

ДИНОЗАВРЫ РОССИИ: ЗАВРОПОДЫ (SAUROPODOMORPHA)

© 2023 г. А. О. Аверьянов^{a,*}, А. В. Лопатин^{b,**}

^aЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*E-mail: dzharakuduk@mail.ru

**E-mail: alopata@paleo.ru

Поступила в редакцию 26.03.2023 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 10.04.2023 г.

На территории России остатки завропод найдены в отложениях средней юры Западной Сибири (Mamenchisauridae), нижнего мела Поволжья (*Volgatitan simbirskiensis*), Забайкалья (*Tengrisaurus star-kovi*) и Западной Сибири (*Sibirotitan astrosacralis*) и верхнего мела Дальнего Востока (Opisthocoelicaudidae). Большинство находок из нижнего мела принадлежат титанозаврам (Lithostrotia). Нижнемеловые отложения Западной Сибири наиболее перспективны для поиска сочленённых остатков завропод.

Ключевые слова: динозавры, завроподоморфы, завроподы, мезозой, юра, мел, Россия.

DOI: 10.31857/S086958732305002X, EDN: VVKAUW

Завроподы – очень крупные и гигантские (длиной приблизительно до 40 м и весом до 100 т) растительноядные динозавры характерного облика: массивные, четвероногие (квадрупедальные), длинношеие, с относительно маленькой головой и длинным хвостом. В совокупности с древними

группами “прозавропод”¹, включающими более мелкие (от 1.5 м) двуногие (бипедальные) формы наподобие платезавров, они формируют большую и довольно разнообразную группу завроподоморфов.

Завроподоморфы (Sauropodomorpha) – одна из трёх основных групп динозавров. Вместе с хищными динозаврами (Theropoda) они образуют группу ящеротазовых динозавров (Saurischia). Завроподоморфы происходят от теропод, самые базальные их представители (например, *Eoraptor lunensis* Sereno et al., 1993 из позднего триаса Аргентины [1]) морфологически близки к хищным динозаврам, в частности, по строению зубной системы. Первые признаки специализации зубной системы к питанию растительной пищей среди завроподоморфов отмечены у *Buriolestes schultzi* Cabreira et al., 2016 из позднего триаса Бразилии [2]. Дальнейшая эволюция этих динозавров связана с совершенствованием растительноядной специализации, увеличением размеров тела, становлением квадратупедальной локомоции и удли-



АВЕРЬЯНОВ Александр Олегович – доктор биологических наук, главный научный сотрудник ЗИН РАН.
ЛОПАТИН Алексей Владимирович – академик РАН, директор ПИН РАН.

¹ Здесь и далее в кавычках указываются традиционные (узнаваемые) названия парафилетических групп, которые нельзя употреблять в значении таксона.

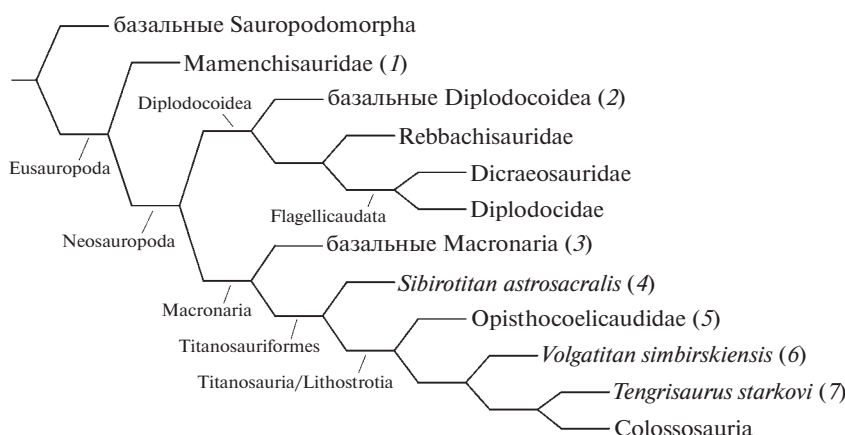


Рис. 1. Кладогрaмма Sauropodomorpha, показывающая филогенетическое положение завропод России
 Местонахождения: 1 – Берёзовский карьер, Красноярский край; 2 – Пески, Московская область; 3 – Тээтэ, Якутия; 4 – Шестаково 1, Кемеровская область; 5 – Благовещенск, Амурская область; 6 – Сланцевый рудник, Волгоградская область; 7 – Могойто, Бурятия

нением шеи [3, 4]. Завроподоморфы представляли доминантную группу растительноядных динозавров в позднем триасе – ранней юре и играли заметную роль в экосистемах средней – поздней юры и раннего мела. В позднем мелу их разнообразие существенно сократилось на северных материках в связи с конкуренцией с растительноядными птицетазовыми динозаврами, но в Гондване они доминировали среди растительноядных динозавров до конца мелового периода.

Завроподоморфы базальной радиации² (“прозавроподы”) в позднем триасе – ранней юре были распространены на всех континентах, включая Антарктиду [5], что отражает единство фауны тетрапод Пангеи – суперконтинента, существовавшего в позднем палеозое и раннем мезозое. Первым описанным завроподоморфом (и вообще одним из первых известных науке динозавров) стал “прозавропод” *Thecodontosaurus antiquus* Riley et Stutchbury, 1836 из позднего триаса Англии [6]. В отечественной литературе начала XX в. можно встретить сообщения о находках изолированных костей текодонтозавра в нижне-среднетриасовых отложениях Европейской России и бассейна р. Урал (см. обзор в [7, 8]). Все эти находки в действительности относятся к базальным архозавроморфам (“текодонтам”). На территории России нет континентальных отложений верхнего триаса – нижней юры с остатками наземных позвоночных, где могли бы быть встречены “прозавроподы”. Но, несомненно, в то время они обитали на территории нашей страны, поскольку их распространение было космополитным.

² Первые представители группы и их потомки, неблизкородственные продвинутым представителям – завроподам.

Наиболее древние остатки завропод в России известны из отложений среднеюрской итатской свиты в Красноярском крае (местонахождение Берёзовский карьер) [9]. Они принадлежат к эндемичной кладе³ азиатских завропод Mamenchisauridae (рис. 1), которые раньше были найдены только в Китае и Таиланде. Маменчизавриды (иначе – мамэньсизавриды) относятся к кладе эузавропод (Eusauropoda), у представителей которой было не менее 13 опистоцельных (задневогнутых) шейных позвонков. Маменчизавриды отличаются необыкновенно длинной шеей, состоящей из 19 позвонков [10]. Находки из Берёзовского карьера представлены изолированными зубами и хвостовыми позвонками (рис. 2).

Клада неозавропод (Neosauropoda), объединяющая всех более продвинутых завропод (см. рис. 1), разделяется на две большие ветви – диплодокоидов (Diplodocoidea) и макронарий (Macronaria). Диплодокоиды известны преимущественно из верхнеюрских и нижнемеловых отложений Северной и Южной Америки, Европы и Африки [11]. Однако древнейший представитель семейства Dicraeosauridae (*Lingwulong shenqi* Xu et al., 2018) происходит из отложений верхов нижней – низов средней юры Китая [12], что свидетельствует об азиатском происхождении Diplodocoidea и, вероятно, всей клады Neosauropoda. К неопределимым Diplodocoidea относятся хвостовые позвонки из морских отложений среднеюрской московорецкой свиты местонахождения Пески Московской области [13] (см. рис. 1). Этот завропод – единственное свидетельство мезозойской фауны наземных позвоночных обширного субконтинента Фенноскандии, где не сохранились

³ Клада – группа организмов, содержащая предка и всех его прямых потомков.



Рис. 2. Хвостовой позвонок *Mamenchisauridae* indet., Берёзовский карьер (Красноярский край), итатская свита, средняя юра (бат)
a – вид спереди; *б* – сзади; *в* – сверху; *г* – сбоку; *д* – снизу; масштабный отрезок – 2 см

континентальные мезозойские отложения. Завропод из Песков, видимо, проник в Фенноскандию при расселении по Европе базальных *Diplodocoidea* из Азии в средней юре. В дальнейшем диплодокоиды были вытеснены из Азии более эволюционно продвинутыми завроподами из клады *Macronaria*. Из отложений верхнего мела Азии известна всего лишь одна находка представителя семейства *Rebbachisauridae* [14], который, очевидно, проник на запад Азии из Европы.

Базальному представителю клады *Macronaria* принадлежат изолированные зубы из нижнемеловой батылхской свиты приполярного местонахождения Тээтэ в Якутии [15] (см. рис. 1, 3). Эти зубы – самые северные находки завропод. Один зуб принадлежит молодому животному, что служит первым доказательством размножения завропод в высоких широтах.

Для представителей клады титанозавриформов (*Titanosauriformes*) характерно облегчение скелета путём развития губчатой костной ткани в предкрестцовых позвонках и отверстий пневматизации⁴ на рёбрах. К базальным *Titanosauriformes* относится *Sibirotitan astrosacralis* Averianov et al., 2018 из нижнемеловых отложений местонахождения Шестаково 1 в Кемеровской области

⁴ Пневматизация – образование заполненных воздухом полостей в костях.

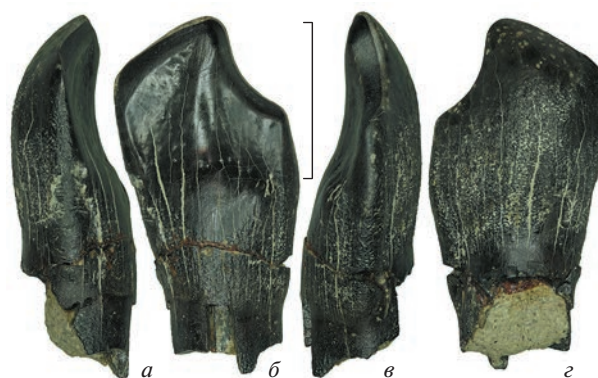


Рис. 3. Верхнечелюстной зуб *Macronaria* indet., Тээтэ (Якутия), батылхская свита, нижний мел (берриасбаррем)
a – вид спереди; *б* – с лингвальной стороны; *в* – сзади; *г* – с лабиальной стороны; масштабный отрезок – 1 см

[16–18]. Этот завропод известен по изолированным зубам, шейным и спинным позвонкам, крестцу и костям стопы (рис. 4). По строению зубов и крестца он схож с *Euhelopus zdanskyi* Wiman, 1929 из раннего мела Китая [19] и может относиться к эндемичному для раннего мела Азии семейству *Euhelopodidae*.

Последнюю радиацию завропод составляют продвинутые макронарии из клады *Titanosauria*. Титанозавры были широко распространены в меловом периоде как на северных материках (Азия, Северная Америка, Европа), так и на частях распадающейся Гондваны (Южная Америка, Африка, Индия и Мадагаскар). Для них характерен ряд морфологических особенностей, которые, очевидно, давали им эволюционное преимущество по сравнению с другими завроподами [20]. Филогения титанозавров ещё недостаточно изучена из-за большого числа таксонов, представленных фрагментарными материалами. Продвинутые титанозавры с процельными (передневогнутыми) хвостовыми позвонками объединяются в кладу *Lithostrotia*. Для литостротий также характерно наличие небольших кожных окостенений (остео-дерм). Процельные хвостовые позвонки разных видов неопределимых литостротий обнаружены в нескольких местонахождениях нижнемеловой илекской свиты в Красноярском крае [21]. К литостротиям относится *Tengrisaurus starkovi* Averianov et Skutschas, 2017, известный по хвостовым позвонкам из нижнемеловой муртойской свиты местонахождения Могойто на берегу Гусино озера в Бурятии [22, 23] (рис. 5). Раньше данное местонахождение датировалось барремом–аптом, по новым данным его возраст – валанжин [24]. Таким образом, тенгризавр – древнейший представитель клады *Lithostrotia* и самый древний титанозавр в Северном полушарии.

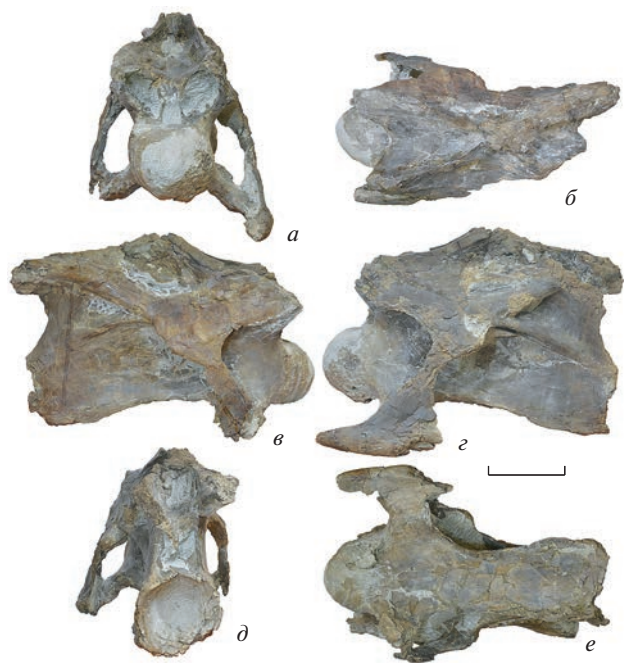


Рис. 4. Шейный позвонок *Sibirotitan astrosacralis* Averianov et al., 2018, Шестаково 1 (Кемеровская область), илекская свита, нижний мел (апт)
a – вид спереди; *б* – сверху; *в, з* – сбоку; *д* – сзади; *е* – снизу; масштабный отрезок – 10 см

Вместе с тенгризавром в местонахождении Могойто встречены остатки другой, пока не описанной, формы завропод (зубы с широкими ко-

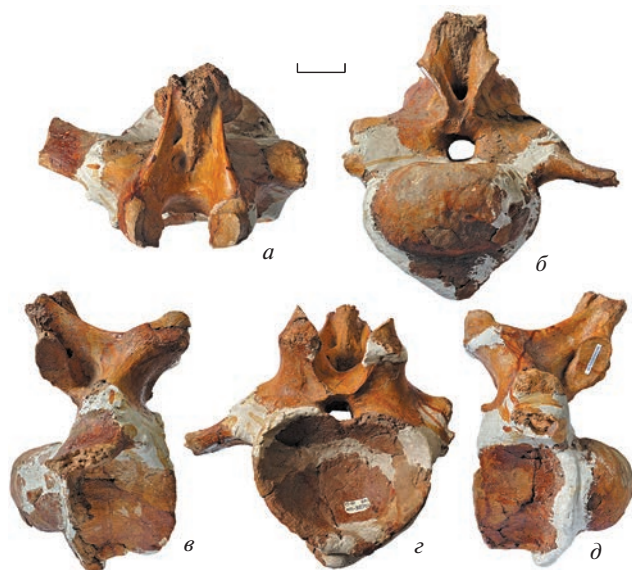


Рис. 5. Хвостовой позвонок *Tengrisaurus starkovi* Averianov et Skutschas, 2017, Могойто (Бурятия), муртойская свита, нижний мел (валанжин)
a – вид сверху; *б* – сзади; *в, д* – сбоку; *з* – спереди; масштабный отрезок – 5 см

ронками [24, 25] и шейный позвонок). Местонахождение Могойто – единственное в России, где найдены остатки двух таксонов завропод. Ещё один не описанный таксон литостротий известен по процельным хвостовым позвонкам из нижне-меловой илекской свиты местонахождения Шестаково 3 в Кемеровской области [20]. Узкокоронковый зуб продвинутого титанозавра обнаружен в нижнемеловой хилокской свите местонахождения Красный Яр в Бурятии [26].

По хвостовым позвонкам одной особи описан *Volgatitan simbirskiensis* Averianov et Efimov, 2018 из нижнемелового местонахождения Сланцевый рудник близ Волгограда [27] (рис. 6). Уникальность данной находки заключается в том, что она сделана в морских отложениях, возраст которых хорошо определяется по сопутствующей фауне беспозвоночных (поздний готерив, аммонитовая зона *Speetonicerias versicolor*, около 132 млн лет назад).

Волгатитан и тенгризавр принадлежат к филогенетической ветви литостротий, которая в позднем мелу в Южной Америке дала радиацию гигантских завропод – колоссозавров (*Colossosauria*). К другой ветви литостротий относится эндемичное азиатское семейство *Opisthocoelicaudidae* (см. рис. 1), представленное *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Białynicka, 1977 и *Nemegto-*

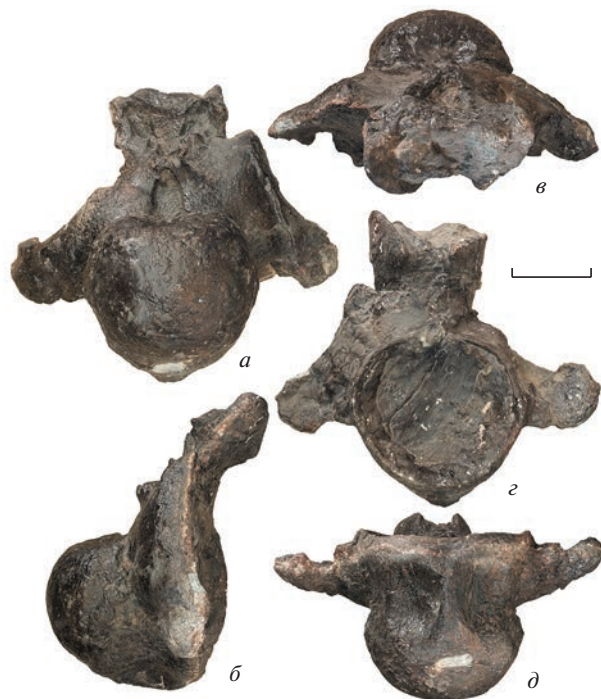


Рис. 6. Хвостовой позвонок *Volgatitan simbirskiensis* Averianov et Efimov, 2018, Сланцевый рудник (Волгоградская область), нижний мел (готерив, зона *Speetonicerias versicolor*)
a – вид сзади; *б* – сбоку; *з* – спереди; *д* – снизу; масштабный отрезок – 10 см



Рис. 7. Зуб *Opisthocoelicaudidae* indet., Благовещенск (Амурская область), удурчуканская свита, верхний мел (маастрихт)
 а – вид спереди; б – с лингвальной стороны; в – сз-ди; г – с лабиальной стороны; д – поперечное сечение на базальном конце; масштабный отрезок – 5 мм

saurus mongoliensis Nowinski, 1971 из позднего мела Монголии [28–30]. Карандашоподобные зубы опистоцеликаудид известны из верхнемеловых отложений Узбекистана и Казахстана [31–33]. Зуб неопределимого представителя опистоцеликаудид обнаружен в верхнемеловой удурчуканской свите местонахождения Благовещенск в Амурской области [34] (рис. 7) – это пока единственная находка завропод в верхнемеловых отложениях России.

В целом история завроподоморфов, обитавших на территории нашей страны, известна крайне фрагментарно: описано всего три таксона завропод и ещё два таксона достаточно хорошо охарактеризованы по найденным материалам и будут описаны в ближайшем будущем. Большинство находок завропод из России относится к нижнему мелу и принадлежит титанозаврам клады *Lithostrotia*. Совершенно ничего не известно о базальных завроподоморфах позднего триаса – ранней юры, и такие находки вряд ли когда-нибудь будут сделаны в России из-за отсутствия континентальных отложений данного возраста. Найденные в средней юре Красноярского края остатки эузавропод *Mamenchisauridae* существенно расширили представления о распространении этой клады, ранее известной преимущественно

из Китая. В верхнем мелу России обнаружен всего один зуб завропода. Наиболее перспективны для поиска сочленённых остатков завропод в России нижнемеловые континентальные отложения Западной Сибири.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00020П) и Зоологического института РАН (государственное задание № 122031100282-2).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Sereno P.C., Martínez R.N., Alcobér O.A.* Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2013. V. 32. Sup. 1. P. 83–179.
2. *Cabreira S.F., Kellner A.W.A., Dias-Da-Silva S. et al.* A unique Late Triassic dinosauromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet // *Current Biology*. 2016. № 22. P. 3090–3095.
3. *Wilson J.A., Sereno P.C.* Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1998. V. 18. Sup. to № 2. P. 1–72.
4. *McPhee B.W., Benson R.B.J., Botha-Brink J. et al.* A giant dinosaur from the earliest Jurassic of South Africa and the transition to quadrupedality in early sauropodomorphs // *Current Biology*. 2018. № 19. P. 3143–3151.
5. *Smith N.D., Pol D.* Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2007. № 4. P. 657–674.
6. *Benton M.J., Juul L., Storrs G.W. et al.* Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of southwest England // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2000. № 1. P. 77–108.
7. *Юрьев К.Б.* Краткий обзор находок динозавров на территории СССР // *Учёные записки ЛГУ. Серия биологических наук*. 1954. № 181. С. 183–197.
8. *Несов Л.А.* Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1995.
9. *Averianov A.O., Krasnolutskiy S.A., Ivantsov S.V. et al.* Sauropod remains from the Middle Jurassic Itat Formation of West Siberia, Russia // *PalZ*. 2019. № 4. P. 691–701.
10. *Moore A.J., Barrett P.M., Upchurch P. et al.* Re-assessment of the Late Jurassic eusauropod *Mamenchisaurus sinocanadorum* Russell and Zheng, 1993, and the evolution of exceptionally long necks in mamenchisaurids // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2023. № 1. 2171818.
11. *Whitlock J.A.* A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2011. № 4. P. 872–915.

12. Xu X., Upchurch P., Mannion P.D. et al. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs // *Nature Communications*. 2018. V. 9. 2700.
13. Averianov A.O., Zverkov N.G. New diplodocoid sauropod dinosaur material from the Middle Jurassic of European Russia // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2020. № 3. P. 499–509.
14. Averianov A.O., Sues H.-D. First rebbachisaurid sauropod dinosaur from Asia // *PLoS One*. 2021. № 2. e0246620.
15. Averianov A.O., Skutschas P.P., Schellhorn R. et al. The northernmost sauropod record in Northern Hemisphere // *Lethaia*. 2020. № 3. P. 362–368.
16. Averianov A.O., Voronkevich A.V., Maschenko E.N. et al. A sauropod foot from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2002. № 1. P. 117–124.
17. 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. № 1. P. 1–14.
18. Аверьянов А.О., Лопатин А.В. Новые данные о *Sibirorotitan*, титанозавриформном завропode из раннего мела Западной Сибири // *Доклады РАН. Науки о Земле*. 2022. № 1. С. 60–64.
19. Wilson J.A., Upchurch P. Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2009. № 2. P. 199–239.
20. Аверьянов А.О. Титанозавры России // *Природа*. 2019. № 10. С. 27–34.
21. Averianov A.O., Ivantsov S.V., Skutschas P.P. Caudal vertebrae of titanosaurian sauropod dinosaurs from the Lower Cretaceous Ilek Formation in Western Siberia, Russia // *Cretaceous Research*. 2020. V. 107. 104309.
22. Averianov A.O., Skutschas P.P. A new lithostrotian titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia // *Biological Communications*. 2017. № 1. P. 6–18.
23. Averianov A.O., Sizov A.V., Skutschas P.P. Gondwanan affinities of *Tengrisaurus*, Early Cretaceous titanosaur from Transbaikalia, Russia (Dinosauria, Sauropoda) // *Cretaceous Research*. 2021. V. 122. 104731.
24. Averianov A.O., Sizov A.V., Grigoriev D.V. et al. New data on dinosaurs from the Lower Cretaceous Murtoi Formation of Transbaikalia, Russia // *Cretaceous Research*. 2022. V. 138. 105287.
25. Averianov A.O., Starkov A.I., Skutschas P.P. Dinosaurs from the Early Cretaceous Murtoi Formation in Buryatia, Eastern Russia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2003. № 3. P. 586–594.
26. Averianov A.O., Skutschas P.P. Additions to the Early Cretaceous dinosaur fauna of Transbaikalia, eastern Russia // *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*. 2009. № 4. P. 363–378.
27. Averianov A.O., Efimov V.M. The oldest titanosaurian sauropod of the Northern Hemisphere // *Biological Communications*. 2018. № 3. P. 145–162.
28. Borsuk-Biatynicka M. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Palaeontologia Polonica*. 1977. V. 37. P. 1–64.
29. Nowinski A. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia // *Palaeontologia Polonica*. 1971. V. 25. P. 57–81.
30. Averianov A.O., Lopatin A.V. Sauropod diversity in the Upper Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia – a possible new specimen of *Nemegtosaurus* // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2019. № 2. P. 313–321.
31. Averianov A.O., Sues H.-D. Sauropod teeth from the Upper Cretaceous Bissekty Formation of Uzbekistan // *Historical Biology*. 2017. № 5. P. 641–653.
32. Averianov A.O., Sues H.-D. Review of Cretaceous sauropod dinosaurs from Central Asia // *Cretaceous Research*. 2017. V. 69. P. 184–197.
33. Аверьянов А.О., Лопатин А.В. Новые данные о поздне меловых завроподах из бостобинской свиты Северо-Восточного Приаралья (Казахстан) // *Доклады РАН. Науки о Земле*. 2022. № 1. С. 32–35.
34. Аверьянов А.О., Болотский Ю.Л., Болотский И.Ю. Завропод из позднего мела Амурской области // *Доклады РАН. Науки о Земле*. 2023. № 2. С. 237–239.