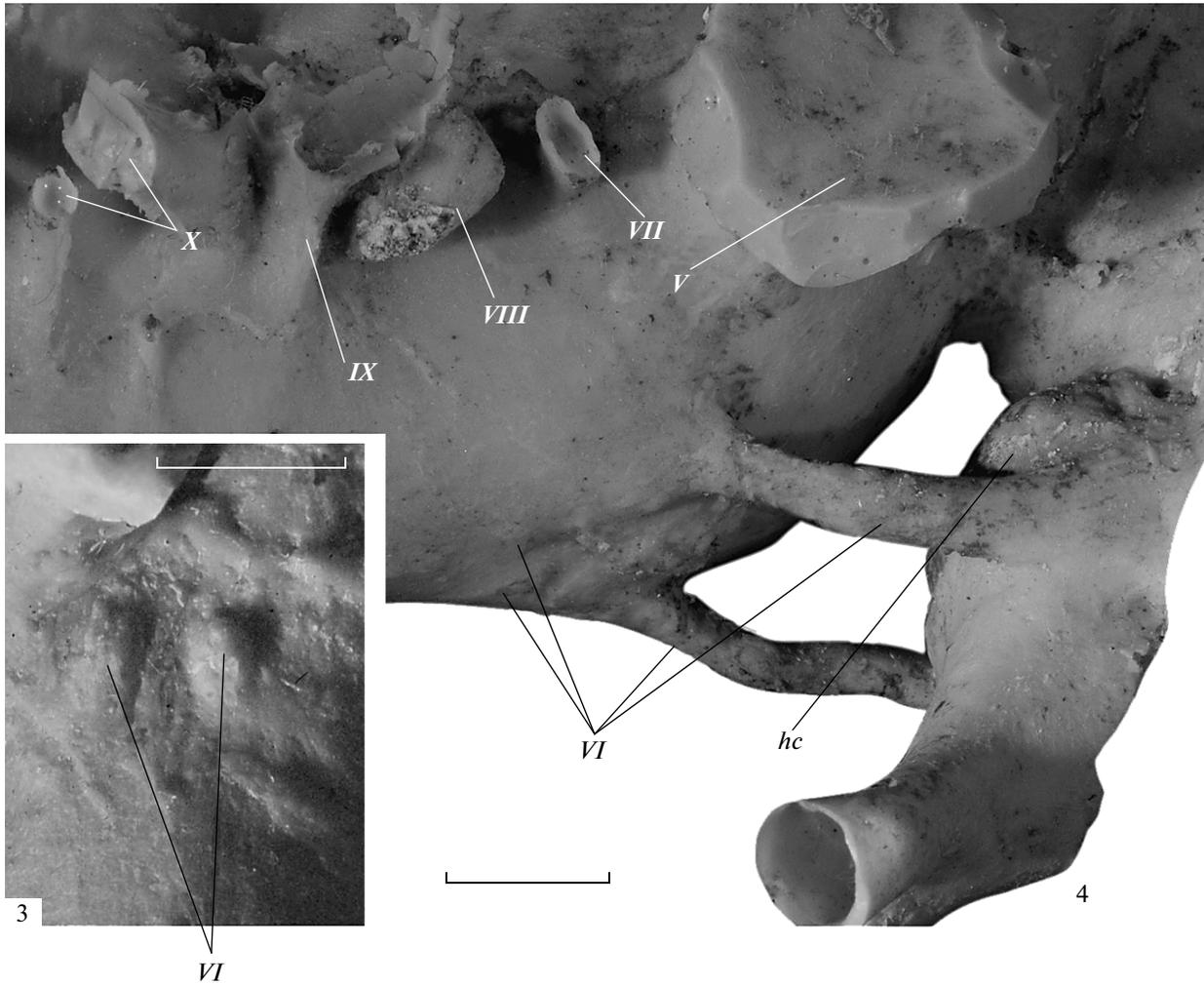
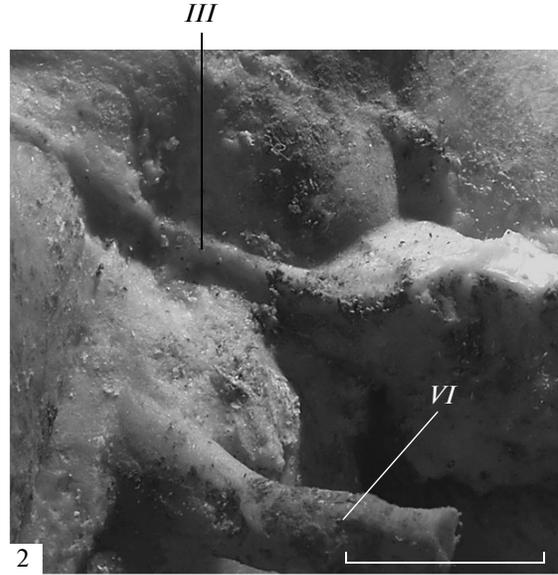
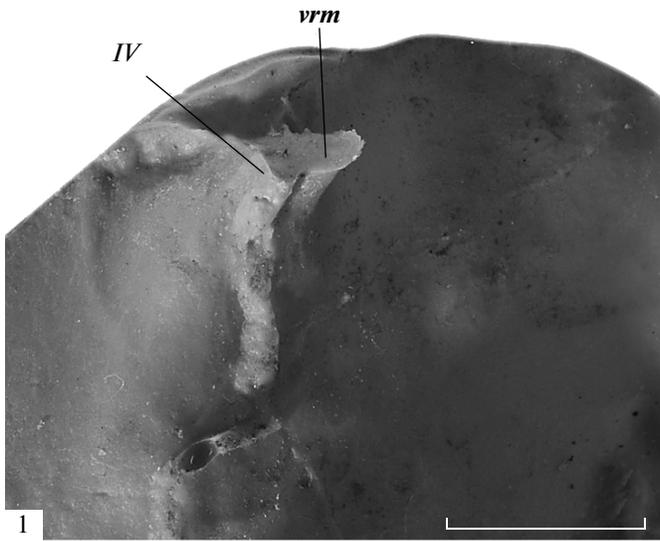
Фиг. 1–4. Слпки промежуточного мозга и корешков блуждающего нерва *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov, 1991: 1 – вентральная поверхность гипфизарной ямки с артериальными ветвями (по экз. АЕНМ, № 1/233); 2 – дорсальная поверхность промежуточного и среднего мозга (по экз. АЕНМ, № 1/240); 3 – дорсальная часть стенки ромбовидного мозга с меньшим корешком блуждающего нерва (по экз. АЕНМ, № 1/92); 4 – вентральный участок ромбовидного мозга со вторым корешком блуждающего нерва (по экз. АЕНМ, № 1/90). Обозначения: *D* – промежуточный мозг (diencephalon); *hc* – гипофиз (hypophysis cerebri); *hcn* – гипофиз (hypophysis cerebri, pars neuralis); *M* – средний мозг (mesencephalon); *pm* – крепление мозговых оболочек (plexus meningialis); *Xpd* – дорсальный корешок блуждающего нерва (pars dorsalis, n. vagus); *Xpv* – вентральный корешок блуждающего нерва (pars ventralis, n. vagus); *VI* – отводящий нерв (n. abducens). Длина масштабной линейки 10 мм.

Brain Anatomy of *Amurosaurus riabinini* and Some Neurobiological Peculiarities of Duck-billed Dinosaurs

S. V. Saveliev, V. R. Alifanov, Yu. L. Bolotsky

Twenty-two endocasts of 12 specimens of *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov (Lambeosaurinae, Hadrosauridae) have been examined. The most important neurobiological features of this species and duck-billed dinosaurs integrally are discussed. It has been established that the sense of smell played the major role in afferentation of hadrosaurids. In lambeosaurines, the vomeronasal sense of smell was probably intensified to search for sexual partners at a large distance. The hypotheses of sound and visual communications of duck-billed dinosaurs are not corroborated.

Keywords: Dinosauria, Hadrosauridae, brain, cranial nerves, neurobiology.



hc

4

