

Н. П. Наумов, Н. Н. Карташев

Зоология позвоночных

Часть 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие

Москва
«Книга по Требованию»

УДК 57
ББК 28
Н11

Н11 **Н. П. Наумов**
Зоология позвоночных: Часть 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие / Н. П. Наумов, Н. Н. Карташев – М.: Книга по Требованию, 2023. – 272 с.

ISBN 978-5-458-32573-8

ISBN 978-5-458-32573-8

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

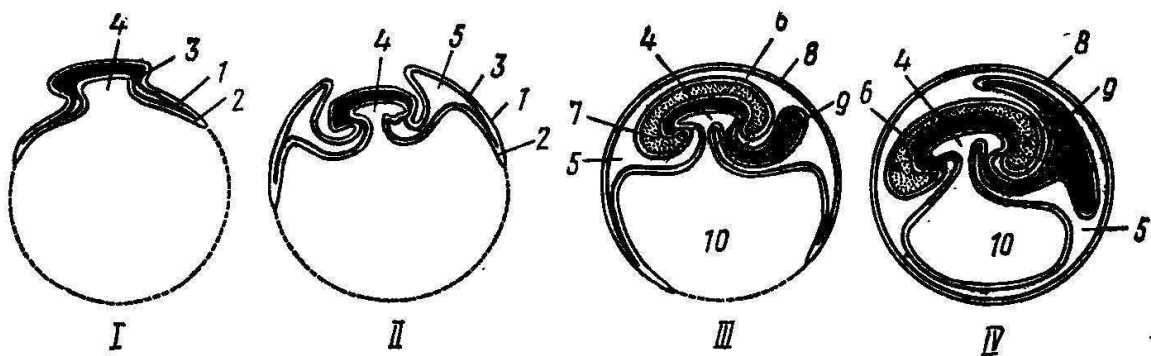


Рис. 1. Образование зародышевых оболочек у птиц (по Шмальгаузену). I—IV — последовательные стадии:

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — мезодерма (ее сгущение обозначает тело зародыша), 4 — полость кишечника, 5 — внезародышевая полость, 6 — амнион, 7 — амниотическая полость, заполненная амниотической жидкостью, 8 — серозная оболочка, 9 — аллантоис, 10 — желточный мешок

задерживающего микробов и споры грибов. Во время эмбриогенеза часть известковых солей растворяется и, поступая внутрь яйца, используется при формировании скелета зародыша.

Эмбриональное развитие. У анамний развивающаяся яйцеклетка претерпевает полное, хотя и неравномерное, дробление. Сформировавшаяся личинка прорывает яйцевые оболочки и выходит в воду, где дышит жабрами. Выросшая личинка земноводных проходит метаморфоз, во время которого образуются конечности наземного типа, формируется легочное дыхание и перестраивается кровеносная система, что позволяет перейти к наземному образу жизни.

У амниот яйцеклетка перегружена желтком. Поэтому дробление идет только на анимальном полюсе, где образуется плавающий на желтке однослойный зародышевый диск. На нем возникает первичная бороздка, в которой часть клеток перемещается под эктодерму, давая начало мезодермальному и энтодермальному слоям. После этого образуются сомиты и начинается формирование всех систем органов. Одновременно по краевым участкам зародышевого диска образуется полая кольцевая складка (полость внутри нее называют внезародышевой). Разрастаясь, она постепенно окружает зародыш, а ее края срастаются так, что наружный и внутренний листки становятся непрерывными (рис. 1): возникают наружная — серозная — зародышевая оболочка и внутренняя оболочка — амнион (отсюда и название амниоты, т. е. имеющие амнион). В результате зародыш оказывается погруженным в амниотическую полость, которая заполняется амниотической жидкостью, выделяемой клетками амниона; эта жидкость предохраняет зародыш от высыхания и механических повреждений и создает для него благоприятную среду¹.

Однако с образованием амниотической полости доступ кислорода к зародышу затрудняется; не может зародыш и выделять в амниотическую полость продукты распада, так как это быстро привело бы к самоотравлению. Опасность того и другого устраняется образова-

¹ Она изотонична жидкостям тела развивающегося зародыша.

нием специального зародышевого органа — аллантоиса, или зародышевого мочевого пузыря. Он развивается как выпячивание задней кишки зародыша и внедряется во внезародышевую полость между амнионом и серозной оболочкой (рис. 1, 9); в него и сбрасываются продукты распада. Одновременно аллантоис служит зародышевым органом дыхания: в его наружной стенке, примыкающей к серозной оболочке, развивается капиллярная сеть, в которой кровь насыщается атмосферным кислородом, проникающим через поры скорлуповой оболочки. У высших млекопитающих аллантоис вместе с примыкающей к нему частью серозной оболочки участвует в образовании плаценты, или детского места, — органа, обеспечивающего обмен между зародышем и материнским организмом. Жаберные щели у зародышей амниот прорываются, но вскоре исчезают; лишь первая жаберная щель преобразуется в полость среднего уха. Жабры не появляются даже и в виде зачатков. Сформировавшийся зародыш прорывает зародышевые и скорлуповые оболочки; он вполне приспособлен к жизни в воздушной среде.

Эти особенности строения яйца и эмбрионального развития были частью тех важных приобретений, которые позволили амниотам в отличие от земноводных полностью порвать с водной средой и заселить все участки суши.

Различия взрослых особей. Особенности строения взрослых амниот, отличающие их от анамний, связаны с приспособлениями к жизни на суше и в той или иной степени затрагивают все системы органов. Кожа анамний проницаема для воды и газов и покрыта слизью, выделяемой многочисленными кожными железами. Она участвует в газовом и водном обмене и удалении продуктов распада. Защитные кожные образования — чешуи, покровные кости — развиваются в соединительнотканном слое кожи. У амниот резко сокращается количество кожных желез (кроме млекопитающих), а поверхностные слои эпидермиса ороговевают (в клетках накапливается кератогиалин), что делает кожу мало проницаемой для воды и газов. Это исключает ее участие в дыхании и выделении, но вместе с тем предохраняет организм от иссушения. Поэтому амниоты смогли заселить и самые сухие местообитания. Защитные роговые образования кожи амниот — чешуи, когти, перья, волосы — производные эпидермиса. Роговые чешуи улучшают защиту тела от механических и химических повреждений, а у птиц и млекопитающих перьевой и волосяной покров выполняет и теплоизолирующую функцию, обеспечивая теплокровность (см. ниже).

Совершенствование опорно-мышечной системы значительно увеличивает подвижность амниот по сравнению с анамниями (земноводными). Это выражается в полном окостенении скелета, в большей дифференцировке позвоночного столба, усилении поясов конечностей и укреплении их связи с осевым скелетом, в большем развитии и дифференцировке мускулатуры.

Усиление челюстей, развитие жевательной мускулатуры и дальнейшая дифференцировка пищеварительного тракта позволили расширить спектр используемых кормов и повысить степень их усвоения. Возрастание потребления кислорода обеспечивается увеличением

поверхности легких и интенсификацией дыхания благодаря образованию грудной клетки. У пресмыкающихся, по сравнению с земноводными, усиливается разобщенность большого и малого кругов кровообращения, а у птиц и млекопитающих они полностью разделены. Число эритроцитов в единице объема крови увеличивается, а их размеры уменьшаются; поэтому возрастает общая поверхность эритроцитов и увеличивается кислородная емкость крови. Параллельно растет масса красного костного мозга — основного органа кроветворения у амниот.

Характерные для анамний мезонефрические почки функционируют только у зародышей амниот. Во второй половине эмбрионального развития формируются метанефрические, или тазовые, почки, одновременно развиваются их протоки — мочеточники. У самок амниот редуцируются мезонефрические почки и вольфовы каналы; сохраняются выполняющие функцию яйцеводов мюллеровы каналы. У самцов сохраняется лишь часть мезонефрической почки, становящейся придатком семенника; вольфовы каналы выполняют функцию семяпроводов. В метанефрической почке, по сравнению с мезонефрической, почечные канальцы (нефроны) заметно усложняются. Выделение продуктов распада идет не только путем фильтрации плазмы из капилляров клубочков в просвет боуменовых капсул, но и секрецией железистыми клетками стенок почечных канальцев. Этот фильтрат — первичная моча, проходя по почечному канальцу, существенно изменяется, так как через его стенки идет обратное всасывание воды и абсорбция ряда нужных организму веществ — солей, органических молекул и т. п. Благодаря этому метанефрическая почка амниот не только служит практически единственным органом выделения, но активно участвует в водном и солевом обмене, обеспечивая экономию воды.

У амниот возрастают относительные размеры головного мозга, особенно переднего (где резко возрастает число нервных клеток в дне мозга — в полосатых телах), и мозжечка. У пресмыкающихся и птиц в крыше переднего мозга увеличиваются скопления нервных клеток (зачатки этих скоплений обнаруживаются у земноводных), а у млекопитающих они разрастаются в кору больших полушарий — неопаллиум, где образуются новые высшие мозговые центры. Изменения в деталях строения рецепторов повышают их эффективность. Органы боковой линии у амниот не развиваются.

Все эти преобразования обеспечивают амниотам, по сравнению с анамниями, в среднем более высокий уровень жизнедеятельности, большую устойчивость по отношению к неблагоприятным изменениям внешней среды. Усложнение высшей нервной деятельности находит свое выражение в возрастании роли индивидуального опыта, в усложнении внутривидовой организации и межвидовых взаимоотношений. Более высокий уровень жизнедеятельности сделал возможным более активные отношения с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды и позволил амниотам заселить практически все биотопы суши. Некоторые группы пресмыкающихся, млекопитающих и птиц вторично освоили водные биотопы, успешно конкурируя в них с первичноводными позвоночными — анамниями.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ, — REPTILIA

Характеристика класса

Пресмыкающиеся — первый класс настоящих первичноназемных позвоночных (Amniota). Относительно крупные, богатые желтком и белком яйца покрыты плотной пергаментообразной оболочкой. Оплодотворение только внутреннее. Эмбриональное развитие идет в воздушной среде с образованием зародышевых оболочек — амниона и серозы — и аллантоиса; личиночная стадия отсутствует. Вылупившееся из яйца молодое животное отличается от взрослых только размерами.

Сухая кожа пресмыкающихся почти лишена желез. Наружные слои эпидермиса ороговевают; в коже образуются роговые чешуи и щитки. Дыхание только легочное. Образуются воздухоносные пути — трахея и бронхи. Дыхание осуществляется при движениях грудной клетки. Сердце трехкамерное. От разделенного неполной перегородкой желудочка самостоятельно отходят три кровеносных ствола: две дуги аорты и легочная артерия. Снабжающие голову сонные артерии отходят только от правой дуги аорты. Большой и малый круги кровообращения полностью не разделены, но степень их разобщения выше, чем у земноводных. Выделение и водный обмен обеспечивают метанефрические (тазовые) почки. Возрастают относительные размеры головного мозга, особенно за счет увеличения полушарий и мозжечка.

Скелет полностью окостеневает. Осевой скелет подразделяется на пять отделов. Удлинение шеи и специализированных первых два шейных позвонка (атлас и эпистрофей) обеспечивают высокую подвижность головы. Череп имеет один затылочный мыщелок и хорошо развитые покровные кости; характерно образование височных ям и ограничивающих их костных височных дуг. Конечности наземного типа с интеркарпальным и интертарзальным сочленениями. Пояс передних конечностей соединен с осевым скелетом через ребра, тазовый пояс сочленяется с поперечными отростками двух крестцовых позвонков.

Заселяют разнообразные наземные местообитания преимущественно в теплых, отчасти в умеренных широтах; часть видов вновь перешла к водному образу жизни. Общий уровень жизнедеятельности заметно выше, чем у земноводных. Однако температура тела непостоянна и в значительной степени зависит от температуры окружающей среды (пойкилотермия).

Происхождение и эволюция пресмыкающихся

Остатки наиболее древних пресмыкающихся известны из верхнекаменноугольного периода (верхнего карбона; возраст примерно 300 млн. лет). Однако их обособление от земноводных предков должно было начаться раньше, видимо, в среднем карбоне (320 млн. лет), когда от примитивных эмболомерных стегоцефалов — антракозавров, подобных *Diplovertebron* (рис. 2), обособлялись формы, видимо, обла-

давшие большей наземностью. Как и их предки, они были еще связаны с влажными биотопами и водоемами, питались мелкими водными и наземными беспозвоночными, но обладали большей подвижностью и несколько большим мозгом; возможно, у них уже началось ороговение покровов.

В среднем карбоне от подобных форм возникает новая ветвь — сеймуриоморф — *Seymouriomorpha*. Их остатки обнаружены в верхнем карбоне — нижней перми. Они занимают переходное положение между земноводными и пресмыкающимися, имея несомненные рептильные черты; некоторые палеонтологи относят их к амфибиям. Строение их позвонков обеспечивало большую гибкость и одновременно прочность позвоночника; намечилось преобразование двух первых шейных позвонков в атлант и эпистрофей. Для наземных животных это создавало важные преимущества при ориентации, охоте за подвижной добычей и защите от врагов. Скелет конечностей и их поясов полностью окостеневал; имелись длинные костные ребра, однако ещё не замыкавшиеся в грудную клетку. Более сильные, чем

у стегоцефалов, конечности приподнимали тело над грунтом. Череп имел затылочный мыщелок (рис. 3); у части форм сохранялись жаберные дуги. Сеймурия, котлассия (найдена на Сев. Двине), как и другие сеймуриоморфы, еще были связаны с водоемами; полагают, что они, возможно, еще имели водных личинок.

Когда сложился присущий амниотам характер размножения и развития яйца в воздушной среде, пока не ясно. Можно предполагать, что это произошло в карбоне при становлении котилозавров — *Cotylosauria* (рис. 4). Крыша их черепа была сплошной и состояла из костей, характерных и для современных пресмыкающихся. Завершилось образование атланта и эпистрофея. Покровные кости пояса передних конечностей были развиты слабее, чем у сеймурии. Конечности у некоторых форм уже поднимали тело над землей. В крестцовом отделе было 2—5 позвонков. Адаптивная радиация этой группы энергично шла в конце карбона и в пермском периоде. Среди них были мелкие похожие на ящериц формы, питавшиеся, видимо, различными бес-



Рис. 2. Скелет амфибии *Diplovertebron*, близкой к группе сеймуриоморф (по Ватсон, из Шмальгаузена, 1964)

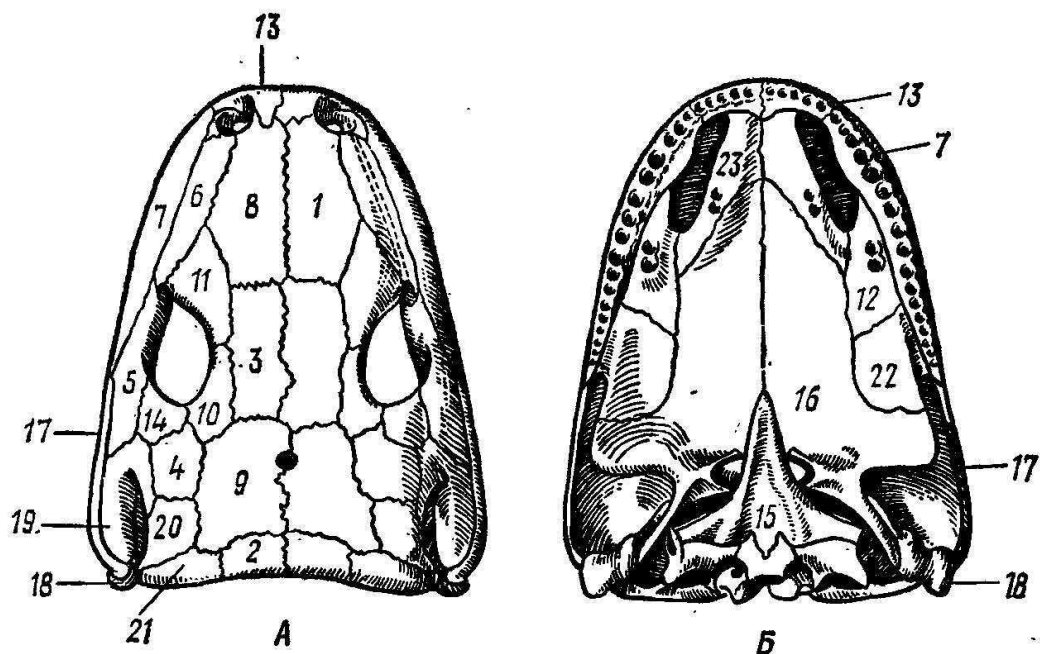


Рис. 3. Череп сеймурии сверху (А) и снизу (Б):

1 — слезно-носовой проток, кости: 2 — заднетеменная, 3 — лобная, 4 — межтеменная, 5 — скуловая, 6 — слезная, 7 — челюстная, 8 — носовая, 9 — теменная, 11, 10 — передн заднелобные, 12 — небная, 13 — предчелюстная, 14 — заглазничная, 15 — парасфеноид, 16 — птеригойд, 17 — квадратно-скуловая, 18 — квадратная, 19 — чешуйчатая, 20 — надвисочная, 21 — височная, 22 — поперечная, 23 — сошник

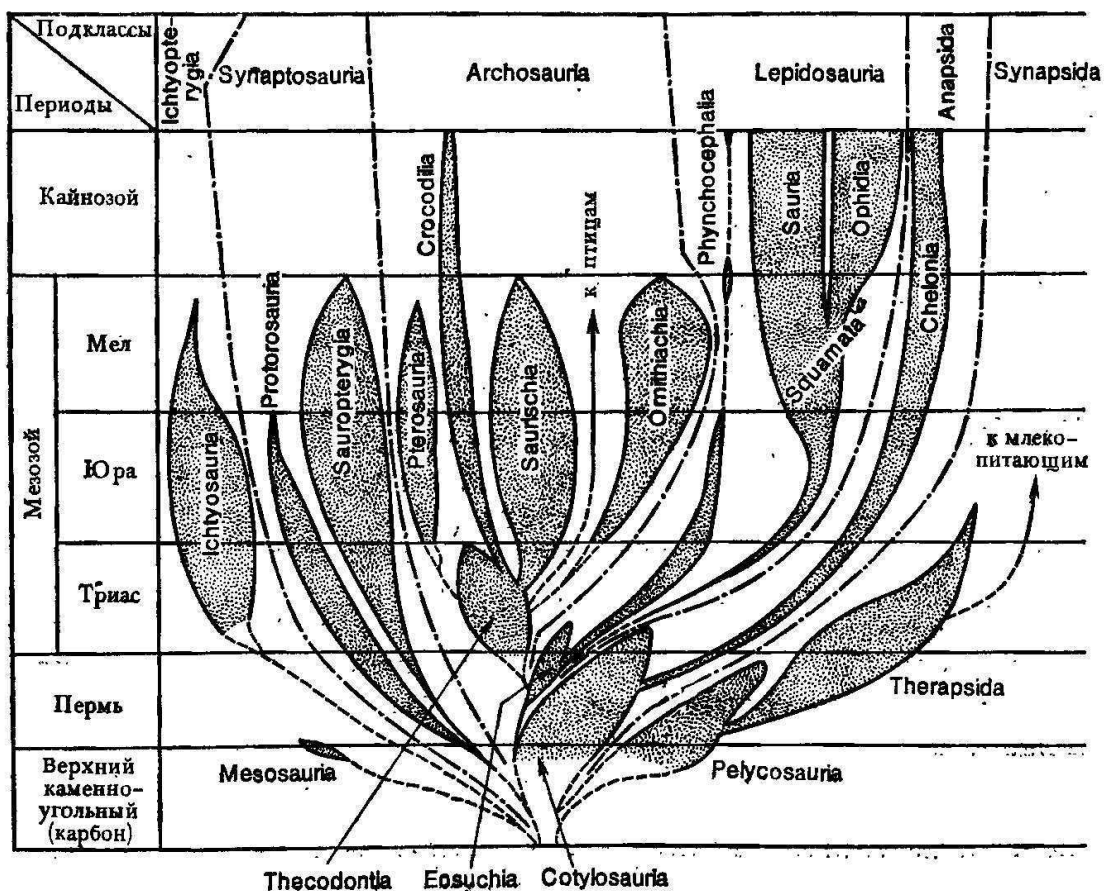


Рис. 4. Филогенетическое древо пресмыкающихся (по Ромеру, с изменен.)

позвоночными, и крупные (длиной до 3 м) массивные растительноядные парейзавры типа северодвинского скутозавра. Часть котилозавров вела полуводный образ жизни, населяя влажные биотопы, а другие, видимо, стали настоящими наземными обитателями.

Теплый и влажный климат карбона благоприятствовал земноводным. В конце карбона — начале перми интенсивное горообразование (поднятие гор Урала, Карпат, Кавказа, Азии и Америки — герцинский цикл) сопровождалось расчленением рельефа, усилением зональных контрастов (похолодание в высоких широтах), уменьшением площади влажных и возрастанием доли сухих биотопов. Это способствовало становлению наземных позвоночных.

Основной предковой группой, давшей все многообразие ископаемых и современных пресмыкающихся, были названные выше котилозавры. Достигнув расцвета в перми, они, однако, вымерли уже к середине триаса, видимо, под воздействием конкурентов — обособившихся от них разнообразных прогрессивных групп пресмыкающихся. В перми от котилозавров отделились черепахи — *Chelonia* — единственные их прямые потомки, сохранившиеся до наших дней. У первых черепах, как, например, у пермской *Eunotosaurus*, резко расширенные ребра еще не образуют сплошной спинной панцирь. Сеймуриоморфы, котилозавры и черепахи объединяются в подкласс *Anapsida*.

Видимо, в верхнем карбоне от котилозавров произошли и два подкласса пресмыкающихся, вновь перешедших к водному образу жизни. Отряд мезозавров (подкласс проганозавров *Proganosauria*) включал мелких — длиной около метра — крокодилоподобных животных с длинными и тонкими зубами (рис. 5). На границе верхнего карбона — нижней перми они жили в водоемах и питались, вероятно, рыбой; могли выползать на сушу. Отряд ихтиозавров (подкласс ихтиоптеригий — *Ichthyopterygia*) появился в триасе и встречался до верхнего мела; прямые предковые формы не обнаружены. В морях мезозойской эры они занимали положение современных китообразных, по внешнему виду были похожи на современных быстроходных рыб (меч-рыба) или дельфинов (конвергентное сходство): веретенообразное тело, вытянутые челюсти, снабженные многочисленными зубами, большой двухлопастный хвостовой плавник; парные конечности — ласты (рис. 5). Размеры их колебались от 1 до 14 м. Питались водными беспозвоночными и рыбами; крупные ихтиозавры поедали более мелких. Несомненно доказанное яйцеживорождение обеспечивало их водный образ жизни.

В подкласс синаптозавров — *Synaptosauria* включают два отряда. Проторозавры — *Protosauria*¹ известны с верхнего карбона; это мелкие животные, внешне напоминавшие ящериц. Вели наземный образ жизни, позже появились древесные и водные формы. Вымерли к началу мела. Значительно более разнообразные и многочисленные зауроптеригии — *Sauropterygia* известны с триаса: вели земноводный образ жизни; некоторые вновь перешли к жизни в воде; в юрском и меловом периоде достигли расцвета. К ним относятся нотозавры и плезиозав-

¹ Некоторые палеонтологи включают проторозавров в подкласс лепидозавров.

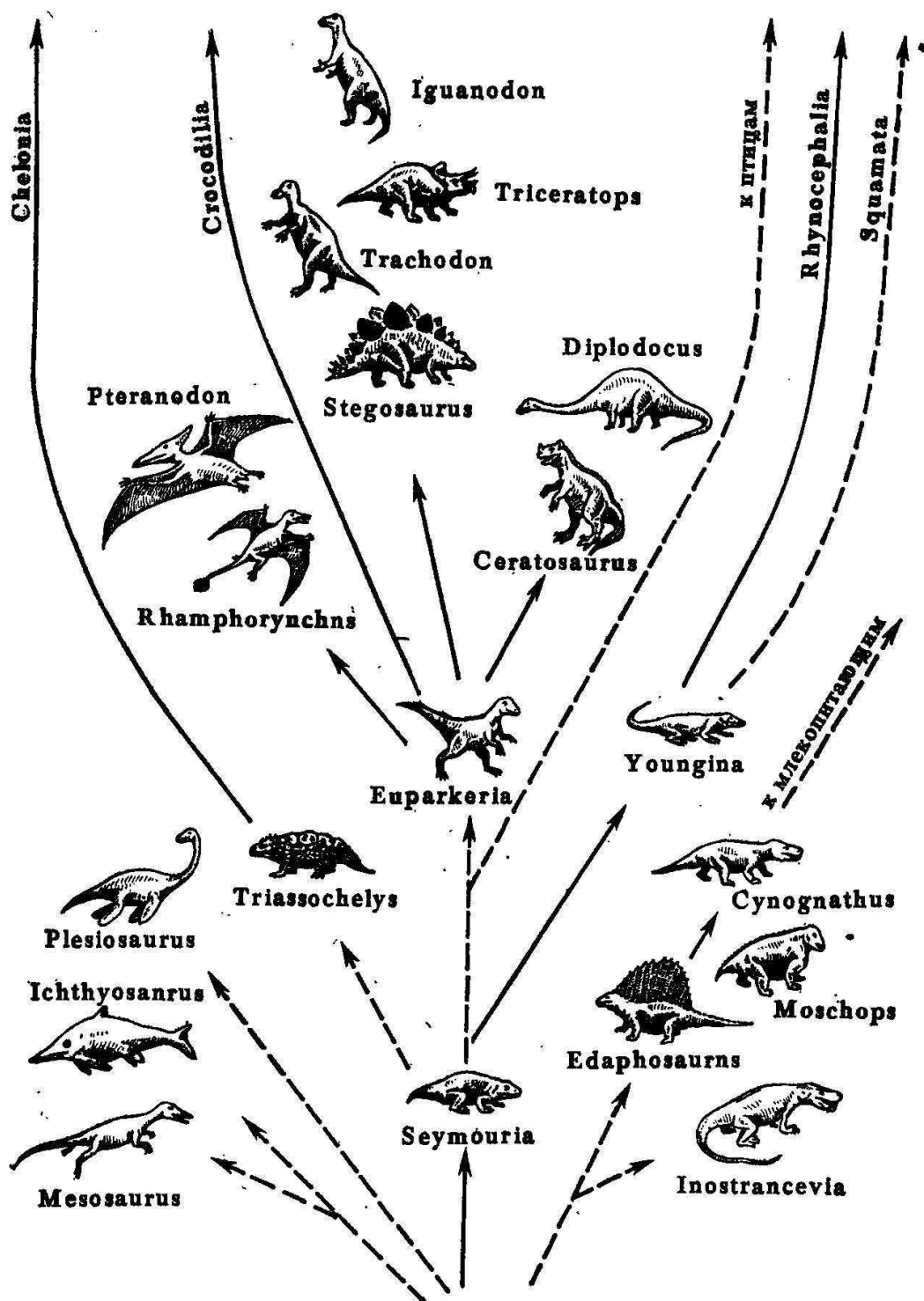


Рис. 5. Эволюция пресмыкающихся: вымершие представители основных групп (масштаб не выдержан)

ры — морские пресмыкающиеся длиной от 0,5 до 10—15 м (рис. 5), с конечностями в виде ласт; вероятно, были способны к яйцеживорождению. Часть плезиозавров имела уплощенное тело, относительно короткий хвост и снабженную мощными зубами небольшую голову на необычайно длинной (у некоторых до 70 позвонков) шее, другие по облику напоминали крокодилов. Морские виды были активными

хищниками, мелкие прибрежные виды, видимо, питались моллюсками (имели плоские зубы, которыми раздавливали раковины). Проганозавры и синаптозавры вымерли, не оставив потомков.

В перми от котилозавров обособилась крупная ветвь диапсидных пресмыкающихся, в черепе которых образовались две височные ямы; эта группа в дальнейшем распалась на два подкласса: лепидозавров и архозавров. Наиболее примитивные диапсиды — отряд эозухий — *Eosuchia* подкласса *Lepidosauria* — мелкие (до 0,5 м), напоминающие ящериц пресмыкающиеся; имели амфицельные позвонки и мелкие зубы на челюстях и небных костях; вымерли в начале триаса. В перми от каких-то эозухий отделились клювоголовые — *Rhynchocephalia*, отличающиеся большими височными ямами, небольшим клювом на конце верхних челюстей и крючковидными отростками на ребрах. Клювоголовые вымерли в конце юры, но один вид — новозеландская гаттерия — сохранился до наших дней. В конце перми от примитивных диапсид (возможно, непосредственно от эозухий) обособились чешуйчатые — *Squamata* (ящерицы), ставшие многочисленными и разнообразными в мелу. В конце этого периода от ящериц произошли змеи. Расцвет чешуйчатых приходится на кайнозойскую эру; они составляют подавляющее большинство ныне живущих пресмыкающихся.

Наиболее разнообразным по формам и экологической специализации в мезозойскую эру был подкласс архозавров *Archosauria*. Архозавры заселяли сушу, водоемы и завоевывали воздух. Исходной группой архозавров были текодонты — *Thecodontia* (или псевдозухии), обособившиеся от эозухий, видимо, в верхней перми и достигшие расцвета в триасе (см. рис. 4). Они походили на ящериц длиной от 15 см до 3—5 м, большинство вело наземный образ жизни; задние конечности обычно были длиннее передних. Некоторые из текодонтов (орнитозухии), вероятно, лазили по ветвям и вели древесный образ жизни; видимо, от них произошел потом класс птиц. Другая часть текодонтов перешла к полуводному образу жизни; от них в конце триаса возникли крокодилы — *Crocodylia*, образовавшие в юре — мелу много различных форм. По палеонтологическим материалам хорошо прослеживается, как в конце мела — начале третичного периода формировался тип строения, характерный для современных крокодилов (перемещение ноздрей, образование вторичного неба, редукция ключиц, возникновение процельных позвонков и др.).

В середине триаса от текодонтов произошли летающие ящеры, или птерозавры, — *Pterosauria*; с начала юры встречались специализированные формы размерами от воробья до гиганта, с размахом крыльев в 7—8 м (рис. 5). Крылья образовывали складки кожи, натянутые между боками тела и скелетом передних конечностей; особенно удлинялся образующий вершину крыла четвертый палец; первые три пальца, короткие с когтями, не поддерживали летательную перепонку — ими животные, вероятно, цеплялись при передвижении в ветвях или по скалам. В скелете птерозавров конвергентно выработались черты, сходные с птицами: широкая грудина с килем (место прикрепления летательных мышц), пневматичность костей, срастание

костей черепа, крупные глаза и др. У части видов имелись зубы, у других они редуцировались, и челюсти покрывал роговой чехол (клюв). По-видимому, у части птерозавров кожа была покрыта волосявидными образованиями. Головной мозг по пропорциям несколько напоминал мозг птиц; высказывались предположения, что птерозавры имели сходную с птицами систему воздушных мешков, полное разделение токов артериальной и венозной крови в сердце и обладали теплокровностью. Населяли, вероятно, морские побережья и скалистые берега крупных озер. Питались, видимо, рыбой и крупными беспозвоночными (подобно чайкам и трубконосам), схватывая их на лету с поверхности воды; более мелкие ловили в воздухе насекомых. Возможно, высиживали отложенные яйца и выкармливали детенышей отрыгнутой полупереваренной пищей. Птерозавры были широко распространены и многочисленны в юрском и меловом периодах; полностью вымерли, не оставив потомков, к концу мела. Вымиранию, возможно, способствовала конкуренция со становящимися в это время многочисленными птицами. Следует подчеркнуть, что птерозавры и птицы — совершенно независимые ветви эволюции, предковыми формами которых были разные семейства отряда текодонтов.

В верхнем триасе от хищных, передвигавшихся преимущественно на задних конечностях псевдозухий (текодонтов), обособились еще две группы: ящеротазовые — *Saurischia* и птицетазовые — *Ornithischia* динозавры, различающиеся деталями строения таза. Обе группы развивались параллельно; в юрском и меловом периодах они дали необычайное разнообразие видов, размерами от кролика до гигантов массой в 30—50 т; обитали на суше и прибрежных мелководьях. К концу мелового периода обе группы вымерли, не оставив потомков. Большая часть ящеротазовых была хищниками, передвигавшимися на задних конечностях (противовесом служил тяжелый хвост); передние конечности были укорочены, нередко рудиментарны. Среди них встречались гиганты длиной до 10—15 м, вооруженные мощными зубами и крепкими когтями на пальцах задних конечностей, как цератозавр — *Ceratosaurus* (рис. 5); несмотря на большие размеры, эти хищники были очень подвижны. Часть ящеротазовых динозавров перешла к питанию растительной пищей и передвижению на обеих парах конечностей. К ним относятся самые крупные из когда-либо существовавших наземных животных. Так, диплодок — *Diplodocus* (рис. 5), имевший длинный хвост и длинную, подвижную шею, несущую маленькую голову, достигал почти 30 м длины и весил, вероятно, около 20—25 т, а более массивный и короткохвостый брахиозавр при длине около 24 м, вероятно, весил не менее 50 т. Такие гиганты, видимо, медленно двигались по суше и большую часть времени, подобно современным бегемотам, держались в прибрежных участках водоемов, поедая водные и надводные растения. Здесь они были защищены от нападения крупных наземных хищников, а громадный вес позволял успешно противостоять ударам волн.

Птицетазовые динозавры, вероятно, были растительноядны. Большинство из них сохраняло двуногий тип передвижения при заметно укороченных передних конечностях. Среди них возникали и гиганты