———— ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ——

УДК 568.192:551.763.1(571.17)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О *SIBIROTITAN*, ТИТАНОЗАВРИФОРМНОМ ЗАВРОПОДЕ ИЗ РАННЕГО МЕЛА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

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

Поступило 16.05.2022 г. После доработки 25.05.2022 г. Принято к публикации 26.05.2022 г.

Ранее неизвестный второй шейный позвонок (аксис) завропода *Sibirotitan astrosacralis* Averianov et al., 2018 из раннемелового местонахождения Шестаково 1 (илекская свита, апт) в Кемеровской области, Россия, позволяет дополнить морфологическую характеристику этого вида динозавров. Для описанного аксиса характерны такие уникальные признаки, как плоская и прямоугольная вентральная поверхность тела позвонка и спинопостзигапофизные пластины, поднимающиеся дорсально. Уникальным общим признаком аксиса и других шейных позвонков сибиротитана является наличие крупных и глубоких центропостзигапофизных ямок на задней поверхности невральной дуги между спинномозговым каналом и постзигапофизами. Все эти признаки могут рассматриваться как аутапоморфии *Sibirotitan astrosacralis*.

Ключевые слова: динозавры, Sauropoda, Titanosauriformes, ранний мел, Западная Сибирь, Россия **DOI:** 10.31857/S2686739722600680

Богатейшее по таксономическому составу местонахождение динозавров России приурочено к нескольким обнажениям илекской свиты нижнего мела (апт по данным палинологического анализа [1]) близ д. Шестаково в Кемеровской области. Из динозавров здесь обнаружены завроподы, разнообразные тероподы (включая птиц), стегозавры, анкилозавры и рогатый динозавр Psittacosaurus sibiricus. Последний растительноядный динозавр, очевидно, доминировал в палеоэкосистеме, и от него сохранилось несколько полных скелетов [2, 3]. Второй получивший название таксон динозавров из шестаковского фаунистического комплекса — завропод Sibirotitan astrosacralis. Он описан по изолированным зубам, шейным позвонкам, почти полному крестцу и костям стопы из местонахождения Шестаково 1 (55°53' с.ш., 87°55' в.д.) [4, 5]. При первоописании он был отнесен к нетитанозавровым титанозавриформам [5]. В небольшой коллекции костей динозавров из Шестаково 1, собранной местным учителем Г.А. Чудовой (1960–2007) и хранящейся ныне в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве, имеется шейный позво-

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

² Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия нок завропода, меньший по размерам, чем описанные позвонки S. astrosacralis [5]. Данный позвонок, экз. ПИН, № 929/14, судя по невральной дуге, очень низкой спереди и высокой сзади, и по очевидно небольшому размеру презигапофизов, представляет собой второй шейный позвонок (аксис), который ранее не был известен для сибиротитана. С большой долей вероятности этот позвонок принадлежит сибиротитану. Скорее всего, все известные кости посткраниального скелета завропод из Шестаково 1, включая ассоциированные кости стопы [4], принадлежат одной особи. Они были разбросаны на ограниченной площади и постепенно появлялись на поверхности в результате эрозии Шестаковского яра. В данной статье описывается второй шейный позвонок, экз. ПИН, № 929/14, и обсуждаются его морфологические особенности. Номенклатура пластин и углублений на позвонках завропод приведена по [6, 7]. Описанные ранее позвонки S. astrosacra*lis* [5] хранятся в Палеонтологическом музее Томского государственного университета (ПМ ТГУ).

> Dinosauria Owen, 1842 Saurischia Seeley, 1888 Sauropoda Marsh, 1878 Titanosauriformes Salgado et al., 1997 **Pog Sibirotitan Averianov et al., 2018**

год Sibiroilian Avenaliov et al., 2016

Sibirotitan astrosacralis Averianov et al., 2018

Titanosauriformes indet.: [4: с. 118, рис. 2–7]. *Sibirotitan astrosacralis*: [5: с. 4, рис. 4–9].

^{*}E-mail: dzharakuduk@mail.ru

Голотип – ПМ ТГУ 120/10-Ш1-22, средний грудной позвонок. Местонахождение Шестаково 1, Кемеровская область, Россия; илекская свита, нижний мел (апт).

Описание (рис. 1). Аксис, экз. ПИН, № 929/14, пластически деформирован, его боковые стороны немного смещены друг относительно друга. Передняя часть позвонка, включая зубовидный отросток и парапофизы, и дорсальная поверхность невральной дуги разрушены. Задняя сочленовная поверхность тела позвонка сильно вогнутая, квадратной формы, с прямыми краями. С вентральной стороны тело позвонка прямоугольной формы, с прямыми латеральными краями. Вентральная поверхность тела позвонка плоская, слабо вогнутая при виде с латеральной стороны. На передней части боковой поверхности позвонка имеется обширная депрессия (плевроцель), занимающая более половины его длины. Наиболее глубокая часть этой депрессии расположена ближе к переднему краю тела позвонка. Из-за этой депрессии тело позвонка спереди имеет форму песочных часов (рис. 1 г). Боковая депрессия разделена невысоким горизонтальным гребнем с левой стороны. Здесь имеется одно углубление дорсальнее этого гребня и два углубления вентральнее него. Вентральные углубления разделены вертикальным гребнем. С правой стороны горизонтальный гребень почти не выражен. Шва между телом позвонка и невральной дугой нет. В передней части невральная дуга нависает в виде полки над телом позвонка. Ширина этой полки уменьшается в заднем направлении, и она исчезает близ заднего края тела позвонка. При виде с латеральной стороны (рис. 1 б) невральная дуга низкая спереди и ее высота резко увеличиваются в заднем направлении. Ее максимальная высота в 1.5 раза превышает высоту тела позвонка. Презигапофизы не сохранились, но, очевидно, были небольшими. Сохранилось широкое основание диапофиза (рис. 1 б, 1 г), который, видимо, полностью срастался с шейным ребром. Имеются две мощные диапофизные пластины – постзигодиапофизная (podl) и задняя центродиапофизная (pcdl) (рис. 1 б). Эти пластины разделены глубокой и обширной депрессией (постзигапофизная центродиапофизная ямка, pocdf), которая занимает большую часть латеральной поверхности невральной дуги между этими пластинами. Задний край pocdf субвертикальный, вогнутый вперед. Книзу от диапофизных пластин имеется центродиапофизная ямка (cdf: puc. 1 б). Задний край невральной дуги, образованный центропостзигапофизной пластинкой (cpol), вогнутый при виде с латеральной стороны (рис. 1 б). Остистый отросток полностью не сохранился, но, очевидно, он был небольшим, коротким в переднезаднем направлении. От него расходятся в заднем направлении под углом ~39° спинопостзигапофизные

пластины (spol), разделенные глубокой постспинальной, или спинопостзигапофизной, ямкой (spof) (рис. 1 а). При виде сзади эта ямка составляет более половины высоты невральной дуги (рис. 1 д). В основании задней части остистого отростка, в передней части постспинальной ямки, имеются два небольших углубления округлой формы. Постзигапофизы расположены высоко над телом позвонка. Их задний край выдается немного кзади от заднего края тела позвонка. Сочленовные поверхности постзигапофизов крупные, вогнутые, ориентированы вентролатерально (рис. 1 б). Вентральные края постзигапофизных сочленовных поверхностей широко расставлены, соединены межпостзигапофизной пластинкой (tpol), которая образует вогнутый при виде с дорсальной стороны задний край невральной дуги (рис. 1 а). При виде сзади невральная дуга имеет форму песочных часов с наименьшей шириной вентральнее постзигапофизов (рис. 1 д). Невральный канал небольшой, с аркообразным дорсальным краем. Между невральным каналом и межпостзигапофирной пластинкой расположены две очень глубоких депрессии субтреугольной формы (центропостзигапофизная ямка, сроf; рис. 1 д). На поврежденной поверхности позвонка видна крупноячеистая структура кости.

Размеры. Второй шейный позвонок (аксис), экз. ПИН, № 929/14: ширина задней сочленовной поверхности тела позвонка — 104 мм; высота задней сочленовной поверхности тела позвонка — 95 мм.

С р а в н е н и е. Типовой вид монотипического рода.

Распространение. Нижний мел, Западная Сибирь.

Материал. В дополнение к описанному ранее [5], из типового местонахождения второй шейный позвонок, экз. ПИН, № 929/14.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отнесение экз. ПИН, № 929/14 к Sibirotitan astrosacralis подтверждается сходным строением задней части невральной дуги с коротким и невысоким остистым отростком, сходными по длине и направлению spol, обширной постспинальной ямкой, одинаково устроенными podl и pcdl, а также очевидным срастанием позвонков и шейных ребер [5]. Характерным общим признаком для экз. ПИН, № 929/14 и среднешейного позвонка ПМ ТГУ 120.4-Ш1-1 *S. astrosacralis* [5: рис. 5] является наличие крупных и глубоких сроf на задней поверхности невральной дуги. Эти общие признаки позволяют достаточно надежно отнести экз. ПИН, № 929/14 к *S. astrosacralis*, описанному из того же местонахождения Шестаково 1.



Рис. 1. Sibirotitan astrosacralis Averianov et al., 2018, экз. ПИН, № 929/14, второй шейный позвонок (аксис): (а) сверху; (б) сбоку; (в) снизу; (г) спереди; (д) сзади; Россия, Кемеровская область, местонахождение Шестаково 1; нижний мел (апт), илекская свита. Обозначения: cdf – центродиапофизная ямка; cpof – центропостзигапофизная ямка; cpol – центропостзигапофизная пластина; di – диапофиз; nc – спинномозговой канал; ns – остистый отросток; pcdl – задняя центродиапофизная пластина; pl – плевроцель; pocdf – постзигодиапофизная ямка; spol – спинопостзигапофизная ямка; pol – постзигодиапофизная пластина; poz – постзигапофиз; spof – спинопостзигапофизная ямка; spol – спинопостзигапофизная ямка; pol – спинопостзигапофизная ямка; меторизистина; tpol – межпостзигапофизарная пластина. Пластины обозначены голубым цветом, ямки – розовым.

Строение второго шейного позвонка значительно варьирует у завропод на родовом уровне [8, 9]. Известно очень мало признаков, диагностичных для крупных клад завропод [9]. Высокая невральная дуга, превышающая высоту задней сочленовной поверхности тела позвонка, является синапоморфией для Eusauropoda (превышает в 1.5 раза у экз. ПИН, № 929/14). Плевроцели на телах предкрестцовых позвонков имеются у *Patagosaurus* и более продвинутых завропод. Крупноячеистая костная структура предкрестцовых позвонков характерна для Titanosauriformes. Отсутствие костных септ, разделяющих плевроцель на шейных позвонках, является диагностичным признаком для Titanosauria. Для продвинутых титанозавров характерен короткий аксис, с соотношением длины к высоте меньше 2 [10]. Экз. ПИН, № 929/14 не обнаруживает какого-либо определенного сходства ни с одним из известных аксисов завропод. Более того, для него характерны

признаки, редко встречающиеся или вообще не известные для других завропод. На большинстве известных аксисов завропод позвонок не срастается с шейным ребром, имеются в различной степени развитые парапофиз и диапофиз с сочленовными поверхностями для головки и бугорка шейного ребра. На экз. ПИН, № 929/14 нет сочленовной поверхности диапофиза, его основание широкое и очевидно полностью срасталось с шейным ребром. как v реббахизаврила Lavocatisaurus agrionensis Canudo et al., 2018 из апта-альба Аргентины [11]. Вентральная поверхность тела позвонка на экз. ПИН, № 929/14 плоская, прямоугольной формы, очень слабо вогнутая при виде с латеральной стороны. На аксисе других завропод вентральная поверхность тела позвонка заметно более вогнутая при виде с латеральной стороны, ее ширина в различной степени уменьшена в центральной части, часто на ней имеется продольный срединный гребень. Спинопостзигапофизные пластины (spol) на экз. ПИН, № 929/14 поднимаются дорсально кзади от остистого отростка, в результате чего невральная дуга достигает максимальной высоты на своем заднем крае. У других титанозавриформ [9, 12–14] максимальная высота невральной дуги приходится на остистый отросток, расположенный в ее средней части, и spol направлены постеровентрально. У базального макронария *Camarasaurus* spp. из киммериджатитона США [8], туриазавра Moabosaurus utahensis Britt et al., 2017 из апта США [15], диплодокоида Suuwassea emilieae Harris et Dodson, 2004 из киммериджа-титона США [16], дикреозаврида Amargasaurus cazaui Salgado et Bonaparte, 1991 из баррема-апта Аргентины [17] и некоторых других завропод [9, 18] наиболее высокая часть остистого отростка расположена у заднего края тела позвонка или даже позади от него, но и в этом случае spol спускаются вентрально, в отличие от экз. ПИН, № 929/14. Наибольшее сходство с экз. ПИН, № 929/14 по этому признаку наблюдается у эухелоподида Erketu ellisoni Ksepka et Norell, 2006 из сеномана-сантона Монголии [19], у которого spol горизонтальная. На экз. ПИН, № 929/14 отсутствуют эпипофизы, имеющиеся на аксисе многих завропод [12, 14]. Уникальным для S. astrosacralis является наличие на шейных позвонках, включая аксис, очень глубоких сроб треугольной формы дорсальнее заднего отверстия спинномозгового канала. Эта особенность, а также плоская вентральная поверхность тела аксиса прямоугольной формы и поднимающиеся дорсально spol, могут рассматриваться как аутапоморфии Sibirotitan.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.В. Подлеснову (ПИН) за препаровку экз. ПИН, № 929/14 и А.М. Кузнецову

(ПИН) за сканирование и создание трехмерной цифровой модели этого экземпляра.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана Российским научным фондом (проект 19-14-00020П). Исследования АОА выполнены в рамках государственного задания Зоологического института РАН (проект 122031100282-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Bugdaeva E.V., Markevich V.S., Volynets E.B. Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Early Cretaceous psittacosaur localities, Asia // Proceedings and Field Guidebook for the Fifth International Symposium of International Geoscience Programme IGCP Project 608. October 22–28, 2017, Jeju Island, Korea. 2017. P. 31–34.
- Averianov A.O., Voronkevich A.V., Leshchinskiy S.V., Fayngertz A.V. A ceratopsian dinosaur Psittacosaurus sibiricus from the Early Cretaceous of West Siberia, Russia and its phylogenetic relationships // J. Syst. Palaeontol. 2006. V. 4. № 4. P. 359–395.
- 3. Лопатин А.В., Мащенко Е.Н., Тарасенко К.К., и др. Уникальное захоронение раннемеловых позвоночных в Западной Сибири (местонахождение Шестаково-3, Кемеровская область) // ДАН. 2015. Т. 462. № 5. С. 620–623.
- Averianov A.O., Voronkevich A.V., Maschenko E.N., et al. A sauropod foot from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia // Acta Palaeontol. Polon. 2002. V. 47. № 1. P. 117–124.
- Averianov A.O., Ivantsov S.V., Skutschas P.P., et al. A new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Ilek Formation, Western Siberia, Russia // Geobios. 2018. V. 51. № 1. P. 1–14.
- 6. *Wilson J.A.* A Nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs // J. Vertebr. Paleontol. 1999. V. 19. № 4. P. 639–653.
- Wilson J.A., D'Emic M.D., Ikejiri T., et al. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs // PLoS ONE. 2011. V. 6. № 2. P. e17114.
- Madsen J.H., McIntosh J.S., Berman D.S. Skull and atlas-axis complex of the Upper Jurassic sauropod Camarasaurus Cope (Reptilia: Saurischia) // Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 1995. V. 31. P. 1–115.
- 9. *Wilson J.A., Mohabey D.M.* A titanosauriform (Dinosauria: Sauropoda) axis from the Lameta Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Nand, Central India // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 2. P. 471– 479.
- D'Emic M.D. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs // Zool. J. Linnean Soc. 2012. V. 166. № 3. P. 624–671.
- Canudo J.I., Carballido J.L., Garrido A., Salgado L. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina // Acta Palaeontol. Polon. 2018. V. 63. № 4. P. 679–691.

- 12. Wilson J.A., Upchurch P. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China // J. Syst. Palaeontol. 2009. V. 7. № 2. P. 199–239.
- Zurriaguz V., Powell J.E. New contributions to the presacral osteology of Saltasaurus loricatus (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Northern Argentina // Cret. Res. 2015. V. 54. P. 283–300.
- Gallina P.A., Apesteguía S. Postcranial anatomy of Bonitasaura salgadoi (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia // J. Vertebr. Paleontol. 2015. V. 35. № 3. P. e924957.
- 15. Britt B.B., Scheetz R.D., Whiting M.F., Wilhite D.R. Moabosaurus utahensis, n. gen., n. sp., a new sauropod from the Early Cretaceous (Aptian) of North America //

Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan. 2017. V. 32. № 11. P. 189–243.

- Harris J.D. The axial skeleton of the dinosaur Suuwassea emilieae (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA // Palaeontology. 2006. V. 49. № 5. P. 1091–1121.
- 17. Carabajal A.P., Carballido J.L., Currie P.J. Braincase, neuroanatomy, and neck posture of *Amargasaurus cazaui* (Sauropoda, Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 4. P. 870–882.
- Gilmore C.W. The type of the Jurassic reptile Morosaurus agilis redescribed, with a note on Camptosaurus // Proc. US Nat. Mus. 1907. V. 32. № 1519. P. 151–165.
- 19. *Ksepka D.T., Norell M.A. Erketu ellisoni*, a long-necked sauropod from Bor Guvé (Dornogov Aimag, Mongolia) // Amer. Mus. Novit. 2006. № 3508. P. 1–16.

NEW DATA ON *SIBIROTITAN*, A TITANOSAURIFORM SAUROPOD FROM THE EARLY CRETACEOUS OF WESTERN SIBERIA

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

^a Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russian Federation ^b Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation [#]E-mail: dzharakuduk@mail.ru

The previously unknown second cervical vertebra (axis) of the sauropod *Sibirotitan astrosacralis* Averianov et al., 2018 from the Early Cretaceous locality Shestakovo 1 (Ilek Formation, Aptian) in Kemerovo oblast, Russia, makes it possible to supplement the morphological characterization of this dinosaur species. The described axis is characterized by unique features such as a flat and rectangular ventral surface of the vertebral centrum and dorsally ascending spinopostzygapophyseal laminae. A unique common feature of the axis and other cervical vertebrae of *Sibirotitan* is the presence of large and deep centropostzygapophyseal fossae on the posterior surface of the neural arch between the neural canal and the postzygapophyses. All these characters can be considered as autapomorphies of *Sibirotitan astrosacralis*.

Keywords: dinosaurs, Sauropoda, Titanosauriformes, Early Cretaceous, Western Siberia, Russia

64