

УДК 568.193.1:551.763.3(517)

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ ЮВЕНИЛЬНОГО ГАДРОЗАВРОИДНОГО ДИНОЗАВРА ИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВОЙ БАИНШИРЭИНСКОЙ СВИТЫ МОНГОЛИИ

© 2022 г. А. О. Аверьянов^{1,*}, академик РАН А. В. Лопатин², Х. Цогтбаатар³

Поступило 01.11.2021 г.
После доработки 10.11.2021 г.
Принято к публикации 11.11.2021 г.

Почти полный сочлененный скелет динозавра из верхнемеловой (сеноман—сантон) баинширэинской свиты местонахождения Байшин-Цав в пустыне Гоби (Монголия) принадлежит ювенильному представителю гадрозавроидов. Этот образец группируется с *Gobihadros mongoliensis* из той же свиты того же местонахождения на 68% из 304 наиболее парсимоничных филогенетических деревьев, полученных с помощью программы филогенетического анализа RAUP. Тем не менее он четко отличается от *Gobihadros* более продвинутым озублением, демонстрирующим редукцию краевых зубчиков и отсутствие дополнительных гребней на коронках зубов. Ювенильная особь также отличается от *Gobihadros* треугольным ростральным отростком теменных костей, вклинивающимся между лобными костями, и намного более коротким заглазничным отростком скуловой кости. Этот экземпляр может представлять второй, ранее неизвестный таксон *Nadrosauroidea* в баинширэинской свите.

Ключевые слова: Dinosauria, Nadrosauroidea, верхний мел, Монголия

DOI: 10.31857/S2686739722030033

В 1971 г. Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедицией были обнаружены и собраны многочисленные остатки гадрозавроидных динозавров, включая почти полный скелет ювенильной особи, в сеноман-сантонской баинширэинской свите местонахождения Байшин-Цав в пустыне Гоби, Монголия [1]. Указанный скелет (экз. ПИН, № 3458/5; рис. 1) был помещен в экспозицию Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве и в 1973–1974 гг. участвовал во временной выставке в Японии, где получил неофициальное название “*Gadolosaurus*” [2–4]. В экспозиции Палеонтологического музея в Москве этот скелет обозначен как *Arstanosaurus* sp. [5]. Единственный вид рода *Arstanosaurus*, *A. akkurganensis* Shilin et Suslov, 1982,

основан на фрагменте верхней челюсти из сантон-кампанской бостобинской свиты местонахождения Аккурган в Казахстане и в настоящее время считается *nomen dubium* [6, 7]. Череп экз. ПИН, № 3458/5 идентифицировался как *Lambeosaurinae* indet. [6: рис. 7B] или *Nadrosauridae* indet. [8: рис. 21.11]. В.Р. Алифановым [9] этот экземпляр был определен как *Nadrosaurinae* indet. В настоящей статье мы даем предварительное описание экз. ПИН, № 3458/5 и обсуждаем его возможную таксономическую принадлежность.

ОПИСАНИЕ

Экземпляр представляет собой ювенильную особь, и признаки, указывающие на его молодой возраст, отмечены в скобках знаком астериска (*). Длина черепа – 143 мм, высота квадратной кости – 68 мм. Предглазничная часть черепа составляет 42% от общей длины черепа (*). Глазница большая, 29% от общей длины черепа (*). Глазница овальная, дорсовентральный диаметр немного больше переднезаднего диаметра. Нижневисочное окно небольшое (*), каплевидное, заостренное дорсально. Череп наиболее расширен поперечно позади глазниц, поперечная ширина черепа на

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

²Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

³Институт палеонтологии Монгольской Академии наук, Улан-Батор, Монголия

*E-mail: dzharakuduk@mail.ru

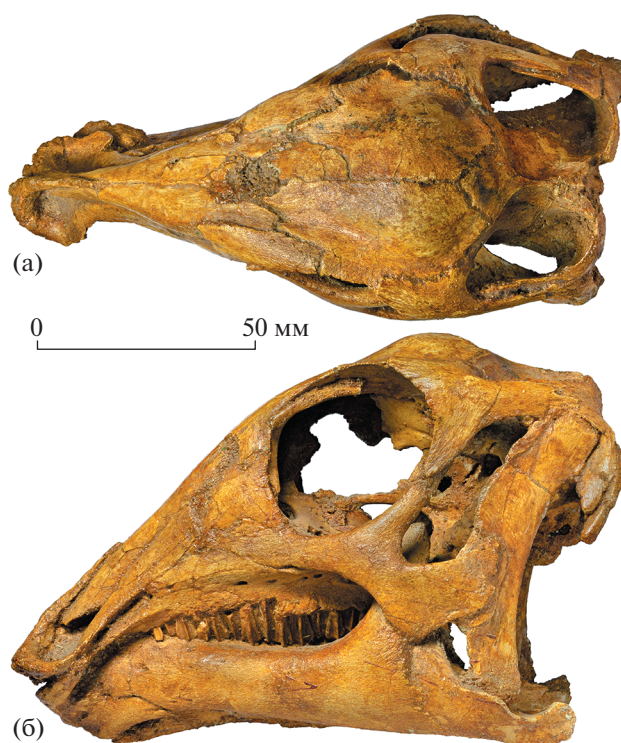


Рис. 1. *Hadrosauroidae* indet., экз. ПИН, № 3458/5, череп: а — с дорсальной стороны; б — с левой латеральной стороны; местонахождение Байшин-Цав, пустыня Гоби, Монголия; баинширэнская свита, верхний мел (сеноман — сантон).

уровне головок квадратных костей меньше (*). Задний край черепа прямой, медиальные крылья чешуйчатых костей направлены медиально (*). Крыша черепа куполообразная, с дорсально выпуклыми лобными костями (*). Между парными носовыми и лобными костями имеется фонтанель (*). Наружная ноздря небольшая, ее дорсальный край образован носовой костью. Околоноздrevой впадины нет. Большое затылочное отверстие ромбовидное, обращено постероventрально.

Вдоль ротового края предчелюстных костей расположены четыре зубца, уменьшающиеся в размерах от наиболее медиального к наиболее латеральному. Имеется второй, внутренний ряд предчелюстных зубцов, отделенный от внешнего ряда бороздой, содержащей сосудистые отверстия ("двуслойное" строение предчелюстной кости). Дорсальный отросток предчелюстной кости относительно длинный, простирается назад далеко за пределы наружной ноздри (*). Вентролатеральный отросток предчелюстной кости контактирует со слезной костью. Контакт между вентролатеральным отростком предчелюстной кости и предлобной костью отсутствует, по-видимому, из-за неполной сохранности или незавершенного окостенения этих костей.

Самая широкая часть носовых костей находится у заднего конца вентролатерального от-

ростка предчелюстной кости. Задние части парных носовых костей разделены фонтанелью (*) и не перекрывают лобные кости (*).

На верхнечелюстной кости имеется крупный роstralateralный отросток, отделенный от вентролатерального отростка предчелюстной кости глубоким желобком. Контакт между верхнечелюстной и слезной костями в виде короткой линии между вентролатеральным отростком предчелюстной кости и роstralным отростком скуловой кости. Постеролатеральный край верхнечелюстной кости вырезан глубокой фасеткой для роstralного отростка скуловой кости. Вентральная часть верхнечелюстной кости углублена медиально относительно дорсальной части. Между этими двумя частями верхнечелюстной кости протягивается ряд крупных сосудистых отверстий, лучше сохранившийся с левой стороны черепа. Точное число локусов верхнечелюстных зубов нельзя установить, поскольку задняя часть верхнечелюстной кости закрыта зубной костью; присутствует не менее 13 локусов зубов на верхнечелюстной кости (*).

Скуловая кость трехлучевая, с роstralным, заглазничным и каудальным отростками. Роstralный отросток, контактирующий с верхнечелюстной костью, спереди от глазницы немного расширен дорсовентрально. Заглазничный отросток скуловой кости направлен постеродорсаль-

но, относительно короткий (*); область контакта этого отростка со скуловым отростком заглазничной кости составляет менее трети его длины (*). Кaudальный отросток скуловой кости целиком формирует вентральное обрамление нижневисочного окна. Вентральный край каудального отростка треугольной формы, заострен вентрально. Задняя часть каудального отростка сочленяется с квадратно-скуловой костью.

Слезная кость формирует часть переднего края глазницы и контактирует с заглазничной, носовой, предчелюстной, верхнечелюстной и скуловыми костями на латеральных сторонах черепа. Вдоль глазничного края слезной кости протягивается желобок.

Предлобная кость образует антеродорсальную часть глазницы и контактирует с лобной, носовой и слезной костями. Она состоит из двух частей: вертикальной передней и слегка выпуклой горизонтальной задней. Вдоль глазничного края предлобной кости имеется борозда для крепления свободно сочленяющейся надглазничной кости. С левой стороны сохранилась стержневидная надглазничная кость.

Длина лобной кости приблизительно вдвое больше ее ширины (*), дорсальная сторона кости выпуклая (*). Передние концы парных лобных костей разделены фонтанелью. Лобная кость контактирует с носовой и предлобной костями спереди и с заглазничной, боковой клиновидной и теменной костями сзади и имеет относительно длинный свободный глазничный край. Углубленная ямка для предлобной кости небольшая (*). Задние части парных лобных костей разделены треугольным роstralным отростком теменной кости.

Теменная кость образует передний и медиальный края верхневисочного окна, контактирует с заглазничной, лобной и чешуйчатой костями дорсально и с мозговой коробкой вентрально. Теменная кость имеет заметный роstralный отросток, вклинивающийся между задними частями парных лобных костей. Медиальные края полностью сросшихся парных теменных костей образуют отчетливый сагиттальный гребень; он контактирует с чешуйчатыми костями сзади, а спереди раздваивается и протягивается вдоль области контакта теменных и лобных костей к заглазничным костям.

Заглазничная кость трехлучевая, состоит из медиального, вентрального и каудального отростков. Она образует постеродорсальный край глазницы, передний край верхневисочного окна и антеродорсальный край нижневисочного окна. Медиальный отросток массивный, сочленяется с лобной, боковой клиновидной и теменной костями. Треугольный вентральный отросток заострен вентрально и контактирует с заглазничным от-

ростком скуловой кости. Кaudальный отросток латерально перекрывает краниальный отросток чешуйчатой кости, формируя верхневисочную перепошку.

Чешуйчатая кость образует задний и латеральный края верхневисочного окна. Парные чешуйчатые кости медиально не контактируют. Краниальный отросток, контактирующий с заглазничной костью, представляет собой тонкую пластинку с острым дорсальным краем. На вентральной стороне чешуйчатой кости имеется глубокая впадина для головки квадратной кости, ограниченная спереди и сзади выступающими преквадратным и постквадратным отростками соответственно. Постквадратный отросток перекрывает переднюю сторону парокципитального отростка боковой затылочной кости.

Квадратная кость дугообразно изогнута в перед. С задней стороны квадратная кость почти вертикальная, расширена вентрально. Вентральный конец квадратной кости двухмышечковый, с сильнее выступающим дистально латеральным надугловым мышечком и меньшим медиальным мышечком, сочленяющимся с суставной впадиной сочленованной кости. Птеригоидное крыло квадратной кости контактирует с крыловидной костью медиально.

Верхнезатылочная кость исключена из дорсального края большого затылочного отверстия вследствие контакта боковых затылочных костей, которые образуют выступающий горизонтальный гребень над большим затылочным отверстием. Верхнезатылочная кость наклонена вперед и несет срединный гребень. Боковые затылочные кости образуют затылочные кондилиты, но медиально не контактируют вентральнее большого затылочного отверстия (*). На дне большого затылочного отверстия имеется узкая полоса основной затылочной кости. Затылочный мышечлок направлен постероventрально.

Предзубная кость U-образной формы, с прямым передним краем. Ротовой край зубчатый, но зубцы менее отчетливые по сравнению с предчелюстной костью. Дорсальный и вентральный края зубной ветви почти параллельны. Вентральный край спереди вогнутый, а сзади выпуклый. На зубной кости насчитывается не менее 16 зубных локусов (*). Венечный отросток почти вертикальный и лишь немного расширен в дорсальной части. Его задний край образован надугловой костью. Нижний зубной ряд сзади достигает середины венечного отростка. Небольшая часть угловой кости экспонирована латерально на правой стороне черепа.

Как и на верхнечелюстных костях, на зубных костях в зубных рядах имеется не более двух замещающих зубов в каждом зубном локусе (*). Самые крупные зубы находятся ближе к заднему

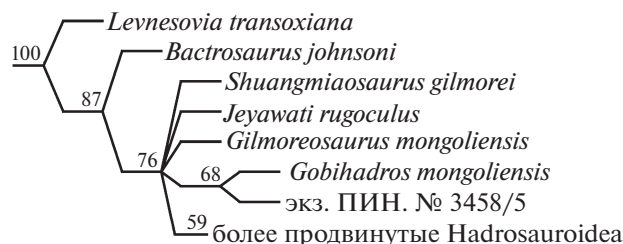


Рис. 2. Фрагмент консенсусного 50% филогенетического дерева, полученного по принципу большинства из 304 наиболее парсимоничных деревьев, восстановленных с использованием алгоритма PAUP Branch-and-Bound, демонстрирующий положение экз. ПИН, № 3458/5. Числа в узлах показывают частоту клад в наиболее парсимоничных деревьях.

концу зубного ряда. Краевые зубчики редуцированы до состояния мелких бугорков. На коронках зубов нет дополнительных гребней. Главный гребень отчетливый, расположен в центре коронки.

Имеется семь крестцовых позвонков. Лопать лопатки сильно расширена дистально. Передние конечности более чем в два раза короче задних. Плечевая кость короче лопатки. Когтевые фаланги II и III пальцев кисти уплощенные, копытообразные, дистально заостренные. В V пальце кисти две фаланги. Имеется четкий надвертлужный отросток подвздошной кости, протягивающийся вниз по меньшей мере на половину высоты подвздошной кости. Ствол седалишной кости выпуклый вентрально. Предлобковый отросток лобковой кости расширен дорсовентрально, тонкий в поперечном направлении. Межмышечковая разгибательная борозда бедренной кости спереди почти закрыта дистальными мышечками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Х. Цогтбаатар и соавт. [10] описали нового гадрозавроидного динозавра *Gobihadros mongoliensis* Tsogtbaatar et al., 2019 на основе почти полного сохранившегося скелета из местонахождения Байшин-Цав и дополнительных образцов из этого и других местонахождений баинширэнской свиты. Новый таксон отличался от всех других гадрозавроидов, не относящихся к гадрозавридам, по предчелюстной кости с “двуслойным” ротовым краем и наличием до трех функциональных зубов в зубном ряду зубной кости. Эти признаки, свойственные *Nadrosauridae*, считались результатом параллельной эволюции *Gobihadros*. Другими диагностическими признаками *Gobihadros* являются шиповидный I палец кисти, сигмовидный дорсальный контур подвздошной кости и сильное латеральное выступание надвертлужного гребня [10]. Три из этих диагностических признаков также имеются у экз. ПИН, № 3458/5: “двуслойный” ротовой край предчелюстной кости, сигмовидный дорсальный контур подвздошной кости и сильное латеральное выступание надвертлужного гребня. I палец кисти не сохранился на экз. ПИН,

№ 3458/5. В зубном ряду зубной кости у последнего не более двух функциональных зубов, что, вероятно, связано с его ювенильным возрастом.

Цогтбаатар и соавт. [10] провели филогенетический анализ, основанный на таксон-признаковой матрице, сфокусированной на базальных гадрозавроидах и содержащей 108 признаков 36 таксонов. Экз. ПИН, № 3458/5 по перекрывающимся признакам из этой матрицы идентичен *Gobihadros* во всех случаях, кроме четырех. Одно из этих различий, очевидно, связано с молодым онтогенетическим возрастом экз. ПИН, № 3458/5: предглазничная длина черепа составляет приблизительно 50% от общей длины черепа (1(0)). Три других отличительных признака характеризуют зубную морфологию, которая у экз. ПИН, № 3458/5 имеет более продвинутый облик по сравнению с *Gobihadros*: краевые зубчики на зубах отсутствуют или редуцированы до небольших бугорков (62(2)); коронки зубов зубной кости симметричные, вершина и главный гребень расположены на средней линии (68(1)); дополнительный гребень мезиальнее главного гребня коронок зубов зубной кости отсутствует или встречается редко (69(2)). Последний признак Цогтбаатаром и соавт. [10] считался синапоморфией *Nadrosauridae*. При филогенетическом анализе мы следовали аналитическому протоколу Цогтбаатара и соавт. [10]: матрица была проанализирована с использованием алгоритма Branch-and-Bound в PAUP v4.0127, с 14 признаками, обозначенными как ординированные, и *Hypsilophodon foxii* Huxley, 1869 в качестве внешней группы. В результате анализа было получено 304 наиболее парсимоничных дерева, каждое из которых имеет длину 232 шага, индекс консистентности составляет 0.57, а остаточный индекс — 0.84. На строго консенсусном дереве экз. ПИН, № 3458/5 и *Gobihadros* попадают в полиномию с некоторыми другими базальными таксонами гадрозавроидов. На 68% наиболее парсимоничных деревьев экз. ПИН, № 3458/5 группируется с *Gobihadros* (рис. 2).

У экз. ПИН, № 3458/5 высота квадратной кости составляет 68 мм, что заметно меньше, чем у

полузрелого голотипа *Gobihadros mongoliensis* (115 мм) и отнесенного к этому виду взрослого экземпляра (154 мм) [10]. Однако имеется по меньшей мере один черепной признак, который не может быть объяснен онтогенетической изменчивостью: треугольный роstralный отросток теменных костей вклинивается между лобными костями у экз. ПИН, № 3458/5 (рис. 1), тогда как у *Gobihadros* лобно-теменный шов прямой. Сходный треугольный выступ теменных костей обнаружен у *Levnesovia* и *Batyrosaurus* [11, 12]. Другим предполагаемым морфологическим отличием является заглазничный отросток скуловой кости — очень длинный, формирующий длинную область контакта с заглазничной костью у полузрелого голотипа *Gobihadros mongoliensis*, но намного более короткий у экз. ПИН, № 3458/5. Это различие, по-видимому, выходит за пределы онтогенетической изменчивости. У экз. ПИН, № 3458/5 подвздошная кость сильно выпуклая дорсально над лобковой ножкой, как у *Gilmoresaurus* [13, 14], тогда как у *Gobihadros* она в этой области почти прямая.

Как отметили Цогтбаатар и соавт. [10], в маастрихте пустыни Гоби Монголии представлены только гадрозавриды *Saurolophus* и *Barsboldia*. В формации Ирэн-Дабасу близлежащей области пустыни Гоби во Внутренней Монголии, Китае, присутствуют два таксона негадрозавридных гадрозавроидов — *Vactrosaurus* и немного более продвинутый *Gilmoresaurus*, сходный по эволюционному уровню с *Gobihadros* [13–15]. Если соотносить формацию Ирэн-Дабасу в Китае с маастрихтской немэгэтинской свитой в Монголии, картина эволюции орнитопод выглядела бы очень странно: продвинутые гадрозавриды в одной части пустыни Гоби и реликтовые негадрозавридные гадрозавроиды в соседней части пустыни Гоби, жившие в одинаковых экологических условиях. Более вероятно, что формация Ирэн-Дабасу древнее и коррелируется с баинширэнской свитой Монголии [16]. Как и в формации Ирэн-Дабасу, в баинширэнской свите могут присутствовать два таксона гадрозавроидов — *Gobihadros* и несколько более продвинутый таксон, представленный экз. ПИН, № 3458/5.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.М. Кузнецову, А.А. Карху, К.К. Тарасенко, Е.В. Рожнову и А.Г. Власову (ПИН) за организационную и техническую помощь при проведении исследования и С.В. Багирову (ПИН) — за помощь в подготовке фотографий экз. ПИН, № 3458/5.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана грантом в области науки в форме субсидий из федерального бюджета на обеспечение

проведения научных исследований российскими научными организациями и (или) образовательными организациями высшего образования совместно с организациями стран СНГ и Монголии, в рамках обеспечения реализации программы двух- и многостороннего научно-технологического взаимодействия (госконтракт № 13.2251.21.0029, проект “Высшие позвоночные позднего мезозоя и кайнозоя Монголии”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цыбин Ю.И., Курзанов С.М. // Труды Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции. 1979. Т. 8. С. 108–112.
2. Glut D.F. The New Dinosaur Dictionary. Secaucus, New Jersey: Citadel Press, 1982.
3. Lambert D. A Field Guide to Dinosaurs. New York: Avon Books, 1983.
4. Saito T. Wonder of the World's Dinosaurs. Tokyo: Kodansha Publishers, 1979.
5. Tsogtbaatar K., Chinzorig T. // Korean Journal of Quaternary Research. 2007. V. 21. № 2. P. 49–53.
6. Norman D.B., Kurzanov S.M. // Proc. Geologists' Association. 1997. V. 108. P. 191–199.
7. Шилин П.В., Сулов Ю.В. // Палеонтологический журнал. 1982. № 1. С. 131–135.
8. Norman D.B., Sues H.-D. // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N., eds. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. P. 462–479.
9. Алифанов В.Р. // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 2. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., ред. М.: ГЕОС, 2012. С. 153–309.
10. Tsogtbaatar K., Weishampel D.B., Evans D.C., Watabe M. // PLoS One. 2019. V. 14. № 4: e0208480.
11. Sues H.-D., Averianov A.O. // Proc. Royal Society B: Biological Sciences. 2009. V. 276. № 1667. P. 2549–2555.
12. Godefroit P., Escuillié F., Bolotsky Y.L., Lauters P. // Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems. Godefroit P., ed. Bloomington, Indianapolis: Indiana University Press, 2012. P. 335–358.
13. Gilmore C.W. // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1933. V. 67. P. 23–78.
14. Prieto-Márquez A., Norell M.A. // American Museum Novitates. 2010. № 3694. P. 1–49.
15. Godefroit P., Dong Z.-M., Bultynck P., et al. // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre. 1998. V. 68. Suppl. P. 3–70.
16. Averianov A.O., Sues H.-D. // Journal of Stratigraphy. 2012. V. 36. № 2. P. 462–485.

TAXONOMIC ATTRIBUTION OF A JUVENILE HADROSAUROID DINOSAUR FROM THE UPPER CRETACEOUS BAYINSHIRE FORMATION OF MONGOLIA

A. O. Averianov^{a,#}, Academician of the RAS A. V. Lopatin^b, and K. Tsogtbaatar^c

^a*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation*

^b*Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

^c*Institute of Paleontology of the Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia*

[#]*E-mail: dzharakuduk@mail.ru*

A nearly complete and articulated dinosaur skeleton from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Santonian) Bayinshire Formation at Bayshin Tsav locality in Gobi Desert (Mongolia) represents a juvenile hadrosauroid. This specimen is clustered with *Gobihadros mongoliensis* from the same formation and locality on 68% of the 304 most parsimonious trees produced by PAUP analysis. However, it is clearly different from *Gobihadros* by more derived dentition demonstrated by reduced marginal denticles and lack of accessory ridges on the tooth crown. The juvenile specimen additionally differs from *Gobihadros* by a triangular rostral process of parietals wedged between the frontals and much shorter postorbital process of jugal. This specimen may represent a second, previously unknown taxon of the Hadrosauroidea in the Bayinshire Formation.

Keywords: Dinosauria, Hadrosauroidea, Upper Cretaceous, Mongolia