

УДК 568.193.3.57.016.2.591.471.32.

## ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ОСТИСТЫХ ОТРОСТКОВ ХВОСТОВЫХ ПОЗВОНКОВ ПРОТОЦЕРАТОПОИДОВ (ORNITHISCHIA: NEOCERATOPSIA)

© 2013 г. В. С. Терещенко\*, Т. Сингер\*\*

\* Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: tereschenko@paleo.ru

\*\* Музей ЮраПарк, г. Островице, Польша

e-mail: tomistokles@wp.pl

Поступила в редакцию 15.11.2010 г.

Принята к печати 16.01.2013 г.

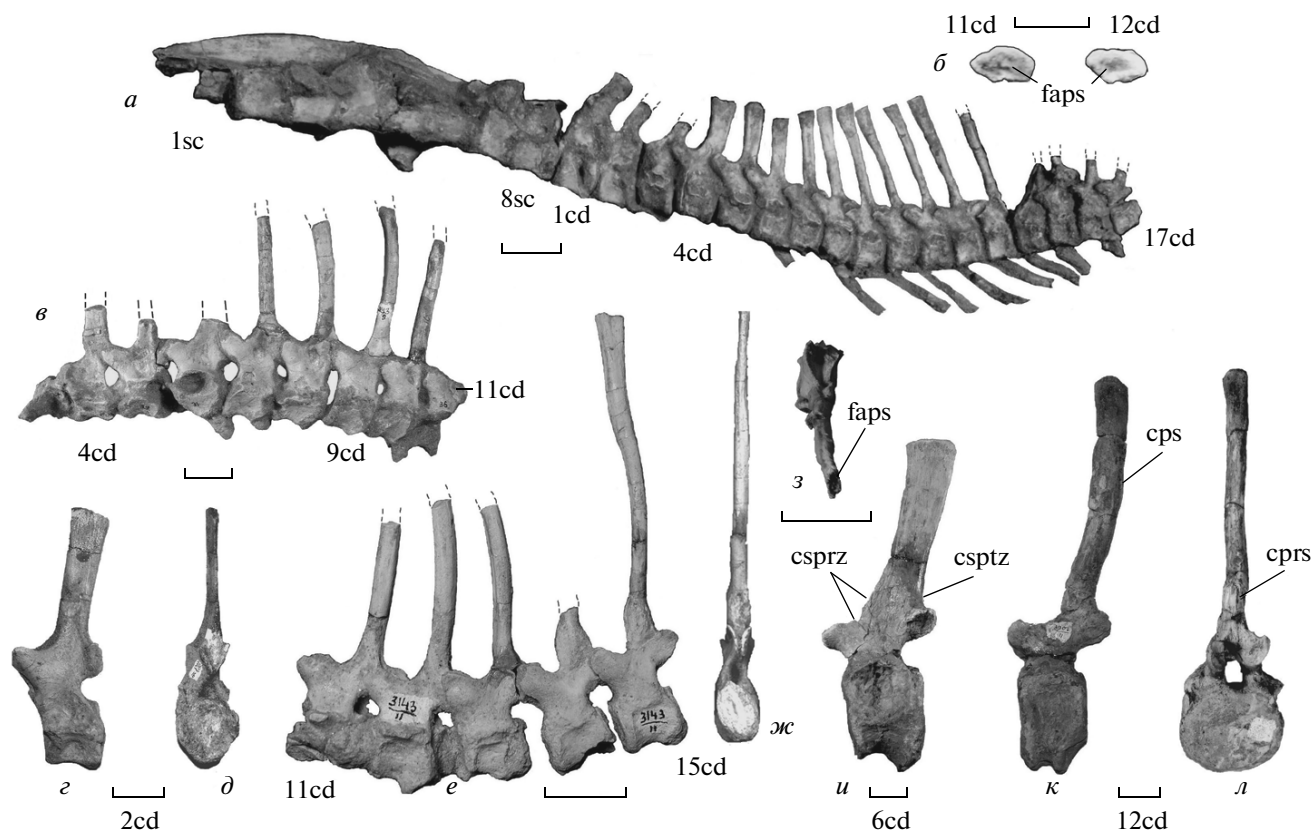
Строение остистых отростков хвостовых позвонков протоцератопоидов отражает их приспособление к водному и наземному образу жизни. Увеличение высоты остистых отростков хвостовых позвонков в ряду *Leptoceratops*, *Udanoceratops*, *Protoceratops*, *Bagaceratops* связано со степенью адаптации их к плаванию, а изменение угла наклона остистых отростков — с необходимостью сохранения ими механического равновесия (как рычагов). В связи с этим в передней части хвоста (1–15cd) у *Protoceratops* и *Bagaceratops* появляется антиклина, которая в наземных условиях способствует разгибанию (подъему) утяжеленного хвоста. В средней его части (16–23cd), где максимальная высота остистых отростков сохраняется, уменьшение их ширины и увеличение толщины противостоит поперечному раскачиванию хвоста при передвижении по суше. При этом надостистая связка препятствует расхождению остистых отростков во время его сгибания, когда хвост поднят над землей.

DOI: 10.7868/S0031031X13060111

*Статья посвящена памяти  
выдающегося палеонтолога, специалиста по динозаврам,  
профессора института Палеобиологии РАН  
Хальшки Осмульской*

Одним из результатов работы Польско-Монгольской палеонтологической экспедиции 1964 года была находка на местонахождении Баин-Дзак нескольких скелетов протоцератопсов (*Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory, 1923), один из которых (экз. ZPAL MgD – II/3) изучается в настоящее время (Niedźwiedzki et al., 2012). В процессе исследования этого скелета один из авторов настоящей статьи обратил внимание на необычную ориентацию остистых отростков на первых тринадцати хвостовых позвонках. Ожидалось, что остистые отростки на первых четырех позвонках будут наклонены назад, а потом они примут вертикальное положение (Brown, Schlaikjer, 1940). Однако у *P. andrewsi* (экз. ZPAL MgD – II/3) только на первых трех позвонках остистые отростки были наклонены назад, на четвертом он ориентирован вертикально, на пятом–тринадцатом позвонках эти отростки были наклонены вперед, на 14 (15?)-ом он направлен вертикально, а на последующих — слегка отклонены назад (рис. 1, а). Аналогичный наклон остистых отростков в хвосте наблюдается и на иллюстрациях изученных ранее протоцератопсов (Brown, Schlaikjer, 1940, табл. 10; You, Dodson, 2004, рис. 22.2, с), но это в

свое время не было отмечено. Дополнительное исследование хвостовых позвонков протоцератопоидов из коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН показало, что встречающийся наклон остистых отростков по отношению к позвонку, на котором он ориентирован вертикально, имеется также у *Bagaceratops*, но отсутствует у *Udanoceratops* и *Leptoceratops*. Прежде на ориентацию остистых отростков внимание не обращалось из-за плохой их сохранности, а наклон или искривление в краниальном направлении, противоречащее первоописанию (Brown, Schlaikjer, 1940), принималось за деформацию. Последующий анализ серийной изменчивости (Терещенко, Суханов, 2009) хвостовых позвонков показал, что в каудальном от крестца направлении у протоцератопоидов, кроме ориентации, меняется положение остистого отростка относительно тела позвонка, его пропорции (длина, ширина, толщина) и форма поперечного сечения. Причем большинство из наблюдаемых изменений специфичны для каждого рода. Попытке понять причины появления этих изменений в строении остистых отростков хвостовых позвонков протоцератопоидов и посвящено это исследование.



**Рис. 1.** Хвостовые позвонки протоцератопидов: *a, б* – *Protoceratops andrewsi*, экз. ZPAL MgD – II/3: *a* – крестец и 1–17cd, *б* – верхушки остистых отростков 11cd и 12cd; *в* – 4–10cd *Protoceratops andrewsi*, экз. ПИН, № 3143/9; *г, д* – 2cd *Protoceratops andrewsi*, экз. ПИН, № 3143/16; *е–з* – “*Bagaceratops*” sp., экз. ПИН, № 3143/11: *е* – 11–15cd, *ж, з* – 15cd; *и–л* – *Udanoceratops tschizhovi*, экз. ПИН, № 3907/11: *и* – 6cd, *к, л* – 12cd; *а, в, г, е, и, к* – вид сбоку, *б, з* – вид сверху, *д, ж* – вид сзади, *к* – вид спереди. Обозначения: cprs – crista praespinalis, cps – cr. postspinalis, csprz – cr. spinoprezygapophysis, csptz – cr. spinopostzygapophysis, faps – fossa apices cartilagineae. Длина масштабного отрезка 20 мм.

Первый автор благодарит А.Н. Кузнецова за просмотр рукописи и полезные замечания при подготовке ее к печати и В.Б. Суханова за помощь в работе и руководство темой. Работа поддержана грантом РФФИ № 07-04-00306.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным объектом изучения в настоящей работе является скелет *P. andrewsi*, экз. ZPAL MgD – II/3, хранящийся в институте Палеобиологии ПАН (ZPAL), Польша, из-за хорошей сохранности остистых отростков на первых 13-ти хвостовых позвонках. Из материалов Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), собранных Монгольской палеонтологической экспедицией АН СССР (1946–1949 гг.), Совместными Советско-Монгольской, Российско-Монгольской и Монголо-Российской палеонтологическими экспедициями (с 1969 по сегодняшний день), изучались: *P. andrewsi* – экз. ПИН, № 3143/7, 3143/9 (скелеты), экз. ПИН, № 3143/16 (туловищные, крестцовые и первые тринадцать

хвостовых позвонков); “*Bagaceratops*” sp.: экз. ПИН, № 3143/11 (10–23-й хвостовые позвонки), экз. ПИН, № 614/29 (позвоночный столб без первых четырех шейных, третьего–шестого крестцовых и второго–четырнадцатого и последующих за восемнадцатым хвостовых позвонков), экз. ПИН, № 614/53 (крестцовая область позвоночника, включая первые четыре и восьмой–десятый хвостовые позвонки); *Udanoceratops tschizhovi* Kurzanov, 1992, экз. ПИН, № 3907/11 (скелет), слепок скелета *Leptoceratops gracilis* Brown, 1914, экз. ПИН, № 4769/9, оригинал которого хранится в Национальном музее Канады (NMC 8887) и *Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky, 1957, экз. ПИН, № 551/8 (скелет). Коллекционные номера ПИН и ZPAL соответствуют следующим местонахождениям в Монголии, отложения которых датируются поздним мелом: 614 и MgD-II – Баин-Дзак, 3907 – Удан-Сайр, 3143 – Тугрикийн-Ширэ (джадохтская свита), 3142 – Хермин-Цав (барунгойотская свита) и 551 – Алтан Ула (нэмэгэтинская свита). Кроме этого, были использованы результаты исследова-

ния строения остистых отростков хвостовых позвонков и прилегающей к ним мускулатуры у современных рептилий — крокодила (*Alligator mississippiensis* Daud., 1803, по: Frey, 1988a), серого и полосатого варанов (*Varanus griseus* Daud., 1803, *V. salvator* Laur., 1768).

Определение порядковых номеров позвонков в позвоночном столбе и таксономической принадлежности протоцератопоидов по позвонкам проводилось по ранее разработанным методикам (Терещенко, 2007). Кроме этого, учитывалась половая и возрастная изменчивость (Терещенко, 2001, 2008; Tereshchenko, 1997). У экз. ZPAL MgD-II/3 передняя часть хвоста (1–15cd), особенно в районе 5–13cd, максимально разогнута (рис. 1, а). На это указывают очень сближенные вершины остистых отростков и упирающиеся в их основания постзигапофизы соседних позвонков. При реконструкции данного участка хвоста *Protoceratops* в нейтральном положении учитывалось, что запас подвижности между фасетками зигапофизов смежных позвонков должен быть равным половине от общей амплитуды движения в суставах. Вычисление подвижности между хвостовыми позвонками по уточненным формулам (Кузнецов, Терещенко, 2010) показало, что у протоцератопса наиболее реальными можно считать углы отклонения в горизонтальной и вертикальной плоскостях между первыми 10 (11) позвонками, каудальнее которых они неопределенно завышены. Поэтому нами допускалось, что полные углы смещения между 12–13 и последующими позвонками в вертикальной плоскости не превышали 4°. Ориентация остистого отростка определялась по переднему углу наклона прямой, соединяющей центры вершины и основания отростка, к продольной оси тела позвонка. В случае обломанного остистого отростка маркером направления его наклона являлась глубина вырезов, образованных спинопрезигапофизным и спинопостзигапофизным гребнями (рис. 1, и). Как правило, если спинопрезигапофизный гребень в основании остистого отростка изгибается сильнее, чем спинопостзигапофизный, то остистый отросток направлен вперед, в противном случае он наклонен назад. При одинаковом изгибе этих гребней можно говорить о вертикальной ориентации обсуждаемого отростка. Поэтому отсутствие в коллекции ПИН протоцератопоидов, все хвостовые позвонки которых были бы с целыми остистыми отростками, не помешало сделать вывод, что у *Protoceratops* и *Bagaceratops* на первых 13 (14?) позвонках эти отростки имели встречное склонение. Это, в свою очередь, позволило уточнить порядковые номера имеющихся хвостовых позвонков у экземпляров с их неполным набором. В настоящей работе под длиной остистого отростка понимается его протяженность от основания к вершине вне зависимости от степени наклона,

высотой — промер перпендикуляра, опущенного из вершины к уровню его основания, шириной — краниокаудальный промер, толщиной — поперечный. При определении относительной длины остистых отростков, т.е. отношения длины отростка к высоте тела позвонка, первый из промеров измерялся от вершины отростка до его основания, совпадающего с центром перегиба спинопостзигапофизного гребня. Поскольку промеры высоты краниальной и каудальной сочленовных поверхностей тела позвонка часто не совпадают, за основу принималось их среднее значение. В тексте и рисунках арабскими цифрами обозначены порядковые номера крестцовых (sc) и хвостовых (cd) позвонков.

#### *Строение остистых отростков хвостовых позвонков протоцератопоидов*

Анализ серийной изменчивости строения остистых отростков хвостовых позвонков показал, что у протоцератопоидов происходит их смещение относительно тела позвонка в каудальном от крестца направлении. При этом наблюдается уменьшение ширины остистого отростка (особенно на уровне середины его высоты) примерно от совпадающей с длиной тела (1cd) до равной его трети (позади 10cd). Если на 1cd центр ширины основания остистого отростка располагается чуть впереди середины длины тела, на 4cd он занимает срединное положение, то позади 10 (11)cd отросток смещается до уровня заднего края сочленовной поверхности тела позвонка (рис. 1, а, в, г, е, и, к). Остистые отростки 1–6cd, особенно на уровне середины их высоты, имеют продольно вытянутую форму поперечного сечения (ширина отростка больше его толщины, рис. 1, г, д), которая у *Lep-toceratops* сохраняется до конца хвостового отдела. У *Udanoceratops* сжатая с боков форма остистых отростков прослеживается до 8–9cd (рис. 1, и), позади которых она становится продольно овальной — их ширина немного больше толщины (рис. 1, к, л). У *Protoceratops* (экз. ZPAL MgD – II/3) и *Bagaceratops* (экз. ПИН, № 614/53) позади 6cd одновременно с уменьшением ширины отростков быстро увеличивается их толщина, отчего на 9 (10)cd форма поперечного сечения остистых отростков становится круглой. Если у *Protoceratops* (экз. ZPAL MgD – II/3; ПИН, № № 3143/9, 16) круглые в сечении остистые отростки сохраняются и на последующих позвонках, то у *Bagaceratops* (экз. ПИН, № № 3143/11, 614/29) они становятся поперечно вытянутыми (ширина отростка меньше толщины) уже на 11 (12)cd и в таком состоянии прослеживаются до 20 (21)cd (рис. 1, е, ж), позади которого поперечное сечение отростков вновь становится круглым.

Краниальная поверхность остистого отростка 1cd у всех протоцератопоидов имеет преспиналь-

ный гребень, прослеживающийся от его основания до середины высоты, каудальная — слегка закруглена по всей ее длине. На последующих позвонках у *Protoceratops* (экз. ПИН, № № 3143/9, 16) происходит резкое уменьшение протяженности преспинального гребня до нижней трети на 2cd при его отсутствии на более каудальных позвонках и появление постспинального гребня в верхней четверти отростка на 2—6cd. Позади этих позвонков задняя поверхность остистых отростков становится слегка закругленной, а постспинальный гребень, сохраняющийся при вершине на 7cd, далее назад не прослеживается. На краниальной поверхности остистых отростков 3—9 (10)cd имеется желоб, глубина которого уменьшается от основания к его вершине. Подобное изменение строения краниальной и каудальной поверхностей остистых отростков от 1cd до 13cd происходит и у *Bagaceratops* (экз. ПИН, № № 614/53, 3143/11). У 14cd на каудальной поверхности отростка при вершине появляется короткий постспинальный гребень, который сохраняется и на последующих позвонках. Начиная с 15cd, протяженность желоба на краниальной поверхности остистого отростка постепенно сокращается от нижней половины его высоты до нижней четверти (на 23cd), хотя следы от желоба просматриваются до уровня середины высоты отростка. У *Udanoceratops*, как, вероятно, и у *Leptoceratops*, позади 1cd протяженность преспинального гребня сначала постепенно сокращается до нижней трети высоты остистого отростка (на 10 (11)—14cd), потом вновь увеличивается до прежнего состояния на 18cd и последующих позвонках. При этом постспинальный гребень, появляясь при вершине остистого отростка 6cd, к 10 (11)cd занимает его верхнюю половину, а позади 17 (18)cd — всю каудальную поверхность.

На вершинах остистых отростков 8—12cd *Protoceratops* хорошо заметно переднезаднее расширение, которое плохо выражено на 4cd, 5cd, 7cd и отсутствует на 1—3cd и 6cd (экз. ZPAL MgD — П/3; ПИН, № 3143/16; рис. 1, а, з). Если дорсальная поверхность вершин остистых отростков 1—7cd гладкая, то у 8—12cd она имеет форму продольно вытянутого эллипса с ямкой для сухожильного эпифиза (*apices cartilagines*: Бровар, 1935), примерно так, как это имеет место у современных рептилий (Haines, 1969). У *Bagaceratops* (экз. ПИН, № 3143/11) позади 13 (14?)cd остистые отростки в верхней трети сужаются в поперечном направлении, но ямка на дорсальной поверхности остистых отростков глубже, чем у *Protoceratops* на 9—12cd (рис. 1, б, ж, з). Повреждение вершин остистых отростков впереди 15cd у *Bagaceratops* и позади 12cd у *Protoceratops* в нашем материале не позволяет сравнить их строение на соответствующих позвонках. Однако сходство особенностей строения их хвостов (Терещенко, 2008) наводит на мысль о примерно одинаковом у них измене-

нии строения верхней трети остистых отростков по ходу хвостового отдела позвоночного столба. Правда, разница может заключаться в не совпадении порядковых номеров позвонков, на которых происходят эти изменения. У *Udanoceratops* и *Leptoceratops* обсуждаемое переднезаднее расширение выражено заметно хуже, чем у *Bagaceratops* и *Protoceratops*, но в отличие от них присутствует на всех позвонках, но без ямки для сухожильного эпифиза (рис. 1, к, л). Последнее может быть связано с сохранением этого окостеневшего эпифиза на 11cd у *U. tschizhovi* и его выпадением у *Protoceratops* и *Bagaceratops*.

Принято считать, что у *Protoceratops* длина остистых отростков увеличивается от 1cd к 14cd, позади которого она постепенно уменьшается (Brown, Schlaikjer, 1940). Это, вероятно, соответствует имеющемуся у *Leptoceratops*, но требует уточнения для других протоцератопоидов (табл. 1). В частности, у *Protoceratops* (экз. ZPAL MgD — П/3), как, по-видимому, и у *Bagaceratops*, после постепенного увеличения длины отростков от 1cd к 5cd, на 6cd его длина немного уменьшается, а затем вновь быстро увеличивается (рис. 1, а), становясь почти в 4 раза выше тел позвонков позади 10cd. У *Bagaceratops*, как, вероятно, и у *Protoceratops*, длина остистых отростков начинает постепенно уменьшаться позади 15 (16?)cd, но на 12 (13?)—22cd их длина примерно в 5 раз больше высоты тел. У *Udanoceratops* от 1cd к 6cd просматривается уменьшение длины остистых отростков, которое сменяется их увеличением. Судя по 12 cd, последующие позвонки у него короче, чем у *Protoceratops*, но длиннее, чем у *Leptoceratops*, и превышают высоту тел позвонков не в 2, как у последнего, а почти 3 раза.

Отметим, что у некрупной молодой половозрелой самки *Protoceratops* (экз. ZPAL MgD — П/3) остистые отростки почти на всех упомянутых хвостовых позвонках прямые по всей их длине, но у 10cd выше уровня середины его высоты он слегка загибается вперед (рис. 1, а). У старой самки (экз. ПИН, № 3143/9) ширина остистых отростков на 4cd и 6—8cd меньше, чем у молодой (экз. ZPAL MgD — П/3), и сразу позади 5cd отростки в сечении становятся круглыми, но изогнуты только у 7—8cd (рис. 1, в). По-видимому, данные отличия можно отнести к возрастной изменчивости. Изгиб остистых отростков дугой назад у *Protoceratops*, как, вероятно, и у *Bagaceratops*, наблюдается позади 7 (8)cd, но у последних количество позвонков с изогнутыми отростками больше (10—15cd) и переход от прямых к изогнутым постепенный, а не резкий, как у первых (рис. 1, в, е).

У *Protoceratops* (экз. ZPAL MgD — П/3) наклон остистых отростков 1—3cd назад уменьшается в каудальном направлении от 115°—120° (1cd) до

**Таблица 1.** Абсолютная высота тел (H) и длина остистых отростков (h) хвостовых позвонков (мм) протоцерато-поидов

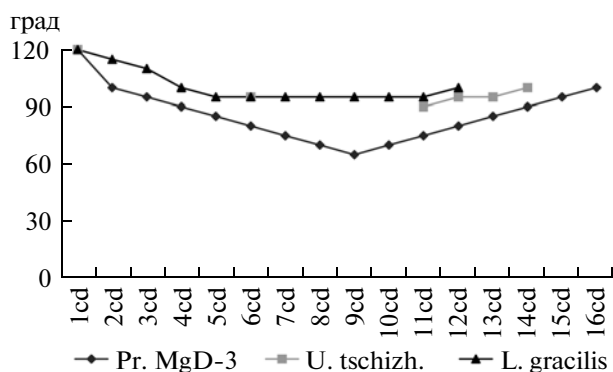
№ п/п	P. andrewsi ZPAL MgD – II/3			“Bagaceratops” sp. ПИН, № 3143/11			U. tschizhovi ПИН, № 3907/11			L. gracilis ПИН, № 4769/9		
	H	h	h/H	H	h	h/H	H	h	h/H	H	h	h/H
1	12.6	13.2	1.05				53	97.0	1.83			
2	13.0	13.9	1.07				51.2					
3	12.7	15.3	1.18				49.3					
4	12.3	16.0	1.3				51.2					
5	10.5	20.4	1.94				52.8					
6	11.0	19.2	1.74				52.8	93.0	1.76			
7	10.2	25.0	2.5				52.7			17.5	42.0	2.3
8	10.1	30.0	2.97				52.6			17.1	43.0	2.45
9	10.2	33.7	3.3				52.5			16.4	43.0	2.45
10	9.9	34.3	3.46				51.2			16.0	43.5	2.5
11	9.5	35.6	3.75	16.0			49.8	121.0	2.5	17.0	44.0	2.5
12	10.0	38.4	3.84	15.3			48.4			19.0	44.0	2.4
13	10.0	39.0	3.9	14.7			47.0			18.5	42.0	2.3
14	9.6			14.5	77.0	5.31	46.7			18.0	38.0	2.1
15	8.8			14.3	79.0	5.52	46.4			18.0	36.0	2.0
16	8.0			13.9			46.0			17.0	35.0	2.05
17				13.8			45.0			16.5	34.0	2.06
18				13.5			43.9			15.5	33.0	2.1
19				13.2			42.9			15.5	33.0	2.1
20				12.8			41.8			16.5	33.0	2.0
21				12.5	54.0	4.32	41.0			17.0	32.0	1.9
22				12.0	53.0	4.42	40.1					
23							39.0					

*Объяснение:* h/H – относительная длина остистого отростка. У P. andrewsi длина остистых отростков 2cd и 3cd реконструирована, а у 13cd восстановлена по отпечатку на породе.

Остистый отросток 14cd у “Bagaceratops” sp. не изображен на рис. 1, e, но имеется в наличии.

95°–100° (3cd). На 4cd обсуждаемый отросток ориентирован вертикально (т.е. этот позвонок можно назвать антиклинальным), на 5cd он наклонен вперед под углом 80°–85° (рис. 1, a, 2). Далее назад наклон остистых отростков продолжает уменьшаться до 65°–70° на 8–10cd, затем он вновь увеличивается и на 13cd становится равным 80°–85°. Остистый отросток 14 (15?)cd, вероятно, направлен вертикально, на последующих позвонках он слегка наклонен назад. Подобная смена наклона остистых отростков на 1–13 (14?) cd имеется у всех имеющихся Protoceratops и Bagaceratops вне зависимости от пола и возраста (рис. 1, в, z, e). Здесь же отметим, что у “Bagaceratops” sp., экз. ПИН, № 3143/11 остистые отростки 14cd и 15cd были сломаны в основании и срослись при жизни животного. Последнее могло повлиять на их наклон и искривленность в сагиттальной плоскости (рис. 1, e). Об отсутствии встречного склоне-

ния этих отростков в передней части хвоста у взрослого самца U. tschizhovi можно судить по остистым отросткам 6cd и 12cd, первый из которых наклонен назад, а у второго основание отклонено назад, но дорсальнее он выгибается дугой, принимая далее вертикальное положение (рис. 1, u, κ). Последующие, вероятно, за 15cd позвонки вновь немного отклонены назад. У L. gracilis остистые отростки наклонены немного назад на всех хвостовых позвонках (Sternberg, 1951), но степень их наклона меняется – сначала уменьшается от 115°–120° (1cd) до 95° (5–11cd), потом постепенно увеличивается. Заметим, что ход изменения наклона остистых отростков у Leptoceratops почти совпадает с таковым у Varanus salvator. Разница заключается в количестве позвонков, сохраняющих угол наклона 95°, которых у последнего в два раза больше, чем у Leptoceratops.

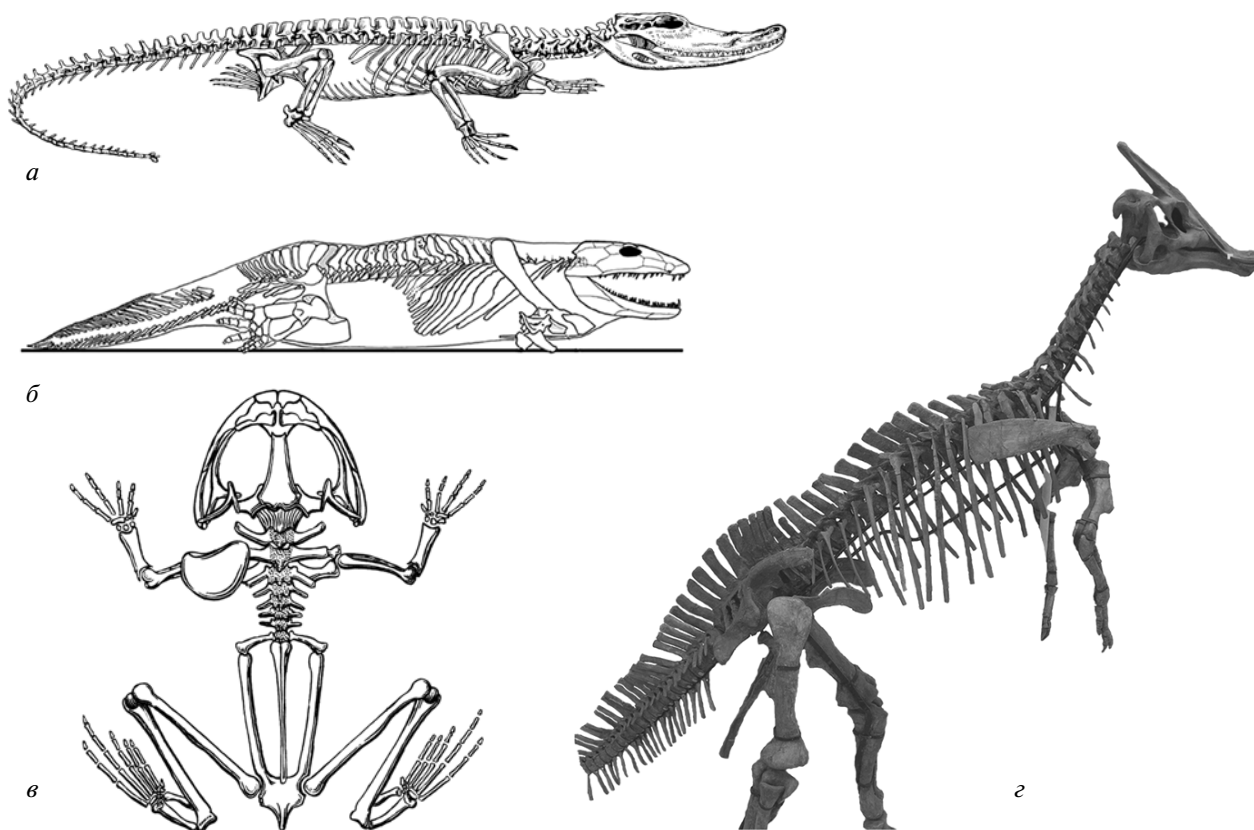


**Рис. 2.** Изменение углов наклона (в градусах) остистых отростков вдоль передней части хвостового отдела позвоночного столба у *Protoceratops andrewsi*, экз. ZPAL MgD – П/3 (*Pr. MgD-3*), *Udanoceratops tschizhovi*, экз. ПИН, № 3907/11 (*U. tschizh.*) и *Leptoceratops gracilis*, экз. ПИН, № 4769 (*L. gracilis*). Объяснения: на оси абсцисс приведены порядковые номера хвостовых позвонков.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Встречное склонение остистых отростков по отношению к переходному позвонку в туловищной области позвоночного столба известно у мно-

гих современных (Домбровский, 1935; Slijper, 1946a, b; Терещенко, 1986) и некоторых ископаемых (Ahlberg et al., 2005) животных (рис. 3). Впервые этот феномен, называемый антиклинией, был изучен у млекопитающих, степень выраженности которой связана с активностью разгибания (изгибу дугой вниз) спины (Домбровский, 1935; Slijper, 1946a, b; Kummer, 1959). В свою очередь, сгибание спины происходит в результате сокращения вентральной мускулатуры, объединяющей пояса передних и задних конечностей (Slijper, 1946a). Согласно Б. Домбровскому (1935), у животных, использующих активные сгибательно-разгибательные движения во время локомоции, наблюдается относительно резкий переход по ориентации остистых отростков, что ведет к сокращению числа переходных позвонков до одного, который располагается в пределах середины туловища. Э. Слайпер (Slijper, 1946b), изучая осевой комплекс (*body-axis*) как орган локомоции животного в позвоночном столбе, выделял три зоны: преантиклинальную, антиклинальную и постантиклинальную, в которых остистые отростки на позвонках направлены соответственно назад, вертикально и вперед. Давая биомеханическую интерпретацию антиклинции, он отмечал,



**Рис. 3.** Скелеты современных и ископаемых тетрапод: *a* – крокодил (*Alligator mississippiensis*), *б* – ихтиостега (по: Ahlberg et al., 2005, рис. 1, *a*), *в* – лягушка (*Rana* sp.), *г* – *Saurolophus angustirostris* (экз. ПИН, № 551/8); *a*, *б*, *г* – вид сбоку, *в* – вид сверху. Объяснения в тексте.

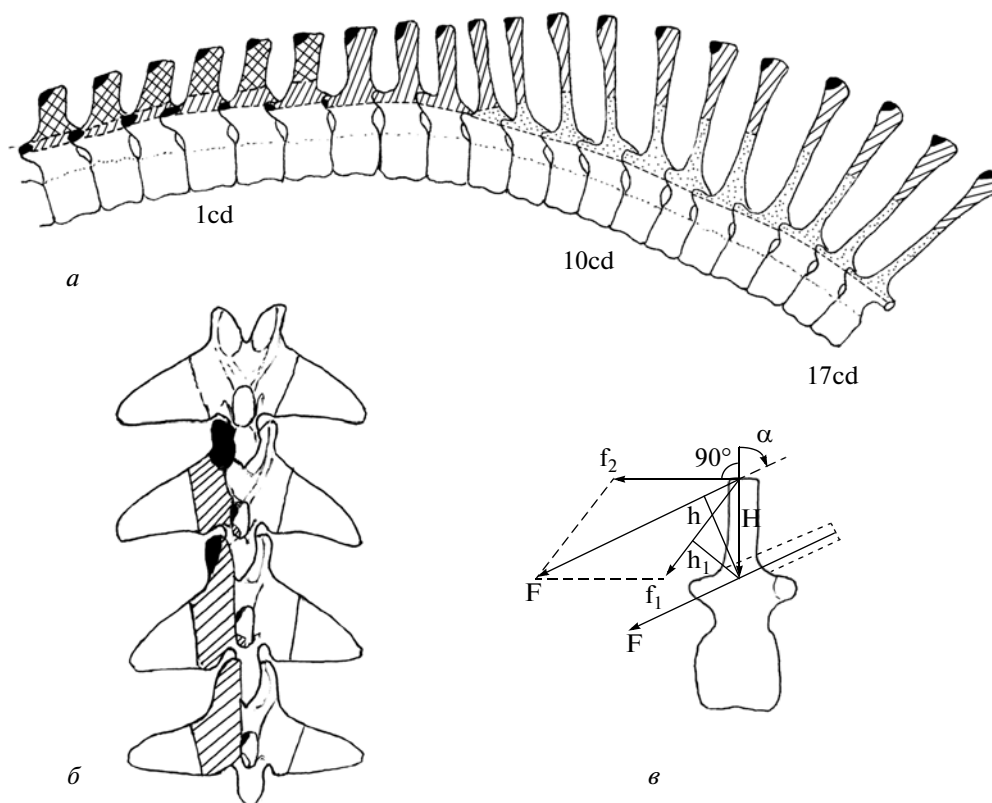
что остистые отростки являются рычагами, с помощью которых двигаются позвонки, а их ориентация определяется направлением, величиной и углом приложения сил эпаксиальных мышц, прикрепленных к этим отросткам. Сохранение равновесия остистого отростка достигается равенством моментов сил, действующих на него разнонаправленных мышц, относительно оси вращения, проходящей через межпозвонковый диск. Если на отросток действуют две мышцы, то ведущей будет та, сила которой больше. При этом эффективность действия ведущей мышцы будет наибольшей при ее прикреплении к остистому отростку под наиболее выгодным углом, близким к  $90^\circ$ , что достигается его склонением в сторону действия этой мышцы. Если к отростку крепятся две мышцы, направленные в разные стороны и равные по силе, то его наклон будет промежуточным, а высота зависит от их важности. Б. Кумер (Kummer, 1959), давая математическое обоснование действия остистых отростков, предположил, что антиклина является функциональным приспособлением для разгибания спины.

На основании исследования особенностей строения позвоночного столба и осевой мускулатуры амфибий и варанов (*Varanus*) было предложено расширить понятие антиклинции, традиционно применяемое к остистым отросткам спинных позвонков млекопитающих, и на другие отростки позвонков (поперечные, вентральные), полагая, что этот феномен имеет единый биомеханический смысл (Терещенко, 1986). При этом антиклинальная зона совпадает с местом, вокруг которого формируется механизм изгибания данного участка позвоночного столба. Тогда как малую длину отростка можно связать либо с повышением эффективности действующей на него мускульной силы, либо с увеличением пространства между отростками рядом стоящих позвонков (Slijper, 1946a, b). Соответственно, положение антиклинных позвонков указывает не только плоскость изгибания данного участка позвоночного столба, но и его специализацию к определенному типу изгибания (Терещенко, 1986). Антиклинция остистых отростков свидетельствует о специализации данного участка позвоночного столба к разгибанию (дорсальной флексии), вентральных отростков — к сгибанию (вентральной флексии), поперечных — к изгибанию дугой в бок (латеральной флексии). Например, наличие антиклинции остистых отростков на предхвостовых позвонках у крокодилов (рис. 3, а) можно связать с возможностью их бегать “галопом” (Cott, 1961; Webb, Gans, 1982 и др.), у лягушек (*Rana*) — с прыжковой формой передвижения, у ихтиостеги (рис. 3, б) — со способностью передвигаться по суше подобно гусенице пяденицы (“inchworm” movement: Ahlberg et al., 2005). Встречная ориентация поперечных отростков в туловище у большинства Анига

(рис. 3, в), а также в хвосте некоторых *Urodela* и ящериц (*Lacertidae*) связана, вероятнее всего, с активным изгибанием данного участка тела в горизонтальной плоскости. В частности, при медленной локомоции по суше у некоторых лягушек и жаб (*Bufo*) и плавании у японского скрытожаберника (*Megalobatrachus japonicus* Osawa, 1902). Вараны (*Varanus*) и некоторые сцинки (*Eumeces schneideri* Daud., 1802) используют хвост в качестве оружия, хлеща им из стороны в сторону (Даревский, 1969; Алекперов, 1978). Присутствие антиклинции вентральных отростков в шейном и начале грудного отделов, где наклон гипапофизов спереди назад меняется от направленного назад к таковому вперед, можно объяснить активным сгибанием шеи во время кивковых движений головой при ходьбе, явлением, хорошо известным у птиц (Stolpe, 1932; Хайнд, 1975).

На основании вышесказанного можно предположить, что антиклинция остистых отростков в грудно-крестцовой области позвоночного столба у гадрозавров (*Ornithischia*), в частности *Saurolophus angustirostris* (рис. 3, з), свидетельствует не об отсутствии подвижности между этими позвонками (Maryańska, Osmólska, 1983, 1984), а, наоборот, о присутствии активного изгибания задней половины туловища в вертикальной плоскости. При этом окостеневшие сухожилия, вероятно, могли ограничивать, но не мешали подвижности позвоночного столба (Юрьев, 1954, 1964; Alexander, 1989). Соответственно, и антиклинцию остистых отростков в передней трети хвоста у *Protoceratops* и *Bagaceratops* можно связать с его адаптацией к разгибанию (подниманию над субстратом). Однако остается не ясным, почему такой адаптации нет у *Udanoceratops* и *Leptoceratops*, а также, каким образом она сформировалась в хвосте у *Protoceratops* и *Bagaceratops*.

Для решения этого вопроса мы обратили внимание на строение остистых отростков и крепящейся к их вершинам эпаксиальной мускулатуры в хвосте у крупных современных рептилий (*Varanus griseus*, *V. salvator* и *Alligator mississippiensis*). Было обнаружено, что у протоцератопоидов и исследованных современных рептилий по ходу хвостового отдела позвоночного столба сходно меняется высота и наклон остистых отростков. В частности, чем ниже остистые отростки, тем сильнее они наклонены назад. Это наблюдается как у разных форм, так и в серии хвостовых позвонков одной формы. Например, у *V. griseus*, *Leptoceratops* и *Udanoceratops* остистые отростки ниже и более наклонены назад, чем у *V. salvator*, *A. mississippiensis*, *Protoceratops* и *Bagaceratops*. Учитывая это, можно предположить, что строение эпаксиальной мускулатуры хвоста у протоцератопоидов и упомянутых современных рептилий было примерно одинаковое (рис. 4, а, б).



**Рис. 4.** Схемы хвостовых позвонков *Protoceratops*: *a*, *b* – предполагаемые участки крепления некоторых эпаксиальных мышц: *a* – 6sc–17cd, *b* – 2–5cd; *c* – позвонок, на остистый отросток которого действуют две однонаправленные силы  $f_1$  и  $f_2$ , результирующая которых ( $F$ ) указывает оптимальный угол его наклона (изображенный пунктиром), чтобы было сохранено равновесие отростка (как рычага) при данном распределении сил; *a*, *c* – вид сбоку, *b* – вид сверху. Обозначения: *a*, *b* – черным цветом выделены зоны крепления *m. semispinalis superficialis* (поверхностный слой), наклонными линиями – *m. semispinalis profundus* (средний слой), перекрещивающимися – *m. spinalis* (глубокий слой), точками – *m. tendinoarticularis*;  $h$  и  $h_1$  – перпендикуляры, опущенные на векторы из неподвижной точки,  $H$  – длинная ось остистого отростка,  $\alpha$  – угол подхода мускула  $F$  к отростку. Объяснения в тексте.

В процессе поиска корреляции между наклоном и высотой остистых отростков и действующей на них эпаксиальной мускулатуры у полосатого варана и крокодила выяснилось, что, опираясь на исследования Сляйпера (Slijper, 1946a, b), можно объяснить только наблюдаемое у них увеличение высоты и уменьшение наклона назад остистых отростков в середине и конце передней части хвоста. Это связано с увеличением площади крепления эпаксиальных мышц позади 5 (6)cd у полосатого варана и 7 (8)cd у крокодила. В данном случае с креплением на нижней половине остистых отростков *m. tendinoarticularis* (Frey, 1988a) и смещением на их верхнюю половину *m. articularis* (*m. semispinalis*: Zhou et al., 2010). Последнее ведет к более горизонтальному подходу мускулов, отошедших от остистых отростков в каудальном направлении (*m. semispinalis*), а, соответственно, и к уменьшению наклона отростков назад. Однако причины появления антиклинии у *Protoceratops* и *Bagaceratops* и ее отсутствие у *Udanoceratops* и *Leptoceratops* остались не ясны.

Наши исследования показали, что наклон остистого отростка и направление тяги крепящегося к нему мускула могут не совпадать. В частности, у варанов на задних хвостовых позвонках от ориентированных назад остистых отростков сухожилия *m. tendinoarticularis* тянутся вперед.

Ответы на возникшие вопросы были найдены при рассмотрении их с позиции сохранения остистым отростком (действующим как рычаг) механического равновесия. Обращаясь к теоретической механике, отметим, что для сохранения равновесия рычага необходимо, чтобы алгебраическая сумма моментов действующих сил относительно неподвижной точки равнялась нулю (Жуковский, 1939). Применительно к нашему материалу это означает, что мышцы, крепящиеся к остистому отростку с разных сторон, должны уравновешивать друг друга, т.е. суммарные моменты результирующих сил должны быть равны, а направление равнодействующей должно совпадать с длинной осью остистого отростка. Например, если на вершину остистого отростка действуют две мыш-



цы, направленные в одну сторону, то сумма моментов сил тяги этих мускулов относительно неподвижной точки (центра основания остистого отростка) будет равна моменту результирующей силы их взаимодействия относительно той же точки (рис. 4, в). Однако эта система не равновесна. Тогда для сохранения равновесия остистого отростка и во избежание возникновения изгибающего момента в его основании, равного сумме моментов внешних сил, действующих на его вершину (Степин, 1968), высота отростка должна равняться нулю. В противном случае он должен быть переориентирован в противоположную сторону к результирующей силе тяги двух действующих на отросток мускулов до тех пор, пока она не совпадет с длинной осью отростка (рис. 4, в, остистый отросток изображен пунктирной линией). Здесь же отметим, что если позвонки с редуцированными остистыми отростками хорошо известны в шейном отделе позвоночного столба млекопитающих и некоторых динозавров, то мускулов с углом подхода к отростку, равному нулю, не существует. В случае если отросток наклонен в противоположную сторону к направлению действия мускула, тем самым уменьшая его угол подхода к отростку и сводя до минимума действие изгибающего момента, то достичь равновесия можно путем фиксации его с соседними остистыми отростками межостистой связкой, как это, например, наблюдается у современных рептилий в задней части хвоста.

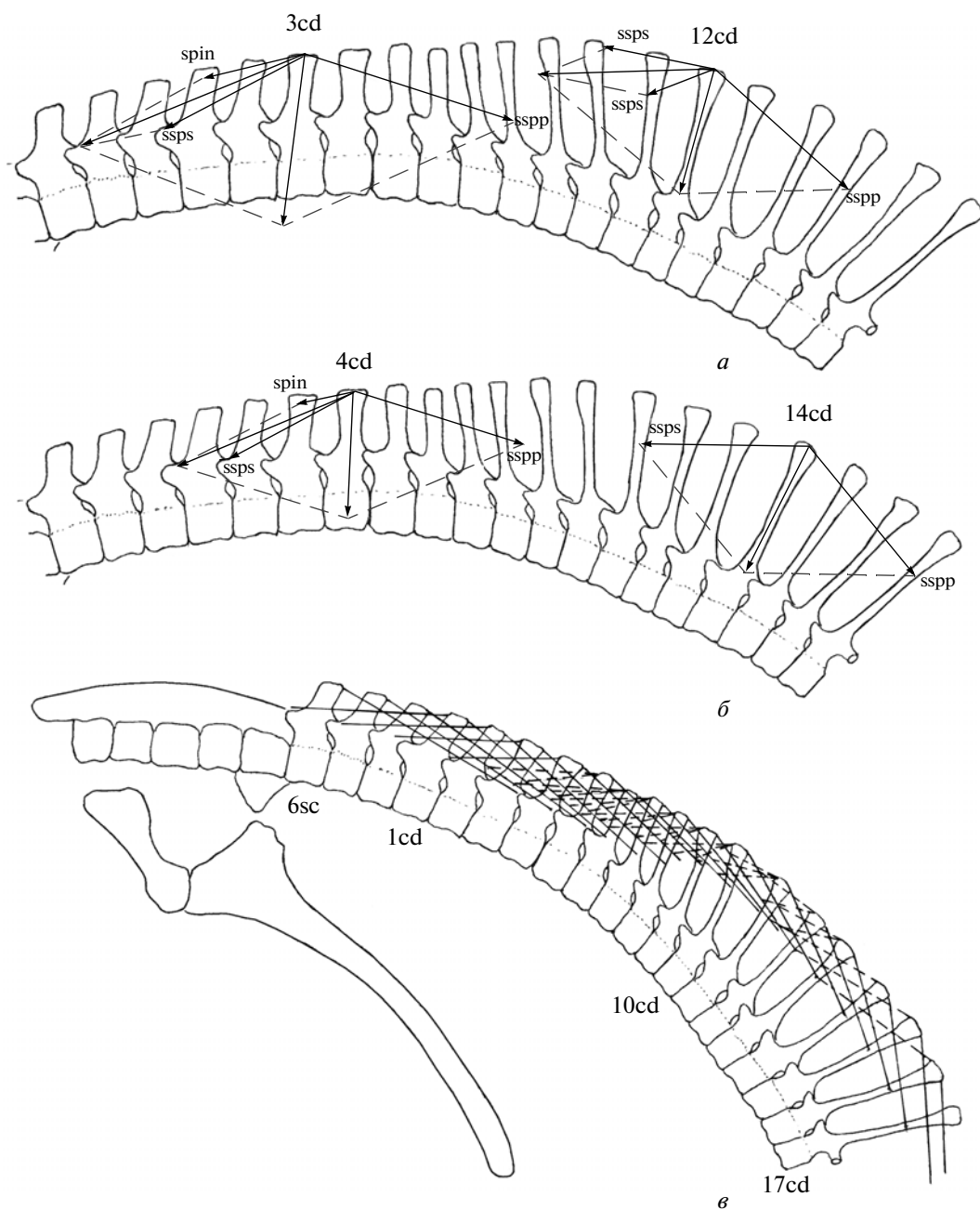
Таким образом, если исследования Сляйпера были направлены на объяснение зависимости наклона и высоты остистых отростков от действия на них мускулов на всем протяжении анатомического участка позвоночного столба, то мы рассматриваем эту взаимосвязь по отношению к одному позвонку вне зависимости от его положения в позвоночнике.

Суммируя вышесказанное, можно предположить, что у рогатых динозавров Монголии рост длины остистых отростков от 1cd к 13 (14)cd связан с увеличением высоты профиля хвоста и расщеплением по их боковой поверхности двух эпаксиальных мускулов. Последнее ведет к уплощению хвоста с боков, особенно в его средней части. Изменение наклона остистых отростков зависит, главным образом, от преобладания нагрузок, действующих в противоположную сторону по отношению к тем, которые совпадают с направлением их наклона (рис. 5, а). Соответственно, при равенстве этих нагрузок остистый отросток примет вертикальное положение вне зависимости от его длины (рис. 5, б). При этом на участке 5–13cd более горизонтальное положение мускулов, отошедших от них в каудальном направлении, способствует дополнительному склонению остистых отростков вперед (рис. 5, в). Последнее, на фоне увеличения длины обсуждаемых

отростков в ряду *Leptoceratops*, *Udanoceratops*, *Protoceratops* и *Bagaceratops*, приводит к появлению антиклинции у последних двух из указанных протоцератопидов, которая сопряжена не с адаптацией хвоста к разгибанию, а с сохранением остистыми отростками механического равновесия. При этом длина сухожилий эпаксиальных мускулов, по нашему мнению, может косвенно указывать на величину силы тяги мускула, действующего на отросток, но не связана с типом локомоции животного, как это полагают некоторые ученые (Zhou et al., 2010).

Отмеченное выше смещение остистого отростка назад относительно тела позвонка от 1cd к 11cd, вероятнее всего, связано с уменьшением подвижности между позвонками, которая осуществляется в суставах зигапофизов. При этом смещение центра сустава зигапофизов смежных позвонков назад относительно их межпозвонкового диска ведет к уменьшению допустимой вертикальной и горизонтальной подвижности между ними, которая станет неопределенно мала, когда уровень суставов зигапофизов будет вынесен за пределы межпозвонкового диска. Это связано с тем, что фасетками зигапофизов задаются оси вращения, а диск определяет пределы поворотов вокруг этих осей, работая в качестве короткой толстой связки, коллагеновые волокна которой идут от позвонка к позвонку (Кузнецов, Терещенко, 2010). Поэтому до тех пор пока центр сустава зигапофизов каждой пары позвонков находится в пределах межпозвонкового диска (у *Protoceratops* это 1–10 (11)cd), ошибкой расчетного угла отклонения между позвонками в горизонтальной и вертикальной плоскостях можно пренебречь. У *Udanoceratops* почти все результаты расчетной подвижности до 17cd немного завышены, позади него степень этого превышения возрастает.

Определение подвижности между хвостовыми позвонками показало, что амплитуда движения в горизонтальной плоскости у *Protoceratops* (экз. ПИН, № 3143/7) и *Udanoceratops* намного больше, чем в вертикальной (рис. 6). При этом у первого горизонтальная подвижность примерно в 2 раза больше, чем у последнего, а в средней части хвоста эта разница может быть еще существенней (рис. 6, а). В противоположность горизонтальной, вертикальная подвижность у *Protoceratops* немного больше, чем у *Udanoceratops*, а между 6–9cd она полностью совпадает (рис. 5, б). Повышенная подвижность хвоста в горизонтальной плоскости у *Protoceratops* согласуется с более высокими остистыми отростками, чем у *Udanoceratops*, особенно в его средней части. Ход кривых изменения вертикальной подвижности между хвостовыми позвонками у *Udanoceratops*, в отличие от *Protoceratops*, относительно равномерный (рис. 6, б). При этом у обоих просматривается тенденция к понижению подвижности между по-



**Рис. 5.** Схемы позвонков передней части хвостового отдела позвоночного столба *Protoceratops*: *a* – распределение предполагаемых нагрузок на остистые отростки 3cd и 12cd, *б* – распределение предполагаемых нагрузок на остистые отростки 4cd и 14cd, *в* – реконструкция *m. semispinalis*, сплошные линии соответствуют перистой части *m. semispinalis*, пунктирные – предположительно его неперистым составляющим. Обозначения: *sspp* – *m. semispinalis profundus*, *ssps* – *m. semispinalis superficialis*, *spin* – *m. spinalis*.

звонками в каудальном направлении для вертикальной флексии и увеличение для латеральной. У *Protoceratops* вертикальная флексия сначала резко уменьшается, от наибольшей (1–4cd) к наименьшей (8–9cd), а затем вновь немного увеличивается (рис. 6, б). Таким образом, в преантиспинальной зоне 1cd занимает переходное положение между неподвижным (6–8sc) и подвижным (2–3cd)

участками. Поскольку антисклиналильный позвонок занимает промежуточное положение между подвижным и малоподвижным участками позвоночного столба в основании хвоста, то в максимально согнутом состоянии он окажется почти на вершине аркообразного изгиба. Таким образом, утверждение, что наибольшая подвижность между антисклиналильными позвонками в вертикальной плоско-

сти должна приходиться на антиклинальную зону (Slijper, 1946b), отражает видимость, а не реальность происходящего. Уменьшенная высота остистого отростка bcd способствовала увеличению межостистого пространства между 5cd и 7cd при максимально разогнутом состоянии хвоста. Когда же хвост был максимально согнут, то по высоте этот отросток не выделялся от окружающих. В свою очередь, наблюдаемое уменьшение ширины остистых отростков в каудальном от крестца направлении можно связать с увеличением межостистого пространства, позволяющим сохранять подвижность между позвонками с увеличивающимися в высоту остистыми отростками, вершины которых, особенно позади 8 (9)cd, становятся все сильнее вытянуты краниокаудально.

Известно, что у крокодилов вершины остистых отростков на всех позвонках тесно связаны с остеодермальной составляющей кожи (Freu, 1985, 1988b). У варанов остеодерм в коже нет, и она свободно прилегает к остистым отросткам туловища и крестца, но тесно связана с ними в районе 5–58cd у *V. griseus* и 5–37cd у *V. salvator*, при общем количестве хвостовых позвонков равно соответственно 87–90 и 76–80. Поскольку у протоцератопидов в коже остеодерм не обнаружено, можно предположить, что связь их остистых отростков с кожей была приблизительно такой же, как у варанов. Расхождения могут касаться только порядковых номеров хвостовых позвонков, тесно связанных с кожей. В данном случае маркером границы крепления кожи к остистым отросткам, в частности у *Protoceratops* и *Bagaceratops*, может являться bcd, позади которого этот контакт вполне возможен. На это указывает относительно малая высота его остистого отростка, свидетельствующая о прерыве подобного контакта у более краниальных позвонков. Понятно, что степень упругости кожи не может существенно влиять на подвижность между позвонками, которая и так мала, особенно позади 13 (14)cd, где она, вероятнее всего, составляла не более 4°. Поэтому можно предположить, что остистые отростки позади 7cd были объединены надостистой связкой, о чем свидетельствует хорошо выраженное переднезаднее расширение их вершин с ямкой для сухожильного эпифиза, как у современных рептилий (Haines, 1969) и млекопитающих (Бровар, 1935, 1940).

Если наши предположения верны, то, в зависимости от степени выраженности переднезаднего расширения на вершинах остистых отростков хвостовых позвонков протоцератопидов, можно попытаться определить мощность (толщину) крепящейся к ним надостистой связки. Небольшое переднезаднее расширение вершин остистых отростков 7–8cd у *Protoceratops* (рис. 1, а) наталкивает на мысль о наличии слабой надостистой связки на этих позвонках. Каудальнее 8cd мощ-

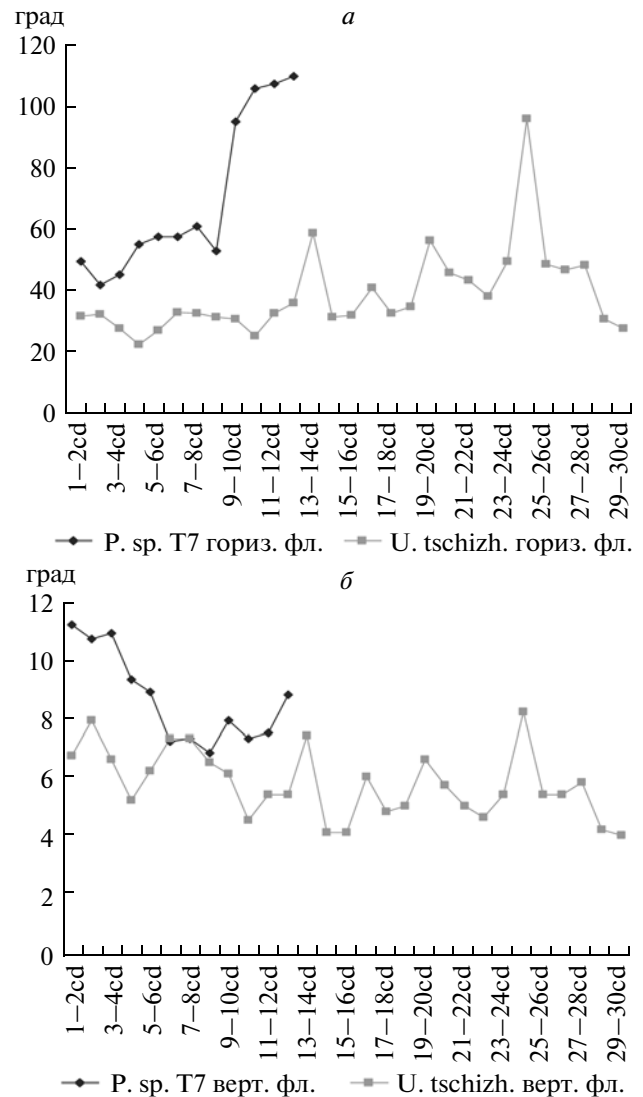


Рис. 6. Изменение углов отклонения (в градусах) между хвостовыми позвонками по ходу позвоночного столба у *Protoceratops andrewsi*, экз. ПИН, № 3143/7 (*P. sp. T7*) и *Udanoceratops tschizhovi*, экз. ПИН, № 3907/11 (*U. tschizh.*): а — латеральная флексия, б — вертикальная флексия. Обозначения: гориз. фл. — горизонтальная (латеральная) флексия, верт. фл. — вертикальная флексия. На оси абсцисс приведены порядковые номера межпозвоночных суставов.

ность надостистой связки быстро увеличивалась, достигая своего максимума позади 9–10cd. Разная форма поперечного сечения остистых отростков средних хвостовых позвонков у *Bagaceratops* (уплощенная в краниокаудальном направлении в середине, хотя и слегка сжатая с боков у вершины; рис. 1, ж) и *Protoceratops* (круглая) свидетельствует об относительно более “толстой” надостистой связке у *Bagaceratops*. Соответственно, у *Udanoceratops* и *Leptoceratops* надостистая связка, вероятно, присутствовала на тех же позвонках, что и у *Bagaceratops* и *Protoceratops*, но ее тол-

щина была меньше. Однако, судя по продольно овальной форме обсуждаемых отростков на последующих за 10cd у *Udanoceratops* и сжатой с боков их форме у *Leptoceratops*, можно с уверенностью сказать, что данная связка на средних и задних хвостовых позвонках у первого была несколько толще, чем у последнего. Понятно, что от толщины надостистой связки зависит ограничение дорсовентральной подвижности между позвонками.

Если допустить, что высота хвоста у протоцератопоидов коррелирует с длиной остистых отростков, то его ширина во многом зависит от длины выступления хвостовых ребер (Терещенко, 2008). Заметим, что у *Bagaceratops*, *Protoceratops* и *Udanoceratops* эти ребра прослеживаются до 14–16cd, а не 30cd, как это считалось ранее для *Protoceratops* (Brown, Schlaikjer, 1940). У *Leptoceratops* следы упомянутых ребер исчезают позади 18cd (Sternberg, 1951). Заметим, что у крокодила поперечные отростки исчезают позади 15 (16)cd, у полосатого варана они прослеживаются почти до конца хвоста, хотя и тот и другой хорошо плавают. Вероятно, у последнего это связано с сочетанием функций хвоста как органа плавания, так и оружия. Расположив протоцератопоидов по степени убывания высоты их сжатого с боков хвоста, мы получим ряд протоцератопоидов, отражающий специфику каждого таксона к определенной среде обитания. В частности, *Bagaceratops* вел преимущественно водный образ жизни, *Protoceratops* – полуводный, *Udanoceratops* – факультативно водный, а *Leptoceratops* – преимущественно наземный (Терещенко, 2004, 2008). В этой последовательности можно усмотреть адаптацию хвоста животного не только к плаванию, но и передвижению по суше – сопротивлению верхней половины хвоста к поперечным силам, стремящимся раскачать его из стороны в сторону. Обращая внимание на форму поперечного сечения остистых отростков 10–12cd и последующих позвонков в ряду указанных протоцератопоидов, заметим, что чем выше хвост животного, тем больше ширина остистых отростков на обсуждаемых позвонках. Соответственно, чем больше толщина отростка, тем эффективнее сопротивление его к упомянутым поперечным силам.

Высота остистых отростков и степень выступления хвостовых ребер непосредственно связаны с объемом мускулатуры, которая увеличивается в указанном ряду от *Leptoceratops* к *Bagaceratops*. Поскольку *Bagaceratops* и *Protoceratops* были животными мелких и средних размеров (1–2.5 м), а *Udanoceratops* и *Leptoceratops* достигали 3–4 м, и площадь поперечного сечения средней части хвоста у первых была в 1.5–2 раза больше, чем у последних (Терещенко, 2001, 2008), то можно предположить, что у *Bagaceratops* и *Protoceratops* хвост был более тяжелым, по сравнению с массой их те-

ла, чем у *Udanoceratops* и *Leptoceratops*. Однако, функциональное приспособление для разгибания хвоста (антиклина) позволяло первым из упомянутых поднимать его с такой же степенью легкости, как и тем, у кого этого приспособления не было. Например, самцы могли поднимать хвост во время демонстрационного поведения, а самки – во время откладывания яиц. В частности, самки *Protoceratops* выкладывали яйца тремя-четырьмя концентрическими кругами (Михайлов, 1997) в количестве 34–36 штук (Brown, Schlaikjer, 1940). Поскольку клоака у рогатых динозавров находилась позади седалищного симфиза (Romer, 1927), то для ее увеличения самкам необходимо было поднимать хвост не менее 17-ти раз в течение одной кладки. Опускание хвоста могло происходить при расслаблении эпаксиальной мускулатуры (от собственной тяжести) в момент переступания при подготовке к откладыванию очередной пары яиц.

Когда хвост животного удерживался на весу, то на него действовала пара сил, одна из которых – реактивная сила опоры задних конечностей – стремилась поднять крестец и основание хвоста, другая – инертная масса хвоста, аналогичная моменту инерции (Хендель, 1959), – опустить хвост, то есть согнуть его дугой вверх. Однако высокие остистые отростки хвостовых позвонков вместе с надостистой связкой работали по принципу сложной фермы, где нижний пояс представлен телами позвонков, верхний – надостистой связкой, стойки – остистыми отростками (Бровар, 1935, 1940). Поэтому, чем выше остистые отростки и меньше подвижность между позвонками в вертикальной плоскости, тем легче сопротивляемость данного участка позвоночника к сгибанию. Согласно В.Я. Бровару (1935), если между позвонками имеется повышенная подвижность и надостистая связка либо плохо выражена, либо отсутствует, то в качестве растяжек начинают функционировать мускулы, крепящиеся к вершинам остистых отростков, включая и *m. interspinalis*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, осевой комплекс хвоста протоцератопоида, для движений в вертикальной плоскости, можно представить в виде сложной фермы с участками пониженной (в его основании) и повышенной (особенно в средней части) жесткости, в которой наклон стоек (остистых отростков) определен законом сохранения равновесия рычага. При этом уменьшение подвижности между позвонками в вертикальной плоскости, в каудальном от крестца направлении, в основном связано со смещением основания остистого отростка относительно тела позвонка назад, выводя ось поперечного вращения за пределы межпозвонкового диска. Удлинение остистых отростков

в ряду *Leptoceratops*, *Udanoceratops*, *Protoceratops*, *Bagaceratops*, связанное со степенью адаптации к плаванию, ведет к появлению антиклинции в передней части хвоста (1–15cd) у *Protoceratops* и *Bagaceratops*. Последняя в наземных условиях способствует подъему утяжеляющегося хвоста. Увеличение толщины надостистой связки, наблюдаемое в указанном ряду протоцератопидов, отражает степень сопротивления к расхождению остистых отростков во время сгибания средней части хвоста (16–23cd), когда он поднят над землей. При медленном передвижении, когда хвост животного волочится по земле, от высоты его профиля зависит степень бокового раскачивания. Соответственно, чем выше остистые отростки, тем форма их поперечного сечения становится более увеличенной в толщину, и тем эффективнее они противодействуют поперечным силам, стремящимся раскачать его из стороны в сторону.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов А.М.* Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: ЭЛМ, 1978. 264 с.
- Бровар В.Я.* Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных) // Тр. Моск. зоотех. ин-та. 1935. Т. 2. С. 217–251.
- Бровар В.Я.* Анализ соотношения между весом головы и длиной остистых отростков грудных позвонков // Арх. анат. гистол. и эмбриол. 1940. Т. 24. № 1. С. 54–75.
- Даревский И.С.* Подотряд ящерицы (Sauria) // Жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: Просвещение, 1969. С. 202–319.
- Домбровский Б.* Антиклинция у млекопитающих и ее функциональное освещение // Зоол. журн. 1935. Т. 14. Вып. 1. С. 37–42.
- Жуковский Н.Е.* Теоретическая механика. М.–Л.: Оборонгиз, 1939. 420 с.
- Кузнецов А.Н., Терещенко В.С.* Методика расчета боковой и вертикальной подвижности между платицельными позвонками у тетрапод // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 83–99.
- Михайлов К.Е.* Как гнездились динозавры // Наука и жизнь. 1997. № 3. С. 73–79.
- Степин П.А.* Сопротивление материалов. М: Высшая школа, 1968. 424 с.
- Терещенко В.С.* К вопросу об антиклинции у низших тетрапод // Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1986. Т. 61. Вып. 4. С. 155.
- Терещенко В.С.* Половой диморфизм посткраниального скелета протоцератопсид (*Neoceratopsia*, *Protoceratopsidae*) Монголии // Палеонтол. журн. 2001. № 4. С. 79–89.
- Терещенко В.С.* Некоторые адаптивные особенности строения скелета рогатых динозавров (*Protoceratopoidea*, *Neoceratopsia*) Монголии // Проблемы палеонтологии Центральной Азии (к 35-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции). Сб. тез. докл. междунар. конф. 27–28 мая 2004 г. М.: ПИН РАН, 2004. С. 60–63.
- Терещенко В.С.* Определитель позвонков протоцератопидов (*Ceratopsia*, *Dinosauria*) Монголии // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 59–72.
- Терещенко В.С.* Адаптивная специфика протоцератопидов (*Ornithischia*: *Neoceratopsia*) // Палеонтол. журн. 2008. № 3 С. 50–64.
- Терещенко В.С., Суханов В.Б.* Изменчивость осевого скелета протоцератопидов Центральной Азии // Проблемы палеонтологии Центральной Азии (к 40-летию Совместной Монголо-Российской палеонтологической экспедиции СРМПЭ). Сб. тез. докл. Междунар. конф. 18–19 ноября 2009. М.: ПИН РАН, 2009. С. 83–86.
- Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этиологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Хендель А.* Основные законы физики. М.: Физматгиз, 1959. 284 с.
- Юрьев К.Б.* Обзор сухожильных и связочных окостенений у современных и ископаемых позвоночных // Уч. зап. ЛГУ. Сер. Биол. 1954. Вып. 38. № 181. С. 198–215.
- Юрьев К.Б.* О сухожильных окостенениях у динозавров // Вопросы герпетологии. Л.: ЛГУ, 1964. С. 79–80.
- Alexander R. McN.* Dynamics of dinosaurs and other extinct giants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1989. 167 p.
- Ahlberg P.E., Clack J.A., Blom H.* The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega* // Nature. 2005. V. 437. P. 137–140.
- Brown B., Schlaikjer E.M.* The structure and relationship of *Protoceratops* // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1940. V. 40. Art. 3. P. 133–265.
- Cott H.B.* Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*, in Uganda and Northern Rhodesia // Trans. Zool. Soc. Lond. 1961. V. 29. № 4. P. 211–311.
- Frey E.* Biomechanics of terrestrial locomotion in crocodiles // Konstruktionsprinzipien lebender und ausgestorbener Reptilien. Konzepte SFB 230. Stuttgart. 1985. Hf. 4. S. 145–169.
- Frey E.* Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin // Stuttgart. Beitr. Naturk. Ser. A. 1988a. № 424. S. 1–106.
- Frey E.* Das Tragsystem der Krokodile – eine biomechanische und phylogenetische Analyse // Stuttgart. Beitr. Naturk. Ser. A. 1988b. № 426. S. 6–60.
- Haines R.W.* Epiphyses and sesamoids // Biology of the Reptilia / Ed. C. Gans, A.d'A. Bellairs, T.S. Parsons. L.–N.–Y., 1969. V. 1. P. 81–115.
- Kummer B.* Baumprinzipien des Saugerskeletes. Stuttgart, 1959. 235 s.
- Maryańska T., Osmólska H.* Some implication of hadrosaurian postcranial anatomy // Acta Palaeontol. Pol. 1983. V. 28. № 1–2. P. 205–207.
- Maryańska T., Osmólska H.* Postcranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on other hadrosaurs // Palaeontol. Pol. 1984. V. 46. P. 119–141.
- Niedźwiedzki G., Singer T., Gierliński G.D. et al.* A protoceratopsid skeleton with an associated track from the Upper Cretaceous of Mongolia // Cret. Res. 2012. V. 33. P. 7–10.
- Romer A.S.* The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs // Acta Zool. 1927. V. 8. P. 225–275.

- Slijper E.J.* Over de wervelkolom van ouze huisdieren // Tijdschrift Diergeneeskunde. 1946a. T. 71. № 17. P. 677–687.
- Slijper E.J.* Comparative biologic-anatomical investigation on the vertebral column and spinal musculature of mammals // Verhandl. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Sect. 2. 1946b. V. 42. № 5. P. 1–128.
- Sternberg C.M.* Complete skeleton of *Leptoceratops gracilis* Brown from the Upper Edmonton Member on Red Deer River, Alberta // Bull. Nat. Museum Can. 1951. № 123. P. 225–255.
- Stolpe M.* Physiologisch-Anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // J. Ornithol. 1932. Bd. 80. S. 161–247.
- Tereshchenko V.S.* Sexual dimorphism of the postcranial skeleton in a primitive ceratopsian dinosaur, *Protoceratops andrewsi* // 3rd World Congr. Herpetol. 2-10 August 1997. Prague, 1997. P. 207.
- Webb G.J.W., Gans C.* Galloping in *Crocodylus johnstoni* – a reflection of terrestrial activity? // Rec. Austral. Museum. 1982. V. 34. № 12-15. P. 607–618.
- You H.-L., Dodson P.* Basal Ceratopsia // The Dinosauria / Ed. D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska. Princeton University Press. 2004. P. 478–493.
- Zhou C.-F., Gao K.-Q., Fox R.C.* Morphology and histology of lattice-like ossified epaxial tendons in *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia) // Acta Geol. Sin. 2010. V. 84. № 3. P. 463–471.

## Structural Features of Neural Spines of the Caudal Vertebrae of Protoceratopoids (Ornithischia: Neoceratopsia)

V. S. Tereschenko, T. Singer

The structure of caudal neural spines of protoceratopoids displays adaptation for aquatic and terrestrial mode of life. The increasing height of caudal neural spines in the series *Leptoceratops*, *Udanoceratops*, *Protoceratops*, *Bagaceratops* is connected with the extent of adaptation for swimming and changes in inclination of neural spines are connected with the mechanical balance of the lever. Thus, the anterior caudal vertebrae (1cd–15cd) of *Protoceratops* and *Bagaceratops* show an anticlinal, which promotes extension (rise) of a heavy tail in terrestrial conditions. In the middle part of the tail (16cd–23cd), with the greatest height of neural spines, a decrease in width and increase in thickness counteract transverse loads accompanying movements on land. At the same time, the supraspinal ligament prevents divergence of neural spines caused by curvature of the tail as it is raised above the ground.

**Keywords:** Neoceratopsia, protoceratopoids, neural spines, structure, function