

Л. А. НЕСОВ

**ДИНОЗАВРЫ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ:
НОВЫЕ ДАННЫЕ О СОСТАВЕ
КОМПЛЕКСОВ, ЭКОЛОГИИ И
ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИИ**

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
1. Обзор основных групп динозавров средней юры - мела Северной Евразии.....	7
1.1. Сегнозавры	7
1.2. Тероподы.....	15
1.3. Завроподы	19
1.4. Стегозавры и анкилозавры	20
1.5. Орнитоподы.....	21
1.6. Цератопсии.....	25
2. Описания новых находок	35
3. Некоторые особенности среды обитания и путей расселения динозавров.....	58
4. Приложение. Местонахождения остатков костей, зубов, скорлупы яиц и следов динозавров в Северной Евразии	78
4.1. Кости и зубы динозавров в мезозойских отложениях	80
4.1.1. Юра.....	80
4.1.2. Нижний мел	84
4.1.3. Верхний мел.....	89
4.2. Остатки меловых динозавров, переотложенные в палеоген- неогеновые отложения	112
4.3. Яйца, кладка и скорлупа яиц динозавров мела.....	113
4.4. Следы динозавров.....	115
4.4.1. Юра.....	115
4.4.2. Мел.....	118
4.5. Остатки, которые надо исключить из состава динозавровых и местонахождения, которые надо вывести из тех, в которых найжены остатки динозавров	120
Литература	125
Резюме (Summary, Zusammenfassung, Résumé)	144
Объяснения к фототаблицам.....	146
Указатель названий таксонов динозавров ранга семейства и ниже, отмеченных в границах бывшего СССР	152
Указатель местонахождений.....	154

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа касается динозавров территории Северной Евразии в границах бывшего СССР. Остатки и отпечатки следов этих животных известны из Узбекистана, Казахстана, Таджикистана, Кыргызстана, Туркменистана, России, Армении и Грузии.

Существующие обзоры местонахождений остатков динозавров, найденных на территории бывшего СССР (Толмачев, 1926; Юрьев, 1954а), а также специализированные библиографические подборки по отечественным находкам этих животных (Рябинин, 1931а, 1939; Рождественский, 1964; Рождественский, Татаринов, 1964, с.647,648), обычно включают не только динозавров, но и других древних рептилий, и составлены либо для отдельных регионов, либо для всей Азии (Ефремов, 1944; Рождественский, 1964, 1974; Rozhdestvensky, 1977; Рождественский, Хозацкий, 1967). Некоторые обзоры не являются полными (Рождественский, Татаринов, 1964; Палеозоология СССР). Все они уже значительно устарели.

Динозавры, если их рассматривать с позиций кладистической систематики, являются парафилетической группой, т.к. они не включают в себя предка группы и всех его потомков (потомками тероподных динозавров являются птицы). Динозавры одним-двумя или, возможно, несколькими стволами ведут свое начало от псевдозухий. Поэтому естественной с кладистической точки зрения будет группировка, образованная из некоторых псевдозухий, птерозавров(?), плюс крокодилов, птицетазовых и ящеротазовых динозавров, а также птиц, или составленная лишь из некоторых эволюционно продвинутых теропод и птиц. Тем не менее термин "динозавры" целесообразно сохранять для свободного пользования и в будущем.

Первые находки и/или определения остатков динозавров на территории европейской части СНГ были сделаны В.Киприяновым (до 1883 г.), К.Ф.Егоровым в 1912 г. и П.М.Клеветским в 1931 г. в Забайкалье, А.Д.Архангельским в 1910 г. и В.Т.Сургаем, А.Ф.Соседко в 1930 г. в Кызылкумах, Е.В.Ивановым в 1923 г. и В.Д.Принадой в 1924-25 гг. в Приташкентских Чулях, П.Д.Трусовым в 1928 г. и О.С.Вяловым в 1930-е годы в Фергане, Г.В.Мухиным в 1925 г., А.Н.Кириковым в 1926 г., Е.И.Беляевой и М.Г.Прохоровым в 1927 г. и Д.И.Яковлевым в бассейне р.Или, И.И.Кромом в 1926 г. в бассейне р.Эмбы. Скорлупа яиц динозавров впервые в стране найдена В.С.Ерофеевым, Л.Д.Кудиной в 1959 г. в Зайсанской впадине. Находки следов динозавров были сделаны на территории СНГ Г.Д.Романовским и П.А.Чуенко в 1882 г., а следы динозавров в Грузии нашел в 1933 г. П.Чабукяни.

Гражданами России (жителями станицы Касаткиной, ныне с.Касаткино), а вслед за ними полковником Манакиным впервые было открыто для науки местонахождение с остатками динозавров на территории Китая (1900-1902 гг.) (Манакин, 1902; Рябинин, 1925). Сделано это было задолго до обнаружения исследователями местонахождений в Центральной Азии (в Монголии, а также в провинциях Ганьсу и Внутренняя Монголия в Китае).

За последние 15-20 лет данные по составу фаун динозавров в нашей стране и список местонахождений расширились в несколько раз, в связи с

чем необходимо дать их новое обобщение. Необычайно интенсивно развивается палеонтология динозавров в связи с работой исследователей В.В.Курбатова, В.П.Новикова, К.Н. Аманниязова, В.И.Седлецкого, Л.К. Габунии. Эти успехи определяются и результатами палеонтологии за рубежом (Lockley, 1991; Lockley et al., 1991).

Много новых данных получено отрядами Стратиграфической партии под руководством И.М.Абдуазимовой (Ташкент) и Ленинградского (Санкт-Петербургского) университета. После ряда лет работы на некоторых местонахождениях нередко оказывалось, что там, где раньше были известны фрагментарные остатки одной-двух форм динозавров, удавалось обнаружить богатые фауны этих животных. В связи с этим в "Приложении" к работе приводятся все ставшие нам известными местонахождения, даже если в них пока найдены лишь немногочисленные остатки динозавров, неопределимые даже до отряда. Некоторые из таких местонахождений могут оказаться лишь первыми свидетельствами существования богатых, еще совершенно не изученных динозавровых фаун. Так, например, даже после специальных палеонтологических работ в Джиракудуке его фауна была признана относительно бедной (Рождественский, 1964). Ныне это, однако, самая разнообразная фауна водных и наземных позвоночных Евразии.

Следует отметить, что в мире в целом и в Евразии в частности очень мало известно о динозаврах конца средней и начала поздней юры (баткелловей-?оксфорд) и, особенно, о фаунах этих животных первой половины позднего мела (сеноман-сантон) (см. Steel, 1969, 1970; Haubold, 1979; Steel, Haubold, 1979; Norman, 1985; Czerkas, Olson, 1987; Chure, McIntosh, 1989; Russell, Weishampel, 1989; Norman, 1989; Weishampel et al., 1990 b; Britt et al., 1990). Даже уже известные данные о динозаврах этого времени приводятся в литературе с большой неполнотой (Charig, 1993, fig.3). Еще меньше данных о динозаврах известно для эалена (начало средней юры). По этому возрастному интервалу в мире не известно сколько-нибудь значимых остатков этих животных.

В последние годы на территории бывшего СССР были обнаружены остатки групп динозавров, здесь ранее не известных: сегнозавров (Segnosauria) и овирапторозавров (Oviraptorosauria) в мелу, стегозавров (Stegosauria) в юре, а также настоящих рогатых динозавров (Ceratopsidae), не отмечавшихся достоверно мела Евразии и долго считавшихся эндемиками Северной Америки (Рождественский, 1977; Coombs, 1984; Russell, 1991). Найдены древнейшие в мире или очень ранние представители ряда групп (Hadrosauridae в позднем альбе, Protoceratopsidae в позднем альбе и раннем сеномане, Ceratopsidae в позднем туроне и коньяке, Segnosauria в альбе, раннем сеномане и, возможно, позднем барреме среднем апте, Caenagnathidae в позднем туроне, род Troodon в раннем сеномане, Stegosauria на рубеже средней и поздней юры). Все эти данные и другие новые сведения существенно проясняют возможные пути расселения, ход эволюции конкретных групп и историю формирования некоторых комплексов динозавров центральноазиатской части СНГ, Казахстана, Забайкалья, Дальнего Востока и Северо-Востока России, а также Китая, Монголии и западной части Северной Америки.

К сожалению, находки целых скелетов динозавров на территории бывшего СССР единичны. Это связано с тем, что тафономическая

обстановка на приморских низменностях часто благоприятствовала долгой мацерации скелетов и распаду их на отдельные элементы (Несов, 1990, рис.1, 1991; Roček, Nesson, 1993, fig.2). Однако нахождение разрозненных костей и зубов динозавров имеет наряду с известными отрицательными обстоятельствами и многие положительные аспекты. Именно на разрозненных костях, а не на целых черепахах, оказывается легче всего вести изучение важных особенностей строения внутренних частей мозговых коробок (каналов для нервов и кровеносных сосудов, деталей внутреннего уха), которые являются очень ценным материалом для установления дальних филогенетических связей между группами. Серии одноименных костей, принадлежавших разновозрастным особям одного вида, позволяют изучать возрастную изменчивость. По изолированным костям и зубам, перемешанным течениями в проливах между бассейнами и в протоках дельт рек и образующих как бы естественные выборки, достаточно легко и быстро можно получить количественные данные о доминировании тех или иных групп или об их реальной встречаемости в местонахождениях (см. раздел 1). Это позволяет получать относительно полноценную, хотя и приблизительную биогеоценотическую информацию, например, о соотношении биомасс хищных теропод и растительноядных динозавров. При создании реконструкций этих животных из разрозненных элементов скелета огромную помощь оказывают материалы по целым скелетам динозавров близких видов, родов и подсемейств, полученные в течение многолетних исследований палеонтологами в Северной Америке, Монголии и Китае.

1. ОБЗОР ОСНОВНЫХ ГРУПП ДИНОЗАВРОВ СРЕДНЕЙ ЮРЫ - МЕЛА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

До обзора было бы целесообразно привести латинские названия упоминаемых далее в тексте групп динозавров.

Акантофолиды *Acanthopholidae*, анкилозавриды *Ankylosauridae*, анкилозавры *Ankylosauria*, арматозавры *Armatusauria* (*Stegosauria* + *Ankylosauria* + (?)*Pachycephalosauria*), барионикиды *Baryonychidae*, гадрозавриды или утконосые динозавры *Hadrosauridae*, гадрозаврины - *Hadrosaurinae*, дейнодонтиды *Deinodontidae*, дейнонихозавры *Deinonychosauria*, дриптозавриды *Dryptosauridae*, дромеозавриды *Dromaeosauridae*, завроподы - *Sauropoda*, игуанодонтиды - *Iguanodontidae*, камптозавры - *Camptosauridae*, карнозавры - *Carnosauria*, ламбеозаврины - *Lambeosaurinae*, мегалозавриды *Megalosauridae*, овирапторозавры *Oviraptorosauria*, орнитомимиды *Ornithomimidae*, орнитоподы *Ornithopoda*, прозавроподы *Prosauropoda*, протоцератопсиды *Protoceratopsidae*, пситтакозавриды *Psittacosauridae*, пситтакозавры *Psittacosaurus*, сегнозавры *Segnosauria*, спинозавриды *Spinosauridae*, стегозавры *Stegosauridae*, тарбозавры *Tarbosaurus*, тероподы - *Theropoda*, тираннозавриды *Tyrannosauridae*, титанозавриды *Titanosauridae*, торвозавриды *Torvosauridae*, трицератопсы - *Triceratops*, целуросавриды *Coelurosauridae*, цератозаврии *Ceratosauria*, цератопсиды - *Ceratopsidae*, цератопсии - *Ceratopsia*.

1.1. Сегнозавры

Эта своеобразная группа динозавров первоначально была установлена на материалах из Монголии (Barshold, Perle, 1980; Перлэ, 1979, 1991). По одной из гипотез группа уже при появлении ее в летописи, в мелу, была реликтовой и развивалась со времени расхождения ветвей теропод и завропод (поздний триас) или же сегнозавры ведут свое начало отдельной ветвью от ранних *Prosauropoda* (см. Weishampel et al., 1990a). Сегнозавры, по количеству черт, мало изменившихся от состояния у их предполагаемых предков среди прозавропод (форма черепа и его деталей, характер щечного озубления, значительная длина шеи с двумя плевроцелями на каждой стороне шейного позвонка, короткие, не "подогнанные" друг к другу метатарсалии и т.д.) должны стоять скорее близ начала, а не в конце системы ящеротазовых динозавров. Судя по находкам на территории Содружества, сегнозавры характеризовались необычайно сильно пневматизированными шейными позвонками (с обилием внутренних полостей) и очень сильно скошенными сочленовными поверхностями на телах позвонков. У них были сильно расширенными дистальные части плечевых костей, когтевые фаланги были крупными, близкими друг другу по размерам, относительно сильно загнутыми, острыми, сильно сжатыми с боков. Остальные фаланги, а также метакарпальные и метатарсальные элементы практически не имели углублений с боков в области их дистального сустава. Зубы сегнозавров позднего мела, найденные в Средней Азии, были довольно высокими, заостренными к вершине, на лезвиеподобных переднем и заднем краях у вершины зуба располагались многочисленные небольшие зубчики (Несов, 1981, рис.Х, 10; Табл. II, 4).

Судя по находкам в СНГ, в Монголии и Китае, в ряду сегнозавров уже в позднем барреме альба были довольно крупные формы. В первой половине позднего мела (сеноман - сантон) сегнозавры были несомненно по размерам. Во второй половине позднего мела наряду с умеренными по размерам формами получили распространение относительно крупные. У одной позднекампан-раннемаастрихтской формы (семейство Therizinosauridae) когтевые фаланги становятся удлиненными, более или менее распрямленными. Относительно прямые, длинные когти теризинозавров вероятнее всего использовались взрослыми особями для защиты от хищников (Paul, 1984), а у юных особей для удержания на ветвях. У сегнозавров *Segnosauria indet.* из раннего - среднего альба Ходжакуля (Каракалпакстан), коньяка Джиракудука (Узбекистан), турона коньяка Ирэн-Дабасу (Китай) и сантона Шах-Шаха (Казахстан) мощные, сжатые с боков, сильно изогнутые когтевые фаланги (Табл. II, 1-3, 6) могли всю жизнь использоваться как для защиты, так и для передвижения по стволам и в кронах деревьев (рис. 1).

В островных лесах с доминированием платанов на приморских низменностях коньякского века эти динозавры благодаря сильно пневматизированному легкому скелету вероятно могли переплывать участки бассейнов, разделявшие острова и полуострова облесенной суши, что могло быть особенно обычным и необходимым при подъемах уровня вод в ходе ветровых нагонов и после сильных дождей. А.К.Рождественский (1970, 1976) предпологал возможность питания таких крупных форм муравьями или термитами, что трудно принять, исходя из экосистемных ограничений величины потока энергии через подобных насекомых и из-за значительной частоты встречаемости остатков сегнозавров, например, близ околосканальных платановых лесов коньяка Джиракудука.

Сильный изгиб шеи дугой анатомически вниз, необычная легкость очень сильно пневматизированных шейных позвонков и, вероятно, основания черепа, малый размер головы, очень слабые зубы (Табл. II, 4), стачивавшиеся не с вершины, а обычно лишь полировавшиеся на лингвальной и лабиальной сторонах (с сохранением острой кромки у вершины), "ленивцеподобность" в строении предкогтевых и когтевых фаланг (Coombs, 1983), однообразие размеров последних в пределах лап (Перлэ, 1981), глубокие вертикальные борозды на передних суставах предкогтевых фаланг, позволявшие двигать фалангами лишь в одной плоскости, разворот назад лобковых костей и отворот наружу передней части лобковых костей (поддерживавших брюшную стенку с боков), большая ширина крестца (особенно в его задней части) при поперечно расширенных телах крестцовых позвонков и крестцовых ребрах все это свидетельствует в пользу обычности положения некрупных сегнозавров (типа известных среднеазиатских представителей) на крупных ветвях деревьев спиной книзу с положением переднего конца головы впереди от кистей, но недалеко от последних (рис. 1) и с питанием очень мягкой пищей.

Перемещение дистальных концов лобковых костей у предков известных сегнозавров назад, в опистопубическое состояние, могло быть связано, как и у дромеозаврид из теропод, с отбором на более эффективное лазание по вертикальным стволам. При опистопубическом тазе брюхо могло из резко килеватого (особенно в его задненижней части) становится более плоским. Естественным образом возникает вопрос, не могли ли подобные процессы

происходить по сходной причине у ранних птицетазовых динозавров и на первых этапах эволюции птиц.

Следует отметить, что различение сегнозавров и крупнокоготных теропод лишь по находкам изолированных, крупных, сильно уплощенных с боков когтевых фаланг (см., например, их изображения в работах Ни, 1964; Рождественский, 1976) представляет значительные трудности. Если такие находки относятся к турону-мавстрихту, то они с высокой степенью вероятности принадлежат сегнозаврам, тогда как в поздней юре и раннем мелу существовали крупнокоготные тероподы, филогенетически далекие от сегнозавров. В летописи остатки сегнозавров появляются с апта-альба (см. Russell, Dong, 1993 и раздел 4.1.2.29 в данной работе), следы сегнозавров видимо есть в альбе и верхней юре (см. разделы 4.4.2.194 и 4.4.1.187).

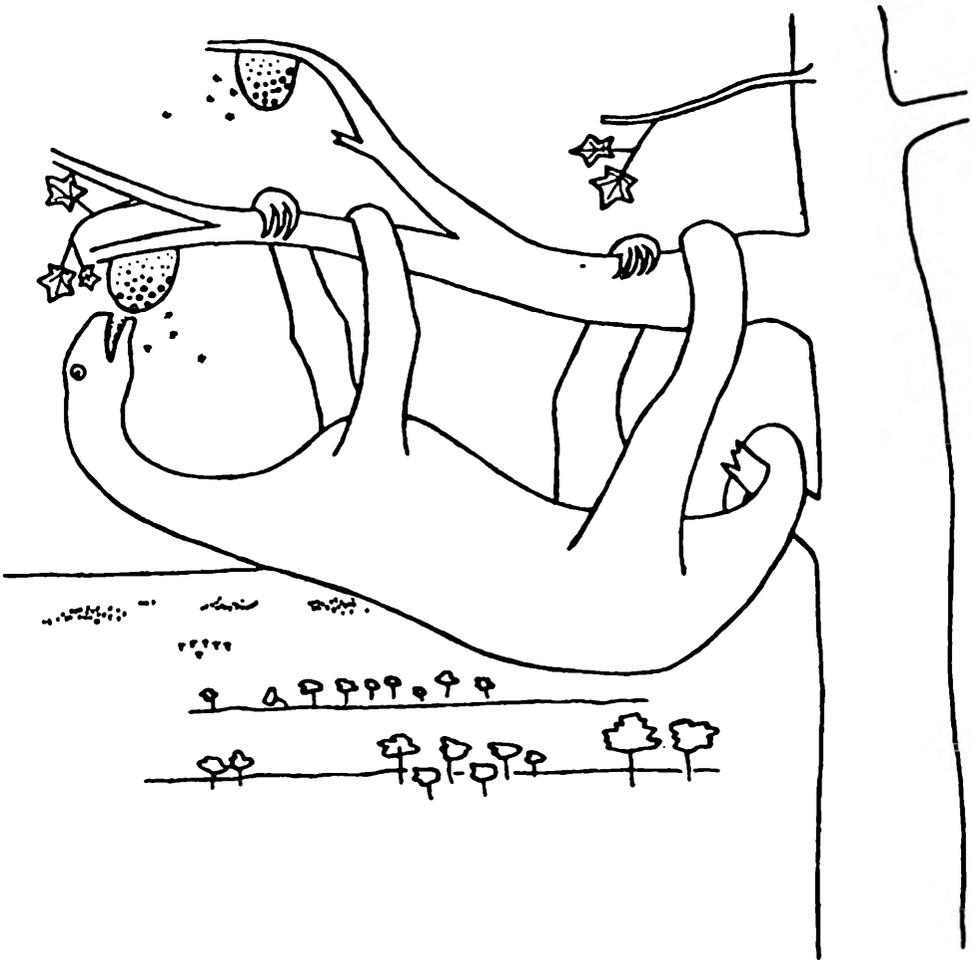


Рис. 1. Реконструкция молодой особи представителя сегнозавров в природной обстановке - в кроне платана с гнездами *Desertiana*, строящимися осами *Polystinae* (поздний мел, коньяк, Центральные Кызылкумы, Узбекистан).

При сравнении костей сегнозавров со скелетом современного трехпалого ленивца *Bradypus tridactylus* (N 321 кафедры зоологии позвоночных СПб университета) обнаруживается сходство по ряду черт: в дистальном расширении плечевой кости, в длинном и округлом в сечении диафизе этой кости, в малой высоте остистых отростков поясничных и крестцовых позвонков и по ряду других признаков, отмеченных ранее. При известных ныне особенностях сегнозавров конечно можно допускать, что они могли поедать, среди прочего, рыбу (см. Барсболд, Перлэ, 1979, с.43; Barsbold, Perle, 1980), но трудно представить, как они могли ее ловить. В связи с этим пока нельзя исключать, как вариант, употребление сегнозаврами в пищу падали рыб.

Представляется, однако, более вероятным, что эти животные, судя по их весьма слабой зубной системе, питались, отчасти, очень мягкой растительностью, но также, возможно, и гнездами *Desertiana* (Несов, 1985, табл. II, 18; 19886, рис. 1, 14), которые строились общественными препончатокрылыми насекомыми, вероятнее всего, примитивными осами, близкими к *Polystinae*. Эти плоские гнезда, с ячейками, обращенными в одну, вероятно, теневую сторону, подвешивались (рис. 1) вдоль ветвей (снизу от них). Ячейки гнезд этих насекомых были несколько развернутыми вверх, как это бывает у эволюционно продвинутых пчел (но в отличие от последних ячейки были организованы не в две стороны от вертикальной плоскости, и вероятно защищались от перегрева солнцем телами взрослых обитателей). Взрослые насекомые при этом располагались со стороны донцев ячеек, которые строились с использованием мягкого фосфатоносного ила. Очевидно такие гнезда содержали личинок и запасы корма. Фосфатизированные части таких гнезд, относящиеся не менее чем к 5-7 видам (только два из них формально описаны, Несов, 19886), весьма обычны в коньякских отложениях Джиракудука как раз на уровнях, на которых наиболее часто отмечаются остатки сегнозавров. Найдено практически целое гнездо, окончательно отводящее возможность принадлежности указанных образований соплодиям растений *Agaseae*. Подобная же фоссилия, но с более неравномерными по положению ячейками, известна из верхнего мела юго-западной Юты, США (Brown, 1941; Zeuner, Mannig, 1976; Wentzel, 1990). Судя по указанным для этой находки координатам (см. Hintze, 1982), она вероятнее всего происходит из формации Уэуип (*Wahweap*), которая (Eaton, Cifelli, 1988) относится к нижнему кампану (но не к самым низам его). Для этой фоссилии, названной *Celliforma favosites* (это не типовой вид данного рода), и которую видимо надо называть *Desertiana favosites* (Brown), доказывалась ее принадлежность осам *Vespinae* или *Polystinae*. Основание каждой ячейки у находки из Юты, как и у гнезд из коньяка Джиракудука, построено из ила. Отверстия ячеек у фоссилии из Юты расставлены друг относительно друга больше, чем их основания, тогда как у гнезд из Узбекистана оси ячеек параллельны друг другу. Все это говорит о том, что в кампане на западе Северной Америки и в коньяке на западе Азии гнезда строились различными видами (родами?) ос. Заполненные личинками, куколками и запасами корма эти гнезда могли быть съедобными для позвоночных мела. При обилии и постоянстве присутствия таких гнезд вполне могли быть позвоночные, в той или иной степени специализированные к питанию такими гнездами, как, например, современный осоед *Pernis apivorus* довольно крупная птица из отряда дневных хищников. Находки трехмерных остатков тел имаго предположительно перпончатокрылых в коньяке

Джиракудука (см. Несов, 1992, табл. III, 7) и в маастрихте Баг-Крик, Монтана, США (Материал музея Онтарио) показывают возможность привязки гнезд (как следов жизнедеятельности) к конкретным видам насекомых. Если иметь в виду частую плотоядность ос, их возможности (по крайней мере у некоторых форм), разделять с помощью мощных жвал даже довольно крупную падаль позвоночных (особенно, рыб), принося ее на корм личинкам, и учесть частую и массовую гибель рыб, амфибий и других водных позвоночных в зоне межбассейновых протоков (см. о механизме, обеспечивавшем их гибель в работе Roček, Nessov, 1993 и в этом томе в разделе 3), то возможно, сегнозавры коньяка Джиракудука, как и многие другие наземные позвоночные этого времени, могли подключаться к цепям питания, связанным с высокотрофными водными (лиманскими) экосистемами. Однако сегнозавры это делали, вероятно, не напрямую, а получая часть энергии через ос и осоподобных перепончатокрылых, тогда как крупные птерозавры (Табл. I, 18) собирали рыбу с поверхности открытых участков бассейнов.

Таким образом, относительно сегнозавров хотя бы отчасти может сбыться предположение А.К.Рожественского (1970, 1976) о питании динозавров Азии, обладавших гигантскими когтями, общественными насекомыми. Вместе с тем следует отметить, что А.К.Рожественский был одним из первых, кто зная о любопытной, но, как ясно сейчас, в подавляющем большинстве деталей неверной реконструкции теризинозавра (Малеев, 1959), предвосхитил существование в мелу Азии группы зауриский (позже получившей название Segnosauria), объединив в составе Therizinosauridae, как он писал (Рожественский, 1976; Rozhdestvensky, 1977, p.112), *Alectrosaurus olseni* (?=*Chilantaisaurus tashuikouensis*) и *Therizinosaurus cheloniformes*. Неточность, вполне простительная для времени, когда писались две из цитируемых работ А.К.Рожественского, в основном проистекает из того, что следуя первоописанию *Alectrosaurus olseni* (Gilmore, 1933) А.К. Рожественский видимо не предполагал, что при установлении отмеченного рода произошло смешение остатков организмов достаточно далеких филогенетических ветвей. Так, к материалам по тероподу *Alectrosaurus* Ч. Гилмором (Gilmore, 1933) из формации Ирэн-Дабасу (КНР) были, в частности, отнесены плечевая кость, проксимальная фаланга, когтевая фаланга (экземпляры AMNH 6368), а также неполная бедренная кость, большая и малая берцовые, тибiale+фибуляре, тибiotарсус с комплектом фаланг, отдельно три метатарсалии, две неполные когтевые фаланги, причисленные к передней конечности и фрагмент дистальной части лобковой кости (отнесены к номеру AMNH 6554). Б. Медер и Р. Брэдли (Mader, Bradley, 1989) показали, что кости, включенные в AMNH 6368 принадлежат Segnosauridae, хотя нет уверенности, что все три данных остатка относятся к одной особи. Большинство костей, причисленных первоначально к AMNH 6554 оказались (Mader, Broadley, 1989) от одной особи некрупного карнозавра *Alectrosaurus olseni*. По нашему мнению к сегнозаврам могут относиться и два фрагмента сильно изогнутых, латерально уплощенных когтевых фаланг, причисленных к номеру AMNH 6554, они лишь предположительно включались (Mader, Broadley, 1989) в состав костей *Alectrosaurus olseni*. Из локальной точки с остатками сегнозавров (AMNH 6368) известна группа платицельных хвостовых позвонков (AMNH 21784), обладающих дорсовентрально несколько уплощенными телами; относительно длинными и толстыми презигапофизами. Эти позвонки, как, возможно, и некоторые позвонки нашего материала (Табл. III, 6), также могут принадлежать

сегнозаврам. Плечевая кость сегнозавра из формации Ирэн-Дабасу обладает бугорком на задней стороне диафиза (Mader, Broadley, 1989, fig. 8, см. также Перлэ, 1979, рис. 2), дистальная часть кости широкая. Проксимальная фаланга (AMNH 6368) почти не имеет углублений по бокам спереди.

Сегнозавры могли сохраниться до конца мела при своем происхождении от позднетриасовых прозавропод лишь благодаря достаточно узкой специализации как в питании, так и в биотопической приуроченности, там, где биотическая среда была не очень жесткой, а значит была ослаблена конкуренция и заторможена движущая форма отбора.¹ Маловероятно, что сегнозавры являются потомками форм, промежуточных (Paul, 1984) между прозавроподами и орнитомимиями, особенно если учитывать то обстоятельство, что такие виды, стоявшие в основании указанных ветвей, могли относиться даже не к динозаврам, а к более низкой граде (ступени) псевдодухий.¹

Обращает на себя внимание, что уже у прозавропод отмечается значительное увеличение размеров когтевых фаланг, особенно на пальцах, приближенных к медиальной линии тела (конвергенция с дромеозавридами и троодонтидами). У прозавропод это могло быть связано со способностью взрослых особей притягивать к себе ветви или очень крупные листья передними конечностями (точнее, обращенным внутрь "крючком" первого пальца), так и с возможностью у ранней молодежи прозавропод в той или иной степени лазить по вертикальным стволам. Последнее было, вероятно, очень важным для попадания в места, в малой степени достижимые для хищников, а также для использования недоступных взрослым прозавроподам мягких молодых листьев близ привершинной почки у цикадофитов и древовидных папоротников, а также молодых шишек цикадофитов с насекомыми на поверхности последних. Ранние сегнозавры могли возникнуть от прозавропод за счет разноплановой фетализации и уменьшения размеров тела взрослых особей, а также за счет относительного увеличения и выравнивания размеров трех когтевых фаланг на передних конечностях и четырех - на задней. Разнообразие сегнозавров Азии позволяет предполагать, что значительная часть их истории проходила на ее территории.

Если указанный характер питания и связи с деревьями был действительно присущ сегнозаврам и если последние были азиатской по происхождению группой, то сегнозавры должны были испытывать значительные затруднения в осуществлении миграции через Берингию в Северную Америку. Возможно поэтому сведений о находках остатков сегнозавров в Северной Америке немного (Currie, 1987) и касаются они лишь среднего кампана интервала времени сразу после главного позднемелового термического максимума высоких широт (Герман, 1988), когда Берингийский мост был в наибольшей степени преодолим для теплолюбивых форм.

В целом подозрительны на принадлежность сегнозаврам или ближайшим к ним группам и некоторые находки за пределами Азии. Это, в частности, неполная когтевая фаланга из нижнего мела (?берриас - баррем) формации Сандейз-Ривер Южноафриканской Республики (Mateer, 1987, fig. 3a-b) и гигантская когтевая фаланга (с очень мощным основанием) из верхнего мела Нигера (см. Рождественский, 1970, 1976 и ссылки в этих работах). Весьма крупные, но относительно мало уплощенные с боков когтевые фаланги (до 31 см вдоль верхнего края) были и у длиннорылого

шилозубого *Varyonux* (Varyonychidae) (Charig, Milner, 1986) из нижнего мела (берриас) Англии. Схож с последним родом и длиннорылый, остроконусозубый *Spinosaurus* (Spinosauridae) из сеномана (начало позднего мела) Северной Африки (Buffetaut, 1989), а также острозубый, крупнокотный, имевший протяженный дистально и сильно выступающий дельтопекторальный гребень *Dryptosaurus* (Dryptosauridae) (Russell, 1984) из маастрихта (конец позднего мела) восточной части Северной Америки (Russell, 1984; Schwimmer, 1988; Denton, 1990; Gallagher, 1990, fig.1). Все они могли образовывать сестринскую, более продвинутую группу по отношению к известным ранее сегнозабрам. Нельзя исключать, что одно-два указанных выше названий семейств являются младшими синонимами Spinosauridae Stromer, 1915, а гигантский коготь из верхнего мела Нигера принадлежал также представителю спинозаврид (или, менее вероятно, барионихид). В пользу точки зрения о близости по меньшей мере типовых родов спинозаврид и барионихид свидетельствует обнаружение длинных остистых отростков спины не только у *Spinosaurus*, но и у *Varyonux* (Charig, Milner, p.133 и подпись к рис. 9, 7). Тем не менее наличие длинных остистых отростков спины у спинозаврид и барионихид вряд ли существенно для оценки их не близких, а дальних филогенетических связей, поскольку такое развитие гребней может быть обусловлено характером климата и функционированием спинного гребня как теплообменника (Norman, 1985). Такой гребень известен, например, у африканского игуанодонтида *Ouranosaurus*, жившего вместе со спинозавридами (или барионихидами), но он отсутствует у известных ныне внеафриканских игуанодонтид.

Судя по тому, что когтевые фаланги, найденные с черепом *Varyonux*, были очень разные по размерам (Charig, Milner, 1990, fig.9, 6), весьма вероятно, что лишь внутренние пальцы этих животных были с непропорционально крупными когтями. Сходное состояние можно ожидать и для близких к ним африканских спинозаврид. Размеры *Varyonux* и *Spinosaurus* таковы, что для их взрослых особей невозможно допускать древолазание. Однако это не исключает такой способности у молодежи этих животных, сходно с предковыми для них прозавроподами.

У раннеюрского теропода *Dilophosaurus* с запада США, причисляемого обычно к цератозавриям, позднеюрского *Ceratosaurus* - центрального рода цератозаврией (см. Weishampel et al., 1990a и ссылки в этой работе) и у меловых *Varyonux* и *Spinosaurus* (Buffetaut, 1989) имеются явные черты взаимного сходства в более или менее выраженной шиловидности зубов, в расположении их в единой борозде (Elżanowski, Wellnhofer, 1993, p.247), в наличии более или менее выраженной вырезки близ контакта предчелюстной и челюстной костей (и в слабости контакта двух последних по крайней мере у некоторых из названных форм), в продольной удлинённости ноздрей, в наличии верхнего медиального гребня или гребней черепа у тех из названных родов, у которых известна его крыша и в ряде других черт (Charig, Milner, 1990). В сочетании с данными по ряду признаков у отмеченных форм и со сведениями о других зауриских это показывает, что от примитивных прозавропод к сегнозабрам наблюдается ослабление зубной системы. С другой стороны от прозавропод к спинозавридам + барионихидам (+?дриптозавридам) и цератозавриям (Weishampel et al., 1990a, p. 151-168), аллозавридам, возможно далее к ряду более продвинутых теропод наблюдается нарастание числа признаков эволюционной продвинутости, которую, начиная с барионихид, можно

1.2. Тероподы

Во многих обследованных местонахождениях (см. раздел 4.1) довольно большую долю составляют остатки хищных динозавров, особенно их зубы с резорбированным корнем. Это, очевидно, обусловлено достаточно обычным накоплением остатков хищных форм и падальщиков в условиях, когда в большей степени выедаются растительноядные жертвы (успевавшие, однако, давать новые поколения). В этих условиях накопление в осадках постоянно сменяющихся зубов теропод будет неизбежным и доля их остатков в захоронении будет много выше, чем в былом "живом" сообществе организмов. В связи с этим следует отметить, что лишь один подсчет соотношения остатков растительноядных и хищных динозавров в ориктокомплексах не может дать информацию о пойкилотермности-гетеротермности-гомойотермности динозавров. Такие оценки обычно производятся с опорой на то, что пойкилотермным хищникам требуется меньше корма за единицу времени и большее число пойкилотермных, чем гомойотермных хищников может прокормится на одной и той же биомассе растительноядных жертв. Однако весьма осложняет решение подобных вопросов о биоэнергетике динозавров тот факт, что хищные динозавры, даже крупные, могли питаться не только другими динозаврами, но и представителями иных групп позвоночных и даже беспозвоночными животными, причем не только живыми особями, но и падалью. Наконец, они могли поедать павших особей своего вида. Последнее кажется вполне возможным, т.к. при наличии в ориктокомплексах множества зубов очень редки в них части мозговых коробок и относительно целых челюстей теропод.

Многие зубы карнозавров (группа принимается в объеме как у Weishampel et al., 1990a) в обследованных нами местонахождениях имеют сколы и следы стирания близ вершины, причем эти места повреждений расположены не только собственно около вершины, но и сразу впереди от нее, на передней кромке. Поскольку зуб в челюсти обычно бывал наклонен своей вершиной несколько кзади, то именно область несколько впереди от вершины зуба (Табл.1, 5) была первым местом, соприкасавшимся с пищей, в том числе и с костями внутри тела поедаемых особей. Изучение десятка таких зубов со стиранием и характерными сколами у вершины показывает, что помимо разрезания мяса такие зубы карнозавров турона-коньяка, уплощенные с боков, как у юрских торвозаврид (см. Britt, 1991) или у поздне меловых (среднекампанских) "*Laelaps*" *explanatus* Cope (Lambe, 1902; Osborn, 1924b) использовались и для разрушения костей. Такие значительно уплощенные зубы в Джиракудуке (Табл.1, 5, 6, 8) вероятно принадлежат *Alectrosaurus* - самому крупному тероподу в комплексе. По крайней мере часть остроугольных обломков трубчатых костей в коренных отложениях верхнего баррема среднего апта Забайкалья, верхнего баррема - сантона Средней Азии, маастрихта Приамурья и Чукотки могли быть результатом разрушения костей зубами различных крупных теропод, выполнявших роль как хищников, так и падальщиков. Эти обломки, вместе с собственно мясной пищей могли некоторое время пребывать в железистом желудке, а потом, после первых этапов переваривания,

извергаться наружу, как погадки (см. Федоров, Несов, 1990 и разделы 4.1.2.15 и 4.1.3.151).

В коньяке Джиракудука (обн. ЦБИ-14) были найдены палочкоподобные сухожильные косточки динозавров (см. Юрьев, 1954 б), с одной из сторон которых была снята костная "стружка" с образованием плоской поверхности, тянущейся вдоль окостеневшего сухожилия. На этой поверхности, под углом в несколько градусов к оси кости, тянутся длинные, параллельные друг другу бороздки. Расстояние между этими бороздками соответствует дистанциям между зубчиками заднего края зубов доминирующего в комплексе крупного вида теропод. Очевидно хищник, сдирая мясо, пронизанное сухожильными косточками, с поедаемого им динозавра (вероятнее всего с дорсальной стороны поясничной области или основания хвоста) отводил голову несколько вбок или кверху, причем с очень большим усилием, достаточным для снятия "костной стружки" с одной из сторон длинной сухожильной кости. Неясно, была ли пищей живая добыча или падаль.

Важно отметить, что от коньяка к сантону произошла важная смена, среди доминирующих карнозавров в Средней Азии. До этого рубежа (по крайней мере с конца альба) существовали карнозавры с довольно сильным уплощением зубов с боков (типа *Alectrosaurus*), а с начала сантона по крайней мере до раннего кампана включительно получили распространение другие тероподы, обладавшие заметно более толстыми (лабио-лингвально) зубами, более типичными для тираннозаврид (Currie et al., 1990, fig.8, 5 K, N), но тем не менее не столь толстыми, как у *Tarbosaurus bataar*.

Семейство некрупных теропод троодонтид отмечается на территории СНГ в раннем сеномане (Табл.I, 23), вероятно в сантоне (Табл.III, 12) и достоверно в среднем кампоне (Кырккудук II), причем если самая древняя из обнаруженных форм из сеномана Шейхджейли имеет в основном черты, видимо приобретенные предками в Азии, то более крупный *Troodon* sp. cf. *T. formosus* Cope из местонахождения Какангут (Магаданская область) является, вероятнее всего, обратным вселенцем из Северной Америки (Несов, Головнева, 1990). Следует иметь в виду, что древнейшие троодонтиды известны в Азии с позднего апта (Ховур, Монголия), а в Северной Америке семейство известно с позднего альба Юты (Parrish, Eaton, 1991).

Овираптороиден с сомнением отмечались А.Н.Рябининым (1939) для фауны позднего мела Приташкентских Чулей. Теперь достоверные челюсти динозавров этой группы стали известны из верхнего турона Джиракудука (Табл.II, 16). Они относятся к семейству Saenagnathidae (Currie et al., 1993) (Табл.II, 16) и являются еще одним звеном, связывавшим фауны приморских низменностей первой половины позднего мела запада Азии и второй половины позднего мела запада Северной Америки. По одной из гипотез (Weishampel et al., 1990a) эти динозавры, не имевшие зубов, раздавливали на передних специализированных участках челюстей раковины пелеципод. Оппоненты этой идее отмечают возможность использования овирапторозаврами в пищу листьев или плотных семян, соплодий. Следует отметить, что в верхнем туроне Джиракудука на уровне с челюстями цеагнатид довольно многочисленны остатки некрупных пелеципод, в частности, рода *Sainshandia* (Мартинсон и др., 1986), обычно сохраняющихся в виде фосфатизированных жабер, мантии, ноги и сифонов.

Если хотя бы некоторые овирапторозавры действительно были моллюскоядными, их кормежка могла осуществляться при ветровых сгонах воды на временно осушавшихся мелководных участках бассейнов.

Следует отметить, что овирапторозаврии имели несколько увеличенный коготь на I пальце передней конечности, при этом кисть этих динозавров была явно хватательной (Барсболд, 1986; Weishampel et al., 1990a, fig.10.3, 10.4). Возможно это было связано с кормодобыванием, например, при добыче раковой пеллеципод (см. Weishampel et al., 1990a, p.258) или, что более вероятно (по крайней мере для части овирапторозаврий), при использовании семян цикадофитов и гинговых и, возможно, некоторых покрытосеменных. Большинство современных представителей цикадофитов приурочено ныне к приокеаническим территориям материков, несколько видов встречается непосредственно в типично прибрежно-морской формации, в прилиторальной зоне и на коралловых рифовых островах, где возможно засоление почв. Крупные, яркоокрашенные семена цикадофитов (нередко 3x2 или 4x3 см, а иногда до 8 см длиной) бывают собраны в плотные шишки длиной в десятки сантиметров (Грушвицкий, Чавчавадзе, 1978). Многие современные дикие позвоночные (медведи, обезьяны, грызуны и др.) охотно поедают их мясистую наружную часть, не повреждая более плотную внутреннюю, содержащую семя с токсичным содержимым. Эти животные являются и расселителями семян. Съедобная часть семян в свою очередь покрыта мощной кожурой. Ротовой аппарат у наиболее ранних известных овирапторозавров *Caenagnathasia* (Табл.II, 16) (Currie et al., 1993) и у более поздних и продвинутых форм, вполне мог подходить для "выгрызания" прижатых друг к другу семян в отмеченных шишках, тем более, что стволы многих цикадофитов были невысокими и их шишки вполне могли быть доступны овирапторозаврам. Если приостренные края беззубых челюстей этих животных могли содействовать извлечению семян, то система сложных гребней и бугров на альвеолярных поверхностях вероятно обеспечивала отделение съедобной части семян от несъедобной. К овирапторозавриям, если они питались семенами цикадофитов, "выгрызая" их из крупных шишек, энергия попадала через наземную растительность, удобряемую при нагонах богатых биогенами вод со стороны моря или лиманного бассейна. Однако, если все или некоторые овирапторозавры были склерофагами с адаптациями к передвижению в воде, то энергия могла поступать к ним по пищевой цепи через планктон и взвешенный детрит от двустворчатых моллюсков (см. Weishampel, 1990a, p.258 и ссылки в этой работе). Многие другие мелкие тероподы, вероятно, подбирали у берегов падаль рыб и амфибий, т.е. также могли непосредственно использовать в пищу водных обитателей.

В этой связи следует отметить, что тероподы разных видов на территории Средней Азии достаточно часто оставляли свои следы на прибрежных мелководьях. Возможно доминирование следов теропод во многих ихноориктокомплексах (раздел 4.4) указывает на определенную общую стратегию собирательства у разноразмерных видов этих животных.

Нельзя исключать, что к частичному использованию в пищу семян цикадофитов были приспособлены и тероподы рода *Troodon*, обладавшие короткими зубами со вздутой коронкой и с немногочисленными зубчиками, ориентированными к вершине и несколько в стороны. Род *Troodon* был распространен, в частности, во время формирования каканаутской свиты на северо-востоке Корякского нагорья (средний маастрихт), в которой часто

отмечается монодоминантное растительное сообщество, состоявшее только лишь из цикадофитов рода *Encephalartos*, обладавших коротким стволом (Несов, Головнева, 1990; Красилов и др., 1990).

Наружный слой оболочки семязачатка современных гинкговых (Самылина, 1978) является сочным, янтарно-желтым, толщиной 5-6 мм. Он, однако, имеет запах прогорклого масла и вызывает аллергии у человека (Сое et al., 1987). Внутри более глубокой плотной оболочки (схожей внешне с "косточкой" некрупного абрикоса) располагается образование, употребляемое в пищу людьми после термической обработки это семязачаток, развивающийся со временем в семя. В коньке Джиракудука найдена одна такая "косточка", но примерно вдвое более мелкая, чем у современного вида, и несколько более уплощенная с боков. Такие образования также могли быть среди пищевых объектов овирапторозавров и троодонтид. Для второй половины позднего мела Монголии известны очень плотные плоды или соплодия покрытосеменных (такие образования изучались В.А.Красиловым и Г.Г.Мартинсоном (1982). Нельзя исключать, что они тоже могли поедаться овирапторозаврами и троодонтидами.

Как отмечалось, крупные когтевые фаланги были у сегнозавров вероятно на всех пальцах (Перлэ, 1981), но у троодонтид, дромеозаврид они имелись лишь на I пальце передней конечности и на II пальце задней конечности. Можно предполагать, что эти приближенные к средней линии тела крупные когтевые фаланги могли использоваться не только для нападения и защиты (см. Барсболд, Перлэ, 1983), но подобно стальным "кошкам" электромонтеров и для того, чтобы влезать в кроны деревьев по вертикальным стволам. Возможно, разворот книзу или даже несколько назад лобковой кости у сегнозавров и дромеозаврид *Adasaurus* и *Deinonychus* (см. Барсболд, Перлэ, 1979, рис.13, сравните с данными Weishampel et al., 1990a, fig.2, 3; Барсболд, 1983), т.е. преобразование в сторону опистопубичности, было связано с отмеченной четвероногой лазающей специализацией, перестройкой от резко килеватой формы брюха к уплощенной его форме, облегчающей лазание по вертикальным стволам. Аналогичное развитие опистопубичности у птиц *Archaeopteryx*, возможно тоже было связано с определенной специализацией к влезанию по вертикальным стволам для спасения от наземных хищников.

Если Дромеозавриды были действительно хищниками, способными влезать в кроны по стволам, то учитывая наличие в позднем туроне и коньке Джиракудука их остатков (Табл. II, 11) можно считать, что кроны деревьев для укрывавшихся там сегнозавров не были абсолютной защитой. Важно отметить, что лишь для одного экземпляра троодонтид известно строение таза и он был еще пропубического типа (Weishampel et al., 1990a, p.265), т.е. специализация к лазанию у представителей рода *Troodon* была не столь высока, как у дромеозаврид.

Объем данной работы не позволяет остановиться на экологической характеристике других групп теропод, однако можно отметить, что остатки очень молодых особей крупных видов теропод и мелкоразмерных видов хищных динозавров очень обычны в осадках межбассейновых проток.

1.3. Завроподы

Завроподы являются средними и крупными по размерам динозаврами. Среди завропод известны более или менее наземные формы, обладавшие широкими и короткими зубами, а также виды с тонкими и длинными ("карандашоподобными") зубами. Последние, в большинстве своем, были амфибиотическими и питались преимущественно мягкой водной растительностью. Для наземных форм завропод можно допускать возможность вставать на задние конечности для получения зеленых кормов из высоких частей крон. Возможно, что развитие по пути удлинения шеи ("жирафоподобности") на ранних этапах эволюции группы (юра) было связано именно с кормодобыванием. Для водных и амфибиотических форм завропод было характерно плавучее положение в бассейнах, с положением шеи на поверхности воды.

Видимо для завропод весьма обычным было использование гастролитов (камней в мускульной части желудка), которые функционировали по принципу шаровой мельницы для измельчения материала пищевых комков. Учитывая, что гастролиты приписываемые здесь завроподам (Stokes, 1982; Whittle, 1988; Gillette, 1990) в турон-коньяке Джиракудука состоят преимущественно из яркоокрашенных (красных, розовых, бурых, а также белых и полосчатых) яшм, кремней, кварцитов, можно предполагать для завропод различие, по крайней мере, красного цвета.

Весьма вероятно, что завроподы, как и другие растительноядные динозавры, использовали одноклеточных кишечных симбионтов, способных расщеплять целлюлозу (Сое et al., 1987). Нельзя исключать, что первые растительноядные млекопитающие (близкие к *Condylarthra*), существовавшие в коньякском веке на территории Джиракудука, получили внутрикишечных симбионтов, расщепляющих клетчатку, от растительноядных динозавров, в частности, от завропод.

У рубежа средней и поздней юры (бат-келловой) среди растительноядных форм динозавров доминировали завроподы. Такая же картина отмечается для позднего баррема - среднего апта (Забайкалье). Это были формы с короткими, толстыми зубами (*Cetiosauridae* или *Samarasauridae*). Однако с терминального апта (клансей) по ранний кампан включительно на территории Узбекистана отмечаются только завроподы с длинными шейными позвонками и тонкими карандашоподобными зубами, имевшими почти гладкую поверхность эмали (Несов, 1985, табл.III, 7) (Табл.III, 9-11). Они относились к *Diplodocidae* или *Titanosauridae* (см. McIntosh, 1990), но значительно отличались по рельефу эмали и по сильной суженности зубов, а также, видимо по относительной легкости скелета от североамериканского *Alamosaurus* (Kues, 1980, fig.3-5). Возможно смена от короткозубых к длиннозубым завроподам происходила на больших территориях Азии. Позвонки шеи длиннозубых завропод позднего турона - коньяка Джиракудука (Узбекистан) были длинные, резко опистоцельные, они имели сильно выделяющиеся наружные ребра жесткости и крупные полости внутри. В коньяке Джиракудука (верхняя часть обнажения ЦБИ-14) длина тел отдельных позвонков такого типа достигала 38-40 см, что достаточно много при сравнении с завроподами-гигантами юры Северной Америки (см. Jensen, 1985a, b), но существенно чаще встречаются здесь

мелкие зубы завропод - остатки их молоди. При относительной обычности зубов завропод с резорбированным корнем в верхнем туроне и коньяке (Табл. III, 9) их костные остатки (Табл. X, 24) встречаются здесь исключительно редко. Следовательно, в межбассейновых протоках, в связи с которыми в основном и формировались местонахождения типа, как в Джиракудуке, завроподы жили подолгу, но гибли здесь очень редко. В целом завроподы апта-сантона - ?раннего кампана были все же немногочисленными и видимо крайне мало разнообразными. Значительные отличия в строении зубов и позвонков у позднемеловых завропод Узбекистана от несколько более поздних *Alamosaurus* из южной части Северной Америки (Kues, 1980; Lucas, Hunt, 1982) как и теплолюбивость завропод с проникновением в северном направлении не далее Англии и Амурской области позволяют думать, что обмена завроподами между Америкой и Азией (через Берингию), по крайней мере во второй половине мела, не было.

1.4. Стегозавры и анкилозавры

Динозавры данных двух групп иногда объединяются (с включением некоторых близких к ним группировок или без таковых) под названием арматозавров (А.К.Рождественский, устн. сообщ. 1978 г.; Zhao, 1983) или тиреофор (Sereno, 1986). Их остатки на территории СНГ обычно редки в местонахождениях. Здесь недавно по немногочисленным остаткам зубов установлено присутствие стегозавров близ рубежа средней и поздней юры (Кыргызстан), уже давно известны остатки анкилозавров в мелу СССР-СНГ. В обнажении ЦБИ-14 коньяка Джиракудука одиночные остатки зубов анкилозавров, в отличие от их дотуронских находок (Несов, 1985б, табл. I, фиг. 9) (Табл. IV, 10, 11), обычно не имеют четкого сужения близ границы корня и коронки. Отмечаемые нами зубы анкилозавров, живших как до сеноман-туронского рубежа, так и после него, обычно не несут следов стирания коронки о пищу, но у них бывают фасетки, формирующиеся на контактах с зубами противоположного (по вертикали) ряда. Такие зубы встречаются в коренной породе примерно с той же низкой частотой, что и зубы млёкопитающих этого возраста (в наиболее богатых участках примерно 1 экземпляр на 600-1000 кг породы). Частота встречаемости остатков анкилозавров оказывается в десятки раз меньше, чем встречаемость остатков гадрозаврид и теропод (это касается не одного местонахождения, а ряда точек нескольких позднемеловых ассоциаций). Это может свидетельствовать о том, что в семигумидных обстановках приморских низменностей через анкилозавров в мелу (как, впрочем, и через стегозавров в юре) шел относительно небольшой поток энергии и они вероятнее всего имели не очень обильный или не очень постоянный источник пищи. Мощная панцирная защита анкилозавров вплоть до окостенения в толще века, способного защищать глаз как забрало рыцарских доспехов (см. Coombs, 1972), огромное количество фосфатов, которое должно было поступать с кормом для построения мощного экзоскелета, очень крупная и сложная по форме носовая полость, в которой по-видимому помещался эффективный орган обоняния, крайне слабое стачивание зубов и ряд других морфологических деталей этих животных позволяют предполагать, что панцирные динозавры были не чисто растительноядными формами, а являлись факультативными поедателями кладок

яиц других динозавров (Рождественский и др., 1987). Как теперь известно (Weishampel et al., 1990a), по крайней мере у некоторых видов орнитопод, а возможно и ряда других групп динозавров (см. аналогии у современных крокодилов, Coombs, 1989) кладки защищались родителями и разнообразное воздействие таких взрослых особей (охранявших яйца) на ~~инкубацию, температуру и влажность~~ ~~кладку, могла быть фактором отбора на~~ совершенствованию и усилению мощности панциря последних. Вне периода размножения других динозавров анкилозавры могли быть копрофагами или всеядными формами, однако относительно долгий период инкубации крупных яиц динозавров мог давать возможность анкилозаврам значительную часть годового цикла быть обеспеченными пищей. Такая гипотеза объясняет парадоксально слабое стирание зубов анкилозавров о пищу, огромное количество фосфатов, накапливаемых в теле этих животных в виде гипертрофированных защитных костных приспособлений. Следует отметить, что у продвинутых стегозавров, как и у анкилозавров, в передней части морды, изнутри, было ложкоподобное беззубое пространство, подходящее по форме и положению к раздавливанию относительно непрочных яиц. Для стегозавров юры Ферганы также отмечается слабое стирание зубов о пищу. В связи с этим возможно, что первые этапы освоения, в качестве корма, массовых кладок яиц динозавров начались еще в юрское время, и осуществлены они были стегозаврами. Вместе с тем имеется факт, который можно интерпретировать против данной гипотезы об овофагии анкилозавров. Известно, что от одного трофического уровня к другому растет (хотя и незначительно) содержание в органическом веществе изотопа азота ^{15}N . Предварительные результаты анализа содержания этого изотопа в костях у нескольких динозавров Северной Америки (Ostrom, Macko, 1991) показали, что у анкилозавров *Panoplosaurus* его оказалось меньше, чем у гадрозавра, у последнего меньше, чем у цератопсида, а выше всех - у тираннозаврида. Если результаты анализов содержания отмеченного изотопа не ошибочны и если его количество в содержимом яиц соответствует его содержанию в теле отложившей их самки, то данный факт свидетельствует в пользу какого-то иного характера питания панцирных динозавров, чем отмечено выше в данном разделе.

В мелу Узбекистана отмечается смена анкилозавров на сеноман туронском рубеже: в альбе-сеномане весьма обычны в местонахождениях почти плоские, мелкие, полигональные пластинки панциря, нередко соприкасавшиеся друг с другом (Shamosauridae), а в турон-сантоне обычны крупные, продольно вытянутые ладьевидные остеодермы с полостью внутри (Ankylosauridae). Данная смена приурочена к наиболее крупной, в пределах мелового периода, перестройке фаунистических комплексов суши и моря, климатической картины, атмосферной и океанической циркуляции.

1.5. Орнитоподы

Остатки *Hypsilophodontidae* известны из юры Африки, Азии и Северной Америки, раннего мела Африки, Австралии, Европы, Северной Америки. До конца мела, в виде реликтов, они доживали в Северной Америке (маастрихт) и по крайней мере до конца раннего кампана в Южной Швеции. Несмотря на близость динозавровых фаун кампана-маастрихта

запада Северной Америки и приморских низменностей юго-западной окраины бывшего азиатского массива суши пока костные и зубные остатки гипсилофодонтид мела Азии не отмечались в литературе. Однако в Китае известна скорлупа, по своим деталям структуры близкая к той, которую относят к гипсилофодонтидам в Северной Америке (см. Zhao, Li, 1993). Кроме того, в верхнем альбе Ходжакуля (Каракалпакистан) и в верхнем туроне коньяке Джиракудука (Узбекистан) известны зубы с двумя глубокими бороздками по сторонам от сильно приостренного гребня (Несов, 1981, рис.Х, 13) (Табл.Х, 19-23). Часть таких зубов при всей своей проблематичности и возможной принадлежности молодым гадрозавридам (см. Currie, 1987; Hall, 1993, fig.2A) все же имеет сходство с зубами гипсилофодонтид. Эти зубы отличаются от некоторых гипсилофодонтидных (см. Galton, Taquet, 1982), но по некоторым деталям сходны даже с зубами динозавров более архаичных, чем гипсилофодонтиды. Во всяком случае утверждать, что гипсилофодонтиды действительно обнаружены в позднем мелу Азии видимо не следует. Отмеченные зубы имеют черты сходства (в резкости медиального гребня коронки, глубине борозд по сторонам от него) и с зубами некоторых игуанодонтид (см. Weishampel, Bjork, 1989, fig.6, 7). От последних зубы из Узбекистана отличаются отсутствием дополнительных гребней, параллельных главному.

Представители семейства *Hadrosauridae* (утконосые динозавры) позднего альба и сеномана Кызылкумов в основном были очень мелкими (высота тела около 2 м и вес приблизительно 100-200 кг, редко больше). В это время их остатки (Табл. IX, 1) весьма нечасто попадали в местонахождения. Для начала сеномана это можно объяснить обилием примитивных мелких растительноядных *Protoceratopsidae* (*Asiaceratops*), которые "забирали на себя" значительную часть энергии от растительности. С рубежа сеномана и турона гадрозавриды (Табл.VIII, 1-10; Табл.IX, 2-21; Табл.X, 3, 4, 11-14; Табл.XI, 1, 2, 4) становятся безусловными доминантами среди динозавров приморских низменностей юго-запада Азии, что, видимо в целом, может характеризовать азиатские по происхождению фауны динозавров приморских низменностей всей значительной по площади Азиамерики. Аятская островная суша (рис. 2), расположенная к западу от основной южной ветви Тургайского пролива (Северо-Западный Казахстан), была заселена фауной с доминированием гадрозаврид, тогда как в Европе эти динозавры были довольно редки (см. Buffetaut, 1983 и ссылки в этой работе). В Европе, например, в Южной Франции, завроподы продолжали оставаться среди доминантов почти до самого конца мелового периода.

В верхнем туроне коньяке Джиракудука (Узбекистан) доминируют представители подсемейства гадрозаврин (объединявшего плоскоголовые формы, низшая ступень в семействе утконосых динозавров). Но в это время, по крайней мере в коньяке, представители более высокой эволюционной ступени подсемейства ламбеозаврин (шлемоголовые формы) уже существовали, хотя и были редки (Табл.IX, 13, 16; Табл.XI, 4).

Рис. 2. Пути расселения южноазиатской динозавровой фауны в среднеазиатский район, на запад Северной Америки и обратное перемещение американских форм в Азию.

В ходе эволюционных преобразований от гадрозаврин (Табл.VIII, 1) к ламбеозавринам значительно увеличивались высота гипофизарной области мозговой коробки, особенно базисфеноида, что вероятно связано с увеличением размерности гипофиза, изменением положения и диаметра церебральных ветвей внутренних сонных артерий, некоторых вен и отводящих нервов. Кости молодого гадрозаврида (с реконструированной длиной тела всего около 40 см) довольно часто отмечаются в осадках межбассейновых лиманно-озерных протоков с переменными по направлениям, двусторонними течениями, рождавшимися при ветровых сгонно-нагонных явлениях (Roček, Nesson, 1993, fig.3). Самыми многочисленными остатками здесь являются зубы гадрозаврида, стертые и выпавшие при жизни, претерпевшие еще и химическое воздействие при прохождении через кишечник (Табл.VIII, 10). Это говорит о том, что гадрозавриды, в том числе их молодежь, достаточно постоянно держались в области отмеченных протоков. Места откладки ими яиц могли располагаться не очень далеко от участков захоронения их костных остатков. Однако надежд на обнаружение в таких прилиманских участках (Джиракудук, Тюлькел и ряд других местонахождений турана-коньяка) скорлупы яиц гадрозаврида и других динозавров очень немного. Дело в том, что здесь, в местонахождениях с фосфатными остатками динозавров, раковины двустворок, состоявшие, как и скорлупа, из карбоната кальция, полностью растворены (от моллюсков остаются только ядра песчаника или фосфатизированные мягкие ткани - жабры, мантия, сифоны, связки). В цементе породы нет карбоната кальция или его очень немного. Все это свидетельствует о довольно высокой кислотности древних интерстициальных вод в почвах, а также в грунте на дне водоемов. В таких условиях очень мелкие фрагменты скорлупы, если изредка и могут сохраниться, то только подвергнувшись фосфатизации. Скорлупа сохраняется только лишь в породах с карбонатным цементом.

Следует отметить, что доля остатков гадрозаврида в ориктокомплексах возрастает от верхнего турана коньяка к сантону раннему кампану. Отмечается высокая степень доминирования костных остатков гадрозаврида в яловачской свите Северо-Восточной Ферганы и остатков гребнисто-бугорчатых, значительно удлиненных яиц в той же свите, буквально в нескольких километрах к западу (на севере и северо-востоке Ферганской впадины). Это позволяет относить доминирующие в яловачской свите и в нижненичкесайской подсвите Ферганы и в северозайсанской свите Зайсанской котловины остатки удлиненных яиц с гребнисто-бугорчатым рельефом и ангустоканальным типом перфорации не к карнозаврам (Mikhailov, 1991) или протоцератопсидам (Рождественский, 1971, с.30), а к гадрозавридам (Несов, Казнышкин, 1986). Отнесение отмеченных яиц хищным динозаврам и обилие такой скорлупы в местонахождениях верхнего мела СНГ (до 95-100% сборов в Фергане, Призайсанье) противоречат биоценологически обусловленным низким темпам размножения хищных форм и падальщиков, тогда как причисление этих яиц доминировавшим в комплексах растительноядным гадрозавридам будет более вероятным.

1.6. Цератопсии

Мелкие протоцератопсиды (*Protoceratopsidae*) раннего сеномана юго-западных Кызылкумов из рода *Asiaceratops* (Несов и др., 1989) найдены лишь в виде изолированных костей (кроме групп костных элементов в составе мозговых коробок). Их остатки являются столь обычными и доминирующими среди других динозавровых костей и зубов, что невольно возникает мысль о возможном стадном образе жизни и былой многочисленности этих животных. Сотни разрозненных остатков, принадлежавших разным особям дают достаточно надежное представление об очень мелких размерах *Asiaceratops* (Табл. IV, 13-16; Табл. V, 1-19; Табл. VI, 1-15, 19-37; рис. 3), ведь в результате процессов перемешивания размацерированных остатков этих животных в межбассейновых протоках (Несов, 1990; Рожек, Nessov, 1993) можно считать, что практически каждая из найденных костей этих динозавров принадлежала отдельной особи. В связи с этим такие признаки *Asiaceratops* как небольшие размеры (тело самого крупного позвонка из более чем сотни найденных имеет длину всего 16 мм) и малое число зубов в челюстях, обилие складок на коронках (Несов, 1981, рис. VIII, 7; Несов и др., 1987, 1989) являются не ювенильными чертами (Курзанов, 1992), а признаками взрослых особей *Asiaceratops*. Данные признаки относятся среди прочих черт к диагнозу рода (одного из самых древних в семействе). Этот род существовал примерно за 18 млн. лет до *Protoceratops*. Последний род, вместе с *Bagaceratops* (Marianska, Osmólska, 1975), еще недавно считали самыми примитивными в семействе и во всем подотряде *Neoceratopsia*. По-видимому самые древние известные протоцератопсиды центральноазиатской части СНГ существовали в терминальном альбе Каракалпакистана (род *Kulceratops*) (Табл. IV, 12). Лишь два проблематичных зуба примитивных протоцератопсид, как и *Asiaceratops* имевших черты сходства с зубами пситтакозаврид (см. Рождественский, 1978, с. 68; Chure, McIntosh, 1989, p. 26), удалось найти более чем за 8000 человеко-часов поисковых работ в коньякских местонахождениях. В сантоне нижнем кампане Средней Азии не обнаруживались остатки протоцератопсид, тогда как в Монголии и Северном Китае (Внутренняя Монголия) в отмеченном интервале времени протоцератопсиды были среди доминантов. В целом следует считать, что в Азии было 3 этапа преобразований динозавровых фаун: первый с доминированием завропод, второй - с преобладанием протоцератопсид и третий с доминированием гадрозаврид. На юго-западе Азиатско-Американского массива суши (рис. 2) первый этап закончился к позднему апту (или чуть раньше), второй к началу турона, третий возможно в позднем кампане - маастрихте. Для Монголии эти реперы будут относиться к доаптскому времени, к концу кампана и к среднему маастрихту. Таким образом, темп смены доминантов на территории Средней Азии был более интенсивным, особенно большая гетерохрония была в исчезновении протоцератопсид и в установлении доминирования гадрозавров.

Открытие настоящих *Ceratopsidae* (Табл. VII, 1-8, 15-21) в мелу Узбекистана (Джиракудук II) было неожиданностью, несмотря на то, что более или менее уверенные определения этих динозавров А.Н.Рябиным и А.П.Гартман-Вейнберг известны уже давно, с 30-х годов (см. раздел

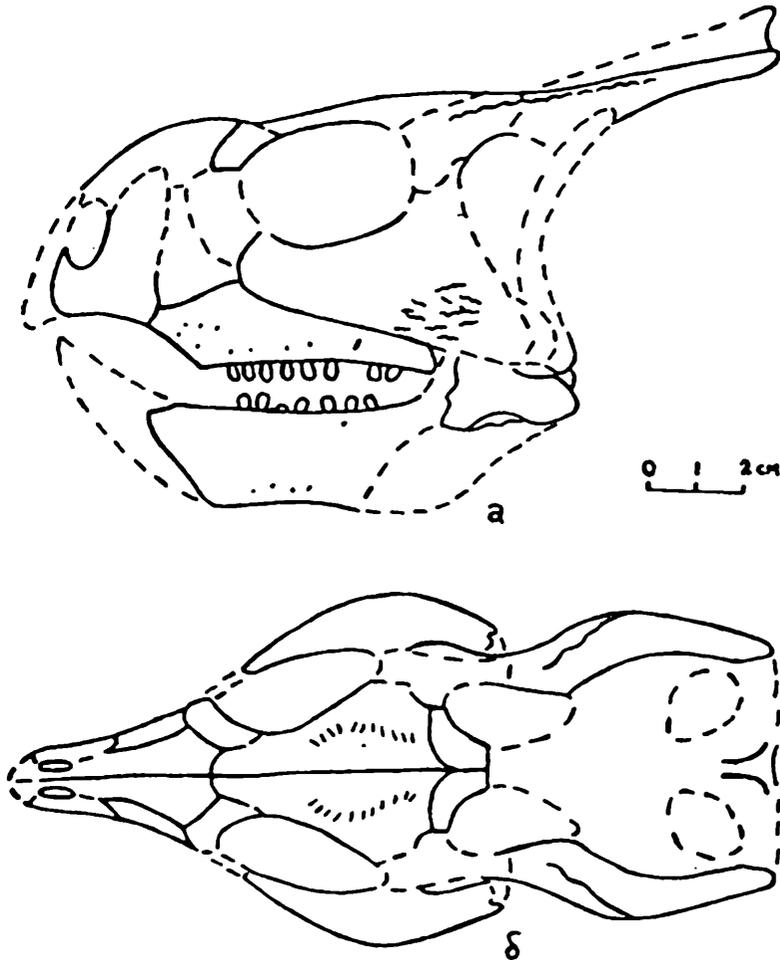


Рис. 3. Реконструкция черепа протоцератопсида *Asiaceratops salsopaludalis* Ness. et L.Kazn. (ранний сеноман, Каракалпакистан): а- вид слева, б- вид сверху.

“Приложение”, а также работу Л.И.Хозацкого (1949)). Первым видом цератопсид СНГ был формально описан *Arstanosaurus akkurganensis* Susl. et Shil. из местонахождения Аккурган (Казахстан). При первоописании он, однако, был отнесен не к цератопсидам, а к гадрозавридам (Шилин, Суслов, 1982). Тем не менее у этого динозавра, как и у всех цератопсид корни зубов раздвоены и зуб последующей генерации находится своей вершиной в пространстве между двумя корнями зуба предыдущей генерации (Шилин, Суслов, 1982, с.132, рис.1в). Цератопсидная природа найденной челюсти была установлена Дж.Хорнером и подтверждена Д.А.Расселом (устн. сообщ. 1989) (Несов и др., 1989). Несмотря на это данный вид продолжают числить среди гадрозаврид (см. Weishampel et al., 1990а, р.129, 558). Парадоксально, но выполнена даже красочная реконструкция *Arstanosaurus* (Britt et al., 1990) в облике гадрозаврида.

Цератопсиды позднего турона коньяка Джиракудука (род *Turanoceratops*) имели типичные, хорошо раздвоенные корни зубов (см. Несов, 1986, рис.2, 4) (Табл.VII, 1). Однако, в отличие от более поздних,

продвинутых форм, живших на 10-20 млн. лет позже в Северной Америке, эти цератопсиды юго-запада Азии имели всего два зуба в вертикальном ряду (один функционировавший, а другой замещающий (Несс и др., 1989, табл.1, 196) (Табл.VII, 21в). Всего в верхней челюсти у голотипа было около 20 зубных серий (что немного, если сравнивать с цератопсидами Северной Америки). Арстанозавр является много более продвинутым членом семейства, он имел (Шилин, Суслов, 1982, рис.1в) большее число зубов (около четырех) в вертикальной серии, тогда как у североамериканских форм цератопсид было по 3-5 зубов в вертикальной серии челюстной кости. Цератопсиды рода *Turanoceratops* имели один крупный, симметричный, наклоненный вперед носовой рог (Табл.VII, 15; рис.4) и небольшие рогоподобные выросты над глазами, умеренно вытянутую назад чешуйчатую кость (в малой степени зазубренную или совсем не зазубренную по задне-боковому краю), несильно суживавшийся вверх и назад медиальный мост воротника. Животное напоминало наиболее примитивных представителей североамериканских *Centrosaurinae* типа *Eucentrosaurus* и *Avaceratops* (Dodson, 1990).

Там, где в Средней Азии обнаруживаются кости и зубы цератопсид, они встречаются вдвое реже или в несколько раз реже остатков гадрозаврид, что обычно бывает и в Северной Америке (Dodson, 1987, p.71). Динозавры *Turanoceratops*, как и североамериканские родственные формы, жили в условиях семигумидного климата, по-видимому в платановых лесах, располагавшихся вдоль межбассейновых протоков и в прилежащих болотах. Характер озубления, обеспечивавший не перетирание, а срезание, позволял цератопсидам использовать грубые корма. Такие корма могли, видимо, дополнительно измельчаться уже в желудке.

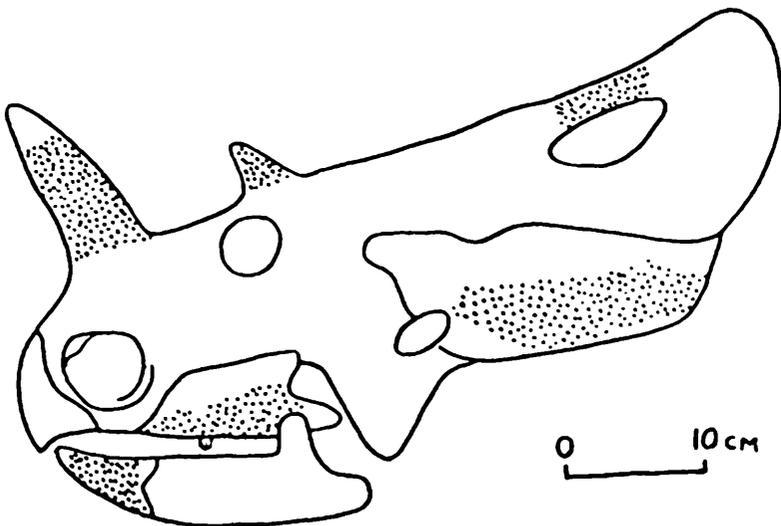


Рис. 4. Схематическая реконструкция черепа цератопсида *Turanoceratops tardabilis* Ness. et L.Kazn. (поздний турон, Узбекистан), вид сбоку. В материале представлены лишь участки, покрытые точками.

На юго-западе азиатского массива суши цератопсиды явно существовали с начала позднего турона (*Turanoceratops*) до сантона -

раннего кампана (*Arstanosaurus*), т.е. на протяжении по меньшей мере 7.5 - 12 млн. лет. В Монголии и Китае цератопсиды еще не найдены, единственный причислявшийся к ним фрагмент допускает и иные интерпретации (Gilmore, 1933; Steel, 1969, fig.23, 3), например, отнесение его к анкилозаврам (Coombs, 1987). Любопытно, что протоцератопсиды тоже, как и цератопсиды, демонстрировали увеличение размеров тела в филогенетических ветвях (Курзанов, 1992).

Вероятной областью формирования цератопсид были приморские низменности юга Азии. Возможное время формирования группы - ранний турон, климатическая обстановка - семигумидная и гумидная.

Данные по *Turanoceratops* показывают, что на ранних этапах эволюции цератопсид развитие мощного носового рога, надглазничных рогоподобных выступов, сильное уплощение и разрастание чешуйчатой кости (т.е. турнирное вооружение) опережало процесс увеличения от 2 до 3-4 зубов в вертикальных сериях. Но эти зубы были уже вполне типичны для цератопсид (см. Marsh, 1896, pl.67, 2; Hatcher, 1907, fig.43) - они имеют латеральный и медиальный выступы корня. Однако самый передний и самый задний зубы в серии у *Turanoceratops* почти определенно были однокорневыми. Были ли такие зубы у североамериканских цератопсид - не известно.

Цератопсид рода *Turanoceratops* является древнейшим в семействе. Сравнение деталей мозговой коробки у *Turanoceratops* (рис. 5) с изображениями мозговых коробок североамериканских цератопсид ясно показывает, что общий эволюционный тренд в семействе мог быть от форм с короткой мозговой коробкой, слабыми гребнями для мышц и связок на ней, поднимающих голову (как у *Turanoceratops*) к формам с более длинной мозговой коробкой, с резкими гребнями для связок и мышц над большим затылочным отверстием (Hatcher, 1907, figs.6, 8, 107; Lull, 1907, pl.XLIX;

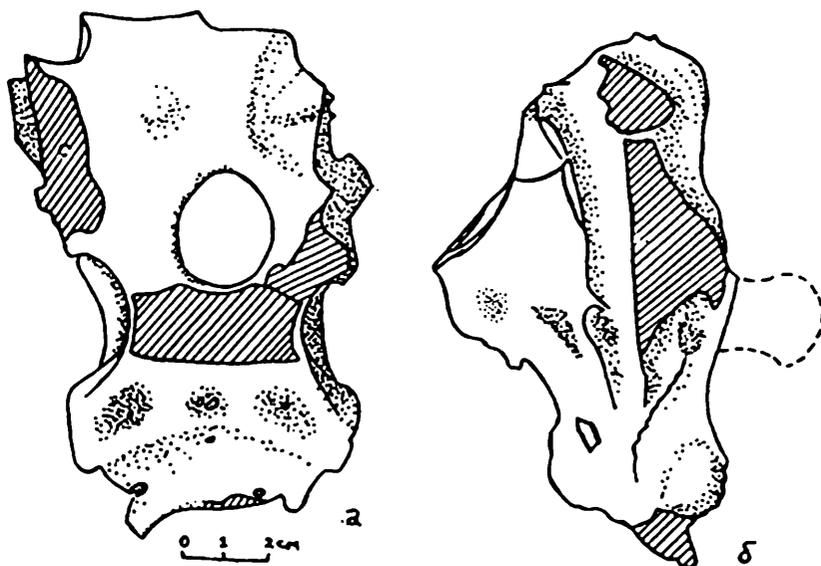


Рис. 5. Мозговая коробка цератопсида *Turanoceratops tardabilis* Ness. et L.Kazn.: а- вид сзади, б- вид слева

Weishampel et al., 1990a, p.602). Можно видеть также, что от турона к кампану-маастрихту у цератопсид происходило перемещение осей паракципитальных отростков из ориентации вверх, немного вбок (и несколько назад) в латеральное положение, с перемещением основания этих отростков вниз, ближе к базальной части затылочного мыщелка. Вместе с этим происходило также раздвигание в стороны (и может быть уменьшение высоты) базиоципитальных отростков. Все это может быть связано с возрастанием значения мышечных усилий цератопсид, затрачиваемых не только на поддержание мощного черепа в его обычном стационарном положении или в подъеме его из нижнего положения вверх, но и в возрастании усилий на латеральное смещение всего черепа или же на противодействие таким латеральным смещениям.

Трудно принять, что увеличение длины воротника цератопсид, особенно его чешуйчатой части, было связано лишь с развитием наружного аддуктора нижней челюсти (Ostrom, 1966), т.к. увеличение длины мышц не является эффективным способом увеличения их силы. Кроме этого воротник цератопсид увеличивался с возрастом аллометрически (Farlow, Dodson, 1975). Видимо следует согласиться с мнением, что наиболее возвышающаяся задняя медиальная часть воротника у протоцератопсид и цератопсид использовалась преимущественно как демонстрационная структура (Farlow, Dodson, 1975; Давиташвили, 1976).

Североамериканские цератопсиды кампана-маастрихта имели далеко отставленный назад затылочный мыщелок, имевший шарообразную форму суставной поверхности, четыре передних позвонка их шеи были сращены. Эти данные, а также сведения о строении чешуйчатой, верхнечелюстной костей *Turanoceratops* и черепов других цератопсид (Hatcher, 1907; Lull, 1907, 1933; Ostrom, Wellnhofer, 1986; Weishampel et al., 1990a и ссылки в этих работах), а также протоцератопсид сеномана и пситтакозаврид апта позволяют предполагать, что в эволюции подотряда Ceratopsia достаточно рано установился ритуал турниров между самцами за счет оттеснения противника латеральными ударами или давлением передней частью головы. Данная концепция существенно отличается от той, которая предполагает турниры *Monoclonius* с сильным маневрированием, как у современных носорогов. Отличается она и от идеи, что у *Protoceratops* турниры были наподобие наблюдающихся у современных относительно короткорогих североамериканских снежных коз *Oreamnos* (Farlow, Dodson, 1975). Последние, однако, не могут быть хорошими биомеханическими моделями, т.к. не имеют медиального гребня лоперху головы, а также латерального уплощения морды. По утверждаемой здесь концепции укороченность и грубое строение костей предглазничной области, а также скуловой и надугловой костей у *Protoceratops* были связаны с боковым и переднебоковым давлением при турнирах в область скуловой кости и в предглазничную область черепа соперника (рис. 6а). Шел отбор на усиление соответствующих областей черепа, обеспечивающих как давление вперед и в сторону, так и противодействие такому давлению со стороны соперника. У ранних мелких протоцератопсид рода *Asiaceratops* (Несов и др., 1987, с.148) верхнечелюстная кость была легкого сложения и относительно много длиннее (Табл.V, 2), чем у *Protoceratops*. Однако судя по гипертрофии скуловой и надугловой костей *Asiaceratops* (Табл.VI, 1; рис.3) силовые щечные контакты соперников были весьма обычны и важны.

Необычайная грубость строения деталей верхнечелюстной кости у раннемелового *Kulceratops* (Табл. IV, 12) могла быть связана с особенно большими латеральными нагрузками при турнирах. У относительно поздних протоцератопсид (см. Weishampel et al., 1990a, fig. 29.1) наиболее специализированными для турниров состоянием обладали представители рода *Protoceratops*. У последних, однако, чешуйчатая кость была еще очень небольшая по площади, а воротник, вероятно всего, служил лишь демонстрационной структурой (Farlow, Dodson, 1975) существенно увеличивавшей видимую спереди площадь головы, что могло оказывать воздействие на соперника еще до телесного контакта.

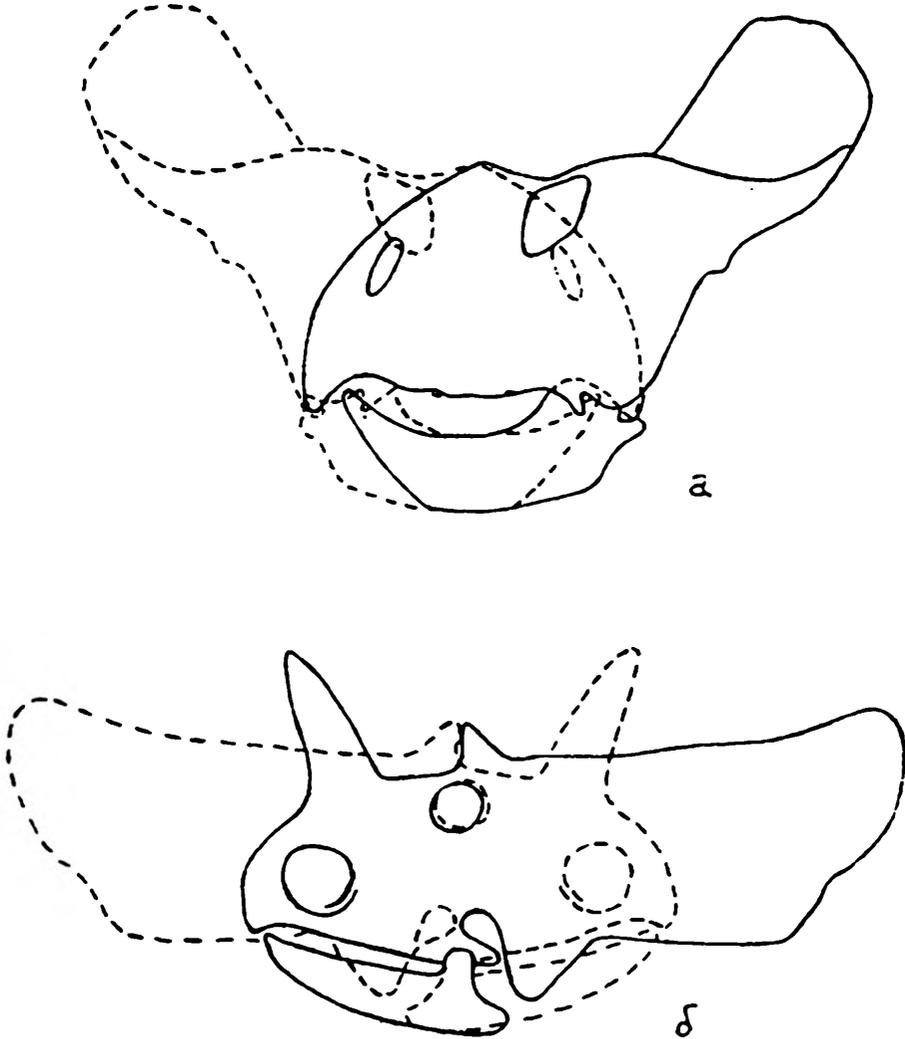


Рис. 6. Соотношение (взаиморасположение) голов соперничавших самцов протоцератопсид *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory (а) и цератопсид *Tarboiceratops tardabilis* Ness. et L. Kazn. (б). Очертания черепа *P. andrewsi* даны с упрощениями по Б. Брауну и Э. М. Шлайкьеру (Brown, Schlaikjer, 1940) и А. К. Рождественскому (1965).

Если на рисунок черепа *Protoceratops* сбоку наложить зеркальный ему такой же рисунок на прозрачной кальке, то станет видно (рис. 6а), что передний конец роstralной кости, помещенный напротив заднего конца скуловой кости другой особи будет обеспечивать совпадение носовых зачаточных рогов обеих соперников и наиболее удобную позицию при турнирных толчках. Поверхность соприкосновения соперников будет напоминать треугольник (рис. 6а).

Медиаляльный носовой гребень и рожок на нем у протоцератопсид на первых этапах эволюции видимо увеличивал площадь соприкосновения с мордой соперника и механически укреплял передневерхнюю кромку черепа. Именно в связи с большими нагрузками сбоку на шейный отдел у цератопсид и проявился очень рано тренд по пути к слиянию передних шейных позвонков в единый блок.

У цератопсид, начиная уже с позднего турона, чешуйчатая кость значительно увеличилась по площади (рис. 4). По-видимому это связано с изменением характера турниров, когда соприкосновение голов соперников осуществлялось не только областью щеки и рыла, но и по всей длине черепа (рис. 6б). Давление на соперника производилось в большей степени в сторону. По-видимому это осуществлялось за счет эволюционной смены врожденных стереотипов, определявшей существенным увеличением массы тела цератопсид в сравнение с большинством протоцератопсид. У цератопсид осевые нагрузки, сочетающиеся с боковыми в шейном отделе позвоночника могли становиться уже губительными для участников турниров. Если для пситтакозавров и мелких ранних протоцератопсид еще можно предполагать наличие короткой пробежки перед контактом (соударением) соперников, то у цератопсид турнир, вероятнее всего начинался с относительно медленного сближения, полного латерального контакта голов, а лишь затем осуществлялось боковое давление соперников друг на друга. На возможность не прямого фронтального соприкосновения соперников цератопсид, а бокового воздействия указывал Н.Б.Спасов (Spasov, 1979). У Centrosaurinae типа *Eucentrosaurus* (Lambe, 1915, fig.XI; Weishampel et al., 1990a), по нашему мнению, при турнирном контакте голов должен был осуществляться некоторый поворот головы вдоль оси с разворотом щеки к щеке соперника. При этом носовой рог каждой особи располагался сбоку от парietального щита соперника (не исключено, что носовой рог эуцентрозавра помещался около парietального крюка, ориентированного вперед и книзу от верхнего края парietальной "рамы"). Шаровидность отставленного назад затылочного мышцелка цератопсид видимо и была приспособлением для отмеченного контакта голов. Область передней части верхней челюсти опиралась на вогнутый или плоский участок чешуйчатой кости соперника. Базальная часть увеличившейся чешуйчатой кости центрозаврин передавала значительные усилия на мозговую коробку. Последняя имела для этого "силовые" гребни сзади. Перераспределались эти усилия и на затылочный мышцелок, на квадратную кость, а через нее и на нижнюю челюсть. Часть усилий передавалась на выступ крыловидной кости. Во время турнирного контакта коротковоротниковых видов цератопсид (рис. 6б) задне-внутренняя часть чешуйчатой кости вероятнее всего прилежала к задней части шеи. Сильное удлинение боковой (чешуйчатой) части воротника назад (как у *Styracosaurus* из центрозаврин, *Chasmosaurus* и *Pentaceratops* из хасмозаврин) могло давать возможность опирать его заднюю часть на область пояса передних конечностей и по-существу толкать или нажимать на соперника всей

массой туловища через область "плеча", опирающегося изнутри на чешуйчатую часть воротника.

Длинные, ориентированные назад рога воротника *Styracosaurus* могли играть роль не только для демонстрации, но и как защита передней части туловища при проскальзывании кзади головы соперника. Маловероятно прямое взаимодействие задних воротниковых рогов у соперников, как это предполагает Н.Б.Спасов (Sprazov, 1979, fig.3), поскольку при этом были бы обычны сильные повреждения кожи передней части туловища. Стопоры и фиксаторы, препятствующие такому проскальзыванию у *Styracosaurus* являлись слабыми и были образованы лишь небольшим бугром или ориентированным книзу и вперед коротким крюком у вершины воротника.

При некотором осевом наклоне головы в сторону соперника основание длинного носового рога центрозаврин типа эуцентрозаурус располагалось примерно в плоскости чешуйчатой части воротника, а короткий надглазничный рог стороны, обращенной к сопернику, мог использоваться как опора и фиксатор, ограничивающий возможности проскальзывания головы вперед. У *Pachyrhinosaurus*, лишенного надглазничных рогов, высота рогового разрастания над костным носовым бугром (по всей видимости наклоненного вперед, как костный носовой рог у эуцентрозаурус), была видимо достаточной, чтобы упираясь в соперника "щекой" фиксироваться от проскальзывания вперед на медиальном шипе близ середины длины воротника. Можно допускать, что роговых разрастаний на носу пахиринозавра было два, они могли быть с наклоном не только вперед, но и латерально. Защиту туловища от проскальзывания соперника в этом случае мог выполнять заднебоковой шип воротника. Функция надглазничных рогов как фиксаторов могла со временем усиливаться, что должно было определить увеличение их мощности и высоты (см. экземпляры, относимые к разным видам *Chasmosaurus*, Weishampel et al., 1990a, fig.29.3b-d). У хасмозаврин типа *Anchiceratops*, *Arrhinoceratops* и *Pentaceratops* соперники, вероятно "скрещивали" надглазничные рога, в результате они могли осуществлять значительные продольные нагрузки друг на друга, но сохраняли способность оттеснять соперника в сторону за счет опоры своей верхнечелюстной области на вогнутую или относительно плоскую чешуйчатую область черепа соперника. У *Triceratops* опора верхнечелюстной области в чешуйчатую кость соперника видимо становилась необязательной из-за того, что основание каждого несколько наклоненного вперед надглазничного рога становилось столь мощным, что при скрещивании надглазничных рогов (Farlow, Dodson, 1975) возможны были значительные повороты голов соперников как вокруг продольной оси, так и в вертикальной и горизонтальной плоскостях. Контакты рогов при этом вероятнее всего осуществлялись выше верхней кромки глазницы. При некоторых вариантах взаимоотношения голов соперников кончик надглазничного рога одной особи мог "чертить" по поверхности воротника соперника. Видимо это и вызывало в ходе эволюции значительное зарастание воротниковых фонтанелей у трицератопсов именно сзади, с сохранением их щелевидных рудиментов в самой передней части воротника, куда окончание рога соперника достать уже не могло. Вместе с этим надо отметить, что чешуйчатая кость трицератопсов снаружи лишена вогнутости, ответственной за контакт с верхней челюстью соперника. Демонстрационная и опорная функция воротника у трицератопсов уменьшалась и этот воротник мог быть уже более коротким. Таким образом, ход эволюции "вооружения" и защиты от него от эволюционного

уровня предков пситтакозавров через примитивных протоцератопсид к собственно цератопсидам видимо был жестко детерминирован и осуществлялся с закономерной сменой этапов.

Турнирные схватки рептилий и других высших позвоночных нередко бывают очень строго ритуализированными, контроль ритуала нередко определяется совместно инстинктом и теми или иными особенностями строения животных. Если сопоставить латеральные изображения черепов разных цератопсид с их зеркальными отображениями на прозрачной кальке, то видно (рис. 6б), что у цератопсид, в отличие от *Protoceratops* (рис. 6а), при отмеченных выше особенностях контактов черепов, глаза соперников находились на разном расстоянии друг от друга. Нельзя исключать, что пространственное соотношение глаз соперников было специфическим для каждого из двух семейств. Если принимать изложенную выше гипотезу об особенностях взаимоотношения голов самцов - соперников цератопсид при турнирах, то возникает закономерный вопрос о том, какое же развитие получали носовые и надглазничные рога, выступы воротника и латеральные части чешуйчатых костей у самок и не являются ли особи со слабыми турнирными приспособлениями самками. Однако, выделить черепа самок среди уже опубликованных материалов трудно прежде всего из-за того, что традиционно различия в степени развития рогов нередко использовались для обоснования новых видов того или другого рода (см., например, историю вопроса для рода трицератопс у Ostrom, Wellnhofer, 1986). Следует отметить, что известные в литературе материалы по большинству видов не столь значительны, чтобы можно было бы начинать отделять, например, взрослых самок от молодых особей. Тем не менее диморфизм для некоторых видов известен (Weishampel et al., 1990a, fig.29.3b, d) и он может быть половым диморфизмом. Представляется возможным, что задача различения полов цератопсид может быть осложнена, если детерминация пола у этих животных осуществлялась не гетерохромосомной системой XY, как это имеет место у птиц и млекопитающих, а лишь различиями в температуре инкубации яиц, что известно ныне для многих черепях и крокодилов (Paladino et al., 1989). При таком механизме обусловленности пола достаточно затруднительно (в эволюционном плане) поддерживать высокую степень полового диморфизма. Известно, что лишь вполне взрослые цератопсиды достоверно различимы по тем чертам строения рогов и воротников, которые могут быть связаны с половой принадлежностью особей (см., например, Tanke, 1988; Sampson, Tanke, 1990). Следует отметить, что даже у тех форм, которые обладают гетерохромосомной системой XY, например у северных оленей (с рогами у самцов и самок), может сложиться в эволюции слабый половой диморфизм. Возможно, что часть "вооружения" самок цератопсид оказывалась избыточной с точки зрения турниров, хотя нельзя исключать, что рога и воротник у самок могли быть полезными для защиты себя и, возможно, потомства от хищников. Те филогенетические линии цератопсий, которые по эволюционно случайным причинам приобретали турнирное оружие эффективное и для защиты от врагов (других видов) могли получать преимущество перед теми, у которых турнирная функция деталей "вооружения" довлела над защитой. В этом возможно причина сохранения лишь представителей родов *Torosaurus* и *Triceratops* среди цератопсид самого конца мела (маастрихт).

Все размеры имеющихся в материале костей разных особей позднетурон-коньякских цератопсид Джиракудука показывают, что их череп

был небольшим (длина с воротником около 60-100 см). Это соответствует небольшим размерам тела, длина которого у этих цератопсид была меньше, чем у большинства видов цератопсид Северной Америки. Цератопсид Джиракудука был примерно с *Avaceratops* и некрупных особей *Eucentrosaurus*, но все же крупнее *Brachyceratops*. Размеры тела *Turanoceratops* были, однако, не менее чем в 8 раз крупнее, чем у позднеальб раннесеноманских протоцератопсид *Kulceratops* и *Asiaceratops*.

Положение чешуйчатых костей у тураноцератопсов (судя по их контактам с квадратными костями и высокими, нешироко расставленными парокципитальными отростками) показывает, что для известного ныне вида этого рода (рис. 4, бб) был характерен недлинный воротник, а расстояние между латеральными сторонами чешуйчатых костей было небольшое (т.е. череп сзади был неширокий). Очертание сверху межфонтанельного моста воротника и окон последнего, видимо, было сходно с известным для *Eucentrosaurus* (см. Lehman, 1990, fig.16,1).

Первую находку в верхнем мелу Джиракудука, отнесенную к цератопсидам (Рябинин, 1931а, табл.III, 7; Steel, 1969, fig.23, 6) следовало бы проверить на возможность принадлежности не только цератопсидам (см. например, Marsh, 1896, pl.LXVI; Hatcher, 1907, fig.65; Lull, 1907; Weishampel et al., 1990b, fig.29,7g-k), но и анкилозавридам (см. Coombs, 1978, fig.6A).

Весьма сомнительна принадлежность цератопсидам довольно длинной, слабоизогнутой, полый внутри кости, почти не имеющей сужения к одному из концов, из межтрапповых отложений (маастрихт даний) Гуджарата, Индия (Dwivedi, Ghevariya, 1984). Сомнения связаны с тем, что у цератопсид рога более конусные, не столь длинные, и они не являются (без выветривания) полыми (внутри них обычно находится плотная мелкоячеистая спонгиозная костная ткань с довольно толстыми стенками ячеек). Судя по микроструктуре нарастания костной ткани и общей форме, фрагмент кости из Индии может быть относительно сильно эродированным (или измененным с поверхности болезнью) диафизом трубчатой кости конечности крупного позвоночного.

Новых находок остатков цератопсид Азии можно ожидать и в других местонахождениях верхнего турона - коньяка Кызылкумов, турона - кампана Северо-Восточного Приаралья и При-ташкентских Чулей, а также в формации Ирэн-Дабасу и ее акалогах на севере Китая (см. Gilmore, 1933; Steel, 1969, p.73, fig.23.3) и в верхней части баинширэнинской свиты Восточной Монголии, в ассоциации с черепаками *Lindholmemys*.

Цератопсиды, существовавшие перед позднеантон-раннекампанским термическим максимумом высоких широт или во время последнего, обитавшие на приморских низменностях, на своем пути расселения в Северную Америку могут быть найдены как в своем предполагаемом центре формообразования (в Южной Азии), так и в восточном Китае, на Дальнем Востоке России и крайнем Северо-Востоке ее.

Сравнение морфологии и времени существования различных азиатских и североамериканских цератопсид приводит к мысли о том, что ранние этапы эволюции семейства с разделением на ветви центрозаврин (моноклониин) и хасмозаврин прошли еще на территории Азии.

2 . ОПИСАНИЯ НОВЫХ НАХОДОК

Отряд SAURISCHIA
Подотряд SEGNOSAURIA

З а м е ч а н и я. Сегнозавры (*Segnosauria*) в ранге инфраотряда, относящегося к тероподам, были установлены 15 лет назад (Barsbold, Perle, 1980). Вслед за этим группу обычно включали в состав Theropoda. Однако сегнозавры не имеют с последними общих эволюционно продвинутых черт и поэтому они не могут быть включены в состав теропод (Paul, 1984). Так, например, у сегнозавров не отмечается такая важная черта Theropoda как наличие компактного, относительно суженного с боков, более или менее удлинённого тарсометатарсуса (Weishampel et al., 1990a, p.149), длина этого отдела у сегнозавров составляет лишь около 30% длины большой берцовой кости (Перлз, 1979, с.51). Филогенетические взаимоотношения теропод и сегнозавров проясняют остатки *Alxasaurus elesitalensis* (Russell, Dong, 1993) из верхнего апта пустыни Алашань, Внутренняя Монголия, КНР. Динозавр *Alxasaurus* имеет значительный комплекс черт, характерных для позднемеловых сегнозавров, но не все особенности этих животных уже были достигнуты *Alxasaurus* в ходе эволюции. Зубная кость его низкая, содержит необычайно мелкие зубы, числом около 40, что много меньше, чем у *Segnosaurus* и *Erikozaurus* из сегнозаврид (Перлз, 1979, 1981). Корни зубов сужены. Коронки по общей форме и по грубой зазубренности схожи с известными у прозавропод. Лигаментные ямки дистальных частей фаланг передней конечности на одной стороне умеренно хорошо развитые, а на другой - слабые. Когтевые фаланги I и II пальцев передней конечности относительно близки по размерам, умеренно крупные (34% длины плечевой кости). Проксимальный конец метатарсалии III широкий, как у *Segnosaurus*, а не сжат с боков, как у теропод *Tetanurae*. Некогтевые фаланги задней конечности много длиннее, чем у позднемеловых сегнозаврид. По крайней мере на найденных экземплярах этих фаланг лигаментные ямки, характерные для теропод, отсутствуют, вместо них имеются лишь слабые пологие углубления. Когтевые фаланги II-IV пальцев задней конечности относительно сильно уплощены с боков, но они довольно короткие, слабо изогнутые.

Таким образом, у *Alxasaurus*, в отличие от позднемеловых сегнозаврид, еще есть лигаментные ямки по крайней мере с одной стороны некогтевых фаланг передней конечности. Когтевые фаланги II-IV пальцев задней конечности еще не увеличились столь существенно, как и у позднемеловых сегнозаврид. Поскольку у *Alxasaurus* уже проявляется тенденция к исчезновению лигаментных ямок на некогтевых фалангах, являющаяся эволюционно продвинутой чертой известных сегнозаврид, то здесь этот род относится к сегнозаврам, а не к тероподам *Tetanurae*, как при первоописании. Если не включать сегнозавров в состав теропод, то имеется 2 варианта: присоединять их к прозавроподам или считать самостоятельной группой в составе Saurischia. Поскольку прозавроподы не обладают собственными эволюционно продвинутыми чертами, то они принимаются здесь как парафилетическая группа. Поэтому присоединение сегнозавров к прозавроподам не целесообразно. Остается принять сегнозавров как самостоятельную группу заурисхий. Апоморфными чертами ее будут: редукция лигаментных ямок,

выравнивание размеров крупных когтевых фаланг задней конечности, потеря зубов на предчелюстной кости. Принятие такой схемы предполагает трихотомию зауриский, отказ от таксона *Sauropodomorpha*, рассмотрение прозавропод как парафилетической группы. Для семейства *Alxasauridae* пока не выявляются собственные апоморфные черты, поэтому оно может оказаться парафилетическим таксоном (низшей градой) по отношению к *Segnosauridae* и *Therizinosauridae*.

Segnosauria indet.

Табл. I, 13; Табл. II, 1-6, 12?

"Крупнокоготные дейнонихозавры": Несов, 1989, с. 174.

М а т е р и а л. Зубы, когтевые фаланги и предкогтевые фаланги, проксимальные и дистальные части плечевых костей, позвонки и, возможно, базисфеноид и лобная кость.

О п и с а н и е. В верхнем туроне - коньяке Джиракудука отмечаются очень разные по форме зубы сегнозавров. Иногда они значительно утолщены в лингвально-лабиальном направлении, коронки их не вздутые, постепенно сужающиеся к вершине и с довольно крупными зубчиками на кромках. Есть здесь и зубы, несколько уплощенные в лингвально-лабиальном направлении, с короткими рабочими кромками (Табл. II, 4) или же с лопатковидным уплощенным участком у вершины, расширенным спереди назад, как на нижней челюсти у *Erlikosaurus* (при этом, однако, не встречено ни одной когтевой фаланги, типа, как у *Erlikosaurus*, с кожно-роговыми бороздами, выходящими на верхнюю кромку фаланги и слабым, относительно дистально расположенным бугром снизу для связки сжимателя пальца). Зубов со значительным изгибом вершины назад, как это бывает у рода *Segnosaurus* из Монголии (Перлэ, 1979, 1981; Barsbold, Perle, 1980; Weishampel et al., 1990a) также не найдено. Базисфеноид (N 719 из обн. ЦБИ-14) возможно принадлежавший сегнозавру, широкий, необычайно сильно пневматизированный.

Когтевые фаланги (Табл. II, 1-3) крупные, значительно сжатые с боков, сильно изогнутые, с существенно смещенным назад и очень мощным бугром для связки, обеспечивавшей сжатие пальца. Борозды на контакте рогового когтя и кожи в (при взгляде сбоку) обычно приближаются к верхней кромке под очень малым углом. Эти борозды, в отличие от *Erlikosaurus* (Перлэ, 1981), подходят практически к вершине когтевой фаланги. Предкогтевые фаланги (NN 699-702) лишь со слабыми и пологими углублениями на боках спереди (Ф. Карри обратил внимание автора на этот признак). При взгляде сбоку их нижняя поверхность значительно вогнута.

Все позвонки очень сильно пневматизированы, особенно те из шейных, которые имеют длинные тела. Такие позвонки обладают очень низкой невральной дугой, умеренно глубокими плевроцелями (их, на таких шейных позвонках имеется по два с каждой стороны). Тела этих позвонков обладают едва намеченной опистоцельностью. Они значительно расширены спереди снизу, где на них с каждой стороны имеется по довольно большой площадке для шейного ребра, вероятно довольно хорошо развитого и длинного. Передняя сочленовная поверхность таких шейных позвонков (NN 704-710) обращена анатомически сильно книзу и лишь немного вперед, а задняя такая поверхность развернута лишь немного вверх, будучи в основном обращена назад. Это, по всей видимости, свидетельствует о том,

что в нормальном прижизненном сочленении относительно длинная шея оказывалась довольно круто дугообразно изогнутой анатомически вниз. На некоторых коротких позвонках (возможно передних шейных или самых передних грудных, NN 711-712) очень обширная, едва вогнутая, передняя сочленовная поверхность ориентирована круто книзу (около 35° к оси тела позвонка), тогда как задняя сочленовная поверхность развернута вверх (на 60° к этой оси).

Один из передних туловищных позвонков (N 713) высокий, с довольно мощным и длинным гипапофизом, большими по площади и почти плоскими фасетками презигапофизов, меньшими по площади и вогнутыми поперечно фасетками постзигапофизов. Слабо вогнутая плоскость передней сочленовной поверхности тела лишь едва развернута книзу.

Один из задних грудных позвонков, условно причисленный к сегнозавру (N 714) имеет суженное посередине тело, снизу последнее вогнуто спереди назад. Плевроцеля нет. Передняя сочленовная поверхность слегка развернута вверх, а задняя чуть книзу. Остистый отросток умеренной высоты.

На всех позвонках есть узкие, очень глубокие вертикальные щели для продольных межкостистых связок. Осевое пространство между связками, расположенное внутри остистых отростков, обладает очень плотной костной тканью и нередко лишь оно сохраняется целым при разрушении стенок обширных камер пневматизации внутри позвонка.

Дистальные участки плечевых костей (NN 715, 716) очень сильно расширены в поперечном направлении, но по-видимому они не столь сильно расширенные, как у *Erlikosaurus* (Перлэ, 1981). Проксимальные участки этих костей (NN 721, 722) с заглаженными краями и с вытянутой вдоль верхней кромки проксимальной головкой.

С р а в н е н и е. Сегнозавр из позднего турона-коньяка Узбекистана, существовавший во время образования биссектинской свиты Джиракудука, отличается от более древнего сегнозавра (*Segnosauria* indet.) из раннего среднего альба Каракалпакистана (Ходжакуль) существенно меньшими размерами размеров когтевых фаланг и видимо относительно несколько меньшей вертикальной величиной их сустава для предкогтевой фаланги. Джиракудукский сегнозавр близок к более древнему, раннесеноманскому (Табл. II, 6) из Шейхджейли и к турон-коньякскому из формации Ирэн-Дабасу, Внутренняя Монголия, Китай (Gilmore, 1933; Mader, Broadley, 1989), с последним пока нельзя исключить и видовую идентичность.

З а м е ч а н и я. Сегнозавр из Джиракудука отличается от динозавров *Segnosaurus galbiensis* (Перлэ, 1981) и *Erlikosaurus andrewsi* (Barsbold, Perle, 1980) относительно большей длиной всех выявленных в материале предкогтевых фаланг, а от *S. galbiensis* еще и слабее выраженным изгибом назад вершин зубов (см. Перлэ, 1979, рис. 1).

Подозрительна на принадлежность сегнозавру неполной, средней величины, когтевой фаланги, причисленной карнозавру из мела окрестностей Чангчунтинга, провинция Шаньдун, Китай (Young, 1958).

Поскольку в разрезе местонахождений Амтгай и Хара-Хутул в Восточной Монголии в большей степени или полностью представлена именно нижняя часть баинширэнинской свиты (с остатками черепов *Kzyrkutemys*, известными еще из сеномана Каракалпакистана), то и сегнозавры родов *Enigmosaurus* и *Segnosaurus* (Барсболд, 1983) вероятнее всего относятся к сеноману, но не к турону. Остатки *Erlikosaurus* (Барсболд, 1983), если они принадлежат слоям 3 и 4 местонахождения Байшин-Цав

(Цыбин, Курзанов, 1979), могут относиться к верхнему сеноману, но если они принадлежат слоям 5-7 (8), то они относятся, вероятно, к нижнему турону.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний турон-коньяк (поздний мел) Центральных Кызылкумов, возможно ранний турон-коньяк Внутренней Монголии (Китай).

Подотряд THEROPODA

Семейство TYRANNOSAURIDAE Osborn, 1905

Род *Alectrosaurus* Gilmore, 1933

Т и п о в о й в и д - *A. olseni* Gilmore, 1933, ранний турон - коньяк, формация Ирэн-Дабасу, Внутренняя Монголия, Китай.

З а м е ч а н и я. В материалах из бисектинской свиты представлен, наряду с мелкими тероподами (см. ниже), и карнозавр, который, будучи самым крупным тероподом в комплексе позднего турона - коньяка среднеазиатского региона, все же значительно меньше, чем *Tarbosaurus bataar* из верхов мела Монголии (Малеев, 1974) и мельче тарбозавров из Северо-Восточного Приаралья (см., например, Табл.Х, 1). Карнозавр Джиракудука был с более легким скелетом, чем другие более поздние представители группы. Однако он видимо был более крупным, чем позднеальбские и раннесеноманские представители карнозавровой ступени эволюции, возможно также принадлежавшие роду *Alectrosaurus*. Данный карнозавр Джиракудука довольно хорошо сопоставляется по имеющимся в материале костям (бедренная, большая берцовая, III метатарсалия и другие кости) с *Alectrosaurus* из верхнего мела Внутренней Монголии (Gilmore, 1933; Перлз, 1977; Mader, Broadley, 1989).

Alectrosaurus sp.

Табл. I, 1, 3, 5, 6, 77, 8, 10, 117, 167; Табл. II, 13, 14; Табл. X, 9, 10.

М а т е р и а л. Фрагмент верхней челюсти, зубы, бедренные кости, позвонок, тарсус, когтевые фаланги.

О п и с а н и е. Задний участок верхней челюсти (N 600) длиной 152 мм, высотой спереди около 50 мм, толщиной здесь 23 мм имеет 6 полных альвеол и одну неполную. Заднее окончание обломано, но это место слома расположено близ анатомического окончания кости. Сохранившийся участок кости необычно низкий в сравнении с анатомически аналогичными участками у других, более поздних тираннозаврид (Малеев, 1974). Судя по сохранившемуся фрагменту, число зубов у теропода из Джиракудука было большим, чем у *Tyrannosaurus* и *Tarbosaurus*, но оно было сопоставимым с отмечаемым у примитивных мегалозаврид (см. Weishampel et al., 1990a, fig. 6, 29A, B). Очевидно, заднее преорбитальное отверстие простиралось вперед значительно дальше зуба, являвшегося шестым сзади. Примерно до этого уровня и практически строго посредине ширины верхней кромки тянется глубокая борозда контакта с передним отростком скуловой кости. Четвертая альвеола сзади имеет размеры около 16x9 мм. Изнутри, невысоко над краем альвеол, тянется бороздка шириной около 1.5 мм, в которой располагаются вытянутые вдоль этой бороздки отверстия для миграции зачатков зубов внутрь челюсти. Рельеф этой области намного

более гладкий, чем у тарбозавра (Малеев, 1974, рис.4), гребень на контакте с задней частью небной кости также с более сглаженным рельефом.

Зубы (Табл. I, 5, 6, 8) значительно уплощенные с боков, примерно как у *"Dryptosaurus" medius* (Marsh) (Gilmore, 1920, pl. 34, 1), ножевидные, уплощенность с боков выражена много сильнее, чем у тарбозавров и, тем более, у тираннозавров (Малеев, 1974; Ну, 1964, fig.8, 11). Зубчики кромок мелкие (их примерно 12-16 в 5 мм) с короткими, слабо рельефными насечками эмали, расположенными на их границах.

Бедренные кости (N 724) предположительно относящиеся к алектрозавру, с умеренно возвышающейся конутри головкой бедренной кости. Нижне-медиальная часть головки имеет полушаровидную форму, в самом низу поверхность сустава отделена от несуставного участка кости невысокой ступенькой. Малый трохантер достаточно типичной для карнозавров формы - в виде субвертикального гребня, слабо выступающего вперед от поверхности кости. При взгляде на кость спереди он имеет вид небольшого, очень острого треугольника, ориентированного вершиной кверху. Четвертый трохантер в виде узкого гребня, сильнее выступающего, чем у *Tarbosaurus* (Малеев, 1974; Weishampel et al., 1990a) (Табл. X, 1). Передне-нижняя часть бедренной кости имеет лишь едва заметную экстенсорную бороздку.

На позвонке (Табл. I, 2) почти не выражен плевроцель.

Область тарсуса (Табл. I, 19, 20 и др.) построена сходно с голотипом *Alectrosaurus olseni*. Когтевые фаланги передней и задней конечностей (Табл. I, 14; Табл. II, 13, 14; Табл. V, 9, 10) относительно короткие и небольшие.

З а м е ч а н и я. По-видимому латеральная уплощенность зубов, приписываемых тероподу позднего мела из рода *Alectrosaurus* и зубов у позднемюрского *Torvosaurus* (Galton, Jensen, 1979) определяется не принадлежностью к одной ветви, а лишь сходным характером питания. Возможно, что узкими ножеподобными зубами срезались мягкие ткани с костей, тогда как кампан-маастрихтские тираннозавриды с помощью существенно более толстых зубов могли отрывать крупные куски добычи даже с некрупными костями. Можно предполагать, что теропод из Джиракудука и *Torvosaurus* были в большей степени падальщиками, чем тираннозавриды второй половины позднего мела, способные справляться с более крупной живой добычей.

Алектрозавр, по С.М. Курзанову (1989), является наиболее генерализованным тираннозавридом, но не предком более поздних представителей семейства. Если это так, а также если в Джиракудуке действительно представлены алектрозавры, то замена близ рубежа коньяка и сантона алектрозавров на тарбозавров (см. ниже) в комплексах приморских низменностей (см. тафономию в работах Малеев, 1955; Рождественский, 1965) могла сложиться не за счет формирования последнего рода на известной ныне территории расселения алектрозавров, а за счет миграции конкурентоспособных тарбозавров из другого формообразовательного центра.

Большое значение для установления филогенетической принадлежности умеренно крупных тираннозавридов позднего альба, раннего сеномана и раннего турона имели бы новые сборы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний турон - коньяк (поздний мел) Центральных Кызылкумов.

Род *Tarbosaurus* Maleev, 1955*Tarbosaurus* sp.

Табл. X, 1

М а т е р и а л. Бедренная кость.

О п и с а н и е. Относительно небольшая бедренная кость, длиной 530 мм, имеет слабо выступающий, но высоко расположенный малый трохантер. Экстенсорная борозда выражена слабо.

З а м е ч а н и я. Самые крупные настоящие карнозавры комплексов альба-сеномана и даже турона раннего кампана Средней Азии значительно мельче среднекампан-маастрихтских аналогов Монголии и Северной Америки. Возможно, что увеличение размеров тела в ходе эволюции поздне меловых тираннозаврид и смежа *Alectrosaurus* и *Tarbosaurus* в Азии (на рубеже коньяка и сантона или в раннем сантоне?) определялись не только отбором на сохранение самых крупных особей хищников при эволюции жертв на пути увеличения их размеров (как одного из путей скорейшего, в онтогенезе жертв, выхода из под контроля хищников), но и прямым соперничеством крупных теропод хищников в борьбе за падаль крупных динозавров. Для больших теропод поедание падали своего вида и борьба за нее могли быть вполне обычными явлениями. Видимо именно поэтому для подавляющего большинства точек в ходжакульской, яловачской и бостобинской свитах при любых методах соора материалов хорошо заметно обилие зубов теропод при явном дефиците костных остатков по ним, даже в контрасте с соотношениями зубов и костных остатков гадрозаврид в тех же местонахождениях.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сантон - ранний кампан (поздний мел) Северо-Восточного Приаралья.

Семейство ORNITHOMIMIDAE Marsh, 1890

Род *Archaeornithomimus* Russell, 1972*Archaeornithomimus(?) bissektensis*, sp. n.

Табл. III, 7

Название по кол. Биссекты.

Г о л о т и п ЦНИГР музей, N 479/12457, правая бедренная кость; Узбекистан, Джиракудук; верхний мел, коньяк, средняя часть биссектинской свиты, обн. ЦБИ-4.

М а т е р и а л. Бедренная кость.

О п и с а н и е. Кость с относительно тонким диафизом, z-образно изогнутая. Проксимальная головка умеренно расширенная, обращена слегка кверху. Дистальный сустав довольно узкий в латерально-медиальном направлении. Большой трохантер слабо выступает вверх, малый трохантер в виде дугообразного узкого гребня, отделен неглубокой вырезкой, расположенной довольно высоко относительно большого трохантера. Четвертый трохантер расположен выше середины кости, он имеет вид узкого вертикального гребешка.

С р а в н е н и е. Отличается от *A. asiaticus* (Gilmore) из турона-коньяка (формация Ирэн-Дабасу) Внутренней Монголии, Китай (Gilmore, 1933;

Smith, Galton, 1990, fig.3G-L, кость здесь изображена левая, а не правая), хорошо заметной изогнутостью диафиза, чуть более узкой областью головки и большого трохантера (при взгляде с проксимальной стороны), менее выступающим (от оси кости) малым трохантером, видимо немного сильнее протягивавшемся вниз медиальным мышцелком дистального сустава.

Замечания. У животного в спокойном состоянии, в сравнение с *A. asiaticus* видимо далее вперед и в несколько большей степени в сторону от медиальной плоскости тела была ориентирована дистальная часть бедренной кости. Изгибом диафиза и большей разницей в степени выступления книзу мышцелков дистального сустава динозавр напоминает некоторых овирапторозавров, однако новый вид отличается от них совершенно не вздутым гребнем малого трохантера, простирающемся не столь далеко проксимально, много сильнее выраженной бороздой между двумя дистальными мышцелками.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Коньяк (поздний мел) Центральных Кызылкумов.

Theropoda indet.

М а т е р и а л. Две бедренных кости.

О п и с а н и е. В сборах имеются остатки умеренно крупных теропод (мельче *Alectrosaurus*, но крупнее всех остальных теропод комплекса), которые характеризуются узкой (спереди назад) суставной поверхностью головки бедренной кости, умеренно возвышающейся в медиальном направлении, а также сильно выступающим вперед, высоким и значительно приостренным сверху гребнем малого трохантера. Общий облик проксимальной части бедренной кости этих животных напоминает картину, характерную для орнитомимид. В материале довольно обычные длинные зубы теропод, узкие спереди назад (Табл. I, 3, 7, 10, 11) с несколько более утолщенным (лабио-лингвально) основанием, чем у типичных зубов *Alectrosaurus*. Теропод был мельче, чем *Alectrosaurus* sp. Выше отмеченные бедренные кости примерно соответствуют размерам тела теропода, которому могли принадлежать указанные зубы и было бы удобно допустить, что те и другие относятся к одному виду. Однако известные орнитомимиды (если бедренные кости отмеченного типа принадлежат именно им) не имеют зубов или же обладают лишь крайне сильно редуцированными зубами. В связи с этим вопрос о принадлежности указанных бедренных костей и зубов остается пока не решенным.

Неранжированный таксон BULLATOSAURIA Holtz, 1994
Семейство TROODONTIDAE Gilmore, 1924 (=SAURORNITHOIDIDAE Barsbold, 1974)

Род *Troodon* Leidy, 1856 (= *Stenonychosaurus* Sternberg, 1932;
= *Pectinodon* Carpenter, 1982)

Troodon asiamericanus, sp. n.
Табл. I, 23

Pectinodon asiamericanus: Hecox, 1985b, табл. III, 16 [nomen nudum]

Название по распространению рода на территории Азиамерики.

Г о л о т и п - ЦНИГР музей N 49/12176, зуб; Узбекистан, северная окраина хр.Шейхджейли; верхний мел, нижний сеноман, верхняя часть ходжакульской свиты, обн. СШД-8.

М а т е р и а л. 6 зубов.

О п и с а н и е. Зубы мелкие, значительно уплощенные с боков, высота коронки около 5 мм, обычно мельче. Зазубренность есть только на задней кромке коронки, ее зубчики довольно крупные (в сравнении с величиной коронок), с относительно узкими основаниями. Зубчики коронки довольно тесно сомкнуты и ориентированы назад и к вершине. Одна из сторон коронки (возможно лингвальная) обычно более уплощена, на ней параллельно передней кромке и близко к последней обычно тянется неглубокая канавка.

С р а в н е н и е. Отличается от *Troodon formosus* Cope из кампана-маастрихта Северной Америки и *Troodon* sp. cf. *T. formosus* из среднего маастрихта Корякского нагорья (Estes, 1964, fig.69; Carpenter, 1982; Currie, 1987a; Currie et al., 1990; Несов, Головнева, 1990) по крайней мере более выраженной односторонней зазубренностью коронок, существенно более уплощенными с боков зубами, несколько более мелкими их размерами, узкими основаниями зубчиков.

З а м е ч а н и я. Отличается от *Sauromithoides mongoliensis* из кампана Монголии (Osborn, 1924c, fig.4) меньшими и относительно стабильными размерами зубов, более длинными (спереди назад) основаниями коронок, простиранием более правильной зубчатости вплотную к вершинам коронок. Новый вид характером зазубренности коронок напоминает *Sauromitholestes langstoni* из кампана Канады (Currie et al., 1990), но отличается много меньшей величиной зубов, их большей уплощенностью. От *Richardoestesia* из кампана Канады (Currie et al., 1990) отличается относительно меньшей высотой и более сильной латеральной уплощенностью коронок. От зубов вероятного троодонтида, возможно уже описанного по костным остаткам и зубам (Barsbold et al., 1987, pl.49, 2) относимого под вопросом к птице (Курочкин, 1988, табл.VII, 5, 6, сравните с Howgate, 1984, fig.2) из верхнего алта Монголии отличается существенно более дугообразно изогнутой (а не спрямленной или отогнутой под тупым углом назад) линией передней кромки зуба.

В целом нельзя исключать, что своеобразие зубов именно у *Troodon* (ухороченность коронки, появление прикорневого сужения, сходного с состоянием у ряда орнитисхий, крупная зубчатость кромок с сильной наклоненностью зубчиков дистально) могла быть связана с частичной растительноядностью. Последняя могла осуществляться при выгрызании крупных семян цикадовых, плотно собранных в крупные шишки (см. об этом объекте питания в главе 1). По перечисленным признакам деталей зубов *Troodon formosus* довольно сходен с *Lesothosaurus diagnosticus* (Sereno, 1991, fig.1, 2) из примитивных орнитисхий ранней юры, который за счет захождения кромок коронки одного зуба за кромку коронки другого имеет сплошную пильчатость зубного ряда в щечной области при крючковидности относительно редко расположенных премаксиллярных зубов. Учитывая слитость альвеол в щечной области челюстей *Troodon* (Currie, 1987a) можно допускать сходное взаиморасположение зубов и сходные адаптации у данного теропода, вероятно способного к факультативной растительноядности за счет добывания и поедания семян. Видимо недаром долгое время зубы *Troodon* причисляли к орнитисхиям, относя их к пахицефалозаврам, имевшим зубы довольно примитивного для орнитисхий

типа. Что касается собственно пахицефалозавров, то до сих пор они не были найдены где-либо на приморских низменностях запада и юго-запада азиатского массива суши (ныне - Средняя Азия, юг и запад Казахстана). Однако эти динозавры были достаточно обычны в кампане-маастрихте Монголии и Северной Америки. В комплексе раннего-среднего маастрихта Монголии пахицефалозавры являются одной из трех наиболее доминирующих групп. Единственный зуб, который под знаком вопроса причислялся к пахицефалозаврам (Несов, 1981, рис.Х, 14), оказался принадлежавшим сегнозавру, т.е. он относится к группе, которая, по существу стала известна науке лишь в 1979-1981 гг. Пахицефалозавры обнаруживались с баррема (ранний мел) Англии до маастрихта (поздний мел) Монголии и Северной Америки и их отсутствие в альбе - нижнем кампане Средней Азии является одной из загадок, ответ на которую вероятно заключается в биогеографических различиях фаун.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Раннесеноманские приморские низменности юго-запада азиатского массива суши (см. рис. 2).

Troodon isfarensis, sp. n.

Табл. III, 12

Название вида по р.Исфара.

Г о л о т и п - ЦНИГР музей N 484/12457, неполная левая лобная кость; Таджикистан, ур.Кызылпиляль (местонахождение Исфара II); верхний мел, нижний сантон, нижняя часть яловачской свиты, обн. ФИС-2.

М а т е р и а л. Лобная кость.

О п и с а н и е. Лобная кость имеет значительно опускающийся книзу заднебоковой отросток, который должен был быть значительных размеров (при измерении его спереди назад). Верхняя кромка глазницы имеет мелкие частые бугорки. Костный гребень, проходящий по границе глазницы и мозговой полости очень слабо выступает как вниз, так и в медиальном направлении. Вперед от этого гребня отщепляется серия слабых дугообразных складок. Ковнутри от указанного гребня имеется второй, более слабый, короткий гребень, спереди он более круто, чем первый из названных гребней, поворачивает к средней линии.

С р а в н е н и е. Отличается от *Troodon formosus* Cope из кампана-маастрихта Северной Америки и Берингии (см. Currie, 1987 b) существенно более слабым гребнем на границе костной глазницы и мозговой полости, наличием близко к этому гребню и конутри от него второго, круче изгибающегося гребня. Отличие заключается и в более широком основании (спереди назад) задне-бокового из указанных отростков.

З а м е ч а н и я. Зубов, типичных для рода *Troodon* пока в местонахождении не найдено. Род *Troodon* с находками его представителей в Каракалпакистане, Таджикистане и на Северо-Востоке России (местонахождение Каканаут) и, возможно, в некоторых других местах СНГ, является одним из немногих, отмечаемых в позднем мелу как в Северной Америке, так и в Азии (еще можно указать *Saurolophus*, возможно и *Tyrannosaurus* (Maryanska, Osmólska, 1984)).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Приморские (прилиманые) низменности раннего сантона на юго-западной окраине Азии (см. рис. 2).

THEROPODA *incertae sedis*Под *Euronychodon* Antunes et Sigogneau-Russell, 1991*Euronychodon asiaticus*, sp. n.*Paronychodon* cf. *lacustris*: Несов, 19856, табл.III, 16, 1986, рис.2, 3.

Название вида по нахождению в Азии.

Г о л о т и п - ЦНИГР музей N 9/12454, зуб; Узбекистан, Джиракудук; верхний мел, средняя часть биссектинской свиты, нижняя часть обнажения ЦБИ-14.

М а т е р и а л. 7 зубов.

О п и с а н и е. Зубы мелкие, загнутые назад, различающиеся по степени удлинённости (они нередко бывают много короче, реже длиннее, чем ранее изображенный экземпляр) с довольно многочисленными продольными струйками эмали лабиальной стороны коронки (до 14 струек и более), передние из струек несколько более наклонены кзади, чем передняя кромка зуба. Лингвальная сторона коронки чаще всего уплощена, иногда слабо вогнута, с немногочисленными струйками.

С р а в н е н и е. Вид сходен с *Euronychodon portucalensis* (Antunes, Sigogneau-Russell, 1991) из маастрихта Португалии отсутствием зубчатости на переднем и заднем краях коронки, но отличается многочисленностью бороздок на стороне, обычно принимаемой у подобных зубов за лабиальную.

З а м е ч а н и я. Зубы подобного странного типа (Marsh, 1889, pl.III, 18, 22) Ч.О.Марш располагал близ симфизной части челюстей, но не динозавров, а млекопитающих-мультигуберкулят. Данная ошибка была связана с тем, что зубная система мультигуберкулят была во многом еще не известна.

Североамериканские находки *Paronychodon*, как было отмечено Р.Истесом (см. Estes, 1964, p.143 и ссылки в этой работе) характеризуются устойчиво присутствующей зазубренностью заднего края (см. также Currie et al., 1990). Зубы типа *Paronychodon* и *Euronychodon* могут представлять собой окклюдосимфизные верхнечелюстные зубы теропод (прилегающие друг к другу уплощенными сторонами), отличающиеся от нормальных зубов верхней челюсти тех теропод, которым они принадлежали. Такие зубы могли формироваться начиная с тех стадий онтогенеза, когда уже в значительной степени смыкалась носогубная щель эмбрионов. Рудимент такой щели у взрослых теропод мог быть ответственным за формирование мелких, нетипичных по форме зубов. Уплощенная сторона таких зубов была обращена к средней линии.

От зубов *Siamosaurus suteethorni* из верхней юры Тайланда (Buffetaut, Ingavat, 1986) новый вид (или новый морфотип зубов) отличается уплощенностью одной из сторон.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Коньяк (поздний мел) Центральных Кызылкумов.

**SAURISCHIA incertae sedis (THEROPODA?: SPINOSAURIDAE?)
или PISCES: OSTEICHTHYES: TELEOSTEI: SAURODONTIDAE**

Род *Asiamericana*, ген. н.

Название по материке Азиямерике.

Типовой вид - *A. asiatica*, sp. n., коньяк Узбекистана.

Диагноз. Зубы прямые и имеют, в отличие от большинства других теропод, плоскость симметрии, перпендикулярную той, которая проходит через вершину коронки и ее две приостренные кромки.

Состав рода. Типовой вид из коньяка Узбекистана и неописанные виды из сантона раннего кампана Казахстана (см. раздел 4.1.3.99) и маастрихта Северной Америки (см. Estes, 1964, fig.69).

Asiamericana asiatica, sp. n.

Табл. II, 9

Spinosauridae?: Несов, 1989, с.174.

Название вида по нахождению в азиатской части древнего материка Азиямерики.

Материал. 3 зуба.

Описание. Зубы текодонтные, различающиеся друг от друга в два-три раза по размерам, значительно уплощенные, в прикорневой части они обычно имеют слабую пологую вертикальную ложбинку, иногда вместо этой ложбинки имеется практически плоская поверхность, протягивающаяся вдоль оси зуба. Такая поверхность занимает около трети или половины передне-задней ширины зуба. Зубчатости по передней и задней кромкам нет.

Сравнение. Животное отсутствием зазубренности кромок зубов отличается от неописанного вида из маастрихта США, предположительно отнесенного к тероподам (Estes, 1964, fig.69b) и от другого, также неописанного вида из сантона-нижнего кампана Сьюк-Сюка, Казахстан (Ю.В.Суслов, устн. сообщ.).

Замечания. Отсутствие зубчатости кромок зубов известно для спинозаврид сеномана Африки (Weishampel et al., 1990a), однако зубы спинозаврид существенно толще в лингвально-лабиальном направлении. Строение щелевидной полости пульпы и прикорневой части отмеченных текодонтных зубов из коньяка Джиракудука, в целом, как будто свидетельствуют об их динозавровой природе. Против того, что это могут быть зубы именно молодых, а не взрослых теропод (см. об этой идее у Estes, 1964, p.143) свидетельствуют значительные различия в размерах у азиатских находок и отсутствие морфологических переходов к более крупным зубам других теропод, обладающих изгибом назад вершины коронки.

От несколько сходных по строению коронок меловых костистых рыб семейства Saurodontidae описываемые зубы отличаются отсутствием вздутости коронки в прикорневой части и тем, что не имеют увеличения толщины эмали на кромках. Дж.Фарлоу с соавторами (Farlow et al., 1991) отмечают, что гены, ответственные за формирование зазубренности кромок

зуба у теропод могли быть подавлены у мелких форм. В связи с этим и если *A. asiatica* являются тероподами, нельзя исключать, что предки этого вида характеризовались малой величиной тела и определенным уровнем фетализации.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Коньяк (поздний мел) Центральных Кызылкумов.

Отряд ORNITHISCHIA
Подотряд ORNITHOPODA

В последние годы для гадрозаврид и гипсилофодонтид было выявлено бывшее сложное социальное поведение, забота о потомстве и возможности достигать крайне высоких широт благодаря пока еще не до конца ясным гомеостатическим механизмам. Последнее выявляется еще и для игуанодонтид (Weishampel et al., 1990a; Несов, Головнева, 1990 и ссылки в этих работах). Все это позволяет допускать, что орнитоподы, а не цератопсии должны помещаться на верхнюю ступень эволюции орнитиский, а значит - в конец системы отряда. В данном тексте, однако, последовательность подотрядов сохраняется традиционной.

Семейство HADROSAURIDAE Cope, 1869
Низшая ступень в составе HADROSAURIDAE, стоящая ниже HADROSAURINAE

Род *Gilmoreosaurus* Brett-Surman, 1979

Т и п о в о й в и д - *Manchurosaurus mongoliensis* Gilmore, 1933, ранний турон - коньяк, формация Ирэн-Дабасу, Внутренняя Монголия, Китай.

З а м е ч а н и я. Род *Gilmoreosaurus*, как стоящий в основании ветви гадрозаврин, был установлен (Brett-Surman, 1979) на материалах, ранее описанных (Gilmore, 1933) из верхней трети формации Ирэн-Дабасу (см. Weishampel, Horner, 1986), район одноименного географического пункта Внутренней Монголии, Китай. Некоторые позвоночные, представленные в этих слоях (по крайней мере некрупный карнозавр *Alectrosaurus olseni* с относительно легким скелетом, орнитомимид *Archaeornithomimus(?) asiaticus*, сегнозавр, гадрозавриды (см. ниже), а также акулы *Hybodus* и скат *Myledaphus* (Д. Расселл, сообщ. в письме, 1989 г.; Currie, Eberth, 1993) в той или иной степени сходны с известными для биссектинской свиты Джиракудука. На этом основании отмеченные отложения Китая и Узбекистана здесь параллелизуются. Биссектинская свита Джиракудука в своей верхней части содержит коньякских акул и скатов, предшествовавших по времени существования близких к ним сантонским хрящевым рыбам. Биссектинская свита подстилается морской пачкой с остатками фораминифер раннего турона. В пачке краснокветов малой мощности, подстилающей указанную морскую пачку, известен фаунистический комплекс, сходный отчасти с известным для биссектинской свиты (в нем есть остатки скатов *Myledaphus* и черепах *Lindholmemys*), однако данная пачка содержит остатки черепах *Carettochelyidae* (cf. *Anosteira*), отличающихся от сеноманских. Эта пачка отнесена здесь к нижнему турону. Она располагается выше достоверно сеноманских отложений (джиракудукская пачка), содержащих типично

сеноманский ориктокомплекс и залегает в интервале между уровнями с зубами позднеальбских акул и раннетуронскими аммонитами *Mammites podosoides* в юго-западных Кызылкумах. В связи с этим здесь фауна динозавров и других позвоночных Ирэн-Дабасу (Gilmore, 1933), а также фауна из близлежащего или из того же местонахождения с названием Ирэн-Нор (Рождественский, 1966) датируется нижним туроном - коньяком. По-видимому, туроном-коньяком следует датировать и комплекс с остатками теропод *Alectrosaurus* sp. и *Archaeomithomimus* sp., гадрозаврид относительно близких к *Vactrosaurus johnsoni* и черепах *Adocus* sp. из средней или верхней части баинширэнинской свиты местонахождения Байшин-Цав в Восточной Монголии (Курзанов, Трусова, 1979; Цыбин, Курзанов, 1979). Остатки черепах *Adocus* в верхнем мелу Узбекистана отмечаются как раз во всей биссектинской свите Кызылкумов и в более молодой яловачской свите (сантон) Ферганской впадины и в бостобинской свите (сантон ранний кампан) Северо-Восточного Приаралья, они встречаются в сообществе с *Lindholmæmys*. Однако в двух последних свитах встречаются уже остатки иных, чем указано выше, карнозавров, гадрозаврид, скатов и цельнокостных рыб. Это подкрепляет турон-коньякский возраст фауны динозавров и других позвоночных Ирэн-Дабасу в Северном Китае.

Остатки гадрозаврид из биссектинской свиты довольно сходны с известными из формации Ирэн-Дабасу. Вместе с тем гадрозавриды биссектинского временного интервала отличаются от известных в сеномане и позднем альбе Каракалпакистана (Табл. IX, 13) более крупными размерами тела и деталями зазубренности зубов. В связи с этим гадрозаврид Ирэн-Дабасу нельзя считать сеноманскими (Рождественский, 1966), лишь раннетуронскими (Steel, 1969) или вообще претуронскими (Weishampel, Horner, 1986).

По небольшой серии костей, собранных в начале века А.Д. Архангельским (1914) в Джиракудуке А.Н. Рябинин (1931а) назвал новый вид гадрозаврид - *Cionodon(?) kysylkumense*, sp. n. Название этого вида рассматривается в последние годы как *pomen dubium*, т.е. как название сомнительное (Rozhdestvensky, 1977; Weishampel et al., 1990а). Хотя голотип для данного вида не был указан, но фактически первоначальное отнесение к *Cionodon* было основано на сравнении одного из позвонков (Рябинин, 1931а, табл. I, 1) с североамериканскими материалами. У этого позвонка хорошо выражен медиальный нижний гребень (вертикальное сечение через середину длины тела позвонка похоже на несколько вздутый треугольник с обращенной вниз вершиной). Это, а также форма характерно вогнутых (спереди назад) боковых поверхностей указывает на принадлежность позвонка *Saurolophinae* или *Lambeosaurinae* (см. Marianska, Ozolska, 1981). Этот позвонок, по-видимому, является туловищным. Судя по крупным отверстиям для сосудов, расположенным по бокам, он принадлежал молодой особи. Здесь этот позвонок принимается за лектотип вида, названного А.Н. Рябининым *Cionodon(?) kysylkumense* Riabinin и относящегося нами, по его признакам, к граде (эволюционной ступени) стоящей выше, чем низшие *Hadrosauridae* (т.е. к *Saurolophinae*+*Lambeosaurinae*). К этому же виду нами относятся крупные позвонки из Джиракудука, с гребнями снизу (Табл. IX, 13 и др.), возможно, некоторые иные относительно крупные позвонки (Табл. IX, 11?, 14?), высокие зубы с относительно узкой коронкой (см., например, Табл. IX, 16), а также верхняя челюсть (Табл. XI, 4), позволяющие причислить названные выше остатки, включая лектотип *Cionodon(?) kysylkumense* Riabinin к роду

Bactrosaurus из ламбеозаврин и называть этот вид *B. kysylkumensis* (Riab.) но не *Thespesius kysylkumensis* (Riab.) (Steel, 1969). На остальных материалах, отнесенных А.Н.Рябининым (1931а) к гадрозавридам нам не удастся различить внутрисемейственных признаков (Рябинин, 1931, табл. II, 3, 4) или же принадлежность их гадрозавридам вызывает большее или меньшее сомнение.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний альб(?), сеноман-коньяк Азии.

Ниже сначала описываются и указываются остатки гадрозаврид, более древних, чем из биссектинской свиты (вероятно они являются одними из самых древних среди известных).

Giltmoreosaurus(?) atavus, sp. n.

Табл. IX, 1

Название вида от *atavus* (лат.) - прапрадед.

Г о л о т и п ЦНИГР музей, N 576/12457, зуб; Каракалпакистан, Ходжакуль; нижний мел, верхний альб, нижняя или средняя часть ходжакульской свиты, обн. СХ-20.

М а т е р и а л. Около 10 зубов.

О п и с а н и е. Очень мелкие для гадрозаврид зубы (Табл. IX, 1). Изображенный экземпляр является одним из самых крупных (судя по его коронке) среди примерно десяти зубов, в основном сильно сточенных найденных в упомянутом обнажении. Боковые стороны коронки по направлению от вершины к середине расстояния до корня слабо расходятся в стороны, участок коронки с зубчиками по переднему и заднему краю при взгляде с эмалевой стороны плавно закруглен в виде вертикальной вытянутого полуовала. Последний не имеет спрямленных кромок, которые хорошо выражены у туронских и коньякских гадрозаврид (см. Табл. IX, 17-20). Зубчики верхней кромки простые, они переходят в гладкие ребрышки эмалевой стороны зуба, а не распадаются в короткие цепочки бугорков (сравни с Табл. IX, 17). Ребрышки на эмалевой стороне, связанные зубчиками кромки, очень длинные до четверти высоты коронки измеренной от вершины до карманов, расположенных по сторонам от медиального гребня в прикорневой части зуба. Указанные ребрышки тянутся в направлении к корню, параллельно медиальному гребню (а не по кривой линии в сторону этого гребня, как у более поздних гадрозаврид).

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от более поздних гадрозаврид очень мелкими размерами, простотой зубчиков эмалевой кромки направлением и большой длиной связанных с ними эмалевых ребрышек большей глубиной карманов по сторонам от медиального гребня.

З а м е ч а н и я. Все отмеченные признаки отличия нового вида от известных гадрозаврид являются примитивными, поскольку они сходны с особенностями, характерными для зубов примитивных орнитомисов (Weishampel et al., 1990a, fig. 19, 2), обладавших простыми зубчиками длинными, связанными с ними ребрышками, глубокими карманами по сторонам от медиального гребня.

Одиночные зубы гадрозаврид кампана-маастрихта из-за малой таксономической значимости их деталей (когда эволюционные усовершенствования отдельных зубов были уже завершены) не позволяли определять по ним гадрозаврид до рода и вида (Coombs, 1988). Однако и самых начальных, ранее неизвестных эволюционных стадиях развития гадрозаврид таксономическая ценность деталей их зубов была более

значительной. Ведь именно в это время происходило быстрое поэтапное усовершенствование принципиальных деталей коронок, с последовательной потерей их примитивных особенностей и приобретением продвинутых черт, а не просто с увеличением числа зубных серий.

Остатки (зубы и кости) гадрозаврид отмечаются в Северной Америке тоже начиная с позднего альба (Russell, 1984; Haubold, 1990; Parrish, Eaton, 1991). Следы, относимые к их носемейству *Nadrosauripodidae* и диагностируемые как оставленные гадрозавридами известны из позднего альба Таджикистана (см. разделы 4.4.2.195 и 4.4.2.196). Предположительно гадрозавровые следы *Amblydactylus* известны в нерасчлененном апте-альбе Канады (Cuttie, 1983).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний альб (ранний мел) Каракалпакистана.

Gilmoresaurus arkhangel'skiyi Nessov et L.Kaznyshkina, sp. n.
Табл.VIII, 1, 2, 37, 4-7, 87-107; Табл.IX, 2-10, 127, 147, 17; Табл.X, 37, 47, 5, 117-147; Табл.XI, 1, 2

Gilmoresaurus kysylkumense (Riabinin): Несов, 1989, с.173.

Название вида в честь геолога А.Д.Архангельского.

Г о л о т и п ЦНИГР музей N 664/12457, левая лобная кость; Узбекистан, Джиракудук; верхний мел, верхний турон, нижняя часть биссектинской свиты, обн. ЦДЖ-16.

М а т е р и а л. Лобные и теменные кости, мозговая коробка, верхнечелюстные и зубные кости, надугловая кость, атлас и эпистрофей, позвонки, крестец и плечевые кости.

О п и с а н и е. Лобные кости (Табл.VIII, 6, 7; Табл.XI, 1, 2) с укороченным по длине участком, входившим в край глазницы. Шовный или контактный участок с носовыми костями ориентирован к средней линии и некруто назад. У не вполне взрослых экземпляров край лобной кости здесь утончен и в течение продолжительного времени в онтогенезе между лобными и носовыми костями сохранялась фонтанель. Передний отросток лобной кости расположен сразу медиальнее от линии контакта с предлобной костью. Этот отросток шиповидный (а не пластинчатый), ориентирован почти точно вперед, при взгляде сверху он имеет узкое основание. Шов с теменной костью в направлении к средней линии смещается вперед, что свидетельствует о характерном присутствии медиального переднего выступа на теменной кости (Табл.VIII, 1, 2, 4, 5). Довольно значительная по площади, слабо вогнутая или плоская субромбическая по очертаниям поверхность теменной кости выходит на дорсальную поверхность черепа. Задний отросток теменной кости надлинный, что свидетельствует о незначительной длине верхних височных окон. Сзади и сверху на верхнезатылочной кости расходятся в стороны и книзу гребнисто-бугорчатые участки связи с чешуйчатыми костями. Собственно верхнезатылочная кость выходит на заднюю поверхность черепа в виде довольно высокого и не очень широкого треугольника (для сравнения см. Рождественский, 1968а, рис.3, 9). Расположение и диаметр передних отверстий каналов для церебральных артерий и отводящих нервов в базисфеноиде (Табл.VIII, 16) вполне типичны для гадрозаврин, как, видимо, и особенности деталей боковой стенки и основания (Табл.VIII, 1в-д) мозговой коробки. Последняя еще почти не затронута процессом

"вертикализации" (см. Ostrom, 1961, fig.12 и ссылки в этой работе). Отверстие для V нерва крупное, округлое. Заднеглазничная кость (Табл. IX, 9, 10) с очень коротким задним отростком имеющим изнутри "карман" (Табл. IX, 9б, 10б) для переднего приостренного отростка чешуйчатой кости. Шов заднеглазничной кости с лобной костью довольно длинный. Имеется ямка мешовного контакта с передне-нижне-боковым отростком теменной кости.

На лучшем по сохранности экземпляре верхнечелюстной кости (Табл. IX, 4) немного обломана лишь небольшая часть переднего отростка (Табл. IX, 4а). Реконструированная полная длина кости равна примерно 210 мм. На изображенном экземпляре сохранилось 18 альвеол, но общее число зубных серий у данного достаточно взрослого экземпляра могло достигать 23-24. Наиболее возвышающаяся часть располагается примерно на 45% длины кости, считая от заднего конца. Верхний отросток полностью сохранился, но при окатывании кости, как это имело место у типового экземпляра *Gilmoreosaurus mongoliensis* (Weishampel, Horner, 1986) наиболее выступающий сверху отросток видимо должен был немного сдвигаться вперед, еще ближе к анатомической середине кости. Задне-нижняя часть шва со скуловой костью имеет лишь незначительные выступы назад и вверх, челюсть здесь низкая и, по-видимому, в задней части зубного ряда могло помещаться 1-2 зуба в каждой вертикальной серии.

Зубная кость (Табл. IX, 5-8; XI, 3) с прямым или слабо вогнутым (при взгляде сбоку) нижним краем, вперед от зубного ряда верхняя кромка полого понижается и в целом передний отросток довольно значительно выступает вперед. По-видимому у взрослых особей в зубной кости помещалось 23-24 зубные серии.

Надугловая кость (Табл. X, 13, 14?) высокая, занимающая относительно большую площадь на наружной стороне нижней челюсти. Зубы приписываемые здесь к данному виду (например, Табл. IX, 17) характеризуются наличием многочисленных грубых зубчиков на кромках еще не стертых зубов, короткими гребешками (из цепочек бугорков), протягивающимися от данных зубчиков. Эти гребешки идут косо к медиальному гребню и корню, коронки имеют умеренную высоту.

Комплекс атлас + эпистрофей (Табл. IX, 3) условно относимый к этому виду, довольно длинный.

Крестец (Табл. IX, 2 и другие экземпляры) снизу, у медиальной линии, с чередованием относительно гладких поверхностей с участками, имеющими медиальную борозду.

Хвостовые позвонки (Табл. X, 5) с недлинным, значительно наклоненным назад остистым отростком.

Плечевые кости (Табл. X, 3, 4) с несильно выступающим проксимальным участком дельто-пекторального гребня.

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от *Gilmoreosaurus mongoliensis* (Gilmore) поверхностным, коротким и шиловидным, а не двойным (разделенным на глубокую и поверхностную части), более пластинчатым и более длинным передним отростком лобной кости, ориентированным острием в основном вперед, а не вверх и наружу. Лобная кость нового вида имеет более выраженную вырезку сзади у медиальной линии (для переднего выступа теменной кости), но с менее глубокой передней вырезкой у медиальной линии. Верхнечелюстная кость нового вида, в отличие от *G. mongoliensis*, имеет чуть менее симметричные очертания верхней кромки при взгляде сбоку, отчасти это является результатом того что на типовом экземпляре *G. mongoliensis* все выступы верхней кромки

эродированы (Weishampel, Horner, 1986, p.39, fig.1A). Последняя могла бы иметь несколько менее симметричные очертания (при взгляде сбоку), если бы имела лучшую сохранность. Отличительная особенность нового вида заключается и в более выступающем вперед и более плавно понижающемся в этом направлении переднем отростке зубной кости. От *G(?) atavus* sp. n. новый вид из Джиракудука отличается более сложными зубчиками коронок (каждый зубчик образован как бы серией бугорков, выстраивающихся в ряд, имеющий вид короткого гребешка, дугообразно ориентированного к медиальной линии и к корню).

З а м е ч а н и я. Новый вид по некоторым деталям (по длинной, постепенно уменьшающейся в высоту передней части зубной кости, по укороченности отростков заднеглазничной кости, характеру контактов верхнечелюстной кости) немного напоминает представителей североамериканского рода *Prosaurolophus* Brown из среднего кампана Северной Америки, относящегося к самым примитивным зауролофинам (Brown, 1916a; Brett-Surman, 1979; Weishampel et al., 1990a). Однако по степени выраженности признаков *G. arkhangelskyi* sp. n. все же существенно примитивнее *P. maximus*, не достигая уровня зауролофин, оставаясь на гадрозавринном уровне. Кроме того, у биссектинского гилморзавра лобная кость выходит в край орбиты довольно длинным, а не сильно укороченным отростком. По большой площади надугловой кости на наружной стороне нижней челюсти и по немалой длине этой кости новый вид немного напоминает *Gryposaurus* из среднего кампана Канады и *Telmatosaurus* второй полосины позднего мела Венгрии и Румынии одних из самых примитивных известных гадрозаврид.

Мозговая коробка из Ирэн-Дабасу (Gilmore, 1933, fig.21, 22, 24, 25) вероятнее всего не принадлежит ламбеозаврину, поэтому ее видимо надо отнести к *G. mongoliensis*, а не к *B. johnsoni*.

Новый вид был вне всякого сомнения, доминантом среди других динозавров позднего турона коньяка Джиракудука и возможно, всего Кызылкум - Приаральского региона.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний турон коньяк Джиракудука (Узбекистан) и Тюлькели (Казахстан).

Подсемейство LAMBEOSAURIDAE Parks, 1923

Род *Bactrosaurus* Gilmore, 1923

Bactrosaurus kysylkumensis (Riabinin) 1931

Табл.IX, 13, 16; Табл.XI, 4

Cionodon? kysylkumense (part.): Рябинин, 1931a, табл.II, 1, с.116.

Thespesius (=Cionodon) kysylkumense: Rozhdestvensky, 1977, p.113.

Cionodon kysylkumense: Weishampel et al., 1990a, p. 558.

Л е к т о т и п ЦНИГР музей N 1/3760, туловищный позвонок; Узбекистан, Джиракудук; верхний турон - коньяк, биссектинская свита.

М а т е р и а л. Верхнечелюстная кость, позвонки, зуб.

О п и с а н и е. Правая верхнечелюстная кость (Табл.XI, 4) имеет значительную высоту сзади, с возможностью расположения здесь до двух-трех зубов в вертикальной серии. Близ середины длины челюсти число зубов в сериях должно было достигать по меньшей мере трех. Сразу над

задним концом зубного ряда есть характерный, ориентированный назад относительно короткий и невысокий отросток, отмечаемый и у *V. johnsoni* (Weishampel et al., 1990a, fig.26, 6a). Общее число зубных серий в описываемом экземпляре челюсти, судя по пропорциям ее сохранившихся деталей, могло достигать 23. Верхняя кромка и передняя часть повреждены.

Туловищный позвонок (Табл. IX, 13) имеет сильно выраженный нижний медиальный гребень.

Зуб (Табл. IX, 16) с относительно высокой и узкой коронкой, довольно крупный.

З а м е ч а н и я. Наиболее верхнее в разрезе распространение остатков этого вида может ограничиваться верхней частью обнажения ЦБС 14, тогда как в 8-12 м вверх по разрезу, ближе к кровле биссектинской свиты в желтых рыхлых песках имеются остатки существенно более крупных гадрозавридов, чем те, которые описаны выше.

Гадрозавриды позднего альба - конька Узбекистана по морфологии костей и зубов хорошо отличаются от игуанодонтид (см. Nogman, 1989; Nogman et al., 1987). Следовательно дивергенция этих двух семейств произошла не у рубежа раннего и позднего мела (Рождественский, 1961; Верзиллин и др., 1970), а несколько раньше, вероятно в конце берриас-барремского интервала и в апте.

Подотряд CERATOPSIA

Семейство PROTOCERATOPSIDAE Granger et Gregory, 1923

Подсемейство ASIACERATOPSINAE Nesselov et L. Kaznyshkina, 1989

Род *Asiaceratops* Nesselov et L. Kaznyshkina, 1989

Asiaceratops salsopaludalis Nesselov et L. Kaznyshkina, 1989

Табл. V, 1-19; Табл. VI, 1-37

Г о л о т и п - ЦНИГР музей N 9/12457, левая верхнечелюстная кость Каракалпакистан, Ходжакульсай; верхний мел, нижний сеноман, обн. С) 25.

М а т е р и а л. Изолированные кости черепа, части двух мозговых коробок, позвонки, кости поясов и конечностей.

О п и с а н и е. В дополнение к уже опубликованному описанию (Nesselov et al., 1989) следует отметить (рис. 3), что посторбитальная часть черепа (особенно чешуйчатая кость) длинная, носовое отверстие не очень высокое, медиальный дорсальный выступ, образованный носовыми костями, слабый, лобные кости на значительном протяжении входят в край глазницы и только у молодых, но и у взрослых особей.

PROTOCERATOPSIDAE incertae sedis

Род *Kulceratops*, gen. n.

Название от слов "куль" (узб.) - "озеро" (по оз. Ходжакуль) и "ceratops" - общему окончанию родовых названий цератопсий.

Т и п о в о й в и д - *K. kulensis*, sp. n., поздний альб (конец раннего мела) Каракалпакистана.

Д и а г н о з. Верхнечелюстная кость короткая, умеренно высокая, очень грубо построенная, с очень мощным швом со скуловой костью. Этот шов образован широким наружным гребнем и более узким внутренним, неполностью разделенными глубокой бороздой. Восходящая пластина верхнечелюстной кости недалеко от контакта с предчелюстной костью очень толстая в медио-латеральном направлении. Вырезка для передней части венечного отростка нижней челюсти между задним нижним боковым отростком и восходящим скуловым отростком верхнечелюстной кости неглубокая, впереди от нее сверху есть крупное отверстие.

С р а в н е н и е. Новый род отличается от *Asiaceratops* из сеномана того же района (Несов и др., 1989) и от остальных, более поздних протоцератопсид, в основном относящихся к кампану Монголии и Китая (Granger, Gregory, 1923; Brown, Schlaikjer, 1940b; Maryanska, Osmolska, 1975; Osmolska, 1986; Weishampel et al., 1990a; Курзанов, 1992) малыми размерами, необычной мощностью верхнечелюстной кости при очень грубых, как бы вздутых ее выступающих деталях. Отличие от *Asiaceratops* заключается еще и в значительно меньшей длине верхнечелюстной кости (учитывая положение зубного ряда) и много большей ее высоте, в наличии лишь одного, а не нескольких отверстий сверху в задней части рассматриваемой кости, в небольшой глубине ее задней вырезки при взгляде сверху, шов с крыловидной костью слабее выступает (не в виде острого гребня). Прямое сравнение с *Microceratops* из верхнего мела Китая (Bohlin, 1953, fig.14) и Монголии (Maryanska, Osmolska, 1975) провести нельзя, однако известные нам кости представителей этого рода не характеризуются выраженной рубкостью и вздутостью строения.

З а м е ч а н и я. В связи с тем, что зубы цератопсид, более ранних, чем *Kulceratops* апт-альбских (возможно лишь позднеаптских) пситтакозавров (Osborn, 1923; 1924a; Weishampel et al., 1990a) (Табл. XII, 1) и цератопсид, непосредственно сменявших *Kulceratops* в сеномане - протоцератопсид *Asiaceratops* (Несов и др., 1988) (Табл. V, 15-19; Табл. VI, 19-37) по характеру зазубренности и гребнистости коронок во многом сходны, то морфологию зубов, близкую к известной для *Psittacosaurus* (Табл. XII, 5) и *Asiaceratops* (Табл. V, 2, 5, 6, 15-19; Табл. VI, 19-37) можно предполагать и для *Kulceratops* ген. н. От известных пситтакозаврид новый род отличается не столь выраженной укороченностью и меньшей высотой верхнечелюстной кости, значительной грубостью строения ("вздутостью") ее выступающих частей. Можно отметить, что строение зубов упомянутых раннесеноманских *Asiaceratops* напоминает таковое и у *Dryosauridae* из ранних орнитопод (Cooper, 1985, fig.3) и у *Psittacosauridae* (см. Рождественский, 1978, с.68), но это сходство, вероятнее всего, имеет симплезиоморфный характер.

Род *Kulceratops* ген. н. позднего альба (конец раннего мела) характеризующийся отмеченной вздутостью деталей верхнечелюстной кости и укороченностью последней, видимо, более продвинул по известным для него чертам, чем род *Asiaceratops* из раннего сеномана (начало позднего мела). Оба рода принадлежат разным эволюционным ветвям в ранге по крайней мере подсемейств.

Kulceratops kulensis, sp. n.

Табл. IV, 12

Название от оз. Ходжакуль, исчезнувшего в год обнаружения челюсти.

Г о л о т и п - ЦНИГР музей N 495/12457, левая верхнечелюстная кость с обломанным передним отростком; Каракалпакистан, обрывы к северо-востоку от пос.Ходжакуль, нижний мел, верхний альб, нижняя или средняя часть ходжакульской свиты, обн. СХ-21.

М а т е р и а л. Верхнечелюстная кость.

О п и с а н и е. Челюсть содержит 8 групп альвеол для зубов. В основном в каждой из них 2 отверстия, в некоторых альвеолах видны прикорневые части зубов. Сравнение с максимальной по размерам верхней челюстью *Asiaceratops salsopaludalis* (Несов и др., 1989, табл.I, 5) (Табл.V, 1) показывает, что число зубных серий *Kulceratops* вряд ли могло превышать 10, но вероятнее всего было равным 8-9.

З а м е ч а н и я. Грубость строения челюсти указывает на значительный онтогенетический возраст животного. Вместе с тем число зубных серий у голотипа *K. kulensis* зр. п. является небольшим в сравнении с известным для значительно более крупных и существенно более поздних преимущественно кампанских протоцератопсид (Курзанов, 1990, 1992), живших на 18-20 млн. лет позже *K. kulensis* зр. п., а также для *Asiaceratops salsopaludalis*. В целом размеры ранних протоцератопсид были мелкими (самым крупным особям *Asiaceratops* принадлежала верхнечелюстная кость (Несов и др., 1989, табл.I, 5) (Табл.V, 1) и тело позвонка (Табл.VI, 5)). Отмеченная кость верхней челюсти имеет всего 9 зубных серий, в нижней челюсти на имеющемся материале отмечается 6 или 7 зубных серий. Судя по размерам челюстей у *Bagaceratops* можно полагать, что у *Asiaceratops* от переднего конца морды до заднего края воротника было около 16 - 20 см, то же измерение у *Kulceratops kulensis* было равным 18.5 см. Вопреки сомнению С.М.Курзанова (1992, с.83) приходится принимать, что протоцератопсиды, жившие у рубежа раннего и позднего мела, имели меньше зубных серий, чем кампанские формы и были мельче последних по размерам.

Новый вид видимо является первым из Protoceratopsidae, ставшим известным из раннего мела, если не считать находки группы костей проблематической принадлежности из нижнего мела Айдахо (Weishampel et al., 1990b) и посткраниального скелета *Stenopelix* из берриаса Германии (Weishampel et al., 1990a и ссылки в этих работах), причислявшихся как к цератопсиям, пахицефалозаврам, так и к орнитисхиям неясного систематического положения.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Побережье нормально соленого бассейна (залива моря) с лесами из платановых и араукариевых (Табл.XI, 21) позднего альба Каракалпакистана.

Семейство CERATOPSIDAE Marsh, 1890

Подсемейство CENTROSAURINAE Lambé, 1915

З а м е ч а н и е. В связи с преокупацией родового названия *Centrosaurus* и заменой его на *Eucentrosaurus* (см. Chure, McIntosh, 1989, p.89) не возникает необходимости изменять названия подсемейства, т.к. старший родовой синоним (относящийся к ящерицам) не был типом для семейственной группы.

Род *Turanoceratops* Nesso et L.Kaznyshkina, 1989

З а м е ч а н и е. Этот род отличается от *Eucentrosaurus* тем, что он имеет более узкий медиальный мост воротника, а от *Monoclonius* тем, что основание его носового рога не сжато с боков (Dodson, 1990, p.239), от *Brachyceratops* отличается отсутствием шва между правой и левой половинами носового рога, его большей длиной.

Turanoceratops tardabilis Nesso et L.Kaznyshkina, 1989
Табл.VII, 1-8, 15-21, 97-147, 227

Г о л о т и п - ЦНИГР музей N 251/12457, левая верхнечелюстная кость с зубами, но с обломанным передним, задне-верхним и задним отростками; Узбекистан, Джиракудук; верхний мел, верхний турон, нижняя (базальная) часть биссектинской свиты, обн. ЦБИ-27.

М а т е р и а л. Зубы, верхнечелюстная и предзубная кости, медиальная часть теменной кости, чешуйчатые кости, носовой и надглазничные рога, мозговая коробка, позвонки, дистальные части плечевых костей (?).

О п и с а н и е. Зубы (Табл.VII, 1-8, 9?) обычно с раздвоенным корнем (исключение составляли, видимо, зубы начала и конца зубного ряда (Табл.VII, 6). Медиальный гребень эмали выступает очень резко. Судя по форме поверхностей стирания зубов, в основном происходило срезание (Ostrom, 1966), а не перетиранье растительной пищи. Один из зубов имеет уступ фасетки стирания, подобный тому, который отмечался для нижних зубов *Leptoceratops* (Ostrom, 1966), у которых могла быть фаза кратковременного раздавливания корма после завершения фазы срезания его зубами.

Верхнечелюстная кость (Табл.VII, 21) (Несов и др., 1989, табл.I, 19) найдена всего лишь в 1 м выше подошвы биссектинской свиты (т.е. в 1 м выше морской толщи, датируемой, обычно ранним туроном и в 25 м ниже уровня, для которого имеется поздне-туронская датировка по акулам). Отмеченная кость содержит всего 2 зуба в вертикальной серии (один функционирующий, а другой - замещающий), что по уровню примитивности соответствует состоянию, характерному для протоцератопсид, а не для кампан-маастрихтских цератопсид с их 3-4 зубами в серии. Отличие цератопсид - двукорневое строение зубов, эта особенность для *T. tardabilis* отмечается (Табл.VII, 1-5), хотя наиболее передние и задние зубы в рядах возможно еще не получили двукорневого строения (Табл.VII, 6). Наружная поверхность верхнечелюстной кости имеет существенно большее число отверстий для сосудов и нервов, чем у *Chasmosaurinae*. Верхнечелюстная кость *T. tardabilis* имела относительно круто возвышающуюся нижнюю кромку впереди зубного ряда, что отмечается и у многих цератопсид Северной Америки.

Предзубная кость (Табл.VII, 196) не имеет заостренных кромок внутри и снаружи альвеолярных площадок. Такие заострения известны у касмозаврин (Lehman, 1989, fig.12G-J).

Медиальный мост воротника (теменная кость) (экз. N 723) с едва намеченным медиальным гребнем. Он был, видимо, более узким, чем у *Eucentrosaurus* (Lull, 1907, pl.XXIV, 1; Dodson, 1990), но шире, чем у *Monoclonius belli* (Lull, 1907, pl.XXI, 1, 2) или *Monoclonius crassus* (Hatcher, 1907, fig.75).

Чешуйчатая кость (NN 717, 718) имеет довольно сильно вогнутую латеральную сторону. Пологая ложбина, занимающая, очевидно значительную часть этой стороны, вытянута своей осью назад и, возможно слегка вверх. Кость имеет с латеральной стороны несколько довольно крупных отверстий, расположенных далеко одно от другого, вероятно служивших для кровоснабжения и иннервации кориума, подстилавшего довольно мощный роговой покров. Сохранившийся участок заднебокового края этой кости приострен, спрямлен и не имеет следов прилегания или приращения супраокципитальных шипов. На медиальной стороне спереди снизу имеется мощный выступ с довольно широкой, но относительно короткой площадкой для связи с парокципитальным отростком мозговой коробки. Бороздоподобное углубление, служившее местом опоры квадратной кости, глубокое и короткое. Спереди и снизу указанное углубление ограничено сигмоидальным, слабо изогнутым гребнем приостренной кромкой, который, огибая это углубление с латеральной стороны, соединяется с выступающей площадкой для связи с парокципитальным отростком. Указанный гребень и площадка вместе образуют, при взгляде с медиальной стороны, фигуру в виде горизонтально лежащей буквы S. Сравнение с аналогичной областью у cf. *Monoclonius* *Torosaurus* и у *Chasmosaurus* (Lehman, 1989, fig.8, 9; Dodson, Currie, 1984, fig.2) показывает у *Turanoceratops* существенно меньшую ширину и длину области связи чешуйчатой кости с парокципитальным отростком, и существенно большую ширину и глубину борозды для связи с квадратной костью. По строению чешуйчатой кости *T. tardabilis* наибольшее сходство имеет с cf. *Monoclonius* из кампана Канады.

Мозговая коробка (N 628) с обломанным затылочным мышцелком (рис. 5) имеет вполне типичные для цератопсий укороченность и как бы вздернутость ее вперед и вверх. Расстояние от нижней кромки большого затылочного отверстия до медиальной вырезки между базиокципитальными отростками близко к 50 мм, высота и ширина указанного отверстия 29 и 28 мм (т.е. оно относительно крупное, расстояние от верхней кромки последнего до верхнего парокципитального отростка могло быть около 40 мм, вершина этого отростка сбита). В сравнение с *Eucentrosaurus* и центрозаврином (Weishampel et al., 1990a, fig.29, 5) мозговая коробка *Turanoceratops* имеет более узкие (при взгляде сзади) базиокципитальные отростки, а также несколько более отодвинутые назад базиптеригоидные выступы, более высокое положение нижней кромки значительно разрушенных парокципитальных отростков. Оси последних видимо были ориентированы не в стороны, а слегка вверх. Большое затылочное отверстие относительно округлое. Медиальный гребень над большим затылочным отверстием более широкий, чем у *Eucentrosaurus*, не столь приостренный. Гребень, располагающийся между последним парокципитальным отростком узок, слаб, его начало отделено от большого затылочного отверстия понижением. Верхний (медиальный) супраокципитальный отросток был видимо не столь высок, как *Eucentrosaurus*, вперед от него поверхность мозговой коробки и небольшое протяжение круто понижается. Впереди от базиокципитальных отростков внутри костей имеется обширная, высокая воздушная полость пневматизирована и область над задневерхним участком мозговой полости

Отличия от мозговой коробки *Chasmosaurus* из Chasmosaurinae (Lehman 1989, fig.6) существенно более значительны. Это касается, прежде всего существенно меньшей рельефности у *Turanoceratops* области над затылочным отверстием, в наличии здесь, на средней линии, скорей

медиального бугра, ориентированного назад и слегка кверху, а не узкого гребня, разделяющего два кармана, которые еще более глубоки, чем у *Eucentrosaurus*. У *Turanoceratops*, в сравнение с *Chasmosaurus*, базиокипитальные отростки также оказываются (при взгляде сзади) очень нешироко расставленными. Мозговая коробка в целом и ее детали у *Turanoceratops* выглядят сбоку, в сравнение с *Chasmosaurus*, еще более сжатыми в передне-заднем направлении, чем при сопоставлении с *Eucentrosaurus*. Особенно это касается положения базиптеригоидных отростков *Turanoceratops*, лежащих не впереди, а практически под укороченными спереди назад базиокипитальными отростками, а также в положении *foramen ovale* ближе к основанию затылочного мышцелка, в более круто протягивающемся вверх наружном гребне латеросфеноида, в более высоком положении у *Turanoceratops* парокципитальных отростков.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний турон и, вероятно, коньяк, приморские низменности на территории Кызылкумов.

3. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ПУТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ ДИНОЗАВРОВ

Большинство местонахождений остатков динозавров и их следов на территории Северной Евразии, отмеченных в разделах 4.1, 4.3, 4.4) приурочено к окраинам приморских низменностей, граничивших с солончатыми бассейнами, сложными и переменчивыми по очертаниям. Это доказывается, в частности, тем, что во многих местонахождениях юры и мела отложения с остатками динозавров очень изменчивы по простиранию, при этом они несут черты, характерные для бассейновых, а не речных условий и тем, что совместно с костями и зубами динозавров обычно встречаются остатки морских и лиманно-лагунных по происхождению групп позвоночных.

Так, в юре Ферганской впадины остатки динозавров встречаются чаще всего там, где в ориктокомплексах есть зубы акул *Polyacrodus* и *Palaeobates* (характерных для бассейнов с колеблющейся, но, в основном, низкой соленостью) и где есть остатки хищных солончатоводных костистых рыб *Ichthyodectiformes* (обилие последних может определяться еще и высокой продуктивностью в основании трофической пирамиды солончатых вод). В меле Узбекистана, Казахстана и Таджикистана наибольшее разнообразие представленных групп динозавров имели местонахождения, в которых обычными являются остатки тяготеющих к солончатым водам скатов и акул *Polyacrodus*, *Hybodus*, *Myledaphus*, *Parapalaeobates*, *Baibishia* и др. (Табл. XI, 20; Табл. XII, 4-6, 16, 17, 30). Здесь же встречаются остатки преимущественно солончатоводных, реже морских по происхождению групп цельнокостных и костистых рыб *Lepidotes*, *Belonostomus*, *Rusnodontiformes*, некоторых *Elopidae*, *Albulidae*, *Ichthyodectiformes*, реликтовых *Pholidophoriformes* (Табл. V, 21; Табл. VIII, 11; Табл. IX, 25, 26; Табл. XI, 12-16; Табл. XII, 10, 15, 19-27), полуморских по экологии черепах и предположительно лиманных, довольно крупных крокодилов (см. например, Табл. III, 8; Табл. IV, 18; Табл. XII, 28, 29).

В верхнем туроне-коньяке Джиракудука (Узбекистан) вместе с остатками динозавров нередко отмечаются крупные (длиной 10-12 см и более) свертеновидные образования со спиральными гребнями, протягивающимися от полюса до полюса. Это яйцевые капсулы хрящевых рыб, возможно принадлежавшие разнозубым акулам (*Heterodontidae*), но, вероятнее, представителям археоселяхий родов *Polyacrodus* и *Hybodus*. Эти капсулы определяются здесь как *Palaeohypis* n. sp. (см. также Хабаков, 1927).

В таких местонахождениях обычно бывает древесина, поврежденная солончатоводными моллюсками-древоточцами (Табл. XII, 11), фосфатизированные копролиты хищных позвоночных (Табл. XII, 12), в основном оставленные хрящевыми и костистыми рыбами.

В некоторых местонахождениях (разделы 4.1.3.39, 4.1.3.70, 4.1.3.89?, 4.1.3.96 и др.) кости динозавров захоронялись в уплотнявшихся со временем глинах и алевролитах, а затем они подвергались сверлению солончатоводными или морскими моллюсками - камнеточцами *Pholadidae* или близкими к ним группами.

В местонахождениях с остатками разнообразных динозавров юры и мела достаточно обычно можно видеть свидетельства высокой биопродуктивности прибрежных экосистем, базировавшихся на эффектах эстуарийного апвеллинга и ветровых нагонов, которые обеспечивали привнос в водно-болотные-лесные экосистемы элементов-биогенов.

В юре и мелу при первых обследованиях в местонахождениях нередко отмечаются лишь крупноразмерные кости и зубы динозавров, однако здесь же при использовании промывки и просеивания нередко удается найти остатки очень небольших, преимущественно молодых динозавров, а также кости других очень мелких позвоночных. Вероятно такие организмы в той или иной мере использовались молодью хищных динозавров в пищу. Особенно высокое разнообразие динозавров и других позвоночных в юре и в мелу отмечается для тех мест на приморских низменностях, в которых располагались относительно углубленные межбассейновые протоки (channels). В юре (у рубежа бата и келловей) близ таких протоков были обычны мелкие тероподы. Для околобереговых участков таких протоков позднего турона коньяка (первая половина позднего мела) Кызылкумов (как и в подобных биотопах второй половины позднего мела (кампан-маастрихт) в Северной Америке) отмечается присутствие не только разнообразных мелких теропод, но и цератопсид (Табл.VII, 1-9, 11, 12, 15-21) вместе с древнейшими формами млекопитающих, близких к копытным (Табл.XI, 6).

Берега подобных протоков и в юре и в мелу обычно были облесены. Так, в средней и верхней юре Кыргызстана известны горизонтально залегающие стволы хвойных и многочисленные листья *Phoenicopsis* в соседних слоях. В верхнем альбе, сеномане и коньяке (Табл.XIII) Узбекистана известны автохтонно захороненные участки лесов, иногда с листьями платанов и других покрытосеменных, с шишками хвойных (Табл.XI, 21, 22). В сантоне - нижнем кампане Северо-Восточного Приаралья вместе с позвоночными отмечаются остатки относительно ксерофитных мелколистных покрытосеменных (Шилин, 1986). В целом характер растительности и увлажненность почв близ указанных протоков в Азии весьма существенно менялись на протяжении юры-мела.

Ветровые сгонно-нагонные явления в районе обсуждаемых протоков обеспечивали колебания уровней бассейнов, затопление облесенных участков низменностей, сильные, чередующиеся по направлениям течения в межбассейновых протоках (Roček, Nesson, 1993, p.7-10, fig.2). Двусторонний характер обусловленных ветрами течений до некоторой степени блокировал меандрирование протоков и обуславливал колебания солености проходящих по ним вод. В маловетренные сезоны в протоках и других углубленных участках бассейнов возникала вертикальная стратификация вод с обилием органического детрита и малым содержанием кислорода у дна, несколько повышенной соленостью, особым ювизмом и пониженной температурой придонных вод. При наступлении сильных ветров перемешивание таких вод с поверхностными или проникновение их на мелководья должно было вызывать гибель части водных, в основном, жабернодышащих животных: например, осетровых, веслоносовых, многих групп костистых рыб (см. Табл.IX, 23; Табл.X, 19; Табл.XI, 18, 19; Табл.XII, 2, 3, 7, 8, 31, 32). В таких бассейнах с неустойчивым газовым режимом нередко доминировали водные позвоночные в той или иной степени способные дышать атмосферным

воздухом. Это были известные с юры до современности амиоидные рыбы (Табл. XII, 13, 14, 32), юрские реликтовые амфибии лабиринтодонты, одни из самых последних в Азии двоякодышащих рыб. В позднем туроне коньяке в таких биотопах были многочисленны панцирные щуки (Табл. VI, 23; Табл. XI, 17), способные дышать воздухом, представленные в летописи с раннего мела до современности, а также водные амфибии-протеоиде (семейство *Batrachosauroididae*) (Табл. XI, 11), водные птицы и черепахи.

После сильных дождей над сушей опреснение вод в мелководных лиманах и в отмеченных выше протоках могло неблагоприятно влиять на организмы, приспособленные к относительно высокой, в том числе нормальной морской солености. При ветровом нагоне вод с моря на низкие участки суши и лиманные мелководья жизненные затруднения должны были испытывать пресноводные существа и наземные организмы неустойчивые к повышению солености воды (Roček, Nesson, 1993, p. 7-10 fig. 2) и к затоплению. Именно легкость обнаружения падали рыб преимущественно водных амфибий, наземных ящериц и млекопитающих могла привлекать к берегам межбассейновых протоков и к прилежащим берегам лиманов разнообразных хищных динозавров, в том числе и мелкоразмерные виды и молодь.

Потребление прибитой к берегу и выброшенной на сушу падали водные позвоночных могло быть здесь значимым и для некоторых групп насекомых, в том числе для плотоядных перепончатокрылых, уже отмеченных выше при обсуждении экологии сегнозавров (см. раздел 1.1). Повышенная численность в таких местах насекомых разных групп (включая падальщиков и копрофагов) могла быть привлекательной для мелких наземных птиц (Табл. XI, 9), насекомоядных по способу питания млекопитающих (Табл. II, 22, Табл. XI, 7), ящериц (Табл. I, 25-27; Табл. III, 23-25; Табл. XII, 9, 34), наземных амфибий (Табл. XI, 10). При этом разнообразие бесхвостых земноводных в данной среде было весьма значительным (Roček, Nesson, 1993), возможно благодаря мозаичности и экотонности биотопов. Число видов было умеренным, но численность индивидуумов, особенно у хвостатых амфибий, была очень высокой (см. Несов, 1981, 1988а). Все это могло быть опять же немаловажным для концентрации здесь мелких теропод, разыскивавших пищу.

Повторяющиеся явления эстуарийного апвеллинга (особенно при усилении стока пресных вод с суши) обеспечивали (Шопф, 1982) приток фосфатов и других биогенов в указанные солоноватоводные бассейны и межбассейновые протоки. Существование эстуарийных фронтов, их перемещение при сгонно-нагонных явлениях, содействовали активизации биотических процессов на дне, концентрации фитопланктона, благоприятствовали поддержанию высокой продуктивности различных консументов (Largier, 1993). Биогены доставлялись в полузамкнутым мелководным лиманным бассейнам не только за счет эстуарийных апвеллингов, но и за счет стока вод с суши. Эти биогенные элементы аккумулировались водной биотой полузамкнутых бассейнов фитопланктоном и макрофитами. Из последних обычны находки остатков, которые предварительно определены как части стеблей и черешков листьев рдестовых (*Potamogetonaceae*). На присутствие водных растений в таких местах мелководий со слабыми течениями указывает находка фосфатизированного водного жука *Hydrophilidae* (Несов, 1986, рис. 1, 13).

Ныне эта группа насекомых характерна для зарослей водной растительности в спокойных водах.

Биогенные элементы, находившиеся в воде лиманов, усваивали не только водные организмы, но и растения, произраставшие на периодически затоплявшейся суше. Из таких растений в коньякских отложениях Джиракудука по остаткам листьев известны платаны, лавровые, предположительно магнолиевые. По пищевым цепям с участием насекомых и позвоночных биогены, попавшие на берега лиманов, могли перемещаться в более удаленные места от бассейнов. Так, в коньякских осадках Джиракудука найдена трехмерно сохранившаяся, фосфатизированная переднегрудь жука долгоносика из семейства *Circulionidae*, по определению В.А.Коротяева этот жук (Несов, 1986, рис.1, 12) принадлежит к *Errhininae* группе ныне кормящейся, в основном, на травянистой околородной растительности. В щелях ожелезненной ветви (диаметр около 8 см) в коньяке Кызылкумов обнаружено несколько крупных фосфатизированных оотек (групп яиц) тараканов. Современные представители этих насекомых весьма обычны в лесных подстилках. Имея в основном мало специализированный ротовой аппарат они питаются, в основном, полуразложившимися остатками растений и растущей на них грибницей. Весьма вероятно, что ветка с отложенными в ней группами яиц находилась первоначально на влажной почве, среди опада берегового леса. Затем, при нагоне воды, она была смыта с берега и затонула в межбассейновой протоке, где благодаря специфическому химизму вод (Ро-сьек, Nessov, 1993), прежде всего из-за пересыщения вод фосфатами и вследствие повышенной кислотности легко происходила фосфатизация весьма тонких органических структур (см., например, Мартинсон и др., 1986), в том числе на тканевом и клеточном уровне. Отмеченные тараканы, если бы их личинки вывелись бы из яиц, и указанный выше долгоносик могли бы быть съедены птицами (Табл.ХІ, 9), молодью теропод, ящерицами, млекопитающими, способными переносить биогены далее от водоемов вглубь суши.

В споро-пыльцевых комплексах келловей (близ рубежа средней и поздней юры) Северной Ферганы в пачке серых глин с остатками динозавров и в соседних слоях отмечались споры и пыльца (Алиев и др., 1983), относящиеся, в частности, к водорослеподобным формам, мхам (селягинелла и др.), папоротникам (осмунда, эборация и др.), голосеянными (гинкговым, хейролепидиевым, сосновым и др.). В келловее окрестностей Ташкумыра в Кыргызстане известны харовые водоросли юрелла (Кянсеп-Ромашкина, 1974), на несколько более высоких уровнях обнаруживались остатки древесины голосеянных ксеноксилон, филлокладоксилон, подокарпоксилон (Крымгольц и др., 1969), обычные здесь и мелкие водные гастроподы - детритофаги из рода вальвата (определение Г.Г.Мартинсона), остатки уже упомянутых рыб, лабиринтодонтов, черепах ксинянгхелис (доминанты в сообществе и, возможно, в корме теропод), редких ящериц, мелких птерозавров, крокодилов. В Северо-Восточной Фергане, в слоях, коррелирующихся с теми, в которых в этом районе встречены остатки теропод конца бата келловей, отмечены жуки, акулы полиакродус, цельнокостные рыбы отряда фалидофориформес, хвостатые и бесхвостые амфибии, ящерицы чангетизаурус, крокодилы и, предположительно, млекопитающие. Из растений в этом интервале времени отмечаются папоротники и голосеянные.

В позднем барреме среднем апте Могойто (Бурятия) известны окремненные стволы хвойных, а в палинокомплексе уже есть пыльца покрытосемянных, в 1990 г. найдено маленькое верстеновидное семя с серийей гребней от полюса до полюса.

В позднем альбе Ходжакуля (Каракалпакистан) нами отмечали остатки мелколистных платановых, окремненная древесина и шишки хвойных (Табл. XI, 21), в альбе Центральных Кызылкумов (Худайбердыев, Ташмухамедова, 1981) известны по остаткам листьев папоротники лакоптерис, вейхселия, глейхения, адиянтитес, асплениум, кладофлебис др., а по остаткам древесин пицеоксилон, подокарпоксилон.

В сеномане Каракалпакистана известны остатки листьев платановых шишки кипарисовых (Табл. XI, 22), палиноморфы мхоз-селягинелл папоротников офеоглоссум, осмунда, анемия, лигодиум, схизея, хвойные из подозамитов, хейролепидиевых (иногда до 35%), сосновых, кипарисовых или болотнокипарисовых, а также покрытосемянных (Швецова, 1969).

В сеномане Центральных Кызылкумов (Худайбердыев, Ташмухамедова, 1981) найдены древесины филлокладоксилон, подокарпоксилон.

В споро-пыльцевых комплексах турона (Надыршин, Швецова, 1967) и Кызылкумском регионе известны мхи (сфагновые, разнообразные и видимо, многочисленные селягинелловые), папоротники (доминируют виды рода схизея, есть лигодиум, офеоглоссум, альзофила, которые могли быть древовидными), голосемянные (среди них отмечены сосновые, есть неразличимые по пыльце таксодиевые или кипарисовые, а также подозамитовые, хейролепидиевые, которые доминируют, подокарповые или же гинкговые, растения типа эфедры и гнетума), покрытосемянные. По остаткам окремненной древесины в комплексах с остатками позвоночных турона сенона Кызылкумов установлено присутствие гинкго, таксодиоксилон, годичные кольца указывают на сезонные колебания климата (Худайбердыев, Ташмухамедова, 1981; Худайбердыев, 1991). По наблюдениям в верхнем туроне коньяке Джиракудука остатки окремненной древесины хвойных встречаются на бывших маршах с присутствием ионов Na^+ , поступавших при нагонах солоноватых вод кремний в форме орто- или метасиликатных ионов оказывал окремняющее действие на древесину, залегающую здесь горизонтально (данные автора и Л.Б. Головневой). Подземный сток грунтовых вод, обогащенных ионами Fe^{2+} обеспечивал формирование сидеритовых конкреций вокруг стволов древесины, оказавшейся захороненной на дне бассейнов. Близ берегов лиманов были представлены густые заросли платанов, произраставшие на слегка возвышающихся участках, лавровые и другие покрытосемянные составляли лишь несколько процентов в сообществе. Сохранились захороненные на корню густые поросли платановых лесов (Несов, 1980, рис. 1; 1988б, рис. 1, 7, 8) (Табл. XIII), как примесь в них представлены растения с листовыми морфотипами вибурнум, целаструм, лаурофиллум, собственно платановые здесь были мелколиственными, что возможно связано с засоленностью почв.

В сантоне раннем кампане центральноазиатской части СНГ в ходе аридизации, как уже указывалось, флоры стали более ксерофитными, мелколиственными, при этом платановые перестали быть безусловными доминантами близ водотоков и водоемов. По сравнению с туроном коньяком резко увеличивается в местонахождениях доля остатков

покрытосемянных и хвойных, подвергшихся повреждениям насекомыми-древоточцами (Несов, 1988, рис.1, 9-13).

Высокая продуктивность прибрежной растительности, обеспеченная как естественным привносом биогенов, так и достаточно постоянными водоснабжением и дренированием, привлекала различных травоядных динозавров, а это, в свою очередь, вело к более или менее выраженной концентрации здесь крупных теропод, выполнявших роль хищников и падальщиков. Причины концентрации мелких теропод в данной среде уже указывались. В результате в окрестностях межбассейновых протоков для наземных (но не водных!) позвоночных складывалась особенно напряженная биотическая обстановка, определявшаяся большой численностью и высоким разнообразием полуназемных и наземных организмов, нередко связанных конкурентными отношениями. Для некоторых групп позвоночных, в том числе для млекопитающих, ящериц и мелких теропод, эволюция в такой среде могла идти быстрее, чем в районах с весьма жесткой абиотической средой и малым разнообразием обитателей, но с более простой и щадящей биотической обстановкой, более слабым прессом со стороны конкурентов.

По-видимому для водных, особенно жабернодышащих позвоночных абиотическая среда близ межбассейновых протоков была, наоборот, очень жесткой, трудной для существования, в частности из-за сильных, мало предсказуемых колебаний солености и содержания кислорода в воде, изменений кислотности и степени насыщенности биогенами и метаболитами. Это, по-видимому, должно было определять существование в такой среде лишь немногих приспособленных к ней форм жабернодышащих позвоночных, обладавших широкими нормами реакции. При малочисленности или отсутствии конкурентов в такой среде эволюция отмеченных водных организмов должна была идти медленно. Вместе с тем, организмы, случайно оказавшиеся в ходе своей истории приспособленными к такой обстановке, имели возможность в ней иметь очень высокую численность и долго сохраняться, не претерпевая существенных эволюционных изменений в связи с достаточностью приспособлений, позволявших жить в такой среде в качестве филогенетических реликтов. Действительно, в юрских фаунистических комплексах Кыргызстана, включавших динозавров, вместе с эволюционно продвинутыми крокодилами и черепахами отмечаются явно "пережившие свое время" палеониски Ptycholepididae, двоякодышащие рыбы и акулы в основном триасового облика, лабиринтодонты (большинство представителей которых вымерло еще в триасе). В альбе - сеномане явно реликтовыми были известные с триаса цельнокостные рыбы рода лепидотес и акулы акродус. В турон - коньякских комплексах реликтовыми были фolidофорондеи из цельнокостных рыб (характерные, в основном, для юры), акулы родов полнакродус и гибодус (имевшие расцвет в триасе).

В конечном счете большая доля в комплексах юры и мела с динозаврами солоноватоводных организмов могла быть связана с тем, что такие группы рыб и других позвоночных, имея широкие нормы реакции, были способны жить в обстановке с сильным колебанием абиотических факторов, но с высокой биопродуктивностью из-за обилия биогенов, поступающих в экосистемы. Повышенное количество перемещающихся по ищевым цепям фосфатов обеспечивало достаточно большой их объем в экосистеме. С захоронением скелетов позвоночных соответствующие

количества фосфатов изымались из биотического круговорота. Сохранение при этом прежнего характера биоты предполагает привнос в экосистему новых объемов биогенов со стороны. При функционировании такой экосистемы копрогенный материал отлагался на дне в наиболее кормных участках. Ионы фосфатов из этого копрогенного материала должны были накапливаться в иловых водах (особенно после использования остаточной органики микроорганизмами). Высокое содержание фосфат-ионов в иловых водах в сочетании с малым содержанием кислорода (или с отсутствием такового) предохраняло даже тончайшие фосфатные остатки от химического растворения даже в кислой среде. Эти же обстоятельства в сочетании с повышением температуры воды (и, соответственно, понижением растворимости фосфата кальция) обеспечивали фосфатизацию мягких тканей беспозвоночных (Мартинсон и др., 1986) позвоночных животных. В ряде зарубежных местонахождений подобного типа известна фосфатизация кожи и мышц рыб, летательной перепонки птерозавров, вероятно такого же типа фоссилизация "клюва" орнитисхий, рогового покрытия черепа, кожи туловища, конечностей, языка, хвоста гадрозавриды, завропод, цератопсид и других динозавров (см. Brown, 1916b, 1917; Chure, McIntosh, 1989, p.192). Таким образом, среда в окрестностях межбассейновых протоков (да и вообще близ окраин приморских низменностей), на рубежах воды и суши, лесов и открытых пространств была привлекательной для многих динозавров и, в то же время, благоприятной для фоссилизации их остатков. Фосфат скелета и зубов наземных динозавров приморских низменностей в значительной степени может происходить из водных экосистем.

Надо отметить, что фауна динозавров и других наземных позвоночных непосредственной близости от указанных межбассейновых протоков характеризовалась значительной спецификой. Так, именно в подобной среде и в Азии и в западной части Северной Америки были достаточно многочисленны цератопсиды, встречались цепагнатиды. Впервые для обоих регионов в такой обстановке, но в несколько разное время (в Азии раньше) устанавливается доминирование среди млекопитающих плацентарных форм (Несов, 1985б), падает или не достигает высокого уровня разнообразие и численность архаичных растительноядных млекопитающих - мультитуберкулят (Табл. XI, 5). В такой среде близ протоков появляются первые растительноядные формы среди плацентарных древнейших предкопытные (см. например, Табл. XI, 6). Последние могли отрицательно повлиять, наряду с другими факторами, на жизненное благополучие растительноядных динозавров, особенно их молоди. Однако, надо иметь в виду, что предкопытные, схожие с представителями семейств миоклениды, периптихиды и динозавры-орнитисхий сосуществовали в Азии около 15 миллионов лет до вымирания последних, а не появились, как это отмечается на западе Северной Америки, сразу перед вымиранием динозавров и лишь непосредственно позже этого события (Archibald, 1989). Сравнение маастрихтских климатов, флор и фаун запада и северо-востока Азии (Несов, Головнева, 1990) и запада Северной Америки показывает, что последние остатки динозавров в Канаде и США могут принадлежать концу среднего маастрихта, или нетерминальной части верхнего маастрихта.

В настоящие нормальносоленые морские ориктокомплексы кости и зубы динозавров юры и мела попадали почти случайно, в небольшом количестве и лишь выборочно, в основном тех форм, которые обитали на побережьях бассейнов с нормальной морской соленостью. Э

ориктокомплексы характеризуются небольшим разнообразием динозавров, обычно здесь отмечаются лишь остатки завропод, теропод, еще реже орнитопод и особенно редко - арматозавров. Такие группы (прежде всего тероподы, которых, возможно, "кормили ноги") чаще всего и документируются по отдельным следам и следовым дорожкам, оставленным на дне соленых мелководий. Эти движения теропод вдоль берегов по мелководьям могли быть, в основном, поисковыми на падаль морских позвоночных.

Разнообразие и численность динозавров, живших в областях внутри-материкового осадконакопления были, видимо, незначительными. Сохранение их остатков в таких областях вероятно было затруднено, особенно при гумидном климате, обилии растительного детрита, захоронявшегося в осадках (например, в нижнем и верхнем мелу на востоке Вилуйско-Ленского бассейна). Отрицательно на сохранность фосфатных остатков влияла выраженная кислотность древних поверхностных, почвенных, грунтовых и иловых вод, низкие содержания растворенных фосфатов в обстановке осадконакопления.

В высоких широтах обоих полушарий (Browers et al., 1987; Davis, 1987; Parrish et al., 1987; Paul, 1987, 1988; Monastersky, 1988; Nelms, 1989a, b; Rich, Rich, 1989; Несов, Головнева, 1990; Molnar, 1991; Benton, 1992; Milner, Hooker, 1992; Hecht, 1993) остатки динозавров отмечаются в отложениях, сформировавшихся в периоды относительных потеплений (Несов, Головнева, 1990; Benton, 1991). Так, в среднем маастрихте р. Каканаут в Корякском нагорье их остатки встречаются совместно с крупнолистными и видимо достаточно теплолюбивыми цикадовыми *Encephalartopsis* (Красилов и др., 1990), листопадными цикадовыми *Nilssonia*, разнообразной флорой покрытосемянных (в ней есть формы с цельнокрайними листьями), некоторыми гинкговыми и хвойными. По мнению В.А.Красилова (Krasilov, 1981) растительные сообщества с обилием цикадофитов могли играть важную роль в питании растительноядных динозавров. Следует считать, что пищевая зависимость от состояния цикадофитов была наибольшей у цератопсид с их режущим, наподобие ножиц, зубным аппаратом (Weishampel, Norman, 1987) и у троодонтид рода *Troodon*, вероятно выгрызавших семена из шишек цикадофитов. Меньшей такая зависимость могла быть у гадрозаврид и, особенно, завропод.

В маастрихте Каканаута, как и в кампане-маастрихте Аляски (Nelms, 1989a) велика была доля молодых особей гадрозаврид в популяциях. Это делает маловероятной (Nessov, 1992) ежегодную протяженную миграцию этих динозавров в низкие широты. Климат этого времени в высоких широтах Северного полушария, судя по характеру флор (Несов, Головнева, 1990) позволял динозаврам существовать в высокоширотных участках круглый год, возможно с откочевками зимой на запад, в сторону Охотско-Чукотского вулканогенного пояса (рис. 7) и с переживанием зимы на теплом грунте кальдер или в воде теплых источников (Nessov, 1991, 1992). Возможно, в таких же местах, на участках с эндогенным подогревом почв устраивались гнезда таких высокоширотных динозавров, аналогичные современным тропическим примитивным формам сорных кур (Megapodiidae). В условиях гумидного климата Берингии с частой облачностью и дождями, при определенной экранизации солнечного тепла видимо не тепло от солнца, а именно эндогенное тепло грунта близ

вулканических районов давало возможность воспроизводиться гадрозавридам, троодонтидам и, предположительно, крупным тероподам высоких широт Северо-Востока Азии, динозаврам этих же группировок и цератопсидам *Pachyrhinosaurus* (Nelms, 1989b) на северо-западе Северной Америки. Кроме отмеченных групп (теропод-троодонтид, гадрозаврид подсемейства гадрозаврин, а также ламбеозаврин или завролофин) высокие широты осваивали как в Северном, так и в Южном полушарии мелкие представители семейства гипсилофодонтид (находки в южной Австралии и в Антарктиде - см. Welshampel et al., 1990a; Milner, Hooker, 1992). Зуб динозавра из орнитисхий определен нами в частной коллекции П.Цедерстрёма, собранной в нижнем кампане местонахождения Осен (Åsen) в южной Швеции. Ближе всего к полюсу будут следы игуанодонтид и теропод на о.Западный Шпицберген и остатки гадрозаврид на о.Байлот в приполярной Канаде (Д.А.Расселл, устн. сообщ.).

Потепления в высоких широтах в юрское и меловое время были в значительной степени связаны с изменением характера вертикальной циркуляции океана и переменами в количестве тепла, переносимого атмосферой и, особенно, гидросферой в высокие широты (Несов, Головнева, 1990; Несов, 1992а, б; Nesson, 1992). По палеоботаническим и

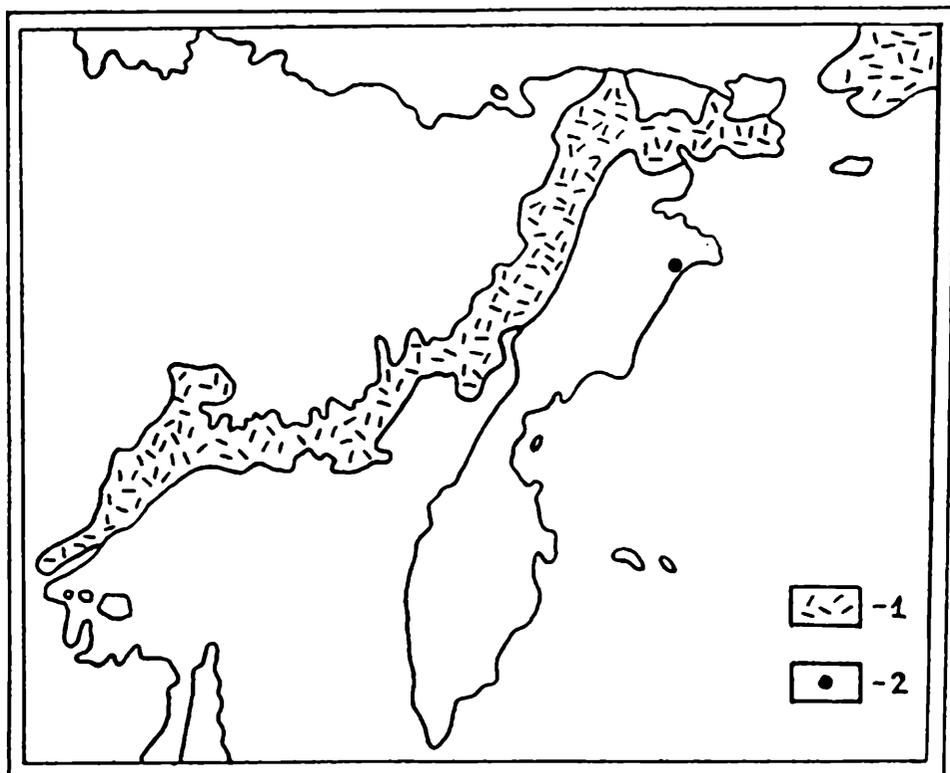


Рис. 7. Место находки остатков динозавров в бассейне р.Каканавут (2) по отношению к Охотско-Чукотскому вулканогенному поясу (1), положение последнего дано по Е.Л.Лебедеву (1987).

палеозоологическим находкам в высоких широтах и по сопряженным изменениям климатов в средних широтах наиболее теплые периоды за Полярным кругом, в том числе на Берингийском мосту (соединявшему Азию с Северной Америкой) были в позднем альбе, раннем туроне, позднем сантоне - раннем кампане, среднем маастрихте. Именно в эти интервалы времени могли осуществляться прохорезы разных групп динозавров через Берингию. Наиболее продолжительный теплый период был здесь в конце сантона - начале кампана (Герман, 1988). На западе Азии, судя по сменам региональных фаун динозавров при переменах климатов, самые богатые комплексы этих животных обитали на теплых семигумидных приморских изменностях коньякского века.

Для ранней-средней юры, учитывая палеогеографические связи массивов суши этого времени (Синицын, 1966), можно ожидать определенное сходство фаун динозавров Европы и Азии, а также в пределах самой Азии. Однако в поздней юре и большей части раннего мела должна была формироваться определенная эндемичность азиатских динозавровых фаун вследствие изолированности Азии морскими водами от Европы и Северной Америки. Эти предположения, однако, надо проверять с помощью будущих находок остатков позвоночных. В Китае, как и в Центральноазиатском регионе СНГ в отмеченном интервале времени среди авропод доминировали толстозубые формы (Dong, 1992). Можно ожидать начительного сходства фаун авропод и теропод бата-келловей Китая и Кыргызстана, по крайней мере на родовом уровне.

Уже в позднем альбе и в Азии, и в Северной Америке (Юта) появляются гадрозавриды (Р.Цифелли, устн. сообщ., см. также Russell, 1984, p.23; Raubold, 1990, tab.7). Однако, не известно свидетельств заселения Северной Америки азиатскими пситтакозавридами, датируемыми в последнее время аптом-альбом (см. Russell, 1984; Weishampel et al., 1990a; Lucas, 1993). Одно из возможных объяснений заключается в том, что пситтакозавриды могли вымереть до начала позднего альба, когда произошло расселение гадрозаврид. Однако нельзя исключать, что для пситтакозаврид и ряда других динозавров относительно холодная, влажная блесенная суша на контакте Северо-Востока Азии и северо-запада Америки в это и более позднее время выполняла роль моста селективно и пситтакозавриды (известные в северном направлении лишь до южной части вмеровской области) просто не достигали в своем распространении Берингийского моста.

К сожалению, фауны динозавров первой половины позднего мела (эноман, турон, коньяк, сантон) Северной Америки крайне плохо известны (Russell, 1984; Parrish, Eaton, 1991) в связи с чем трудно проследить и типировать конкретный ход проникновения в Северную Америку ряда групп динозавров из Азии. Учитывая существование одного из важных термических максимумов в начале раннего турона, можно ожидать проникновения в это время в Северную Америку или из нее некоторых групп теропод, например, ранних троодонтид. Цератопсиды в Азии вероятнее всего уже существовали в начале турона, они могли попасть в Северную Америку в это время (в короткую фазу потепления) или же в более выраженный и более продолжительный позднесантон-конецкампанский термический максимум. В пользу последнего варианта свидетельствует обнаружение цератопсид в Канаде лишь начиная с раннего кампана (Fox, 1972) в формации Милк-Ривер, а в США (Юта) лишь на раннекампанских уровнях (формация Кайпаровиц), тогда как в альбе,

сеномане и туроне их остатки пока не обнаружены (см. Parrish, Eaton 1991). Если это так, то разнообразие кампанских цератопсид Северной Америки вероятнее всего отражает не их радиацию там, на месте вселения, а достаточно большое число линий азиатских цератопсов проникших из Азии на западную половину Северной Америки. В этом случае разнообразие будущих находок восточно-азиатских домаастрихтских цератопсид может быть значительным. Позднесанктраннекампанским термическим максимумом для прохождения Берингийского моста кроме цератопсид могли воспользоваться завролофины из гадрозаврид, крупные тираннозавриды, а также прекондиляртные млекопитающие типа *Zhelestes* и *Gallolestes* обладавшие эволюционными тенденциями, свойственными собственным кондиляртрам. В это время вселиться в Северную Америку могли также отдельные, наиболее термофильные группировки ящеров и некоторые мелкие тероподы (овирапторозаврии и др.). Часть кондиляртра могла попасть в Северную Америку в среднем маастрихте, когда на пути из Америки в Азию могли перемещаться мелкие тероподы *Troodon* sp. cf. *T. formosus* Cope. Не менее двух прохорезов через Берингию предполагалось для орнитомимид (Yakobucci, 1990).

Сходство фауны динозавров кампана-маастрихта Азии и западной части Северной Америки довольно давно и относительно хорошо известно (ссылки в этих работах). Западная часть Северной Америки была в это время отделена от ее восточной части (см. Williams, Stelck, 1975; Russell 1989) меридиональным морским проливом. Восточная часть Северной Америки в указанном временном интервале имела в разной степени выраженные связи с европейским массивом суши. Объединение Азии и западной части Северной Америки через меридионально довольно широкий в это время Берингийский мост определяло существование в позднем мезозойе Северного полушария древнего материка, известного под названием Азиямерика (рис. 2). Внутренний морской меридиональный пролив Северной Америки и Тургайский пролив (отделявший Азию от Европы) были явно сходны по гидрологии. Оба имели сильные прохладные поверхностные течения, ориентированные к югу и затем к западу и теплые глубинные течения более плотных вод к северу (Несов, 1992а, б). Основная масса глубинных теплых вод могла проникать в Полярный океан через глубоководные участки раскрывшейся Атлантики. Роль Тургайского и внутрисеверноамериканского проливов в качестве препятствий для расселения динозавров была сходной.

С юго-запада Азиямерика отделялась от Африки океаном Тетис мощными пассатными течениями, ориентированными на запад, а с юго-востока этот материк отделялся от Южной Америки Панамским проливом. В последнем существовало течение на продолжении Тетического пассатного потока. Эти пассатные потоки препятствовали обмену фауны между Северным и Южным полушариями. Они выносили во внутренние поверхностных течений отмеченных меридиональных проливов на западном конечном счете в Тихий океан. Сюда должны были попадать и почвенные кустарниково-древесные "плоты", способствующие миграциям наземных тетрапод. Все отмеченное определяло особую важность в истории динозавровых фаун Азии и западной части Северной Америки именно сухопутных связей через Берингию. Поискам новых местонахождений

науной наземных тетрапод позднего мела в районе Берингийского моста педует уделить новые усилия.

Наиболее крупный пробел в истории динозавров и других тетрапод приморских низменностей Азии, как, впрочем, всех средних широт северного полушария, охватывает келловей-барремский века, с наличием относительно немногочисленных данных по титону-берриасу (см. например, *Ascas, 1993*). Минимум данных приходится на первую половину раннего мела в целом и, особенно, на готерив. По существу в отмеченных интервалах времени хорошо датированные остатки динозавров почти совсем или нацело отсутствуют (как, впрочем, и для аалена начала ранней юры - времени сильного похолодания). Вероятно в ходе регрессий океана (понижений уровня), происходивших, например, по поясню, за счет внутрорегиональных сил, в ходе изменений в скоростях вращения планеты (Кац, 1988), происходил размыв рыхлых отложений с остатками динозавров приморских низменностей, оказавшихся выше океанского базиса эрозии (Лисицын, 1988). Шел перенос остатков наземными водотоками, выветривание с перемещением разрушенных фоссилий на более низкие денудационные уровни, вплоть до края материкового склона и океанического ложа и перезахоронение в местах, ныне недоступных для рисков. Остатки, попавшие на океаническое ложе в основном были или будут уничтожены в зонах субдукции. Без преувеличения можно сказать, что знание о динозаврах некоторых интервалов времени в тысячи и миллионы раз меньше, чем, например о динозаврах кампана или вострихта (см. также *Haubold, 1990*).

Пробелы летописи динозавров в интервале между келловеем и ранним барремом или даже поздним альбом в какой-то степени можно заполнить анализом таксономической принадлежности динозавров, оставивших следовые дорожки на верхнеюрских и нижнемеловых прибрежно-морских осадках. Это позволяет надеяться, что в будущем можно будет хоть в какой-то степени уточнить характер перестроек динозавровых фаун поздней юры первой половины раннего мела. По аналогии с историческими переменами состава фаун динозавров в альбемпана западной окраины Азии можно полагать, что в поздней юре первой половины раннего мела фауны динозавров подвергались не постепенным изменениям, а резким сменам в короткие интервалы времени, приуроченные к сильным регрессиям морей и лиманно-лагунных бассейнов. Вслед за такими краткими критическими интервалами времени должны были следовать периоды относительного стазиса в составе комплексов.

Быстрота смен комплексов наземных позвоночных приморских низменностей как при поясовых, так и при глобальных регрессиях Мирового океана связана с появлением многих важных новых сухопутных связей между массивами суши, разделенных до этого шельфовыми морями, с объединением территорий, обладавших до регрессии фаунистическими комплексами, долгое время развивавшимися изолированно. Вслед за этим вероятно должно было происходить распространение наиболее конкурентоспособных видов в каждой из экологических ниш. Жесткость конкурентных отношений в такие короткие периоды должна резко возрастать еще и из-за обсыхания дельтовых пространств, сокращения площади участков, пригодных для жизни. Такое обсыхание происходило вследствие падения уровня грунтовых вод, контролируемого

уровнем океана. Резкое изменение среды обитания происходило и измен растительности на существенно более ксерофитную. По причине врезания водотоков в рыхлые осадки дельт и приморских низменностей формировался относительно пересеченный рельеф, т.е. иной чем был этого.

Все отмеченное неизбежно должно было вести к фрагментации биотопов, пригодных для жизни динозавров. В каждом из таких фрагментов, сохранявших относительно подходящую для жизни среду, и за ограниченности ресурсов процессы окончательной элиминации менее конкурентноспособных форм должны идти быстрее (Несов, Головнев 1990, с.202; Archibald, 1993, p.93), чем на обширных пространствах. В последних менее конкурентноспособный вид потенциально еще можно найти участок со специфическими условиями, в которых он, а не его новый конкурент, окажется экологически более удачливым. Таким образом можно предполагать, что в конце юры, в ходе не очень сильной регрессии могла быть не очень существенная перестройка динозавровых комплексов тогда как одно из сильнейших изменений состава последних могло быть потеря, а затем, не очень сильные смены после окончания позднебарремско-позднеаптской и позднеальбской трансгрессий.

Фауна динозавров позднего баррема среднего апта, известная в Бурятии (см. о ее возрасте Несов, Старков, 1992) включала, вероятно сегнозавра или представителя барионихидно-спинозавридного ствола, также мелкого теропода, а главное завропод, как доминантов и единственных известных здесь среди растительноядных динозавров. В этой особенности данная фауна сходна с рядом гондванских евроамериканских фаун этого или более позднего времени, а также комплексами динозавров юры Северного и Южного полушарий. В Азии позднее отмеченного интервала не известны фауны, доминируемые завропод. Любопытно, что в фауне позднего баррема среднего апта не обнаружены пситтакозавриды, известные в раннем меле Азии к югу и западу-северо-западу от Бурятии. Пситтакозавриды или были среди доминантов в отмеченной фауне или же, что несколько более вероятно, они были доминантами несколько более молодой фауны, существовали в одно время с костистыми *Lycoptera*, в частности, с *fragilis* (см. также Cockerell, 1924; Рождественский, 1955а, с.778). В это время на пике морской трансгрессии и солонатоводной ингрессии мелководные, прибрежные отложения с остатками пситтакозавров могли накапливаться на очень обширной территории Азии. Если указанные датировки комплексов с завроподами в Бурятии и с пситтакозавридами Кемеровской области и с продвинутыми игуанодонтидами в Монголии, Китае указаны правильно, то перелом в составе доминирующих групп растительноядных динозавров от завропод к мелким примитивным цератопсиям и орнитоподам произошел от позднего баррема среднего апта к позднему апту - альбу, а не в широком интервале раннего мела (Wing, Tiffney, 1987).

Альбский (позднеальбский) комплекс динозавров в Каракалпакистане демонстрирует уже типичные черты позднемеловых азиатских ассоциаций (наличие гадрозаврида совместно с цератопсиями, отход завропод из доминирующего состояния в весьма подчиненное положение среди других растительноядных). Любопытно, что смена от барремско-среднеаптских ассоциаций динозавров к альбским происходила в пер-

революционной экспансии покрытосеменных (Вахрамеев, 1988) и возможно была во многом связана с последней.

Лишь в начале сеномана в палеонтологической летописи запада Азии (Узбекистан) появляются троодонтиды. Они, однако, были в позднем апте Монголии (Ховур и др.) и в позднем альбе запада Северной Америки (Parrish, Eaton, 1991).

Смена групп динозавров приморских низменностей на сеноман-туронском рубеже была одной из самых резких на протяжении всего позднего мела. В это время на территории Узбекистана практически исчезли протоцератопсиды, бывшие в раннем сеномане в указанном регионе доминантами среди растительноядных динозавров. С заменой если не родов, то видов на этом рубеже в доминанты переходят гадрозавриды. Видимо в это же время на территории Узбекистана могли появиться цератопсиды, хотя в летописи они известны лишь с позднего турона. На сеноман-туронском рубеже происходила смена среди мелких теропод (исчезновение на время троодонтид с крупной зазубренностью зубов и появление ряда новых групп), замена среди анкилозавров. Важно отметить, что на рубеже сеномана и турона весьма значительны были и перемены в других группах позвоночных - среди черепах, млекопитающих, хрящевых и лучеперых рыб и др., что происходило обычно с исчезновением одних семейств и подсемейств и появлением совсем иных, с широчайшей сменой родов. Лишь очень немногие роды проходят через рубеж сеномана и турона (например, лучеперые рыбы *Belonostomus*, акулы *Hybodus*, *Polyacrodus*, черепахи *Anatolemys*, динозавры *Troodon*, *Chilantaisaurus*). Данная смена, как уже указывалось, подмечается не только в континентально - лиманских комплексах в Узбекистане, но и в морях на территории Русской платформы (исчезновение ихтиозавров, распространение мозазаврид, очень важные смены в составе морских черепах, костистых рыб, акул). Отмечается сеноман-туронская смена комплексов и в разрезах континентально-лиманной баинширзинской свиты Монголии с заменой фауны с черепахами *Kizylkumemys* на фауну с *Lindholmemys*. По-видимому к началу времени распространения последней (вероятнее всего в начале раннего турона) относится появление в Восточной Монголии акул *Hybodus* в ходе некоторого увеличения солености бассейнов и усиления их связей с более солеными водами. Предыдущее проникновение солоноватоводных акул (род *Asiadontus*) в регион было видимо в позднем апте. По крайней мере солоноватоводным был бассейн осадконакопления формации Ирэн-Дабасу. Время его существования коррелируется со второй из фаун баинширзинского времени (включавшей *Lindholmemys*). Не удивительно, что после изучения известных из Ирэн-Дабасу черепах (см. Gilmore, 1933; Currie, Eberth, 1993) там определены именно представители *Lindholmemys*, а не *Kizylkumemys*, отмечавшегося в сеномане Узбекистана и Монголии. В связи со всем указанным можно ожидать важную смену от сеномана к турону в еще неизученных континентально-лиманских фаунах (включавших динозавров) и в Северной Америке.

Комплексы скорлупы яиц динозавров Северной Ферганы, относящиеся к низам турон-сантонского интервала (нижняя часть яловачской свиты) резко отличаются от аптских (ходжаосманская свита). В этих двух интервалах явно не было общих видов.

Фауна динозавров и других позвоночных позднего турона коньяка Кызылкумов и Северо-Восточного Приаралья или, по крайней мере, часть

ее сформировалась в дотуронские времена, но с учетом данных предыдущего абзаца видимо не раньше конца апта. Сформировалась эта фауна где-то в другом регионе. Судя по тому, что в наиболее полном и богатом своем составе данная фауна в Кызылкумско-Приаральском регионе отмечается в фазу гумидизации климата, можно допустить, что район, в котором она сформировалась также обладал достаточно гумидным климатом. В этой фауне очень рано появились многие эволюционно-продвинутые группы (например, род *Eoscapherpeton* среди хвостатых амфибий, черепахи *Shachemys* из адоцид, ящерицы Priscagamidae, мелкие продвинутые эозухийные крокодилы, ранние Nyctitheriidae и предкопытные из млекопитающих и т.д.). По-видимому среда формирования этой богатой теплолюбивой фауны, включавшей около 65-70 семейств водных и наземных позвоночных, характеризовалась климатом, благоприятным для существования различных позвоночных, но за счет этого же данная среда имела и очень высокую биотическую сложность. Последнее должно было определять высокие скорости эволюционного отбора при обилии конкурировавших форм, вымиравших или деливших и перераспределявших между собой экологические ниши, или же, благодаря принципиально новым адаптациям (или новым сочетаниям адаптаций), буквально "открывавшим" для жизни новые экологические "пространства" с множеством никем еще не занятых ниш. Все это указывает на то, что фауна наземных позвоночных позднего турона - коньяка Джиракудука и Тюлькелли сформировалась в более теплых и достаточно гумидных условиях, возможно южнее тех мест, где она была открыта. Весьма вероятно, что область ее формирования, а также сходного комплекса позвоночных Иран-Дабасу в Китае была Южная или Юго-Восточная Азия (рис. 2).

В свою очередь фауна позднего турона - коньяка Джиракудука имеет значительное сходство по составу солоноватоводных акул, скатов, хрящекостных (осетровых и веслоносовых) рыб, амиевых, панцирных щук, реликтовых фоллидофороидей (Несов, 1986, рис.2, 10, 11), а также аспидоринхид, элопид и других костистых рыб, трех семейств хвостатых амфибий, некоторых бесхвостых амфибий, ряда важных групп черепах, ящериц, птерозавров, динозавров, птиц и млекопитающих, в том числе прекондиляртр, с более поздними фаунами кампана-маастрихта западных частей США и Канады (см., например, Estes, 1964). Поскольку на территории Узбекистана в составе более ранней фауны турона коньяка серия групп (хвостатые амфибии скаферпетонтиды, плацентарные млекопитающие, панцирные щуки, отдельные черепахи, ящерицы и др.) демонстрируют большую эволюционную продвинутость важных морфологических деталей, чем известные ныне родственные формы кампана маастрихта Северной Америки, то весьма вероятно, что отмеченная фауна турона-коньяка Кызылкумов и Приаралья была предковой для указанной североамериканской. По-видимому, обе фауны включавшие разнообразных динозавров, происходят от исходной фауны Северного полушария, распространенной, как уже указывалось, вероятнее всего на юге Азии (рис. 2). К сожалению, там доступ к отложениям содержащим остатки организмов такого "предкового" сообщества может быть крайне затруднен из-за тектонических последствий движения на север Индийской плиты. Однако в Юго-Восточной Азии можно надеяться на обнаружение таких остатков, т.к. контакт "микроконтинента" Индокитая с Азией установился рано, не позднее конца триаса (Buffetaut, 1984),

история климатов этого региона (Синицын, 1966) допускает существование здесь отмеченного "предкового" сообщества теплолюбивых форм.

Очевидно, не все группы позвоночных, представленные в таком гипотетическом "предковом" сообществе юга Азии смогли проникнуть в Северную Америку. Так, завроподы позднего турона коньяка Азии и маастрихта Северной Америки, судя по рельефу эмали зубов (см. Kies et al., 1980) (Табл. III, 9), явно не близко родственны, хотя они и могут принадлежать одному семейству. По-видимому завроподы, как существа относительно термофильные (они не известны в богатых комплексах мела Канады, а в Евразии они не отмечены севернее Англии и, по-видимому, Благовещенска-на-Амуре (Несов, Головнева, 1990)) не могли использовать холодный Берингийский мост для проникновения из одной части Азиамерики в другую. Сочетание цератопсид и завропод в одном комплексе известно в Северной Америке лишь в средне-южной части США (Lozinsky et al., 1984; Weishampel et al., 1990a). По-видимому, сходной широтной климатической зоне или, по крайней мере, сходному годовому температурному режиму соответствует и фауна турона-коньяка Джиракудука.

Любопытно, что сантонская фауна позвоночных юго-западной окраины азиатского массива суши, сменившая здесь отмеченную выше турон-коньякскую фауну, по многим группам (особенно рыбам) уже сильно отличается от кампан-маастрихтских ассоциаций Северной Америки (нет панцирных щук, скатов *Myledaphus*, кажется нет фолидофороидей, пока не обнаружены в ней прекондиляртры и т.д.). Надо отметить, что фауны, предшествовавшие биссектинской (турон-коньяк) раннего сеномана Каракалпакистана и начала раннего турона Джиракудука (Узбекистан) также не похожи ни на одну из известных фаун Северной Америки. Однако, как уже указывалось, надо учитывать, что фауны сеномана и турон-сантона Северной Америки известны еще недостаточно, чтобы проводить такие сравнения с уверенностью.

Можно предполагать, что расселение динозавров, особенно их амфибиотических форм наиболее легко осуществлялось по приморским районам (рис. 2), а не через глубинные районы материка. Это предположение основывается на быстрой смене характера осадков от районов побережий турона-коньяка Узбекистана вглубь суши (возрастала доля красноцветных отложений и их карбонатность, происходило окремнение древесины без формирования снаружи от нее сидеритовых конкреционных корок). Очевидно существовала значительная разница в увлажнении приморской полосы и внутренних районов суши. Относительная гумидность приморской полосы (по кромке в целом относительно аридной суши) могла определяться увлажняющим действием утренних бризовых ветров, подхватываемых восходящими токами воздуха над относительно сильно нагретой сушей и достаточно закономерными при этом дождями середины светлого времени суток.

Наибольшее сходство фауны динозавров приморских низменностей юго-западной части Азии и центральной Азии (Внутренняя Монголия, Китай и собственно Монголия) имело место в позднем туроне - коньяке, отчасти - в сеномане.

Несомненно происходила смена (хотя и не столь значительная как от сеномана к турону) в фауне динозавров юго-западной Азии (Узбекистан,

Таджикистан, Казахстан) близ коньяк-сантонского рубежа. Она видна определялась в основном усилением аридности климата соответствующей сменой растительности (см. Шилин, 1986). В это время среди гадрозаврид произошла замена доминантов от *Gilmoreosaurus* *Aralosaurus*, а также, по-видимому, замена примитивных цератопсид двумя зубами в зубной серии на более продвинутых, расселение более крупных теропод с полной или частичной заменой доминанта *Alectrosau* на более крупных и более толстозубых *Tarbosaurus*. Судя по находкам костей и зубов в Северо-Восточном Приаралье, произошло и некоторое увеличение степени доминирования гадрозаврид.

От сантона к раннему кампану в Северной Фергане по скорлупе яичек отмечаются изменения состава и общее упрощение комплексов динозавров, как, впрочем, и увеличение размеров относительно длинных яиц с гребнисто-бугорчатым рельефом и ангустиканальной перфорацией. Очень мало данных пока известно о скелетных остатках динозавров западной Азии в период повышения температуры и аридизации собственно позднего сантона - раннего кампана, однако немногочисленные имеющие данные позволяют ожидать, что динозавровые фауны этого времени были достаточно своеобразными.

В среднем кампане южного Казахстана (Кырккудук II) опять отмечает возрастание числа групп, сходных с известными в кампане-маастрихте Северной Америки. Это, в частности, крокодилы *Brachychamps* и довольно крупный *Troodon* (много крупнее раннесеноманского в Шейхджейли близкий по размерам зубов и характеру их зазубренности североамериканским типовым видом рода). Поскольку крокодилы-склерофаги *Brachychamps* известны в Северной Америке с альба по эоцену а на западе Азии они появляются только в среднем кампане, то весьма вероятно, что довольно продолжительный и сильный позднесантон-раннекампанский термический максимум высоких широт (Герман, 198; Несов, Головнева, 1990) позволил осуществиться двусторонним обмену фаун Азии и запада Северной Америки (обычно же фиксируются лишь следствия прохорезов в одну сторону - из Азии в Америку).

Данных о фаунах динозавров позднего кампана маастрихта Узбекистане, Кыргызстане и Таджикистане нет, в это время отложились относительно маломощные (частью морские) толщи с тафономией, малоблагоприятствовавшей сохранению динозавровых остатков. Однако в будущем можно надеяться на обнаружение важных позднекампан-маастрихтских находок по динозаврам в восточном Казахстане, куда трансгрессии солоноватых вод едва проникали, тогда как лежавшие к югу от запада участки суши покрывались трансгрессировавшими морскими водами. Вместе с тем на Дальнем Востоке и Северо-Востоке именно кампан-маастрихтский этап развития динозавровых фаун может оказаться представленным лучше всего для всей территории Содружества. Упомянутый комплекс динозавров среднего маастрихта Каканаут включавший *Troodon* (очень сходный с *T. formosus* Cope), явно имеет североамериканское происхождение. Таким образом, по крайней мере для кампана-маастрихта в будущем можно ожидать новых свидетельств проникновения в Азию и расселения в ней тех или иных групп динозавров из Северной Америки. Вместе с тем следует полагать, что прохорезы в Азии через Берингию были все же более обычными. В ходе будущего изучения фаун позднего альба-сантона запада Северной Америки (Юта)

др.) можно ожидать новых свидетельств взаимодействия динозавровых групп двух частей Азиамерики.

Не касаясь сколько-нибудь подробно проблемы вымирания динозавров в конце мела (Ginsburg, 1990; Haubold, 1990; Weishampel et al., 1990a; Archibald, 1992, 1993; Charig, 1993 и ссылки в этих работах), отметим лишь, что при снижении уровня океана, как и при его существенном повышении, привычные для динозавров биотопы на облесенных и заболоченных приморских низменностях должны были подвергнуться фрагментации и небольшие рефугиумы (убежища) с сохранившимися прежними условиями уже порой не могли обеспечить стабильных условий для жизни небольших по размерам популяций. Должен был начаться процесс прогрессивного обеднения биот крупноразмерными организмами, известный для островных фаун (а отмеченные рефугиумы как раз и были, по-существу, фрагментами былой среды, островами среди неприемлемых или мало подходивших для жизни пространств) (Несов, Головнева, 1990, с.202; Archibald, 1993, р.93). В островных фаунах может происходить исчезновение не только отдельных форм, но и групп взаимосвязанных видов. Например, вымирание анкилозавров (если они сильно зависели от овофагии, т.е. от поедания яиц других динозавров) вероятнее всего было неизбежным после исчезновения или сильного сокращения численности растительноядных динозавров. Учитывая обсыхание приморских низменностей и смены на них растительности при регрессиях океана (за счет снижения на дельтах уровней грунтовых вод) можно считать, что на рубеже маастрихта и дания могли практически исчезнуть подходящие для динозавров среды обитания на приморских низменностях. Происходившая в это время смена в системе планетарной океанической и атмосферной циркуляции, с глубокими изменениями в переносе тепла и влаги по планете и в климатических картинах (Несов, 1992а, б) и могла довершить процесс исчезновения динозавров из последних рефугиумов. Исчезновение малочисленных популяций динозавров в ходе похолодания в позднем маастрихте (при трехчленном его делении) могло происходить за счет возможной зависимости будущего пола развивавшихся эмбрионов от температуры инкубации (Paladino et al., 1989). Значительная зависимость юлового состава молоди от небольших изменений температур кладки установлена для современных крокодилов, ряда черепах, некоторых щериц. Резкие сдвиги в соотношениях полов при малочисленности исчезающих популяций динозавров могли сыграть немалую роль в исчезновении даже столь универсальных форм, как растительноядные юловодные гадрозавриды.

В целом, при сравнении фаун Азии, содержащих динозавров, друг с другом с североамериканскими, европейскими и гондванскими хорошо заметны гетерохронии: так в Азии завроподы (в качестве доминировавших в комплексах потребителей растительности, а не просто как таксономическая группа) не известны позже позднего баррема - среднего апта. Однако на территории Гондваны и в Европе завроподы по-видимому играли важную роль в составе комплексов почти до самого конца мела. Эозурии отряда Триостодер не известны в Азии позже апта-альба (за исключением затковременного вселения крупных хористодер *Simoedosaurus* в Азию из Европы в позднем палеоцене). При этом хористодеры дожили в Северной Америке до эоцена включительно, а в Европе они существовали и в олигоцене. Причиной сохранения таких реликтов могла быть малая восточность биотической среды на соответствующих массивах суши.

Протоцератопсиды доминировали на приморских низменностях запада Азии только в раннем сеномане, тогда как в более внутренних районах Азии (Монголия, северная часть Китая), где климат вероятно был более аридным (Jerzykiewicz, Sweet, 1987), они "продержались" в качестве доминантов субдоминантов до кампана включительно, а в Северной Америке возможно еще несколько дольше. Доминирование гадрозаврид на юго-западе Азии установилось с позднего (возможно, раннего) турона, Монголии этот процесс шел не столь быстро и однозначно и завершился лишь в конце кампана — начале маастрихта. Если панцирные цу Lepisosteidae исчезли на западе Азии приблизительно на рубеже коньяка — сантона, то в Северной Америке они просуществовали всю оставшуюся часть сенона и кайнозоя, сохранившись там, как и амиевые рыбы (Amiidae) поныне. Сходна история западно-североамериканского семейства хвостатых амфибий Dicamptodontidae, доживших до современности, хорни они, вероятно всего, имели в Азии, в раннем мелу. Черепа Nanhsiungchelyidae появились в летописи запада Азии только в конце альба и начале сеномана, однако они в качестве доминантов доживают до кампана включительно в Монголии и даже до маастрихта в Северной Америке. Предкопытные млекопитающие (сходные с семействами Mioclaenidae и Periptychidae) появляются в центральноазиатском регионе СНГ (Джиракдук II) в коньяке, в Канаде и США родственные формы известны с рубежа мела и палеогена. Все это показывает, что зоогеографически западная часть Северной Америки являлась окраиной Азиатической. Будучи изолированной Берингийским термическим фильтром от более обширной и разнообразной фауны Азии, Северная Америка подолгу сохраняла реликтовые группы былых вселенцев из Азии. Берингийский фильтр более или менее подолгу предохранял североамериканские фауны от проникновения новых и новых эволюционно продвинутых групп позвоночных из Азии. Если в вымирании динозавров достаточно важную роль могли играть биотические обстоятельства (взаимоотношения с конкурентами, например, с растительноядными млекопитающими), то нельзя исключать, что по крайней мере в некоторых регионах Азии динозавры могли исчезнуть раньше, чем на западе Северной Америки.

Для альба позднего мела в зоогеографии динозавров и других тетрапод может быть выделено Азиатическое царство, противопоставляемое Евразийско-Гондванскому. Первое из них делится на Западноамериканскую область (с различиями фауны динозавров южной и северной частей) и на Азиатскую область. Граница между областями проходила, вероятнее всего, по окраине западной, наиболее влажной части Берингии, возможно западнее Охотско-Чукотского вулканогенного пояса (рис. 7). В пределах Азиатской области выделяются Туранская и Монгольская подобласти с возможностью существования по крайней мере еще одного выдела того же ранга на юге Азии.

Автор благодарен за помощь в полевых работах 1974-1993 гг. и организацию исследований С.В.Левинсону, А.П.Вадило, А.П.Тумакину, А.Ф.Турины, Н.И.Калеминной, Шерали Жураеву, Н.П.Коломийцеву, Т.Б.Красовской, К.В.Захаревичу, Алдабергину Жумагулову, С.А.Бурсиной, Л.Б.Головневой, Л.Ф.Харитоновой, М.Н.Казнышкину, Г.О.Черепанову, А.О.Иванову, Абдулмомулану Пардабаеву, Р.А.Мертинене, М.В.Саблин

А.В.Абрамову, Л.А.Налбандяну, Д.В.Бугаенко, Д.В.Логонову,
М.Н.Назаркину, А.О.Аверьянову, П.В.Федорову, Т.М.Егоровой,
Е.Б.Ивашиной, Рустаму Джамалетдинову, Берды Хасаметдинову,
Б.Е.Приходько, М.Ю. Крылову, У.М.Расулову, Г.Ф.Фахтулаеву,
Р.А.Сарвардинову, Р.Р.Нуруллину, Д.Д.Повшедному, В.Е.Трихину,
А.И.Старкову, Ф.И.Хензыхеновой, А.А.Яркову, Л.И.Каменцеву,
А.В.Пантелеву, Д.О.Потапову, Й.Хурум, М.Фрейланд и многим другим.
Заранее спланированную, но в основном, случайную добрую помощь в
транспортировке и ознакомлении с местностью оказывали Абад Ахмудаев,
Тулиген Телепов, Тажимурат и Елиубай Аманжоловы, Базарбай Айхожаев,
И.В.Рубанов, Базырбай Сейдалиев, Яроджиб Айсанов, А.И.Егоров,
П.В.Зуев, Совет Дербисов, Калибек Джусибалиев, Мулдавик Абдыкаримов,
А.М.Храпов, Даулетбай Меритбаев, Жолдасбай Бекбулатов, Сайдулла
Бектибаев, Акбола Балимбетов, Джайлибай Наурзибаев, Еламан Ниязов,
Г.О.Дрыгин, Умирзак Муханбедиев, Минлебек Шамарбаев, Меримхан
Исмаилов, Раджиб Мамандияров, Султан Ахмедов, Рымбай Эгамов, Фарид
Гатин, Н.В.Шабанина, А.В.Еремин, А.П.Докучаев, Абдужалил Эрмуратов,
Джайлибай Уразбаев, А.В.Голубь, В.А.Андронов, А.З.Захарян,
Ю.Л.Болотский, А.К.Щербаков, М.В.Кульков и многие другие.

Обзор находок был бы неполным без ознакомления с материалами,
собранными И.М.Абдуазимовой, Яроджибом Айсановым, Н.В.Шабаниной,
Л.Н.Шавлис, А.И.Старковым, Н.Н.Верзилиным, Ю.Н.Корниенко,
Н.П.Коломийцевым, А.П.Вадило, П.В.Федоровым, А.О. Аверьяновым,
Д.В.Борхвардтом, В.Н.Филичевым, А.А.Атабекином. Автор благодарен за
ряд советов в ходе изучения материалов А.К.Рождественскому,
Л.И.Хозацкому, С.М.Курзанову, Т.А.Тумановой, Д.А.Расселу, П.Додсону, а
за помощь в получении необходимой литературы Д.Бринкману, Ф.Карри,
П.Додсону, Дж.Д.Арчибальду, Л.Д.Мартину.

Фотографии к работе выполнены, в основном, Л.Ф.Харитоновой и
сотрудниками лаборатории фото и кино АН СССР, а также Г.И.Пустыниной,
Б.С.Погребовым, частично - автором.

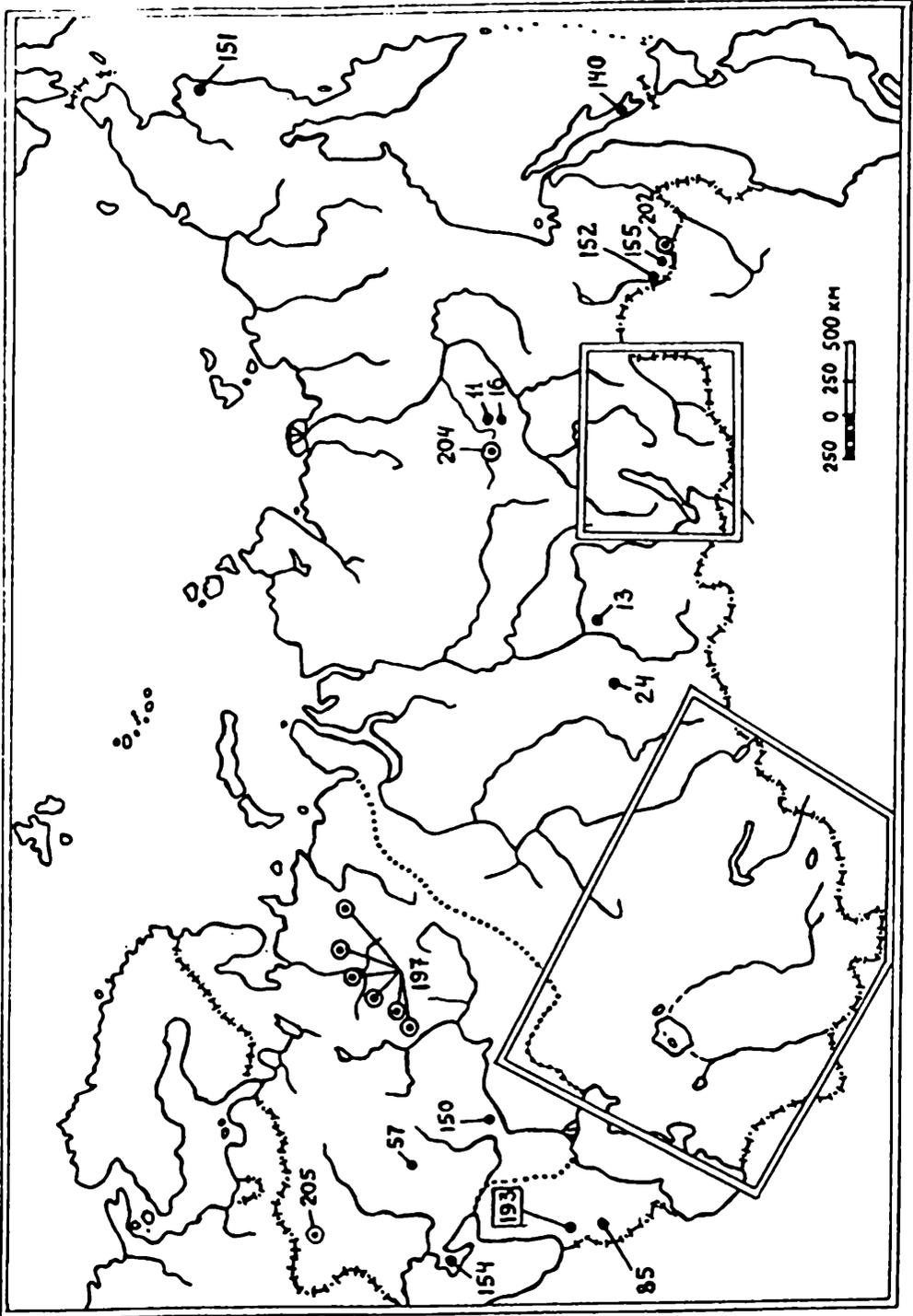
Подготовка рукописи к печати велась при большой помощи
А.О.Аверьянова, Л.Б.Головневой и А.А.Оскольского (набор текста на
компьютере, форматирование текста, советы по рукописи) и осуществлена
при поддержке Фонда Дж.Сороса.

4. ПРИЛОЖЕНИЕ. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ОСТАТКОВ КОСТЕЙ, ЗУБОВ, СКОРЛУПЫ ЯИЦ И СЛЕДОВ ДИНОЗАВРОВ В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ.

На выставке, состоявшейся в 1983 г. в Зоологическом институте Академии наук, посвященной динозаврам Гаврского естественно-исторического музея (Франция) была представлена карта мировых находок остатков этих животных, на ней лишь около 10 точек относилось к территории СССР, тогда как реальное число местонахождений в это время уже приближалось к 200. Совершенно недостаточно отражены публикации по динозаврам СНГ, особенно ранние работы, в последней крупнейшей мировой библиографической сводке по группе (Chure, McIntosh, 1989). В другой крупной коллективной сводке по динозаврам всего мира, включающей главу с перечислением мест находок (Weishampel et al., 1990a) для территории Содружества отмечено всего 21 местонахождение (1 - относится к юре, 7 - к нижнему мелу, 13 - к верхнему мелу) при этом два из них содержат отпечатки следов и два - скорлупу яиц. Этот список очень неполон и составляет весьма малую часть (примерно 1/10) реально известных и даже уже отмеченных в литературе мест находок. Кроме этого, список содержит большое количество неточностей и ошибок как в принадлежности местонахождений республикам, свитам, возрастным интервалам (находка, причисленная к юре вероятно относится к девону), так и в составе комплексов динозавров. По меньшей мере одно местонахождение этого списка (для мела Еврейской Автономной области) по всей вероятности не существует реально. Готовится новый обзор данных по динозаврам всего мира и он опять может оказаться далеко неполным. В связи с этим автор считает необходимым довести до сведения заинтересованных исследователей те данные, которые скопились в последние годы.

При установлении названий местонахождений по собственным или литературным данным автор испытывал определенные трудности. Нелегко бывает принимать решение о том, например, относить ли разные уровни с остатками, обнаженные на довольно значительном расстоянии друг от друга, к разным местонахождениям или к одному. Трудности такого рода бывают связаны и с тем, что иногда, к примеру, в Северо-Восточном Приаралье, обрывы и цепочки обнажений тянутся на десятки километров при крайней редкости топонимов или ориентиров на местности. В других случаях, как, например, близ хр. Султан-Увайс в Каракалпакистане имеется высокая плотность различных ориентиров на местности и топонимов, но очень далеко друг от друга имеются точки с разновозрастными, хорошо различающимися фаунистическими комплексами и возникает вопрос о том, какой из топонимов среди ближайших следует принять за название местонахождения или как далеко должны располагаться две точки на обрывах прерывистого чинка, чтобы их можно было считать за разные

Рис. 8. Находки остатков и следов динозавров на территории Содружества без учета находок в среднеазиатском и забайкальском регионах. Цифры в прямоугольниках - находки следов динозавров, цифры в овалах - места обнаружения скорлупы динозавровых яиц, треугольники на местах находок обозначают остатки, переотложенные в палеоген-неоген, остальные цифры - места находок непереотложенных костей и зубов динозавров.



местонахождения. Сложно давать названия местам находок, если имеется узкая, длинная каньонообразная долина с пологопадающими слоями, открытыми эрозии по бокам, с возрастом от юры до палеогена, при этом название вытянутого вдоль реки поселка то же, что и у реки. Во всех подобных случаях трудно избежать субъективности и обеспечить единообразный подход к созданию названий новым местонахождениям.

Ниже звездочкой (*) отмечены местонахождения и уровни, обследованные автором. Находки, сделанные помощниками автора или им самим и определенные автором отмечены двумя звездочками (**), находки других исследователей, определявшиеся автором - одной звездочкой (*).

Номера местонахождений с остатками динозавров в тексте соответствуют таковым на прилагаемых картах-схемах (рис. 8-11).

4.1. Кости и зубы динозавров в мезозойских отложениях

Находки остатков триасовых динозавров на рассматриваемой территории пока не известны, указания на них не подтвердились (см. Юрьев, 1954а, рис.1; Зайченко, 1983) (см. также разделы 4.1.1.1 и 4.5.1.197).

4.1.1. Юра

1. К а д ж и с а й *, Южное Прииссыккулье, Кыргызстан. Средняя часть кохтуйской свиты (последняя ранее включалась в верхний триас, а ныне в нижнюю юру), а также основание акташской свиты и толща последней. Нижняя юра. По данным Е.Л.Зайченко (1983) здесь имеются предположительно кости динозавров. При двукратной полевой проверке П.В.Федоровым (устн. сообщ.) оказалось, что остатки в действительности представляют собой части окремненных и отчасти проросших кристаллами кальцита древесных стволов. При этом в коренных породах нижней юры того же участка, в джильской свите, П.В.Федоровым обнаружен фрагмент крупной кости, судя по микроструктуре, вероятнее всего от динозавра*.

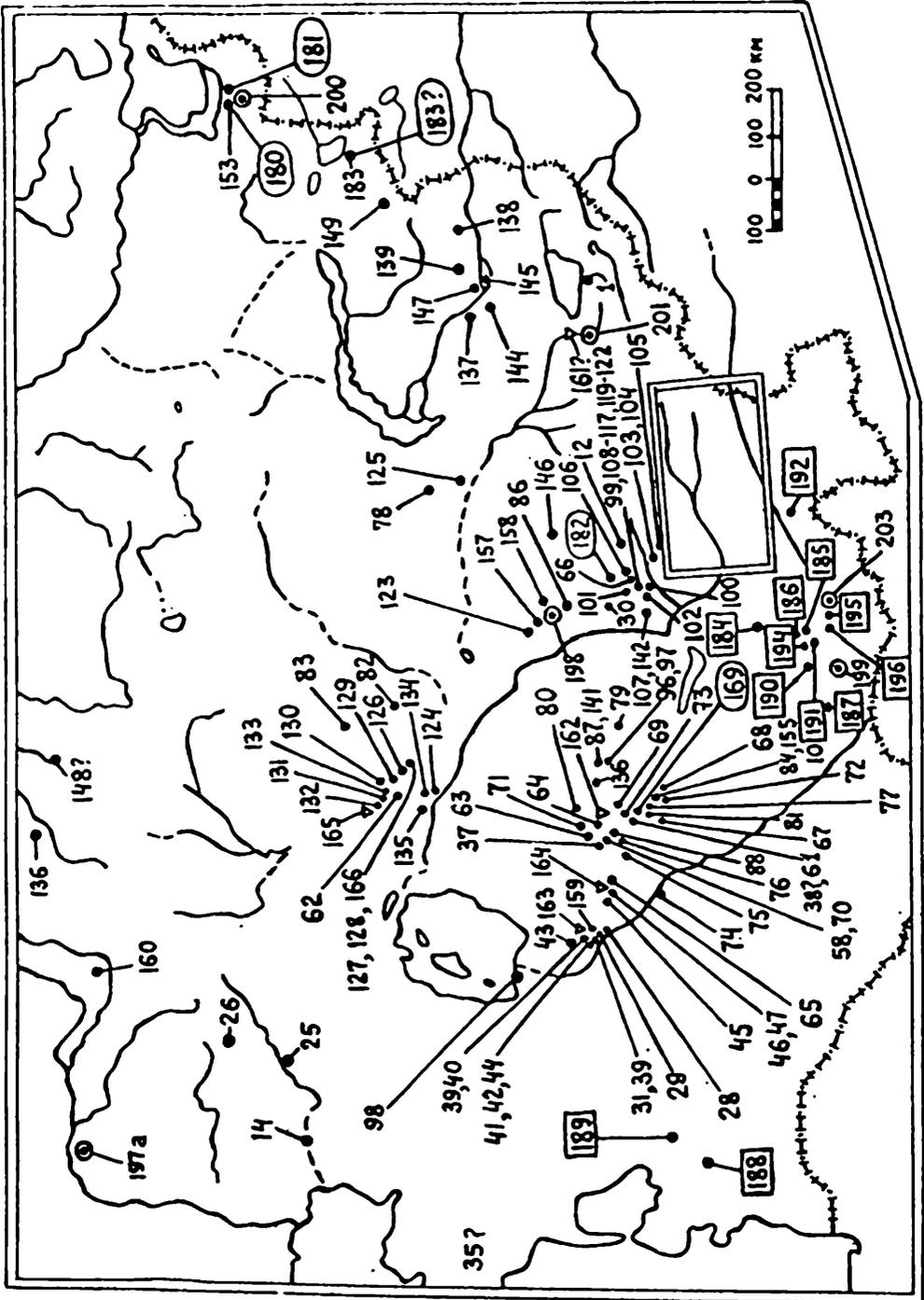
2. С а р ы б у л а к *, ручей близ г.Кокянгак, Кыргызстан. Красный песчаник в основании балабансайской свиты. Средняя юра, верхний бат. Кость cf. *Ornithopoda** (Несов, Федоров, 1989).

3. Н и ч к ө *, ручей нижнего течения р.Кызылсу в бассейне р.Кёкарт, Кыргызстан. Серые глины в основании балабансайской свиты. Средняя юра, верхний бат. Зуб мелкого теропода *Coelurosauria***.

4. С а р ы к а м ы ш с а й I *, правобережье ручья близ г.Ташкумыр, Кыргызстан. Межбассейновая протока, частично заполненная турбидитами и оползневными осадками, серые глины балабансайской свиты в 43 м от ее подошвы (обн. ФТА-30). Верхняя часть средней юры, келловой. Короткий толстый зуб *Sauropoda* (cf. *Camarasauridae*)**, зубы и кости теропод мелких cf. *Coeluridae*** и средней величины *Megalosauridae*** (Несов, 1988а) или *Ceratosaurs***. Зубы теропод (Верзилин и др., 1970).

Т а м ж е * на восточном склоне отмеченной сухой долины и в 66 м от подошвы свиты. Песчаник с гравийными зернами (обн. ФТА-1л). Верхняя

Рис. 9. Находки скелетных остатков, скорлупы яиц и следов динозавров в Среднеазиатском регионе вне Ферганской впадины (обозначения - как на рис. 8).



часть средней юры, келловей. Довольно крупный зуб *Megalosauridae*** или *Ceratosauria*** , крупные кости теропод с сильной пневматизацией. Короткий зуб завропода типа как у *Samarasauridae*** или *Cetiosauridae*** (доминирование в конце средней юры и в начале поздней юры завропод с толстыми, довольно короткими зубами отмечается и для Китая (Dong, 1992)).

Там же *, но в долине, расположенной еще восточней, в 2 м выше по разрезу, в красных алевролитах и песчаниках. Верхняя часть средней юры, келловей. Проксимальная и дистальная части бедренной кости *Sauropoda** (ныне в музее Горного института), фрагменты позвонков динозавров.

5. Камышбаши, урочище в южной части Ферганской впадины, Узбекистан. Балабансайская свита (нижняя часть?). Верхняя часть средней юры, келловей (Казышкин, 1988). *Sauropoda* (Стратиграфический словарь, 1979, с.480), относящиеся, по типу зубов, вероятнее к *Samarasauridae**, но не к *Diplodocidae* (см. Казышкин, 1988, табл.Х, 22). Хвостовые позвонки и фрагменты лопатки завропод, зуб теропода (Буракова и др., 1980). М.Н.Казышкин (1988) отмечает, что ошибочно указание Н.Н.Верзилина и соавторов (1972) на находку костей завропод в шурабской свите (средняя юра, келловей) на северной площади Шураба, Таджикистан.

6. Чангет I* (левый борт долины реки) в пос. Чангет, Кыргызстан. Красные глины балабансайской свиты. Верхняя часть средней юры, келловей. Длинный хвостовой позвонок мелкого теропода (*Coelurosauria*?)*, длинный зуб (?)*Sauropoda**. В 3 м выше - часть крестцового позвонка мелкого теропода (Несов, Федоров, 1989).

7. Уурусай*, правый борт низовьев сухого русла близ г.Ташкумыр, Кыргызстан. Красные глины балабансайской свиты, в 32 м ниже конгломератов нижнего мела (обн. ФБХ-6). Верхняя часть средней юры, келловей. Неполная кость (коракоид?) пояса конечностей динозавра*. Участок у перевала между верховьями Уурусая и Кичиачисая*, т.е. западнее точки собственно в Уурусая (обн. ФБХ-7). Далее к западу и в 3 м выше по разрезу (обн. ФБХ-7а). Верхняя часть средней юры, келловей. Зубы *Megalosauridae*** или *Ceratosauria*** , крупная метаподия динозавра*.

8. Балабансай I* (правый борт), 5 км к северо-северо-западу от г.Ташкумыр, Кыргызстан. Средне-верхняя часть балабансайской свиты. Верхняя часть средней юры, келловей. Кости таза, крестец, часть бедренной кости, несколько туловищных, крестцовых и хвостовых позвонков *Sauropoda*. Находка Н.Н.Верзилина, 1967 г.

9. Там же *, но на левом борту и не в Восточной Фергане (Рождественский, 1972), а в северной части впадины, верхняя часть той же свиты, очень близко к ее кровле (около 6 м, см. Рождественский, 1969, фото на с.255). Средняя - ?верхняя юра, келловей-?оксфорд. Крупный представитель завропод (череп и большая часть хвоста не сохранились), причислен к *Cetiosauridae* (Рождественский, 1968б). Это находка Н.Н.Верзилина в 1966 г. Сомнение вызывает переопределение этого скелета как *Apatosaurus* (*Diplodocidae*) (Rozhdestvensky, 1977, p.108).

9. Джиддасай I*, верховья сухого русла, 6-7 км к северо-северо-западу от г.Ташкумыр, Кыргызстан. Верхняя часть балабансайской свиты (интервал 6-9 м от ее кровли). Обн. ФБХ-23. Средняя ?верхняя юра, келловей-?оксфорд. Зубы мелких терспод**.

10. Ходжа-Каршавар, верховья р.Ташмуш, южный склон хр. Гиссар, Сурхандарьинская обл., Таджикистан. Известняки туполангской свиты. Верхняя юра. Зуб динозавра (Новосельский, Новосельская, 1993), ныне, видимо, утерян.

И.П.Толмачев определил наличие спинного шипа *Stegosaurus* sp. в сборе зоолога О.Герца (Tolmatschow, 1904). Окатанная кость найдена на берегу р.Виллюй (80 км вверх по течению от р.Ахтаранда). Происходит она, предположительно, из угленосных отложений юры (такие породы в регионе могут ныне относиться и к нижнему мелу). Отмеченное определение было объявлено его же автором ошибочным (Tolmachoff, 1924; Толмачев, 1926). Однако, если учесть более позднее открытие в бассейне Виллюя (руч. Тээтэ и/или район близко к пос. Кемпендяй) верхнеюрских и/или нижнемеловых отложений с остатками динозавров (причем именно арматозавров, включающих стегозавров и анкилозавров (Рождественский, 1973, см. также раздел 4.1.2.16), то есть вероятность, что отмеченная выше кость, найденная О.Герцем, могла, кажется, принадлежать динозавру. Вместе с тем следует отметить, что в регионе довольно часто отмечаются разрозненные остатки мамонтов, шерстистых носорогов, древних зубров, лошадей, которые выпадая и вымываясь из четвертичных отложений верхних частей обрывов оказываются на бечевнике и затем, после зимних вмораживаний в берег, могут быть неоднократно и значительно эродированы весенним движущимся льдом, формирующим из береговой гальки "ледогранники". Без изучения кости, найденной О.Герцем (которая, есть надежда, могла сохраниться в том или ином музее) решить вопрос окончательно нельзя.

12. Ленгер, окрестности Ташкента, Узбекистан. Верхняя юра. Крупные кости (динозавров?). (Б.В.Приземлин, устн. сообщ.). Данные нуждаются в подтверждении.

13. Тасеева (левый берег одноименной реки в низовьях Ангары), Сибирь, Россия. Канарайская свита. Верхняя юра - нижний мел. Динозавр (фаланга теропода?) (Ильюхина, Фукс, 1961; Стратиграфический словарь, 1979). Местонахождение находится примерно в 430 км к северо-востоку от точки с остатками раннемелового (вероятно, аптского) пситтахозавра (см. раздел 4.1.2.24).

О местонахождении, указанном для юры Волюно-Подоллии (Zborzewski, 1834) см. раздел 2.5.204.

О находках, принимавшихся, соответственно, за кость и чешую юрских динозавров в ур. Аулиэ, Казахстан, см. раздел. 4.5.198.

4.1.2. Нижний мел

14. Кой - Кара, возвышенность в низовьях бассейна р.Эмба, Казахстан. Пески нижней половины нижнего мела. Два спинных позвонка *Embasauros minax* Riab. (Рябинин, 19316, 1949) из *Megalosauridae*(?). Они переопределялись как относящиеся к примитивным *Theropoda* indet., но не к кариозаврам, поскольку тела позвонков платицельны (Weishampel et al., 1990a, p.311).

П.С.Любимова (1967) отмечала кости позвоночных в среднем течении р.Эмбы (баррем). Б.П.Вьюшков обсуждал с Л.И.Хозацким (устн. сообщ.) неопубликованные данные о костях крупных позвоночных (по-видимому, динозавров) из нижнего мела, готерив?-баррема среднего течения р.Эмбы, близ Караликол-Молло.

15. Чангет II*, левый борт долины, Ферганская впадина, Кыргызстан. Песчаники верхней части ходжиабадской свиты, в 22 м ниже кровли слоя эолового происхождения. Нижняя половина нижнего мела? или, вероятнее, верхний баррем - средний апт. Скопление костей и зубов,

образующее предположительно погадку не крупного теропода*. Оно включало, в частности, сухожильные косточки молодых орнитопод*, фрагмент ребра динозавра*, кости лапы черепахи и др. (Федоров, Несов, 1990).

Там же, тюлекская свита (=нижняя чангетская подсвита, которая примерно соответствует средней и верхней частям ходжибадской свиты). Нижний мел, верхний баррем - средний апт. Позвонок динозавра (Стратиграфический словарь, 1979).

16. Кемпендяй, бассейн одной из рек в числе Боотомойу, Тонгуо, Намано в системе Вилюя, Республика Саха (Якутия, Россия). Сангарская серия, вторая снизу из четырех пачек (Корчагин, 1972), относящаяся по остаткам пелеципод к нижнему молу, валанжиниу, голубовато-серые пески. Находки указывались как происходящие из изаестняков (Рождественский, 1973), возраст отмечался как берриас - валанжинский (Weishampel et al., 1990a), однако он может оказаться более молодым, вплоть до верхнего алта или, даже, более древним - верхнеюрским. Плечевая кость, ребра и позвонки *Ankylosauria* (Корчагин, 1972; Рождественский, 1973). Пока остается до конца не ясным, стегозавры или анкилозавры отмечались в районе Кемпендяя (см. также раздел 4.1.1.11) или обе группы, есть ли в районе только один уровень с остатками динозавров или два уровня (один юрский, а другой раннемеловой).

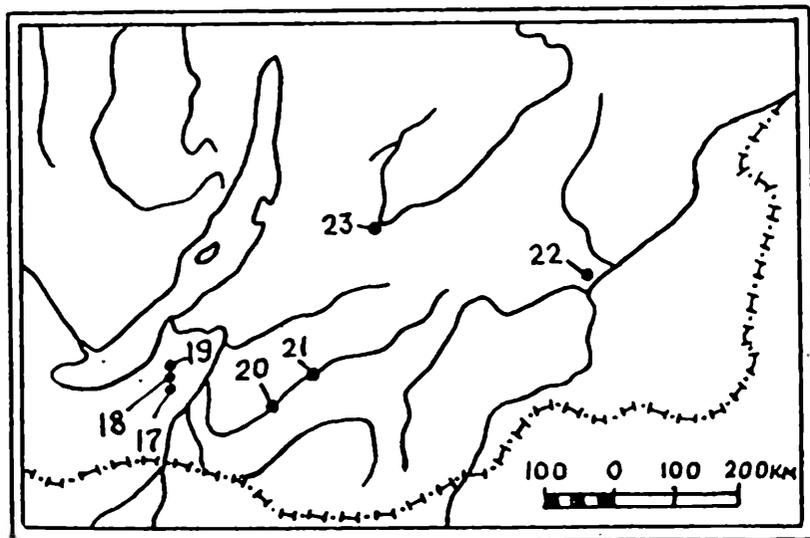


Рис. 11. Находки остатков динозавров в Забайкалье (обозначения - как на рис. 8).

В 1993 г. автор обследовал отложения сангарской серии в районе Приверхоянского прогиба (правобережье р.Лены) батыхскую, эксенахскую, хатырыкскую свиты (нижний мел) и породы вилюйской серии (левобережье р.Лены) - аграфеновскую, чиримыйскую и линденскую свиты (верхний мел). Остатки позвоночных мезозоя найдены не были. Однако

было выяснено, что наиболее перспективными на обнаружение позвоночных являются средняя часть батальхской свиты и аграфеновская свита. Особенного внимания заслуживают более северные аналоги этих свит, в тех местах, где отмечается бывшее присутствие солоноватых вод.

17. Мого́йт о́ (серия оврагов в урочище) (см. Дмитриев, Рождественский, 1968; Несов, Старков, 1992), юго-запад Гусиного озера, Бурятия, Россия. Песчаники муртойской свиты. Нижний мел, верхний баррем - средний апт. Очень мелкий теропод (некогтевая фаланга, находка Г.А.Дмитриева), некрупный *Ornithomimidae* или *Oviraptorosauria*? (находка бедренной кости А.И.Старковым), крупная, сильно изогнутая когтевая фаланга теропода (Дмитриев, 1960; Рождественский, 1970; рис.2; 1976), однако, нельзя исключать, что фаланга эта от сегнозавра (*Chilantaisaurus*? sp.) или спинозаврида. Фаланга не принадлежит *Therizinosaurus* sp. (Рождественский, 1971, с.23; Weishampel et al., 1990a) или теризинозавридам (Рождественский, 1976, рис.2a), вторая подобная находка сделана А.И.Старковым (устн. сообщ.); представлены здесь и *Sauropoda* с короткими, толстыми зубами и процельными тяжелыми хвостовыми позвонками (cf. *Chiayasaurus* sp.) (Табл.III, 13; Табл.IV, 1). Остеодермы отсюда, причисленные к арматозаврам** (Несов, Старков, 1992), могут, однако, принадлежать и завроподам, для некоторых форм которых известны кожные окостенения верхней кромки спины и хвоста (Norman, 1985; Sanz, Bussalioni, 1987). Часть фаланги или метаподии, изображенной и отнесенной к тероподу (Рябинин, 1937a), судя по рельефу сочленованной поверхности, может также быть от завропода. Глубокие впадины по бокам дистальной области кости показывают, что она не принадлежит сегнозавру. Отнесение одной из костей (дистальной части берцовой) к орнитоподу (Дмитриев, 1960, 1962) позже не подтвердилось.

18. Аца́й о́, 1 км к юго-востоку от поселка и родников, запад Гусиноозерской котловины, Бурятия, Россия. Муртойская свита, рыхлые песчаники в углублении для столбов высоковольтной линии. Нижний мел, верхний баррем - средний апт. Кости завропод** (Несов, Старков, 1992).

19. Северо-запад Гусиноозерской котловины к востоку от горы Буру́л о́, Бурятия, Россия. Муртойская свита? Нижний мел. Кости динозавров (Дмитриев, Рождественский, 1962).

В основании песчаной толщи (500 м) района Гусиного озера (очевидно имеется в виду муртойская свита) указывалась находка одной кости *Allosaurus sibiricus* Riab. (Иванов, 1940). Это определение было сделано, вероятнее всего, А.Н.Рябининим.

20. Кра́сн ы й Я́р о́, овраг и урочище на правом берегу р.Хилок; в 1-2 км ниже впадения в нее серии проток р.Шибертуй. Песчаники муртойской свиты. Нижний мел, верхний баррем - средний апт. Плотное скопление (35 x 15 см) из 8-10 фрагментов костей завропод** (в основном, ребер), грубо поврежденных предположительно зубами хищных динозавров**. Это скопление интерпретируется как погядка (непереваренные остатки пищевого комка, состоявшего, первоначально, из мяса и костей, подвергнувшегося обработке пищеварительными соками в желудке и извергнутого затем наружу через пищевод (Несов, Старков, 1992)).

21. Та́рбага́т а́й, старая шахта в районе одноименной железнодорожной станции, долина р.Хилок, Читинская обл., Россия (не путать со ст.Тарбагатай в Бурятии). Видимо, это местонахождение ошибочно отмечалось как Удинск (Charig, 1973). Кровля II-го угольного пласта (Толмачев, 1926), называемого "тигнинским" (Иванов, 1940). По

более новым данным находка сделана в зугмарской (Стратиграфический словарь, 1979) или в тигинской свите (там же; 1979) или в тургинской свите (А.К.Рождественский, устн. сообщ.). Метатарсалия теропода *Allosaurus(?) sibiricus* Riab. (Рябинин, 1914) или *Antrodemus sibiricus* (Riab.) (Рождественский, 1977) или *?Chilantaisaurus sibiricus* (Riab.) (Weishampel et al., 1990a). Сходство (Weishampel et al., 1990a, p.200) с неплотно сомкнутыми метатарсалиями, отнесенными к типовому виду рода *Chilantaisaurus* (Ну, 1964) из апта-альба Китая и принадлежавшими, по нашему мнению, к *Segnosauria*, действительно не исключает принадлежности кости *Chilantaisaurus*.

22. Арбагарская антиклиналь (Арбагаро-Холдонское месторождение угля), Восточное Забайкалье, Россия. Нижний мел. Песчано-гравелитовая толща под нижним угленосным горизонтом (мощность последнего - 50 м). Дистальная часть метаподии мелкой хищной рептилии (предварительное определение А.Н.Рябинина) (Иванов, 1940). Видимо эта находка, как кость предположительно динозавра, отмечалась отсюда позднее (Дмитриев, 1962).

23. Устье р. Зазы, Заза-Витимская впадина, Забайкалье. Пески и аргиллиты. Нижний мел(?). Кости динозавров (Саркисян, 1958, с.220). Возможно эта же точка с костями динозавров нижнего мела упоминалась как Зазинская впадина, Забайкалье (Дмитриев, 1962).

24. Шестаково (=Шестаковский Яр), р.Кия в бассейне р.Чулым, Кемеровская область, Россия, но не Горно-Алтайская автономная область, как отмечено у Weishampel et al., 1990a, p.104. Красные глины в основании шестаковской (=илекской) свиты (Лебедев, 1958; Рождественский, Хозацкий, 1967). Нижний мел, верхний баррем - апт, вероятнее всего это верхний апт, ранее датировка была неокомской (Рождественский, 1955a, б, 1973), готерив-барремской (Гольберт и др., 1968) или апт-альбской (Рождественский, 1973). Череп и отдельно посткраний *Psittacosaurus* sp. (Рождественский, 1971) или *Psittacosaurus mongoliensis* (Рождественский, 1955a, б, 1960, 1973; Rozhddestvensky, 1977). Для всех известных видов указанного рода ныне часто принимается апт-альбский возраст (см. Weishampel et al., 1990a), по крайней мере для некоторых видов он может ограничиваться лишь аптом или ранним-средним альбом.

25. Телеумбет, одно из наиболее восточных поднятий левобережья среднего течения р.Эмбы, Казахстан. Песчаник (нижний мел, апт) с устрицами в основании. Кости динозавров (Вахрамеев, 1952, с.31).

26. Шубар-Жилан, междуречье Эмбы, Сагиза и Уила, западный Казахстан. Мелкогалечные конгломераты, гравелиты, песчаники. Нижний мел, апт. Окатанные кости позвоночных (Вахрамеев, 1952), возможно, от динозавров(?).

27. Междуречье рр. Караунгур и Каракульджа, Восточная Фергана. Нижняя часть ходжаосманской свиты. Нижний мел, апт. Позвонок динозавра (находка А.Е.Довжикова) (Симаков и др., 1957, с.55).

В районе пос. Кампыр-Рават (см. также раздел 4.1.3.60) на р. Карадарья (Симаков и др., 1957, с.52) в той же свите известен обломок кости динозавра.

28. Каракуль* (северо-северо-восточный берег озера), Каракалпакистан. Султанбобинская свита. Нижний мел, верхний апт (клансей). Тонкий и длинный зуб *Sauropoda* (единственный найденный среди нескольких тысяч костей и зубов, не относящихся к динозаврам).

29. Ходжакуль I* (обрывы к северу от котловины исчезнувшего озера), местонахождение (Табл.ХIVб) расположено не севернее хр. Султан-

Увайс (=Султан-Уиз-Даг) (Юрьев, 1954а; Рождественский, Хозацкий, 1967), а севернее субмеридиональной гряды Шейх-Джейли, на запад-северо-запад от собственно хр. Султан-Увайс, Каракалпакистан. Нижняя часть ходжакульской свиты. Нижний мел, нижний-средний альб. Сильно изогнутая, крупная, латерально значительно уплощенная когтевая фаланга относительно крупного сегнозавра *Segnosauria indet.* (находка Ш. Жураева в 1978 г.).

Там же *, нижняя или средняя часть ходжакульской свиты (однако, стратиграфически выше предыдущей находки), обн. СХ-20 и СХ-21. Нижний мел, верхний альб, вракон (Несов, 1977, 1988а). Содержание остатков динозавров в точке СХ-20 составляет 0.38% в пробе из 9092 костей и зубов позвоночных (данные Л.Б.Головневой, Л.А.Налбандяна и автора). Мелкие тероподы cf. *Coeluridae***, некрупный карнозавр с латерально сильно уплощенными зубами "*Laelaps*" sp. cf. "*L. explanatus* Cope (Lambe, 1902, pl.MX, 11, 12; Osborn, 1924b, fig.7). Возможно это особый вид *Alectrosaurus*. В местонахождении есть длинные и тонкие зубы *Sauropoda*** (Diplodocidae или Titanosauridae), полигональные и неправильной формы небольшие пластинки тазового панциря и зубы *Shamosauridae*** из анкилозавров. Из данного местонахождения известны и позвонки гадрозаврид, 2 экземпляра найдены А.Д.Архангельским (1931), они были отмечены и описаны А.Н.Рябининым (1921, 1931а). В точке СХ-20 найдены и зубы примитивных мелких гадрозаврид *Gilmoreosaurus(?) atavus* sp. n.** (Табл.IX, 1) и сильно уплощенные с боков зубы cf. *Hypsilophodontidae*** (Несов, 1985а), сходные с отмеченными в верхнем туроне коньяке Кызылкумов (Табл.X, 20-23), возможно, однако, что зубы эти принадлежат молодым гадрозавридам. По находке верхней челюсти отмечен архаичный протоцератопсид *Kulceratops kulensis* g. n., sp. n.** (Табл.IV, 12) (Несов, 1988а). На участке обращенных на юг обрывов, у северного спуска шоссе с плато, в 20-25 м ниже кромки чинка и видимо на альбском уровне найдена часть крупной челюсти, кромка которой (противоположная альвеолярной, вероятно в области заднего предглазничного отверстия) имеет вертикально ориентированные вздутия, по-видимому, содержавшие самые глубокие части корней зубов. Альвеолярные отверстия умеренно сжатые с боков. Вздутия, аналогичные отмеченным есть снизу зубной кости у *Ceratops* (Gilmore, 1920, см. фото, а не рисунок). По определению А.К.Рождественского, которому была передана кость, она принадлежала неизвестному ранее тероподу. Данные о находке не публиковались.

30. Ч а н а к, окрестности железнодорожной станции, Приташкентские Чули, Южный Казахстан. Серый известняк верхней части нижнечанакской подсвиты, нижний мел, альб (Беленький, Миркамалова, 1965). Обломки окаменевших костей (Миркамалова, 1941 по Беленькому, 1961), возможно имелись в виду остатки динозавров.

31. Ш е й х д ж е й л и I *, северное подножие одноименной гряды, Каракалпакистан. Средняя часть ходжакульской свиты. Нижний мел, верхний альб(?). Кости динозавров**.

32. Остатки динозавров и неопределимых тетрапод отмечены Н.Н.Верзилиным (1975, рис.5) для аламышикской свиты (нижний мел, альб) на участке между г. Ош и г. Иски-Наукат (=Эски-Ноокат) на юго-востоке Ферганской впадины, Кыргызстан.

33. Остатки позвоночных, вероятнее всего динозавров, в неназванной точке в Южной Фергане, Кыргызстан (Верзилин, 1975, рис.3 II) отмечены в аламышикской свите (нижний мел, альб).

34. Абшир, река в Алайском хребте, юг Ферганской котловины, Кыргызстан. Красные песчаники и глины токубайской свиты (нижний-верхний мел, альб-сеноман). Кости динозавров (Мартинсон, 1989, с.82).

Возможно эта же точка упоминалась как неназванное местонахождение в Юго-Восточной или Восточной Фергане, токубайская свита (нижняя часть) (Мартинсон, 1969, с.19). Нижний - верхний мел, верхний альб-сеноман. Кости динозавров (Сочава, 1968, с.64, 85).

35. Непроверенные данные (см. Рябинин, 1931б; Юрьев, 1954а) есть о находках каких-то остатков динозавров на Мангышлаке.

Указание на Ornithopoda в нижнем мелу (нижний готерив) Грузии (Weishampel et al., 1990а) вероятно относится к следам орнитопод в верхнем из двух горизонтов местонахождения Сатаплиа (см. раздел 4.4.2.193).

4.1.3. Верхний мел.

36. Куршаб, участок близ устья реки, Ферганская впадина, Кыргызстан. Красные песчаники куршабской свиты (=шариханская и караалминская свиты). Нижний-верхний мел, верхний альб - нижний турон, *Madrosauridae* ("*Trachodon*") (Стратиграфический словарь, 1979).

37. Итемир I°, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Колодцы Итемир расположены на северо-восточнее (Измайлов, Доминик, 1938), а запад-северо-западнее от кол. Биссекты. Кульбикинская пачка°. Нижний?-верхний мел, верхний альб? - сеноман. Кости динозавров**, в том числе "два сложно сочлененных" позвонка (Измайлов, Доминик, 1938, с.89).

Итемирская пачка°. Верхний мел, сеноман. Кости динозавров** (Мартинсон, 1968, с.93).

Бортескентская пачка°. Верхний мел, сеноман. Позвонки орнитисхий (Мартинсон, 1968). Видимо, эти же находки отмечены как кости птицетазового динозавра (Мартинсон, 1969, с.26).

Аргабайская пачка°. Верхний мел, сеноман. Кости динозавров**.

Джаракудукская пачка°. Верхний мел, сеноман. Умеренно крупные тероподы с сильно сжатыми с боков зубами, возможно это *Alectrosaurus* sp.** Для интервала от бортескентской до джаракудукской пачки включительно ранее были указаны кости динозавров (Сочава, 1968, с.65).

38. "Красная гора", Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, основание сеномана (материал И.М.Абдуазимовой, сборы 1989 г.). Завроподы* (метаподия и фрагмент дистальной части суставной поверхности бедренной или плечевой кости).

39. Шейхджейли II°, Юго-Западные Кызылкумы, Каракалпакистан. Верхняя часть ходжакульской свиты (обн. СШД-8 и СШД-8а). Верхний мел, нижний сеноман (Несов, 1988а). Содержание остатков динозавров - 0.48-0.69% в пробах из 12214, 3522 и 2590 костей и зубов (данные Л.Б.Головневой и автора). Зубы *Deinonychosauria* (определение А.К.Рождественского по сборам автора). Мелкие *Troodon asiamicanus* sp. п.** из троодонтид (Несов, 1985б, табл.III, 16) (Табл.I, 23), ранее причислявшихся автором к роду *Pectinodon* (Несов, 1985а, Несов и др., 1987), еще до ревизии последнего. Зубы относительно некрупных карнозавров "*Laelaps*" sp. cf. "*L. explanatus* Cope или *Alectrosaurus* sp.** со значительной уплощенностью зубов с боков, как у тораозаврид. Когтевая

фаланга сегнозавра *Segnosauria* indet. ** (Табл.II, 6), относящегося, вероятнее всего, к иному, более мелкому виду, чем отмечаемый для нижнего - среднего альба раздела 4.1.2.29. Мелкий завропод с длинными узкими зубами (*Diplodocidae* или *Titanosauridae*)** (Табл.III, 10), зубы, а также остеодермы тазового щита анкилозаврид *Shamosauridae*** . Верхнезатылочная кость очень характерной формы, позвонки (Несов, 1977, 1981), зубы, фаланги пальцев очень небольшого гадрозаврида cf. *Giltmoreosaurus* sp.** Доминирует в динозавровом комплексе протоцератопсид *Asiaceratops salsopaludalis* Ness. et L.Kazn.** (Несов и др., 1989), ранее ошибочно причислявшийся к *Psittacosauridae* (Несов, 1981; Chure, McIntosh, 1989) (Табл.IV, 13-17; Табл.V, 1, 3, 6, 7, 10-13, 15-19; Табл.VI, 1, 7, 27, 28, 32, 36).

40. Х о д ж а к у л ь с а й *, Юго-Западные Кызылкумы, Каракалпакистан. Верхняя часть ходжакульской свиты. Верхний мел, нижний сеноман. Довольно крупный теропод "*Laelaps*" sp. cf. "*L. explanatus* Cope или *Alectrosaurus* sp.** со значительно уплощенными зубами, как у торозаврида. Зубы ?*Deinonychosauria*** (Несов, 1977), завропод с узкими длинными зубами**. Протоцератопсид *Asiaceratops salsopaludalis* Ness. et L.Kazn.** (Табл.V, 2, 4, 5, 8, 14). Зубы и позвонки гадрозаврида указаны как "*Gadrosaurus* sp." у С.С.Шульца (1972, рис.31). Позвонки из конгломерата окрестностей Ходжакуля, найденный А.Д.Архангельским (1931) (Рябинин, 1931а, рис.5) возможно происходит из этого места, но вероятнее из верхнего альба точки 4.1.2.29.

41. Ч е л п ы к (=Чолпык)*, останцовая гора (Табл.XIVa) к северу от западной оконечности хр. Султан-Увайс, Каракалпакистан. Верхняя часть ходжакульской свиты (обн. СЧ-1). Верхний мел, сеноман. Тероподы "*Laelaps*" sp. cf. "*L. explanatus* Cope или *Alectrosaurus* sp.** с латерально значительно уплощенными зубами, завроподы с тонкими и длинными зубами** (Табл.III, 11), анкилозавриды** (Несов, 1985б, табл.1, 9) (Табл.IV, 10), а также *Asiaceratops* sp.** из протоцератопсид (Табл.VI, 24), гадрозавриды** (Несов, 1977).

42. К а р а т е п а *, (небольшая возвышенность близ гор. Челпык), Каракалпакистан. Верхняя часть ходжакульской свиты. Верхний мел, сеноман. Гадрозавриды**, кости динозавров**.

43. Ц е п ь м е л к и х в о з в ы ш е н н о с т е й к с е в е р о - в о с т о к у о т о к р а и н ы п о с. К и п ч а к *, Каракалпакистан. Ходжакульская свита. Нижний?-верхний мел, альб? сеноман. Кости динозавров**. Такие же остатки найдены У.Юнусовым (устн. сообщ.), поблизости от дороги Нукус-Турткуль.

44. Ч у м ы ш к у л ь *, обрыв на северо-восточной окраине озера, недалеко от гор. Челпык, Каракалпакистан. Ходжакульская свита. Нижний-верхний мел, альб-сеноман. Кости динозавров**.

45. К а р а ч а д а л ы с а й *, овраг на восточной окраине хр. Султан-Увайс, Каракалпакистан. Верхняя(?) часть ходжакульской свиты. Верхний мел, сеноман. Гадрозавриды (указаны как "*Gadrosaurus* sp." у Шульца, 1972, рис.31).

46. К ы р к к ы з *, холмы с крепостью на вершине, восточнее хр. Султан-Увайс, Каракалпакистан. Верхние ходжакульской свиты. Верхний мел, сеноман. Кости средних по размерам теропод**, гадрозавриды** (Несов, 1980).

47. К у л к а л а *, холм между восточным окончанием хр. Султан-Увайс и возвышенностью Аязкала, Каракалпакистан. Верхние ходжакульской свиты. Верхний мел, сеноман. Гадрозавриды** (Несов, 1980).

48. Араван I, берег реки на юге Ферганской впадины, Кыргызстан(?). Красноцветные рыхлые глины, песчаники, гравелиты и конгломераты. Верхний мел, сеноман. Кости динозавров (Мартинсон, 1989, с.79).

49. Кылоджун (=Клаудзин)*, окрестности поселка, левобережье ручья Сарыкунгой, Юго-Восточная Фергана, Кыргызстан. Нижняя часть шариханской свиты. Верхний мел, сеноман. Кости гадрозаврид (Верзилин и др., 1970; Верзилин, Несов, 1978).

50. Гульча, к югу от Ферганской впадины, Кыргызстан. Нижняя часть шариханской свиты. Верхний мел, сеноман. Крупный фрагмент кости *Sauropoda?* (Рождественский, 1973; Рождественский, Хозацкий, 1967), кости динозавров, позвонки (Верзилин, 1967; Мартинсон, 1968, с.64).

51. Суфикурган* (окрестности поселка), левый берег р.Гульча, Кыргызстан. Шариханская свита. Верхний мел, сеноман. Крупная бедренная кость карнозавра*, находка П.В.Федорова. Кости динозавров**.

52. Чангет III*, Северо-Восточная Фергана, Кыргызстан. Шариханская свита. Верхний мел, сеноман. Крупный теропод*, гадрозаврид* (сборы П.В.Федорова).

53. Кара-Алма*, Северо-Восточная Фергана, Кыргызстан. Верхняя чангетская серия (ныне шариханская свита). Верхний мел, сеноман. Выветрелые и окатанные кости гадрозаврид, находки А.М.Обута (Симаков и др., 1957, с.54, 55, 93). Для той же части чангетской серии обломки костей динозавров указаны и в хр. Кочкор-Ата, видимо на левобережье р.Куршаб в Восточной Фергане.

54. Имеется 10 местонахождений без указаний названий с костями динозавров (в основном, гадрозаврид) в шариханской свите (верхний мел, сеноман) в Северо-Восточной и Юго-Восточной Фергане (Верзилин, 1976, рис.1), два из них (54а, 54б) - это точки близ пос. Ляган* и на р.Каракульджа (Верзилин, Несов, 1978, с.57). Два неназванных местонахождения (54в, 54г) с остатками динозавров отмечено на карте Н.Н.Верзилина (1975, рис. 3, III) в караалминской свите (верхний мел, средний-верхний сеноман) Северо-Восточной и Юго-Западной Ферганы, Кыргызстан и Таджикистан.

55. Каракульджа, примерно 15 км вверх по течению реки от одноименного поселка, Ферганская впадина, Кыргызстан. Караалминская свита. Верхний мел, сеноман. Кость (динозавра) длиной 1 м (Верзилин, 1967). В красноцветах обрыва реки (верхний мел, сеноман?) найдена часть голени крупного гадрозаврида (Мартинсон, 1968, с.59).

56. Сузак, восточная часть Ферганской впадины, Кыргызстан. Уровень ниже слоев с устрицами (Рождественский, Хозацкий, 1967). Верхний мел, сеноман. Часть скелета завропода (таз, крестец, бедренная кость) (Рождественский, Хозацкий, 1967; Рождественский, 1973).

57. Тускарь* (=Тускари), правый берег реки близ пос. Мешково, Курская область, Россия. Фосфатонесные пески и песчаники секменевской свиты. Нижний-верхний мел, альб-сеноман, но не сеноман-сантон (Weishampel et al., 1990a). В составе серии остатков имеются как кости неоген-четвертичных копытных млекопитающих (см. например, Kirpjanow, 1883, Tab.VI, 6), так и кости предположительно альб-сеноманского возраста. Одна из костей принималась за плечевую (Kirpjanow, 1883, Tab.IV, 4) и была отнесена к новому виду *Poekilopleuron schmidtii* Kirp. Позднее (Рождественский, 1973) она была переопределена как большая берцовая кость теропода *Megalosaurus* sp. Недавно находка отмечалась как *Theropoda* indet. (Weishampel et al., 1990a). Однако есть сомнение в

отнесении отмеченной кости тероподу, т.к. на ней (Kiprijanow, 1883, Tab.IV, 4B) есть нехарактерное для теропод щелевидное углубление, ограничивающее со стороны диафиза область контакта с другой костью. Фрагменты ребер (там же, Tab.IV, 1-3) не несут достоверных свидетельств принадлежности динозаврам, возможно они принадлежали морским рептилиям.

Видимо, это второе (по времени появления) указание на обнаружение остатков динозавров (но не их следов, см. Романовский, 1882) на территории СНГ. Название *Poekilopleuron* иногда принимается как младший синоним для *Megalosaurus* (Рождественский, Татаринов, 1964).

Ч.О.Марш (Marsh, 1897), посетивший музеи Санкт-Петербурга и Москвы и опросивший различных палеонтологов, не нашел и не узнал ничего, указывавшего на находки динозавров на территории тогдашней России. Возможно, искренне желая подтолкнуть россиян к поискам остатков динозавров и отражению их находок в экспозициях музеев, он писал "... динозавры России, подобно змеям Ирландии, известны только тем, что они отсутствуют" (перевод по А.Н.Рябину, 1915, с.134). Однако до его визита уже были опубликованы рисунок и описания следов динозавров, причисленных первоначально к верхнему триасу (ныне они относятся к средней юре) и называемых сейчас *Gabirutosaurichnus tianschanicum* (Rom.) (Романовский, 1882, 1884, 1890) (см. раздел 4.4.1.184). Задолго до визита Ч.О.Марша вышла в свет и статья с описанием упомянутых выше остатков с р.Тускарь (Kiprijanow, 1883), намного раньше его приезда было известно описание и рисунок фоссилии *Macrodontophion* с Украины, принятой за зуб и причисленной автором первоописания, в качестве одной из возможностей, к динозавру (Zborzewski, 1834) (см. разделы 4.1.1.13 и 4.5.205). Наше обследование р.Тускарь в 1984 г. показало, что на бечевнике и на дне реки в значительном количестве присутствуют зубы акул (*Hybodus* и др.) мелового возраста, обломки костей дотуронских ихтиозавров (группа вымерла на рубеже сеномана и турона), фрагменты фоссилизированных костей и зубов хоботных и грызунов (вероятно неоген-четвертичного возраста) и кремневые орудия разной степени совершенства обработки. По-видимому часть материалов, изучавшихся В.Киприяновым, происходит не из коренной породы мелового возраста. Целесообразно переизучение материалов с их ревизией.

58. Дж и р а к у д у к I*, участок относительно ровной местности с неглубокими оврагами к северо-северо-востоку от одноименного поселка, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Слой красноцветов (верхний мел, нижняя часть нижнего турона) ниже пачки морских голубоватых глин и алевролитов, но выше достоверно сеноманских отложений. Слой находится в пределах уждудукской свиты. Кости гадрозаврид**, зуб мелкого теропода**, кости динозавров**. В верхней части слоя есть гастролиты** предположительно (см. Stokes, 1982; Gillette, 1990) от динозавров. В очень своеобразном комплексе представлены организмы, как типичные для сеномана или эоцена средних широт Азии (черепахи *Carettochelyidae*), так и характерные для позднего турона - коньяка (толстопанцирные черепахи *Lindholmemyx* и скат *Myledaphus*). Относятся ли эти данные к смешанному ориктокомплексу разновозрастных организмов или к необычному по составу фаунистическому комплексу сосуществовавших в одно время организмов, окончательно решить трудно. Однако, существование кареттохелиид рода *Anosteira*, резко отличавшихся от сеноманских *Kizylkumemyx* известно нам для турона (возможно, нижнего турона) Восточных Кызылкумов (сборы А.И.Шевнина в шахте), и, вероятно, с гряды

Джаман-Кокча в Каракалпакистане и из окрестностей пос. Кулкудук в Центральных Кызылумах, Узбекистан. Если отмеченный раннетуронский комплекс действительно отличен от сеноманского и позднетурон-коньякского, то он может содержать еще неизвестных динозавров.

Вдоль обрывов Джиракудука по участкам щебнистой пустыни из Бухары в Хорезм по местам с бесчисленными родниками Мынбулакской впадины проходило одно из ответвлений караванных путей. Ныне, как и в прошлом, динозавровые кости и их фрагменты (особенно часто позвонки) выносятся селями из оврагов на равнину и здесь они нередки среди мелкого щебня постоянно нарастающих пологих конусов выноса. Эти остатки хорошо заметны и поэтому известны местному населению. Весьма вероятно, что они попадались и людям двигавшимся с караванами товаров из Китая. Думается, что среди "рыбьих зубов", экспортировавшихся Хорезмом в более южные страны (см. Массон, 1934) могли быть не только поступавшие с севера бивни мамонтов, но и действительно зубы, принадлежавшие древним рыбам, а также рептилиям, широко известным на Востоке в качестве лечебного средства. Упоминаемая М.Е.Массоном молва о костях исполинов в пределах современной центральноазиатской части СНГ, вне сомнений, формировалась, в основном, не на основе относительно редких в этих пределах остатков древних хоботных, а более вероятно, по находкам остатков динозавров (достаточно обычным в ряде районов Узбекистана, Кыргызстана и Таджикистана), возможно и послужившим основой поверий о драконах "аждархо" у хивинских узбеков и "айдахар" у казахов, населяющих ныне значительную часть Центральных Кызылкумов.

59. К и ч и к - К а р а к о л (ручей), левый приток р.Гульча, 17 км к юго-западу от пос. Суфикурбан, Южный Кыргызстан. Нижняя часть устричной толщи. Верхний мел, нижний турон. Зуб очень молодой (новорожденной?) особи гадрозавриды* из пробы промывных на сите глин (находка В.Н.Филичева).

60. Кампыр-Рават (см. также раздел 4.1.2.27), поселок на р.Карадарья, восточная часть Ферганской депрессии, Кыргызстан. Костеносная брекчия в основании экзогировых слоев (верхний мел, нижний турон), сложенная обломками костей динозавров (Симаков и др., 1957, с.57, 58; Юрьев, 1954а), ранее уровень с костями относился к сеноману (Безобразова, 1929). Находки П.Д.Трусова, 1928 г.

61. Учкудук, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Серые глины учкудукской свиты. Верхний мел, нижний турон. Крупные кости (возможно, от динозавров или плезиозавров) (материал В.Б.Сапожникова и Н.П.Ковалевой).

62. Т ю л ь к е л и *, холм в 80 км к северу от пос. Джусалы, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Серовато-желтые и серые глины в основании нижней трети жиркиндекской свиты. Верхний мел, нижний турон. Довольно крупные тероподы с латерально сильно уплощенными зубами (*Alectrosaurus?*)*, завроподы***, гадрозавриды**.

Т а м ж е *, но в основании средней, песчанистой трети жиркиндекской свиты. Верхний мел, нижний турон. Комплекс динозавров, как предыдущий, но кроме теропод**, *Sauropoda?*** есть еще и *Gilmoresaurus* sp. cf. *G. arkhangel'skyi***.

Т а м ж е *, средняя часть жиркиндекской свиты. Верхний мел, верхний турон - коньяк. Латерально сильно уплощенные зубы карнозавров**, кости теропод**, гадрозаврид**.

63. Б у к а н т а у, хребет в Центральных Кызылумах, Узбекистан. Серые глины джейрантуйской свиты. Верхний мел, нижний турон. Кости

тетрапод (Музафарова, 1963), среди которых могут быть кости и от динозавров, в основании свиты найдены кости (Стратиграфический словарь, 1979) без указания систематической принадлежности.

64. Кулкудук^{*}, 1-1.5 км к югу или юго-востоку от поселка, юг гор Букантау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, нижний турон. Анкилозавриды?^{*}, гадрозавриды^{**} (материалы И.М.Абдуазимовой и автора). В составе комплекса отмечены необычные черепахи семейства *Carettochelyidae* (как для разделов 4.1.3.58 и 4.1.3.65).

Там же, верхний турон? - коньяк? Крупные тероподы^{*} со значительно уплощенными с боков зубами, анкилозавриды^{*}, гадрозавриды^{*} (материал И.М.Абдуазимовой).

Там же, основание биссектинской свиты. Верхний мел, верхний турон - коньяк. Ламбеозаврины и неопределимые точнее гадрозавриды^{*}, завроподы^{*}, анкилозавриды^{*} (сборы И.М.Абдуазимовой).

65. Джаман-Кокча I^{*}, гряда к востоку от хр. Султан-Увайс и бугров Кырккыз и Аязкала, Каракалпакистан. Предположительно нижняя часть бештубинской свиты. Верхний мел, нижний турон. Позвонки динозавров^{**} (Несов, 1977).

66. Мансурата I, склон возвышенности в Приташкентских Чулях, Южный Казахстан. Средняя или верхняя части верхнечанакской подсвиты. Верхний мел, нижний турон (Беленький, Миркамалова, 1965). Бурые глины, оранжевые пески и конгломераты. Кости пресмыкающихся (видимо имелись в виду остатки динозавров) (Беленький, 1961, с.47, 49).

Там же, вероятнее всего в суксукской свите (Беленький, 1961, с.53) в фиолетово-розовых песчаниках найдены кости динозавров.

67. Айгырбулак, колодец в хр. Кульджуктау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Песчаники верхнего мела, турон (Винокурова, Жукова, 1962). Когтевая фаланга динозавра (теропода или орнитопода), позвонки динозавров (определение А.Н.Криштофовича).

68. Азнек, окрестности колодца в Каракатинской впадине, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, турон. Кости динозавров^{*} (определение возраста и сборы Н.В.Шабниной, Л.Н.Шавлис).

69. Тайкариши, бугор примерно в 60 км к югу от Кулкудука и от хр. Букантау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Базальная часть биссектинской свиты. Верхний мел, верхний турон. Кости крупных теропод^{*}, анкилозаврид^{*}, гадрозаврид^{*} (материал И.М.Абдуазимовой).

70. Джиракудук II^{*}. (=Биссекты, =Кульбеке, =Джаракудук), обрывы к северо-востоку и востоку от одноименного поселка и заброшенного колодца (Архангельский, 1916; Соседко, 1937, 1938; Рождественский, 1964), Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Основание биссектинской свиты (данное формальное название заменило бывшее неформальное - тайкаршинскую пачку, Несов, 1990). Верхний мел, верхний турон. Белеутинская свита (см. Weishampel et al., 1990a, p.128, locality 354) здесь не распространена. А.Д.Архангельский (1916) указал, что нашел кости рептилий примерно на этом уровне, в нижней части песчаной толщи. Материал был описан (Рябинин, 1931a) как относящийся к дистальной части плечевой кости *Ceratopsidae* и к разным костям *Hadrosauridae*, причисленным к *Cionodon? kysylkumense* Riab. Один из позвонков данной серии принимается за лектотип (Рябинин, 1931a, табл.II, 1), являющийся носителем названия вида (см. также раздел 3). Этот вид, представленный также новыми материалами из типового местонахождения, но с более высоких уровней (Табл.IX, 11?, 13, 14?, 16; Табл.XI, 4 и др.), отнесен к ламбеозавринам^{**}. Доминируют на данном, нижнем уровне остатки много

более примитивного гадрозаврида - *Gilmoreosaurus arkhangelskyi* sp. n.** , принадлежавшего подсемейству гадрозаврии или даже еще более низкой ступени эволюции (плезмону) в составе семейства. На этом же уровне отмечены предполагаемые гастролиты динозавров**. Голотип цератопсида *Turanoceratops tardabilis*** (Несов и др., 1989, табл.VII, 21), а также остатки некрупного карнозавра *Alectrosaurus* sp.** с латерально сильно уплощенными зубами, позвонки и челюсти гадрозаврида** были найдены в 1 м выше подошвы свиты.

Уровень в 26 м от подошвы свиты* (обн. ЦДЖ-17а, ЦДЖ-17г). Верхний мел, верхний турон. Содержание остатков динозавров здесь 0.37 - 1.60% в пробах из 5923, 6957 и 4023 костей и зубов позвоночных (данные Л.Б.Головневой, Е.И.Бычковой и автора). Зубы *Coeluroidea*** (Несов, 1981а, б, рис.Х, 12) (Табл.II, 10), *Deinonychosauria*** , cf. *Aublysodon* sp.** (см. Lehman, Carpenter, 1990; Weishampel et al., 1990а, fig.6, 26), нижние челюсти *Caenagnathasia martinsoni* Currie, Godfrey et Ness.** (Caenagnathidae, Oviraptorosauria) (Табл.II, 16) (Currie et al., 1993), крестец овирапторозавра или орнитомимида (Табл.III, 1). Здесь же представлены довольно крупные тероподы *Alectrosaurus* sp.** (Табл.I, 1, 3, 5, 6, 7?, 8, 10?, 11?; Табл.II, 13?, 14?; Табл.X, 9?, 10?) со значительно уплощенными зубами, но с увеличенным числом зубов в верхней челюсти в сравнение с более крупными карнозаврами второй половины позднего мела; орнитомимиды** (Табл.II, 19 и др.), сегнозавры *Segnosauria* indet. ** (Табл.I, 13; Табл.II, 1, 2, 4), завроподы с тонкими, длинными, "карандашоподобными" зубами (Несов, 1981а), анкилозавры** (Табл.IV, 6), мелкие орнитоподы**, по строению коронок зубов сходные с гипсилофодонтидами (Несов, 1981б, рис.Х, 13) (Табл.X, 19-23). Диагностируются здесь и гадрозаврин *Gilmoreosaurus arkhangelskyi* sp. n.** (Табл.VIII, 2, 3?, 6, 7, 9?; Табл.IX, 2, 4, 7-10, 14?; Табл.X, 3?, 4?, 5, 11?-14?; Табл.XI, 1, 2). Найдены зубы (Несов, 1985б, табл.II, 4) и позвонки *Lambeosaurinae*** , остатки *Turanoceratops tardabilis* Ness. et L.Kazn.** (Табл.VII, 2-4, 15-18), относящегося к *Centrosaurinae* (Chure, McIntosh, 1989; Lehman, 1991), но ранее, до ревизии состава подсемейств цератопсид, включавшегося в *Monocloniinae* (Несов, 1981а), мозговая коробка некрупного цератопсида (см. главу 3). Найдены здесь предположительно гастролиты динозавров**.

Уровень примерно в 52 м выше подошвы свиты* (обн. ЦБИ-4). Верхний мел, коньяк. Ранее нередко всю свиту относили к верхнему турону (см., например, Пятков и др., 1967) или к нерасчлененному верхнему турону - сантону (Сочава, 1968). Динозавры, в основном те же, что и для уровня 26 м выше подошвы. Кроме того, найдены бедренная кость *Archaeomithomimus(?) bissektensis* sp. n.** (Табл.II, 7) и мозговая коробка некрупного дремозаврида** (Табл.II, 17), довольно обычны здесь остатки анкилозавров** (Табл.IV, 4, 5, 11), очень мало остатков цератопсид** (Табл.VII, 19) и гадрозаврида**. Очень своеобразен комплекс млекопитающих отсюда.

Уровень примерно в 57 м выше подошвы свиты* (обн. ЦБИ-14, нижняя часть обн. ЦБИ-17). Верхний мел, коньяк (Несов, 1988а). Состав этого комплекса с двух уже упомянутых для биссектинской свиты Джиракдука отчасти сходен с известным из формации Ирэн-Дабасу Северного Китая (Рождественский, 1966; Weishampel, Horner, 1986; Mader, Broadley, 1989; Smith, Galton, 1990; Currie, Eberth, 1993) и из верхней части байнширзинской свиты Монголии.

На данном уровне отмечены Coeluroidea**, дromeозавриды (см. Ostrom, 1969) небольших размеров. Судя по относительно широкой и укороченной верхнечелюстной кости (предположительно молодой особи) последние были с более широкой и, возможно, несколько более короткой ростральной частью черепа, чем у *Deinonychus antirrhopus* (Ostrom, 1969) (находка автора, определение С.М.Курзанова). Зубы дейнонихозавров (Табл.II, 11) отсюда принадлежат, возможно, тому же виду, что и мозговая коробка (Табл.II, 17). Имеется указание на обнаружение нижних челюстей орнитомимид (Рождественский, 1964). Однако, ныне эти находки желательно было бы проверить на принадлежность не только орнитомимидам, но и архаичным овирапторозавриям семейства *Saelagnathidae*. Здесь же обнаружена когтевая фаланга, возможно от I пальца кисти овирапторозавра (Табл.II, 8). Найдены латерально сильно уплощенные, текодонтные зубы проблематичного теропода (или костистой рыбы из *Saurodontidae*), названного *Asiamericana asiatica* sp. n. (Табл.II, 9). Здесь же отмечается присутствие в комплексе умеренно крупных теропод с латерально сильно уплощенными зубами, как у торвозаврид (сравни с Britt, 1991), они причислены нами к *Alectrosaurus* sp.** (Табл.I, 19?, 20), остатки молодого теропод**. В составе комплекса этого уровня есть еще зубы теропод cf. *Aublysodon* sp.** (см. Lehman, Carpenter, 1990; Weishampel et al., 1990a, fig.6.26 и данные Currie, Eberth, 1993 о принадлежности *Alectrosaurus* к *Aublysodontinae*), *Euronychodon asiaticus* sp. n.** (Несов, 1985б, табл.II, 16; 1986, рис.3.3), cf. *Richardoestesia* sp.** (Currie et al., 1990; Rowe et al., 1992). Представлены здесь хвостовые позвонки cf. *Dryptosaurus* sp. или cf. *Hypsibema?* sp.** (Табл.III, 6) (см. Gallagher, 1990, fig.11), возможно они относятся к сегнозаврам или близкой к ним группе. Есть здесь когтевые и предкогтевые фаланги (Табл.II, 3), позвонки, сильно расширенные дистальные части плечевых костей, позвонки и зубы сегнозавров *Segnosauria* Indet. ** Возможно последним принадлежит также сильно пневматизированный базисфеноид, а также лобная кость (Табл.II, 12). Отмеченный здесь вид сегнозавров иной, с существенно меньшими размерами когтевых фаланг, чем в раннем-среднем альбе Каракалпакистана (Ходжакуль), но возможно тот же, что и в туроне-коньяке Ирэн-Дабасу в Китае (Mader, Broadley, 1989). Представлены здесь позвонки, когтевые фаланги и зубы завропод (cf. *Diplodocidae* или cf. *Titanosauridae*** (Несов, 1985б, табл.II, 7) (Табл.III, 2), как остатки очень юных экземпляров (диаметр зубов около 2 мм), так и остатки крупных взрослых особей (с телами позвонков около 38-40 см). Есть анкилозавриды**, гадрозаврин (или еще более примитивный представитель *Hadrosauridae*) *Gilmoresaurus arkhangelskyi* sp. n.** (Несов, 1986, рис.2, 5) (Табл.VIII, 1, 8?, 19?; Табл.IX, 3, 5, 6, 12?, 17), а также редкие зубы и позвонки довольно крупных *Lambeosaurinae***. Весьма редки зубы мелких cf. *Protoceratopsidae***, есть цератопсид *Turanoceratops tardabilis* Ness. et L.Kazn.** (Несов, 1986, рис.2, 4). Один зуб весьма сходен с известным из верхов нижнего мела Техаса (Winkler et al., 1990b, fig.9.1). Есть предполагаемые гастролиты динозавров**.

Семейство цератопсид с разной степенью сомнения отмечались для местонахождения А.Н.Рябининым (1931а) и А.К.Рождественским (1964). Последний автор позже склонялся к анкилозавровой природе рогоподобных костных остатков из верхнего мела центральноазиатского региона страны. Этот уровень и другой, в 26 м выше подошвы биссектинской свиты (в прошлом, как уже отмечалось, называвшейся тайкаршинской пачкой, но не белеутинской свитой (Weishampel et al., 1990a, p.128, 308, 313)), является

наиболее вероятным для находки мозговой коробки *Itemirus medullaris* Kurz. (Курзанов, 1976, 1987, рис.37). Эту находку следует датировать верхним туроном коньяком, теропод этот может не относиться к карнозаврам (Weishampel et al., 1990a, p.313) или быть тираннозавридом (Chure, Madsen, 1993), но по всей видимости его родовое название не является младшим синонимом для *Alectrosaurus*. В целом разнообразие динозавров в данном и многих других комплексах позднего мела Туранской плиты и Ферганской впадины оказывается весьма малым, в сравнение с остальными позвоночными того же временного интервала, известными по остаткам (сместе с динозаврами их бывает до 50-60 и более семейств). По массе фосфатов, одномоментно сосредотачивавшихся в скелетах разных живых позвоночных, динозавры тоже, в основном, отнюдь не лидировали. На этом уровне, а также вышележащем (см. о нем ниже) довольно часто отмечаются случаи былого сверления костей динозавров двустворчатыми моллюсками Pholadidae или близкими формами. Очевидно, бурение костей имело место после первого их захоронения в мелкозернистой, достаточно плотной породе (до перерождения в песчаные осадки). Случаи бурения костей глубокими, округлыми в сечении ходами в верхнем мелу Северной Америки (Rogers, 1992) тоже могли быть связаны с деятельностью солоноватоводных фоладид или близких к ним пелеципод, но не жуков-падаляев.

Уровень в 8-12 м выше от обн. ЦБИ-14 (обн. ЦБИ-5а)*. Верхний мел, коньяк. Состав динозавров тот же, что и на предыдущем уровне (см., например, Табл. I, 2, 5; Табл. II, 15 и Несов, 1986, рис. 1, 7). В рыхлых желтых песках залегающих в верхней части 4-х метрового интервала, отнесенного к ЦБИ-5а, найдены кости дистальной части задней конечности одной особи крупного гадрозавриды**, находившиеся как в сочленении друг с другом, так и в непосредственной близости друг от друга. Они вытянуты песчаным пльвуном в линию длиной около 3.5 м с северо-востока на юго-запад. Пока это единственная находка динозавровых остатков Джиракудука (из не принадлежавших черепу, атласу-эпистрофею, поясам конечностей и крестцу) находящихся в естественном сочленении друг с другом.

Уровень близ верхней кромки биссектинской свиты (обн. ЦБИ-7а)*. Верхний мел, коньяк-нижний сантон. Довольно крупные тероподы *Alectrosaurus* sp.** с латерально значительно уплощенными зубами, гадрозавриды**, кости динозавров**.

Отмечается сходство состава ориктокомплексов Джиракудука с кампанмаастрихтскими в Северной Америке (Несов, 1979), что может быть связано с распространением некоторых азиатских позвоночных в западной части Северной Америки при термическом максимуме конца сантона первой половины кампана (Герман, 1988; Несов, Головнева, 1990).

Там же, айтымская свита*. Верхний мел, сантон. Кости гадрозавриды**.

Там же, джетымтауская пачка*, несколько метров ниже слоя желтоватых известковистых ракушняков. Верхний мел, верхний сенон или кампан? Кости динозавров**.

71. Карамурун*, северо-восточная часть хр. Букантау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Биссектинская свита. Верхний мел, верхний турон коньяк. Крупные зубы теропод**, уплощенные, как у торвозавриды, гадрозавриды**.

72. Еддум, урочище на юге хр. Аристантау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, верхний турон коньяк. Мелкие тероподы* (зубы), гадрозавриды* (сборы И.М.Абдуазимовой).

73. Тюланташ, обнажения близ середины пути от гор Кокпатас к западной окраине хр. Ауминзатау. Биссектинская свита? Верхний мел, коньяк. Анкилозавриды*, гадрозавриды* (материал Ю.Н.Корниенко).

74. Питияк*, левый берег р.Аму-Дарья, Туркменистан. Верхний мел, коньяк. Кости динозавров (материал А.П.Вадило и автора).

75. Бзоубай*, возвышенности близ поселка в юго-западных Кызылкумах, Узбекистан. Верхний мел, коньяк. Кости динозавров**.

76. Тамды - Труба, поселок и возвышенность в 40 км к югу от г. Учкудука, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Биссектинская свита? Верхний мел, верхний турон-коньяк?-сантон. Анкилозавриды*, гадрозавриды (ламбозаврины?)* (сборы И.М.Абдуазимовой).

Там же, основание айтымской свиты. Верхний мел, сантон. Мелкие тероподы*, карнозавры*, анкилозавриды* (доминируют), гадрозавриды* (сборы И.М.Абдуазимовой).

77. Даугызтау I*, небольшой одиночный овраг в 9 км к югу от пос. Даугызтау, к западу от дороги, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, верхний турон сантон. Крупные тероподы с латерально значительно уплощенными зубами**, гадрозавриды**.

78. Котурбулак, поселок в восточной части Бетпақдалы, на северо-восточном склоне хр. Малый Каратау, Казахстан. Песчаники буралкёнынтузской свиты или котурбулакская свита (Никифорова, 1960). Верхний мел, верхний турон - сантон или коньяк?-сантон. Дейнодонтиды, анкилозавриды, крестец гадрозаврида (Никифорова, 1960).

В карьере близ этого поселка в песках котурбулакской свиты (верхний мел, верхний турон - сантон) известны кости гадрозаврид (Цирельсон и др., 1986, с.105).

79. Бешбулак, 2 км к запад-юго-западу от поселка, северо-восточная часть Центральных Кызылкумов. Верхний мел, верхний турон сантон. Позвонок гадрозаврида* (сборы Н.П.Коломийцева).

80. Джамануру, 3-3.5 км к западу от одноименного поселка, северный склон хр. Букантау, Узбекистан. Верхний мел, верхний турон сантон. Кости динозавров (включая позвонки гадрозаврид)*. Сборы Я.Б.Айсапова.

81. Даугызтау II*, серия обнажений в 3-4 км к западу от пос. Даугызтау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, верхний турон - сантон. Позвонки гадрозаврид**, кости динозавров**.

82. Тассуеккоба, обнажения на плато и к западу от него по долине р. Чу, Казахстан. Песчаники буралкёнынтузской свиты (Никифорова, 1960, фиг.24). Верхний мел, верхний турон-сантон. Кости динозавров (Никифорова, 1960, с.57). В том же регионе неопределимые кости указаны для сора Карой (Никифорова, 1960, с.56), такое же название давалось точке 4.1.3.144.

83. Малый Караколь, 14 км западнее поселка, Бетпақдала, Казахстан. Песчаники буралкёнынтузской(?) свиты. Верхний мел, сантон? Обломки костей динозавров (Никифорова, 1960, с.59).

84. Коскудук*, северо-западная окраина впадины Караката, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, верхний турон сантон. Кости динозавров, в том числе, гадрозаврид**.

85. Геёсу, река в Северной Армении. Верхний мел, коньяк - сантон по находкам аммонитов (данные о возрасте и находка А.А.Атабекяна).

Трубчатая кость конечности теропода*. Это первая находка остатка динозавра в Армении.

А.К.Рожественский (1973) указывал без уточнений на находки наземных рептилий в морских отложениях Кавказа.

86. К а й н а р б у л а к , 3-4 км к западу от пос. Кайнарбулак, левый берег р.Джаманкитай, юго-западный склон хр. Каратау, Казахстан. Котурбулакская свита. Верхний мел, коньяк сантон или сенон (Стратиграфический словарь, 1979). Кости динозавров (устн. сообщ. О.А.Федоренко). Возможно, это та же самая точка, что и 4.1.3.78.

87. Д ж а л п а к ш и , гора на южном склоне хр. Джетымтау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Кынырская свита. Верхний мел, коньяк-сантон. Анкилозавриды*, гадрозавриды* (сборы И.М.Абдуазимовой).

88. Ж а л д ы р б а с - Т а к ы р , район кол. Бешкудук, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхняя часть кынырской свиты. Верхний мел, коньяк-сантон? Крупные тероподы с латерально значительно уплощенными зубами*, средние по размерам тероподы*, анкилозавриды*, гадрозавриды с чертами сходства с *Gilmoresaurus** (доминируют) (сборы И.М.Абдуазимовой).

89. К а н с а й * (близ родн. Кызылбулак или в пространстве от пос. Акташ до пос. Кызылбулак, Рождественский, 1977). Северо-Западная Фергана, Таджикистан. Яловачская свита, возможно, лишь ее верхняя часть. Возраст не сеноман-турон (Рождественский, 1964), а верхний мел, сантон (Рождественский, 1977). Последняя датировка подкреплена определениями Г.Г.Мартинсона солоноватоводных пелеципод *Trigonioidoidea*. Она принимается и нами для обн. ФКА-7а (Несов, 1988а) и ряда других точек, соответствующих "нижнему костеносному горизонту" А.К.Рождественского (1977). Содержание остатков динозавров здесь 1.9% в пробе из 4133 зубов и костей позвоночных (данные М.В.Назаркина, Л.Б.Головневой и автора). Остатки динозавров в основном приурочены к "нижнему" и "верхнему костеносным горизонтам" (Рождественский, 1969). Три вида хищных динозавров (Рождественский, Хозацкий, 1967), дромеозавриды (Д.А.Рассел, перс. сообщ., 1988), нижние челюсти примитивного орнитомимида (Рождественский, 1969, 1977), необходимо проверить возможность их принадлежности не только орнитомимидам, но и примитивным овирапторозаврам из семейства цеаигнатид; cf. *Oviraptoridae* (Д.А.Рассел, перс. сообщ., 1988). Крупные кариозавры с вычисленной длиной тела 10-11 м и черепом около 1 м (Рождественский, 1977), тероподы со значительно уплощенными зубами cf. *Alectrosaurus* sp.** и видимо реже тираннозавриды с относительно толстыми зубами**, зубы с широкой (спереди назад) и низкой коронкой от значительно более мелких хищников (Рождественский, 1977), завроподы с длинными тонкими зубами, обладавшими относительно гладкой эмалью, из диплодоцид или титанозаврид**. Остатки завропод указывались отсюда ранее (Рождественский, Хозацкий, 1967), но такое определение ставилось под сомнение (Рождественский, 1977). Их присутствие подтвердилось нашими находками 1981 и 1985 гг. Зубы анкилозаврид** (Несов, 1988а; Несов и др., 1989), нижняя челюсть и другие остатки небольших гадрозаврид из *Lambeosaurinae*, длиной 5-6 м (Рождественский, 1977). Зубы cf. *Nyrilophodontidae*** (Несов, 1988а). Кости (Вялов, 1945б; Вялов и др., 1947; Верзилин, Несов, 1978).

90. К ы з ы л п и л ь а л ь * (=Исфара II, Несов, 1980), правобережье р.Исфара, севернее одноименного поселка, Юго-Западная Фергана, Таджикистан. Яловачская свита. Верхний мел, нижний сантон. По

определения И.А.Ефремова (Пояркова, 1969, с.136) отсюда известны *Coeluridae*, *Ornithomimidae*, *Ankylosauridae*, *Hadrosauridae*. Встречены здесь зубы дейнонихозавров** (Несов и др., 1987), лобная кость троодонтида *Troodon isfarensis* sp. n.** (Табл.III, 12), завропод с тонкими, карандашеподобными зубами**.

Там же, нижняя часть палванташской свиты*. Верхний мел, верхний сантон - нижний кампан. Гадрозавриды*. Динозавры (Вялов, 1945а, б; Вялов и др., 1947; Хозацкий, 1957).- Кости динозавров отмечены нами и в одной точке в междуречье Исфара и Шорсу на продолжении полосы обнажений, тянущихся на восток от ур. Кызылпиляль.

91. З а м у р а т ш ь * (=Исфара I, Несов, 1980), левобережье р.Исфара южнее одноименного поселка, Юго-Западная Фергана, Таджикистан. Яловачская свита. Верхний мел, нижний сантон. Кости динозавров**. По-видимому это место имелось в виду (Симаков и др., 1957, с.72) при сообщении о костях динозавров на этом уровне в Западной Фергане, хотя это, судя по тексту, могли быть и Кызылпиляль (см. раздел 4.1.3.90), Сельрохо, Аксарай или Тогап.

92. Наукатская впадина (южнее Ферганской депрессии), вероятно близ г. Наукат (=Ноокат), Кыргызстан. Верхняя часть яловачской свиты. Верхний мел, сантон. Гадрозавриды (Пояркова, 1969, с.192). Обломки костей динозавров в красноцветных песчаниках и конгломератах отмечались близ г. Наукат Г.Г.Мартинсоном (1968, с.56). Обломки крупных костей динозавров указывались для междуречья рр. Исфайрам и Сох близ пос. Кан (Симаков и др., 1957, с.68).

93. А р а в а н II, правый берег реки к северо-востоку от г. Иски-Наукат, юг Ферганской впадины, Кыргызстан. Яловачская свита. Верхний мел, сенон. Кости динозавров* (находка Д.В.Борхвардта).

94. Ч а н г е т IV*, близ устья руч. Бокай, Ферганская впадина, Кыргызстан. Яловачская свита. Верхний мел, нижний сантон. Зубы тираннозаврид с толстым основанием (мало уплощенные с боков)*, завроподы*, гадрозавриды* (сборы П.В.Федорова и автора) (Несов и др., 1990).

Л.И.Хозацкий (1957) указывал остатки динозавров в районе руч. Маркай, но там обнажена в основном лишь юра (возможно данные относятся тоже к району несколько ниже по течению, близ руч. Бокай).

95. Имеется 7 неназванных местонахождений с остатками гадрозаврид и других динозавров в яловачской свите (верхний мел, сантон) в северо-западной, юго-западной частях Ферганской впадины (Симаков и др., 1957, с.58) и в юго-восточной части той же депрессии. Одно из них, возможно, находится близ пос. Адрасман (95а), где З.Н.Пояркова (1965) находила неопределимые остатки костей. В одном из семи местонахождений остатки динозавров отмечаются и для нижнепалванташской подсвиты. Верхний мел, сантон - нижний кампан (см. также раздел 4.1.3.122). Несколько дополнительных точек для яловачского времени см. у Н.Н.Верзилина (1975, рис.3, IV). Г.Г.Мартинсон (1969, с.19) указал на наличие костей динозавров в яловачской свите неназванного местонахождения Восточной Ферганы.

96. Ш а т ы р т ю б е I* (=Шатыртау), овраг в 3-3.5 км к югу от одноименного изолированного холма к югу от хр. Джетымтау II и к юго-востоку от хр. Букантау, район кол. Муллалы, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел, сантон. Средние по размерам тероподы (зубы и позвонки)**, завроподы с тонкими зубами**, гадрозавриды (гадрозаврины? и ламбозаврины)** (Несов, 1989). Местонахождение найдено

Р.Н.Джамалетдиновым, сборы автора. Здесь, в частности, в кымырской свите весьма обычны повреждения костей сверлящими солоноватоводными пелециподами Pholadidae. Остатки залегают по типу "channel-lag", будучи окатанными и сосредоточенными на одном уровне, соответствовавшем дну широкого пролива или межбассейновой протоки, ориентированной на северо-северо-запад.

97. Ш а т ы р т ю б е II, 1 км к востоку от указанного холма. Верхний мел, сантон и нижний кампан. Гадрозавриды*, кости динозавров* (сборы И.М.Абдуазимовой).

Тот же район, относительно высокая часть местной толщи верхнего мела, кампан-нижний маастрихт. Анкилозавриды*, гадрозавриды* (сборы И.М.Абдуазимовой).

98. М у й н а к, западный склон бывшего полуострова на юге Арала, Каракалпакистан. Песчаники с *Amphidonte asiatica*. Верхний мел. Кости завропод* (сборы И.М.Абдуазимовой).

99. С ю к - С ю к * (=Сёк-Сёк), окрестности колодцев на юге Чимкентской области, в 10-12 км к северу от станции Джилга (=Жылга), Казахстан. Нижняя часть дарбазинской свиты (Рождественский, 1964а). Сюзсюкская свита (Стратиграфический словарь, 1979), но не белеутинская свита (Рождественский, 1971, с.30). Верхний мел, сантон. Возраст ранее считался моложе, чем для *Jaxartosaurus* в Алымтау (Рождественский, 1971) и относился к нижнему сантону (Rozhdestvensky, 1977), но это не верхний турон (Беленький, Миркамалова, 1965) и не сеноман-турон (Рождественский, 1964б; Рождественский, Хозацкий, 1965). Трубчатая кость мелкого теропода* и умеренно толстый зуб крупного теропода* (находки А.О.Аверьянова), длинный, узкий зуб завропода*, ламбеозаврин (Рождественский, Хозацкий, 1965), отмечавшийся как гадрозаврид (Беленький, Миркамалова, 1965; Беленький, Рождественский, 1963) или как *Procheneosaurus convincens* Rozh. (Рождественский, 1968а; Шилин, Суслов, 1982). Последнее название рассматривается как младший синоним для *Jaxartosaurus aralensis* Riab., известного из Алымтау (Weishampel et al., 1990а, р.129), или как *Corythosaurus convincens* (Rozh.) (Maryanska, Osmolska, 1984). С обнаружением скелета молодой особи "*P.*" *convincens* стратиграфически выше так называемого "динозаврового горизонта", установленного Е.В.Ивановым в 20-е годы (Стратиграфический словарь, 1979, с.378; Рождественский и др., 1987) стало ясно (Рождественский и др., 1987), что перемычка динозавровых остатков из мела в палеоген (Ефремов, 1944) был не столь грандиозен, как представлялось ранее (см. раздел 4.2). Факты против единства "динозаврового горизонта" см. и у Г.Г.Мартинсона (1968), который находил кости динозавров в гравелитах, песчаниках и глинах и в залегающих на них конгломератах (обе толщи подстилают слой со скелетом "*P.*" *convincens* в Сюз-Сюке). Присутствие углублений диаметром до 15 мм на костях скелета "*P.*" *convincens* (Беленький, Рождественский, 1963), заполненных порошковой массой розового цвета, возможно было связано с бурением пелеципод-фолаид или близких к ним примитивных форм в мелкозернистом грунте, который был затем заменен песком.

Неизвестный уровень в пределах сантона-нижнего кампана. Челюсть с зубами с зазубренностью кромок типа *Asiamericana* (костистые рыбы из завродонтид или теропода).

100. А л г а б а с, близ Ташкента у границы Казахстана с Узбекистаном. Сюзсюкская свита. Верхний мел, сантон. Крупные кости (динозавров?)

(материал и определения Н.Н.Костенко, В.Б.Сапожникова и Н.П.Ковалевой).

101. **Богонале** * (=Богоналы), юго-западный склон горы в Приташкентских Чулях, Южный Казахстан. Гравелиты и конгломераты в верхних красных песчаниках. Верхний мел, сантон. Остатки динозавров (Мартинсон, 1968, с.29).

102. **Дарбаза** *, 2-3 км к северо-северо-западу от одноименной станции железной дороги, Южный Казахстан. Сюксюкская свита или нижняя часть дарбазинской свиты(?). Верхний мел, сантон или нижний кампан? Остатки гадрозавриды из красных песчаников (находки В.Б.Сапожникова и Н.П.Ковалевой). Кость гадрозавриды(?) из серых песчаников (находка Б.В.Приземлина).

103. **Абдурасай** и **Сюреньатай**, район Чаткальского хребта, Узбекистан? Сюксюкская свита. Верхний мел, сантон. Кости гадрозавриды*, кости динозавров* (сборы И.М.Абдуазимовой).

104. **Парлисай**, овраг к югу от долины р.Аксак-Ата, Приташкентская депрессия, Узбекистан. Грубозернистые отложения, залегающие на палеозое, аналоги сюксюкской свиты? Верхний мел, сантон нижний кампан? Кости пресмыкающихся (Беленький, Миркамалова, 1965), вероятно имелись в виду динозавры.

105. **Ангрен**, Узбекистан. Сюксюкская свита?, грубообломочные отложения на палеозое. Верхний мел, сантон. Кости пресмыкающихся (Беленький, Миркамалова, 1965, с.37), возможно динозавров.

106. **Казгурт** * (=Фогелево, =Фогелевка), перевал через одноименный хребет на новой автодороге Чимкент-Ташкент, Казахстан. Верхняя часть сюксюкской свиты (Суслов, 1987). Верхний мел, сантон. Мелкие тероподы (Суслов, 1987), гадрозавриды (Шилин, Суслов, 1982), относящиеся к тому же роду ламбеозаврин, что и в Шах-Шахе (Суслов, 1987).

Примерно в 3 км к северо-северо-востоку от перевала по дороге имеется еще один небольшой выход пород сюксюкской свиты с костями динозавров.

107. **Кырккудук 1** *, участок около 2 км длиной вдоль северного подножия хр. Алымтау, в 6-7 км к югу от одноименного колодца (Принада, 1927), но по нашему мнению еще и 3-5 км к юго-западу от кол. Кырккудук, Приташкентские Чули, Южный Казахстан. Ошибочно (Рождественский, 1973; Rozhdestvensky, 1977) место причислялось к Кызылкумам. Местонахождение Кырккудук ранее нередко включалось в состав местонахождения Сарыагач (Рябинин, 1938 и др.), хотя они разделены пространством в десятки километров без обнажений с остатками динозавров. Сюксюкская свита. Верхний мел, сантон. Кости динозавров (подробнее о фауне динозавров Кырккудука и других мест района см. в разделе 4.1.3.121).

108. Местонахождение Сарыагач теперь следует называть **Чингельды** * (название Сарыагач, в связи с переименованием станции или с ошибкой при составлении карто-схемы (Иванов, 1926а; Рябинин, 1939, рис.1) имеет теперь иной пункт на железной дороге, много Ближе к Ташкенту). Возможно, употреблявшееся А.Н.Рябининым (1939, рис.1) название "Сарыагач" относилось не к станции, а к летовке (см. Беленький, 1961, с.49), близ которой Е.В.Ивановым впервые и были найдены кости.

Г.Г.Мартинсон (1968, с.80) находил кости динозавров (верхний мел, сантон) в выемке непосредственно у ст. Чингельды.

(материал и определения Н.Н.Костенко, В.Б.Сапожникова и Н.П.Ковалевой).

101. **Богонале** * (=Богоналы), юго-западный склон горы в Приташкентских Чулях, Южный Казахстан. Гравелиты и конгломераты в верхних красных песчаниках. Верхний мел, сантон. Остатки динозавров (Мартинсон, 1968, с.29).

102. **Дарбаза** *, 2-3 км к северо-северо-западу от одноименной станции железной дороги, Южный Казахстан. Сюксюкская свита или нижняя часть дарбазинской свиты(?). Верхний мел, сантон или нижний кампан? Остатки гадрозаврид из красных песчаников (находки В.Б.Сапожникова и Н.П.Ковалевой). Кость гадрозаврида(?) из серых песчаников (находка Б.В.Приземлина).

103. **Абдурассай** и **Сюреньатай**, район Чаткальского хребта, Узбекистан? Сюксюкская свита. Верхний мел, сантон. Кости гадрозаврид*, кости динозавров* (сборы И.М.Абдуазимовой).

104. **Парлсай**, овраг к югу от долины р.Аксак-Ата, Приташкентская депрессия, Узбекистан. Грубозернистые отложения, залегающие на палеозое, аналоги сюксюкской свиты? Верхний мел, сантон нижний кампан? Кости пресмыкающихся (Беленький, Миркамалова, 1965), вероятно имелись в виду динозавры.

105. **Ангрен**, Узбекистан. Сюксюкская свита?, грубообломочные отложения из палеозое. Верхний мел, сантон. Кости пресмыкающихся (Беленький, Миркамалова, 1965, с.37), возможно динозавров.

106. **Казгурт** * (=Фогелево, =Фогелевка), перевал через одноименный хребет на новой автодороге Чимкент-Ташкент, Казахстан. Верхняя часть сюксюкской свиты (Суслов, 1987). Верхний мел, сантон. Мелкие тероподы (Суслов, 1987), гадрозавриды (Шилин, Суслов, 1982), относящиеся к тому же роду ламбеозаврин, что и в Шах-Шахе (Суслов, 1987).

Примерно в 3 км к северо-северо-востоку от перевала по дороге имеется еще один небольшой выход пород сюксюкской свиты с костями динозавров.

107. **Кырккудук 1** *, участок около 2 км длиной вдоль северного подножия хр. Алымтау, в 6-7 км к югу от одноименного колодца (Принада, 1927), но по нашему мнению еще и 3-5 км к юго-западу от кол. Кырккудук, Приташкентские Чули, Южный Казахстан. Ошибочно (Рождественский, 1973; Rozhdestvensky, 1977) место причислялось к Кызылкумам. Местонахождение Кырккудук ранее нередко включалось в состав местонахождения Сарыгач (Рябинин, 1938 и др.), хотя они разделены пространством в десятки километров без обнажений с остатками динозавров. Сюксюкская свита. Верхний мел, сантон. Кости динозавров (подробнее о фауне динозавров Кырккудука и других мест района см. в разделе 4.1.3.121).

108. Местонахождение Сарыгач теперь следует называть **Чингельды** * (название Сарыгач, в связи с переименованием станции или с ошибкой при составлении карто-схемы (Иванов, 1926а; Рябинин, 1939, рис.1) имеет теперь иной пункт на железной дороге, много Ближе к Ташкенту). Возможно, употреблявшееся А.Н.Рябининым (1939, рис.1) название "Сарыгач" относилось не к станции, а к летовке (см. Беленький, 1961, с.49), близ которой Е.В.Ивановым впервые и были найдены кости.

Г.Г.Мартинсон (1968, с.80) находил кости динозавров (верхний мел, сантон) в выемке непосредственно у ст. Чингельды.

низменностях) характерно и для многих других местонахождений юры и мела Содружества. По Приташкентскому району в основном описывался и изображался материал из Кырккудука, лишь одна кость из Суксун-Кудука отображена на фототаблице (Рябинин, 1939). Зубы теропод отмечались для ряда точек, но в основном для Кырккудука, первоначально тероподы отсюда причислялись к мегалозавридам. Известны когтевые фаланги теропод (Принада, 1925, 1927; Рябинин, 1938, 1939). В составе "целурозавров" определялись *Velociraptor*, *Coeluroides?*, *Ornithomimus*, *Oviraptor?*, *Alectrosaurus?* Возможно, последнее определение было сделано по крупным латерально уплощенным когтевым фалангам, типа отмечаемых Ч.Гилмором (Gilmore, 1933, fig.9) и относящимся (см. Mader, Broadley, 1989) к сегнозаврам. В составе ориктокомплексов Приташкентской группы местонахождений отмечались (но без указаний точек) завроподы *Antarctosaurus?* (Рябинин, 1938), рог *Ceratopsia(?)* (Рябинин, 1939, табл. XII, 5). Если последний действительно принадлежит цератопсидам, то он более всего сходен с носовым рогом центрозаврин типа *Eucentrosaurus*. Некоторые из отмеченных выше родов упоминались в составе новых, еще не описанных видов. По-видимому анкилозавриды отсюда определялись (Рябинин, 1938) как стегозавры семейства *Nodosauridae* (последнее семейство принадлежит анкилозаврам, а не стегозаврам, но оно достоверно пока не отмечалось для Азии). Представлен в регионе гадрозаврид *Jaxartosaurus aralensis* Riab. из ламбеозаврин (Рябинин, 1937б, 1938, 1939; Рождественский, 1968а), датированный коньяком (Рождественский, 1971). Младшим синонимом для этого видового названия принимался описанный отсюда же А.Н.Рябининым (1939) *Bactrosaurus prinadai* Riab. (Рождественский, Хозацкий, 1967; Рождественский, 1971; Rozhdestvensky, 1977). Однако, причисленные этому виду передние участки изображенных А.Н.Рябининым (1939) двух групп зубных костей (Рябинин, 1939, табл. III, 1, 4 и табл. IV, 1, 2?) принадлежали, по крайней мере, двум разным видам, если не родам и даже не разным подсемействам. В связи с этим нельзя исключать, что в составе комплексов динозавров в регионе были не только ламбеозаврины (см. Рябинин, 1939, табл. XIII, 1а, крестец), но и гадрозаврины (там же, табл. XIV, 1, крестец). Изображенные в литературе материалы по гадрозавридам отсюда (верхнечелюстные, зубные, надугловые кости, крестцы и др.) достаточно представительны для ревизии в свете новых мировых данных по остаткам утконосых динозавров. Находки *Gionodon kysylkumense* указывались отсюда ошибочно (Weishampel et al., 1990а).

А.К.Рождественский и Л.И.Хозацкий (1967) считали, что ламбеозаврин *Jaxartosaurus aralensis* Riab. из Кырккудука I древнее *Aralosaurus tuberiferus* Rozh. из Шах-Шаха (см. ниже). Ю.В.Суслов (1987) указал, что эти два вида из Шах-Шаха и Кырккудука могут быть конспецифичными. Однако, если *Jaxartosaurus* уверенно причисляется к ламбеозавринам, то у *Aralosaurus* обнаруживаются признаки гадрозаврин (Weishampel et al., 1990а), т.е. их вполне оправдано причисляли не только к разным видам, но и к разным подсемействам.

Остатки, указывавшиеся из района Кырккудука как *Ceratopsidae?* и cf. *Ceratopsia*, в том числе и рогоподобная фоссилия (Рябинин, 1939, табл. XII, 5) причислялись к анкилозаврам (Рождественский, 1971), но такие определения следует перепроверить. Гастролиты** и обломки костей динозавров** найдены автором в 1990 г. в неглубоких оврагах непосредственно к востоку от кол. Кырккудук.

Остатки динозавров отмечались в Приташкентском районе Е.В.Ивановым (1926) (по находкам 1923 г.) и Г.Г.Мартинсоном (1968, с.79). И.А.Ефремов (1944) частично ревизовал определения А.Н.Рябина (1938, 1939) и указал отсюда среди динозавров *Deinodontidae*, *Ornithomimidae*, *Sauropoda* (?*Titanosauridae*), *Stegosauria*, *Nodosauridae*, *Ceratopsia sensu lato*, *Hadrosauridae* (*Lambeosaurinae*). Первое название ныне вероятно является синонимом *Tyrannosauridae*, указания на стегозавров и нодозаврид видимо относятся к анкилозавридам.

122. Не названная точка с костями динозавров (Верзилин, 1975, рис.5) есть в Западной Фергане в палванташской свите (нижняя подсвита). Верхний мел, сантон - нижний кампан.

123. К о к к и я, левый берег реки близ пос. Уюк, 45 км к юго-западу от г. Кентау, Южный Казахстан. Котурбулакская свита. Верхний мел (сантон - нижний кампан по О.А.Федоренко). Кости гадрозаврид.

124. Б а й х о ж а, 18 км к северу от одноименной станции, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Бостобинская свита. Верхний мел, сантон - нижний кампан. Костные шипы, как указывалось (Хозацкий, 1957, с.18) от стегозавра, это однако, могут быть остатки анкилозаврид (или цератопсид?). Остатки динозавров указывались К.В.Никифоровой (1960) для нижнего течения Сыр-Дарьи, без уточнения местонахождения.

125. Б о з а б ы, северная окраина Моин-Кумов (Рождественский, 1964), южная окраина Бетпақдалы на правом берегу низовий р.Чу, выше пос. Малые Комкалы, близ оз. Кокый, расположенного у левого берега реки (90 км от пос. Пуляево), Южный Казахстан. Работавший на местонахождении Б.И.Елисеев (1958) указывает его на правом берегу р.Чу в 90 км вниз по течению от с. Гуляевки. Это же местонахождение отмечалось как юго-восточная окраина Бетпақдалы в низовьях р.Чу (Ефремов, 1932, 1933). Конгломераты верхнего мела, сенон, по определениям акул отсюда - сантон (Елисеев, 1958). Идея перемычки здесь остатков динозавров из мела в третичные отложения (см. Ефремов, 1933, 1944) аргументированно подвергнута критике (Елисеев, 1958). Карнозавры, гадрозавриды ("траходонты") (Ефремов, 1944). Б.И.Елисеев (1958 и ссылки в этой работе) указывает прибрежно-морской генезис этого и ряда других местонахождений.

126. Ш а х - Ш а х *, 90 км к северо-востоку от ст. Джусалы, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Бостобинская свита, но не белеутинская свита, как отмечено К.В.Никифоровой (1960), В.С.Бажановым (1972), А.К.Рождественским (1971, 1976) и в сводке у Weishampel et al. (1990a, p.128). Верхний мел, верхний турон - нижний сантон (Рождественский, 1964б, 1971; Рождественский, Хозацкий, 1967), но, вероятнее это сантон - нижний кампан, но не сеноман-турон (Рождественский, 1964б) и не турон (Рождественский, 1976). В.И.Самодуров (1955) по Б.И.Елисееву (1958) отложения с остатками динозавров в регионе относил к сантону. П.В.Шилин (1986) датировал остатки растений из бостобинской свиты сантон-кампаном, не учитывая, что в позднем кампане, вследствие трансгрессии морских и лиманно-лагунных вод характер осадконакопления должен был измениться с формированием много геологического тела, а не бостобинской свиты. Мелкие тероподы (Рождественский, 1964), тираннозавриды (Шилин, Романова, 1978, табл.ХV, 4), последние крупные, с довольно толстыми зубами. Отмечены cf. *Alectrosaurus* (Рождественский, Хозацкий, 1967, определение, возможно, сделано по когтевой фаланге сегнозавра), орнитомимиды (Рождественский, Хозацкий, 1965, 1967, с.87), троодонтиды (Д.А.Расселл, перс. сообщ., 1988), дейнонихозавры (см.

Рождественский, 1964, 1970, рис.26; Суслов, 1982, рис.3), последнее определение сделано, возможно, по остаткам крупных когтевых фаланг сегнозавров. Однако, сегнозавры отсюда не принадлежат ?*Therizinosauridae* (см. Рождественский, 1971, с.235, 1976; Weishampel et al., 1990b, p.128). Есть здесь завроподы (Кожамкулова, Орловская, 1971), анкилозавриды (Рождественский, Хозацкий, 1967; Maryanska, 1977). Лобная кость гадрозаврида** (N 720), найденная в том же районе (неподалеку), к северу от кол. Байболат, относится к *Aralosaurus* и принадлежит более примитивному гадрозавриду, чем *Tanius* (Buffetaut, Tong-Buffetaut, 1993). Здесь найдены и другие остатки гадрозаврида, предварительно отмеченные как *Vactrosaurus* и *Jaxartosaurus* (Никифорова, 1960, фиг.13; Рождественский, 1964), указывались отсюда гадрозаврины (Рождественский, 1968a), неполный череп *Aralosaurus tuberiferus* Rozh. из гадрозаврин (Рождественский, 1964, 1968a; Шилин, Суслов, 1982). По неопубликованным данным Т.Н.Нурумова (устн. сообщ. сотрудников Института зоологии АН Казахстана), иногда в нижней части толщи, обнаженной близ возвышенности Шах-Шах, встречаются в сочленении кости конечностей динозавров и группы их позвонков (до 23 штук).

127. Ж а л м а у з, край чинка близ одноименного колодца, район к востоку от гор. Шах-Шах. Бостобинская свита. Верхний мел, сантон нижний кампан. Кости динозавров (П.В.Шилин, устн. сообщ.).

128. Б а й б о л а т * (=Шах-Шах II) (Нурумов, 1964; Несов, Хисарова, 1988), чинк к северу от одноименного колодца, нередко рассматривается вместе с Шах-Шахом. Бостобинская свита. Верхний мел, сантон - нижний кампан. В материалах промывки отсюда (1962 г.) определены зубы крупных теропод*, дромееозаврид*, гадрозаврид*, нижняя челюсть *Caenagnathidae* (Несов, Хисарова, 1988, рис.5; Currie et al., 1993).

М.Е.Воскобойников (1953) по-видимому для этого района (или несколько западнее?) в 75-100 км к северу от р.Сырдарья указывал кости гадрозаврид, анкилозавров, дейнодонтид, по данным В.С.Бажанова датировавшихся коньяком. Возможно, часть этих находок относится к железистым песчаникам (0.2-6 м) на гор. Кокуюк.

129. Б у р о й н а к II*, южная часть гряды Буройнак в Северо-Восточном Приаралье, Казахстан. Бостобинская свита. Верхний мел, сантон нижний кампан. Слабо уплощенные зубы крупных теропод (тираннозаврид)**, завроподы?**, гадрозавриды**.

130. Б у р о й н а к I*, северная часть той же гряды, свита и возраст те же, что и для 4.1.3.129. Мелкие тероподы**, крупные и средние по размерам тероподы (Шилин, 1983), анкилозавриды или цератопсиды* (Табл.IV, 8), гадрозавриды*.

131. А к к у р г а н * и холм А к к у р г а н - Б о л т ы к *, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Бостобинская свита. Верхний мел, сантон - нижний кампан. Крупные тероподы с довольно толстыми в основании зубами (тираннозавриды)**, гадрозавриды (Шилин, Суслов, 1982). Динозавр *Arstanosaurus akkurganensis* Susl. et Shil., отнесенный при первоописании к *Hadrosauridae* (Шилин, Суслов, 1982), принадлежит вероятно к цератопсидам (Д.А.Расселл, перс. сообщ., 1988; Несов и др., 1989). В пользу последней точки зрения свидетельствуют лабиально лингвальное разветвление корней зубов и расположение зубов-заместителей в сериях один над другим, а также ориентация назад дорсального отростка верхнечелюстной кости. Несмотря на все это, как уже указывалось, *Arstanosaurus* реконструировался в облике гадрозавра (Britt et al., 1990). Общая длина черепа *Arstanosaurus* могла достигать 80-85 см, животное

принадлежало вероятнее всего к центрозавринам и в связи с этим могло обладать значительно развитым носовым рогом и небольшими надглазничными рогами.

132. **Байбише I***, около 130 км к северо-северо-западу от ст. Джусалы, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Средняя или верхняя часть бостобинской свиты (обн. БАЙ-Зк). Верхний мел, сантон нижний кампан (Несов, 1988а). Мелкие *Coeluroidea*** , крупные тираннозавриды** (но мельче, чем те, что жили в конце кампана начале маастрихта Монголии (Несов, 1988а)), завроподы** , гадрозавриды (довольно крупные, с крышей черепа, как у гадрозаврин) cf. *Lophorothon* sp.** (см. Несов, 1965а; Рождественский и др. 1987), cf. *Ceratopsidae*** (фрагмент нижней челюсти).

Для неназванного местонахождения бостобинской свиты Приаралья отмечались *Stegosauridae* (Стратиграфический словарь, 1979). Вероятнее всего это определение относится к анкилозавридам.

133. **Егизкара***, край чинка в 2-3 км к северо-востоку от одиночной возвышенности, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Верхняя часть бостобинской свиты. Верхний мел, сантон? нижний кампан. Позвонки гадрозаврид**. Остатки динозавров отмечены и в нескольких километрах к северо-востоку от этого места, на окраине плато Бозой (Несов, 1981а).

134. **Хорхут**, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Бостобинская свита? Верхний мел, но не нижний мел (см. Юрьев, 1954а). Остатки динозавров(?) (Юрьев, 1954а; Рождественский, Хозацкий, 1967).

135. **Тюра-Там**, недолго разрабатывавшийся карьер близ одноименной станции, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Верхний мел(?). Обломки костей, предположительно от динозавров (П.В.Шилин, устн. сообщ.).

136. **Журавлевский***, поселок на р.Аят (приток Тобола), Кустанайская обл., Северный Казахстан. Желтые песчаники у границы аятской и журавлевской свит, сразу же ниже подошвы последней. Верхний мел, коньяк нижний кампан. Ранее находки здесь костей динозавров нередко относились к маастрихту. Позвонки гадрозаврид (Бажанов, 1947; Хозацкий, 1949; Новохатский, 1954). Данное определение В.С.Бажанова было подвергнуто сомнению (Рождественский, 1973; Rozhdestvensky, 1977, p.108). Это было сделано, вероятно, без посещения местонахождения, и, возможно, без ознакомления с материалом, и остатки были причислены к мозазаврам. Кости последних, действительно, весьма обычны в местонахождении, но в 0.5-2 м выше, в слое глин и песков с фосфоритами, традиционно включаемыми в основание журавлевской свиты. Последняя выше слоя с фосфоритами имеет позднемаастрихтские датировки по белемнитам (Папулов и др., 1990).

Кости динозавров из верхов аятской свиты пос. Журавлевский имеют цвет от темно-желтого до серо-желтого, тогда как остатки мозазавров из вышележащего слоя черные, реже - темно-коричневые. Оба костеносных уровня в основном прикрыты травой и расположены на относительно пологом участке берегового склона, но они, видимо, эродированы при сочтении паводка с ледоходом. Некогтевая фаланга третьего пальца задней конечности гадрозавриды**, диафизная часть бедренной кости среднего по размерам теропода** в сборах 1992 г. подтверждают присутствие в местонахождении остатков динозавров, обитавших видимо на островной суше западнее основной ветви Тургайского пролива (рис. 2).

137. **Улькенкалкан и Кшикалкаи** (=Большой и Малый Калкан), возвышенности расположенные в 35 км к северу от пос. Чилик

(Рябинин, 1939, с.6), юго-западный склон гор Кшикалкан (Ефремов, 1944), западный и восточный склоны (Шилин, 1988), местонахождение отмечалось и как Калкан на правом берегу р.Или (Кириков, 1928; Ефремов, 1944) или как точка близ пос. Аяк-Калкан (Рождественский, 1964), склон хр. Джунгарский Алатау, Восточный Казахстан. Конгломераты. Верхний мел, сантон?-кампан. Тароподы, завроподы-титанозавриды, анкилозавры? (отмечены как шипы, сходные с шипами стегозавров (Шилин, 1988)), гадрозавриды ("траходонты"), которые преобладают (Кириков, 1928), цератопсиды (Кириков, 1928; Рябинин, 1931а; Шилин, 1988), среди них есть "один фрагмент, могущий принадлежать крупному трицератопсу" (Ефремов, 1957, с.93; Юрьев, 1954а, с.191).

138. Джуртан (по А.П.Кирикову (1927)), лог, расположенный в районе хр. Чулак. Возможно правильное это лог назван Джуртас в этикетке Е.И.Беляевой и М.Г.Прохорова к материалам отсюда (Джурмас у Л.И.Хозацкого (1957) вероятно упомянут с ошибкой). Лог расположен к юго-западу от гор. Кшикалкан, правая часть бассейна р. Или, юго-западный склон хр. Джунгарский Алатау, Казахстан. Верхний мел, сантон? - нижний кампан или моложе в пределах верхнего мела. А.П.Кириков (1927а, б) по определениям А.Н.Рябинина упоминает отсюда гадрозаврид и цератопсид и указывает, что последнее семейство "по-видимому, представлено *Triceratops*'ом". Динозавры (Хозацкий, 1957). Возможно местонахождение Кшикалкан (35 км к северу от пос. Чилик), обследованное Е.И.Беляевой и М.Г.Прохоровым (см. Рождественский, Хозацкий, 1967), является синонимом Джуртаса (Джуртана) или расположено близ него. Материал с р.Или (Гартман-Вейнберг, 1928; Рябинин, 1938, с.6) возможно происходит из того же региона, для него отмечались рог, ряд эпиокципиталий, фрагменты конечностей и таза *Ceratopsia*, близкого к *Triceratops* (Гартман-Вейнберг, 1928).

139. Карачеку (Елисеев, 1958; Рождественский, 1964), Карачек у А.Н.Рябинина (1939), Карачеку у Л.И.Хозацкого (1957, с.20), на автотрассе Алматы-Талдыкурган (Рождественский, 1964), район ст. Жаламан (захоронение костей динозавров близ железнодорожной станции Жаламан порой рассматривается отдельно от Карачеку), местонахождение указывалось между правым берегом р.Или и горами Малайсары и перевалом Архарлы (Шилин, 1988), на запад-северо-запад (в 60 км напрямую) от гор Большой и Малый Калкан (Кириков, 1927а, б), Казахстан. Конгломераты верхнего мела, сантон нижний кампан или моложе в пределах верхнего мела. Нижняя челюсть *Tarbosaurus aff. bataar* Maleev, относившаяся к *Tuganosaurus* (Хозацкий, 1957, см. также подстрочные примечания, сделанные предположительно В.С.Бажановым к этой статье). Для этого местонахождения или для Джуртаса (Джуртана) определялись дейнодонтиды, орнитомимиды, завроподы?, (титанозавриды), стегозавры?, анкилозавры (акантофолиды) (Ефремов, 1944), определения двух последних групп могут относиться к анкилозаврам. Отмечались гадрозавриды (Ефремов, 1932), крупные динозавры (Нурумов, 1964). А.П.Гартман-Вейнберг определяла *Ceratopsidae* (см. Ефремов, 1932, 1944), А.Н.Рябинин (1939, табл. XIV, 2) указывал большую берцовую кость cf. *Ceratopsia*.

140. Синегорск (ранее Toyochara-gun), Южный Сахалин, Россия. Нижняя часть красноярковской свиты. Верхний мел, нижний кампан (Д.А.Расселл, перс. сообщ., 1988) или маастрихт (Rozhdestvensky, 1977) или кампан средний маастрихт (Несов, Головнева, 1990). Уровень Mh7 или Mh6 группы Михо, верхний коньяк - нижний сантон (Weishampel et al.,

1990а, р.558) или поздний сантон ранний кампан (там же, р.129). Неполный скелет *Nipponosaurus sachalinensis* (Nagaо, 1936, 1938) из ламбеозаврин (семейство гадрозаврид), найден в шахте, находится в Японии.

141. Джетымтау II, хребет в Центральных Кызылкумах, Узбекистан. Конгломераты в основании джетымтауской пачки. Верхний мел, нижний кампан? Карнозавры, гадрозавриды (сборы Е.М.Шмариевича).

142. Кырккудук II*, северное подножие хр. Алымтау к югу от одноименного колодца, обнажение "Грэй Мега", Южный Казахстан. Нижнедарбазинская подсвета. Серые песчаники и пески. Верхний мел, нижний кампан? - средний кампан. Мелкие тероподы с частой зазубренностью зубов и иные, с крупной зазубренностью зубов (cf. *Troodon* sp.), другие тероподы*, гадрозавриды* (в основном новорожденные и молодые, представлены зубами), кости динозавров* (находки А.О.Аверьянова). Американские элементы в комплексе представлены динозавром, сходным с *Troodon* и крокодилами *Brachichamps*a. Последний род установлен в Азии впервые, в Северной Америке он представлен с альба по эоцен.

143. Шураб*, Южная Фергана, Таджикистан. Верхний мел, сенон. Мелкие динозавры (Хозацкий, 1957).

144. Караой (Карой у В.С.Баханова, Б.И.Елисеева (1958) и А.К.Рождественского (1973)), район кол. Сарыкудук близ пос. Аксукудук, левобережье р.Или к северо-западу от ст. Илийск (Ефремов, 1944), Казахстан. Конгломераты верхнего мела, сенон. Орнитомимиды, гадрозавриды (Ефремов, 1944). Химический анализ костей динозавров отсюда приведен В.С.Бахановым (1947).

145. Капчагай, район, в котором ныне находится Капчагайское водохранилище и г. Капчагай. Верхний мел, сенон. Кости рептилий (Шилин, 1988), возможно имелись в виду динозавры.

146. Тузкуль (южная окраина Моин-Кумов, Рождественский, 1964) и Ащеколь, озера у восточного склона хр. Каратау (Рождественский, Хозацкий, 1967; Рождественский, 1973), Казахстан. Зеленые песчаники и конгломераты. Верхний мел, сенон. Гадрозавриды (Ефремов, 1944; Юрьев, 1954а; Рождественский, Хозацкий, 1967).

147. Серия местонахождений или одно местонахождение между Чингельды (это не пункт, отмеченный в разделе 4.1.3.108) и Карачок (см. Карачеку, раздел 4.1.3.139), примерно в 2 км от ст. Карачок по старой почтовой дороге (Кириков, 1927а), близ дороги Копал (Копа?) - Алматы, около северо-западных склонов гор Чулак (Кириков, 1927а), где найдены остатки гадрозаврид и анкилозаврий (последние указаны как стегозаврии (Рябинин, 1939, с.5, 6), но см. разделы 4.1.3.137 и 4.1.3.138 как возможные синонимы), Казахстан. Конгломераты с окаменевшей древесиной. Верхний мел, сенон. Остатки гадрозаврид, а также кости, причислявшиеся к стегозаврам, но относящиеся, возможно, к анкилозавридам.

148. Кушмурун* (карьер "Приозерный"), Кустанайская обл., Казахстан. Песчаники серые с гравием и фосфоритами в основании сероцветной толщи, относящейся к журавлевской(?) свите. Верхний мел, верхний сантон нижний кампан или же верхний кампан - ?нижний маастрихт. Остатки гадрозаврида, указанного как *Hadrosaurus* sp., в морском комплексе (Приземлин, 1993). Эти данные требуют проверки.

149. Байтума, горы Тастау (2200 м над уровнем моря), хр. Джунгарский Алатау, Казахстан. Пески и гравийники сасыккольской свиты.

Верхний мел, предположительно верхний сенон или кампан нижний маастрихт. Материал из шурфа. Целурозавриды (определение Б.В.Приземлина, устн. сообщ. Е.Г.Кордиковой).

150. Несколько пунктов в Волгоградской области, в том числе близ хут. Полунино, Россия. Верхний мел, кампан-маастрихт. Среди находок отсюда у А.А.Яркова есть фрагменты костей, по структуре ткани и форме напоминающие те, которые принадлежат тероподам, завроподам, арматозаврам. Остатки, если они относятся к этим группам, касаются состава фауны Фенно-Сарматии, с территории которой в Южной Швеции уже известны крупные тероподы (Persson, 1959) и арматозавры(?) из местонахождения Ивё-Клак (Ivö Klack) и небольшой орнитиский (собств. набл.) из местонахождения Осен (Åsen) (верхняя часть нижнего кампана).

151. Каканут*, левобережье реки, бассейн Пекульнейского озера, Чукотский автономный округ, Россия. Верхняя часть каканутской свиты. Верхний мел, средний маастрихт (Несов, Головнева, 1990; Федоров, Несов, 1990). Это самое северное и самое восточное местонахождение остатков динозавров в стране и в Азии (Nessov, 1990, 1992). Тероподы *Troodon* sp. cf. *T. formosus* Cope** (*Troodontidae*) (североамериканский элемент в фауне), гадрозавриды (ламбеозаврины?)**, следы повреждения костей гадрозаврид зубами, предположительно крупными тероподами**, часть раздробленных костей может происходить из погадок крупных теропод. На правом берегу р.Каканут у руч. "Перевальный" найдена ожелезненная губчатая часть крупной кости, возможно, динозавра* (Несов, Головнева, 1990).

152. Благовещенск*, южная часть города, Амурская обл., Россия. Нижняя (или средняя?) часть цагаянской свиты. Верхний мел, средний маастрихт (Несов, Головнева, 1990), но не сеноман нижний сенон (Болотский, Моисеенко, 1988), т.к. в составе комплекса есть черепахи *Mongolomys*. Вне сомнения материал меловой, т.к. иногда в местонахождении обнаруживаются кости посткраниального скелета динозавров в естественном сочленении друг с другом (Болотский, Моисеенко, 1988), но остатки здесь не переотложены в четвертичные отложения (см. Рождественский, 1957). Приведены данные о содержании редкоземельных и иных элементов в костях (Болотский, Моисеенко, 1988), наличие их обусловлено процессами диагенеза костей, а не прижизненным накоплением не свойственных костям элементов. Мелкие тероподы (Рождественский, 1957), троодонтиды, тираннозавриды (Болотский, Моисеенко, 1988), последние вероятно относятся к *Tarbosaurus* sp.*, завропод? (один обломок узкого и длинного зуба)*, крупные гадрозавриды (Рождественский, 1957; Болотский, Моисеенко, 1988), они предварительно сближались с *Vastrosaurus* и *Aralosaurus* (Болотский, 1988), определение уточнено до представителя *Lambeosaurinae*, имевшего сходство с *Corythosaurus*, названного *Amurosaurus riabinini* Bolotsky et Kurzanov (nom. nud.?) (Болотский, 1990б), вторая форма видимо из *Saurolophinae* (Болотский, 1990а). Обломки костей динозавров, предположительно из погадок* крупных теропод. Данные о возвышенностях Сагибовский Богучан и Кордон (Амурская область) см. в разделе 4.5.202.

153. Тайжузген II (см. также точку 4.3.180), левобережье реки, юг Зайсанской впадины, Восточный Казахстан. Северозайсанская свита? верхний мел? Сильно выветрелые обломки костей, возможно динозавров. На правом берегу западного истока р.Тайжузген (немногим более 1 км к юго-западу от месторождения бентонитовых глин), неподалеку от контакта краснокоричневой глины с кварцевым песком, на песчаном склоне найдены

(Бажанов, 1973, с.23) фрагменты костей и предположительно скол крупного зуба с тонким слоем эмали, отмеченные как "остатки динозавровой фауны".

154. Беш-Кош, вершина горы, окрестности Бахчисарая, Крым. Морские отложения (глауконитовые известняки). Верхний мел, маастрихт, но не даний, как указывалось при описании остатков (Рябинин, 1945, 1946). Кости конечностей часть бедренной кости, большая берцовая кость длиной около 680 мм, метатарсалии II и III, фаланга небольшого *Nadrosauridae* indet. (Weishampel et al., 1990a). Остатки были описаны А.Н.Рябининым (1945, 1946) с указанием легкости строения скелета животного и небольших размеров в отличие от близких гадрозаврид позднего мела Венгрии и Голландии. А.Н.Рябининым предложено назвать динозавра в честь Г.Ф.Вебер, нашедшей эти остатки *Orthomerus weberi* Riab., которое видимо следует исправить на *O. weberae* Riab. Несмотря на относительно малую информативную ценность конечностей гадрозаврид для таксономии, материалы представляются все же достаточными, чтобы при сравнении костей, а не изображений (Рябинин, 1945, рис.1, табл.I, II, 1946, рис.1) судить в будущем о внутрисемейственной систематической принадлежности животного.

155. Асташиха*, деревня на правом берегу р.Буря на участке, обнаженном под бывшей часовней при низком уровне воды в реке, Амурская обл., Россия. Нижне-средняя часть цагайской свиты или архаринская свита. Верхний мел - нижний палеоген, маастрихт-даний. Материал видимо ошибочно отмечался как переотложенный в неоген или в четвертичные отложения (Рождественский, 1957). Крупная кость динозавра, возможно из таза (Рождественский, 1957; Криштофович, Байковская, 1966; Болотский, Моисевко, 1988; Несов, Головнева, 1990). Впервые остатки костей обнаружил здесь А.Я.Гуров.

156. Карабуринак, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Верхний мел. Кости динозавров (сборы А.П.Вадило).

157. Ктай (верховья бассейна реки, Рождественский, 1964, с.236), третий сухой овраг к юго-западу от р.Коккия, юго-западный склон хр. Каратау, Казахстан. Верхний мел? Четыре сочлененных позвонка динозавров (устн. сообщ. О.А.Федоренко).

158. Майбулак, колодец в 20-30 км к западу от метеостанции Богдог, хр. Каратау, Казахстан. Верхний мел? Динозавры (устн. сообщ. С.Т.Мурсалимова).

159. Тебинбулак, Юго-Западные Кызылкумы, Каракалпакистан. Мел. Крупные кости, возможно от динозавров (сборы И.М.Абдуазимовой).

160. Район Губерлинских гор, точнее - к северо-западу от гор Губерля (Рождественский, 1973), северо-западнее г. Орск, правая часть бассейна р.Урал, Южное Приуралье. Верхний мел, сенон. Высокое, довольно короткое тело позвонка (значительно поврежденное) вместе с остатками ящериц-мозазаврид или же в соседних по отношению к ним слоях (Боголюбов, 1912). Позвонок был условно причислен к *Acanthorholidae* и отнесен к туловищному отделу (Боголюбов, 1912). С определенной степенью вероятности он причислен к морской рептилии (Рождественский, 1973), но без указания конкретной систематической группы. Принадлежность плезиозаврам как будто исключается из-за большой высоты тела. Это и не ихтиозавр, т.к. нет амфицельности и в сеноне ихтиозавры уже не существовали. Однако, укороченность тела позвонка при его значительной высоте все же могла быть в хвостовом отделе у некоторых, но отнюдь не у всех мозазаврид. Вместе с тем против

того, что позвонок принадлежит мозазавру, косвенно как будто бы указывает то, что Н.Н.Боголюбов (1912) не отметил процельности тела и, вместе с тем, характеризовал одинаковый неровно-бугристый характер передней и задней сочленовных поверхностей (у мозазавриды, при отсутствии болезненных изменений указанных поверхностей, они в высокой степени заглажены). В отличие от мозазавриды, боковые поверхности отмеченного позвонка, как указывает Н.Н.Боголюбов (1912), вогнуты и имеют отверстия (диаметром до 5 мм, два с одной стороны и одно с другой) (сравни Weishampel et al., 1990a, fig.22, 7, 1).

См. также о костных остатках из мела в разделе 4.3.1B3.

О находке, определявшейся как отпечаток кожи динозавра, см. раздел 4.5.200.

4.2. Остатки меловых динозавров, переотложенные в палеоген-неогеновые отложения

161. К о к - М о й н а к * (Кокмуйнак), восточная часть Боамского ущелья (иногда указывается как его средняя часть), бассейн р.Чу, Кыргызстан. Изолированное обнажение конгломератов между породами палеозоя и олигоцен-неогеновыми красноцветами. И.А.Ефремов (1944) определил отсюда дейнодонтид, орнитомимид и гадрозавриды. Возможно, что материал здесь действительно переотложен в сулутерекскую (олигоцен?) или в джетыгузскую (миоцен) свиты (см. Ефремов, 1944; Тарасов, 1968; Стратиграфический словарь, 1982, с.328). Переотложения остатков динозавров из мела в миоцен уже известны в литературе (Buffetaut et al., 1980). Автору в 1981 г. не удалось здесь повторить находок. Это местонахождение, отмеченное на карте положением точки, примерно соответствующей Кок-Мойнаку (см. Weishampel et al., 1990a, locality 356a) не относится к яловачской свите и по возрасту не принадлежит верхнему мелу (турону - нижнему сантону). Состав комплекса, указанного для Кок-Мойнака, идентичен с номером 355b, который помещен в отмеченной работе на территорию Таджикистана и видимо должен обозначать Кансай. Однако состав комплекса под этим номером не соответствует Кансаю, тогда как точка 355a по составу более подходит для Кансайского местонахождения, учитывая указания на ламбеозаврин (?=*Jaxartosaurus* sp.). Здесь в цитируемой работе налицо не одна ошибка, а значительная их серия.

Данные о точке в окрестностях пос. Кочкорка (Кыргызстан) см. в разделе 4.5.201.

162. А й т ы м , 15 км от пос. Айтым на южном склоне хр. Алтынтау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Сборы, возможно, смешаны (см. Хозацкий, 1957) и содержат как верхнемеловые, так и палеогеновые фоссилии. Отложения отмечались как верхнемезозойские (Рождественский, Хозацкий, 1967). Остатки динозавров.

163. Х о д ж а к у л ь II *, поверхность высокого плато к востоку и северо-востоку от понижения, занятого в прошлом одноименным озером, Юго-Западные Кызылкумы, Каракалпакистан. Пески с фосфоритами, верхний палеоцен. Смешение остатков палеогеновых и верхнемеловых позвоночных, среди последних отмечаются кости *Asiaceratops* sp.* из протоцератопсид, иных, видимо еще не известных науке протоцератопсид

(Табл.V, 20) и черепах, очевидно перемытых из верхнемеловых (сеноман) или из близких по возрасту отложений.

164. Джаман-Кокча II*, гряда восточнее хр. Султан-Увайс (=Султан-Уиз-Даг) и к северу от крепости Кургашинкала, Юго-Восточные Кызылкумы, Каракалпакистан. Верхний палеоцен. Переотложённые из верхнего мела (турона-сантона) кости динозавров**.

165. Байбише II*, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Плато в 3 км к северу от кол. Байбише. Эродированные кости динозавров позднего мела, переотложённые в верхнепалеоценовые фосфатоносные пески.

В низовьях Сыр-Дарьи известны кости динозавров мела, переотложённые в основание палеогена, залегающего на туроне-сантоне (Никифорова, 1960, с.82).

166. Район кол. Байболат* и гор. Шах-Шах*, Северо-Восточное Приаралье, Казахстан. Перемытые кости динозавров в нижней части морского палеогена (данные Т.Н.Нурумова).

4.3. Яйца, кладка и скорлупа яиц динозавров мела.

167. Сарыкамышсай II*, ручей близ г. Ташкумыр, на левобережье р.Нарын, 2.3 км вверх от устья ручья, правый борт, Кыргызстан. Нижняя часть ходжаосманской свиты, 10-12 м от ее основания. Нижний мел, апт или верхний апт. Гребнистая ангустоканальная скорлупа небольших, слабоудлиненных яиц** (от пситтакозаврид? или игуанодонтид?) (Несов, Казнышкин, 1986).

168. Балабансай II*, 4-5 км к северо-западу от г. Ташкумыр, на правобережье р.Нарын, Кыргызстан. Красные алевролиты в нижней части ходжаосманской свиты, в 4 м, 5 м, 13-16 м и 20 м выше ее подошвы. Нижний мел, апт или верхний апт. Тип скорлупы** яиц динозавров как для Сарыкамышская. В 5 м от подошвы свиты найдена кладка яиц динозавров** (единственная известная в СНГ, со скорлупой того же типа) (Несов, 1985а; Несов, Казнышкин, 1986, рис. 2А; Несов, 1988б, рис.3, 2).

169. Бельтау (Даугызтау III)*, обрыв близ шахт в 7 км к северо-северо-западу от пос. Даугызтау, Центральные Кызылкумы, Узбекистан. Красные песчаники в 7-17 м от основания обрыва. Верхний мел, верхний турон - сантон. Специфический тип скорлупы** (Несов, Казнышкин, 1986, рис.1А, А; Несов, 1988б).

170. Арслаибоб*, западная окраина поселка, Северо-Восточная Фергана, Кыргызстан. Яловачская свита. Верхний мел, сантон. Гладкая скорлупа, 0.2 мм толщиной, сходная со скорлупой, приписываемой птицам *Gobipteryx*** из кампана Монголии (Несов, 1992в), гребнистые скорлупки толщиной 0.4-1.6 мм от удлиненных яиц (гадрозаврид?)** (Несов, Казнышкин, 1986; Несов и др., 1990).

171. Чарвак*, левый берег р.Караунгур. Северо-Восточная Фергана, Кыргызстан. Яловачская свита. Верхний мел, сантон. Гребнисто-бугорчатая скорлупа удлиненных яиц (гадрозаврид?)** (Несов, Казнышкин, 1986; Несов и др., 1990).

172. Балабансай III*, 4-5 км к северо-западу от г. Ташкумыр вниз по сухому руслу от точки, отмеченной в разделе 4.3.168, Кыргызстан.

Глинистые песчаники с гравием в яловачской свите. Верхний мел, сантон. Несколько уровней со скорлупой яиц динозавров различных типов, среди которых есть отмечавшаяся выше скорлупа предположительно от гадрозавров**, а также тонкая ангустоканальная скорлупа вероятно от мелких теропод** и скорлупа фовеоканального варианта пролатоканального типа (от цератопсий?)** (Несов, 1985а; Несов, Казнышкин, 1986).

173 и 174. Кичиачисай* и Карасай*, долины в 8-10 км к северо-западу от г. Ташкумыр, Северная Фергана, Кыргызстан. Яловачская свита. Верхний мел, сантон. Гребнисто-бугорчатая скорлупа (гадрозавров?)** и скорлупа динозавров с выпуклыми, округлыми пустулами снаружи**, другие типы скорлупы (Несов, Казнышкин, 1986).

175. Балабансай IV*, 4-5 км к северо-западу от г. Ташкумыр, Северная Фергана, Кыргызстан. Глины с гравием и песком в нижней части ничкесайской свиты. Верхний мел, нижний кампан. Несколько уровней со скорлупой яиц динозавров разных типов (Несов, Казнышкин, 1986), среди которых есть компактные скопления химически эродированной скорлупы (обычно она светлая), приписываемой автором гадрозавридам(?)** и происходящей предположительно из погадок поедателей яиц и кладок (теропод или анкилозавров?).

176. Джиддасай II*, нижняя часть бассейна сухих русел, 6-7 км к северо-западу от г. Ташкумыр, Северная Фергана, Кыргызстан. Нижняя часть ничкесайской свиты. Верхний мел, нижний кампан. Различные типы скорлупы динозавров (Несов, Казнышкин, 1986; Несов, 1992в).

177. Нарын*, правый и левый берега реки в г. Ташкумыр до затопления водами водохранилища в 1992-94 гг., Северная Фергана, Кыргызстан. Нижняя часть ничкесайской свиты. Верхний мел, нижний кампан. Скорлупа, приписываемая гадрозавридам(?)** (Несов, Казнышкин, 1986).

178. Перевал* (точнее - участок перед перевалом), по дороге из г. Ташкумыр в г. Караван, обнажения слева от дороги, Северная Фергана, Кыргызстан. Нижняя часть ничкесайской свиты. Верхний мел, нижний кампан. Тонкие, гладкие обломки скорлупы ангустоканального типа перфорации (теропод или птиц?)** (Несов, Казнышкин, 1986).

179. Кошболот* (=Шакаптар, =Шахаптар) (Несов, 1988а, с.98), к югу от пос. Шакаптар и к востоку от дороги, Северо-Западная Фергана, Кыргызстан. Нижняя часть ничкесайской свиты (Несов, Казнышкин, 1986; Несов, 1988а). Верхний мел, нижний кампан. Доминирование гребнисто-бугорчатой скорлупы специфического типа (от гадрозаврида?)** и наличие ряда других типов, похоже на ассоциации остатков яиц из Зайсанской впадины Казахстана и из провинции Хунань, КНР.

180. Тайжузген I (левобережье реки) (Бажанов, Кожамкулова, 1960; Бажанов, 1961), юг Зайсанской впадины, Казахстан. Отмечалось 3-4 точки: "в 2 км выше устья истока [р.] Саргамыс" (Бажанов, 1973, с.23), в 1.5 км восточнее этого места, в 2.5 км выше устья Саргамыса, указывалась и точка на правом берегу западнее истока р. Тайжузген (около 1 км к юго-западу от месторождения бентонитовых глин) (см. также точку 4.1.3.153). Нижняя часть северозайсанской свиты (ранее она называлась маиракской). Верхний мел, нижний кампан ?маастрихт. Скорлупа двух-трех видов динозавров (Нурумов, 1964), ныне отсюда известно не менее чем 8 типов скорлупы (Несов, Казнышкин, 1986; Несов, 1988а). Доминирует здесь (Хозацкий и др., 1977; Верзилин, Рогозина, 1981) гребнисто-бугорчатая скорлупа удлиненных яиц, относящаяся к формальному семейству *Elongatoolithidae* и форм-роду *Elongatoolithus* Zhao, 1975. Такая скорлупа,

видимо, происходит от продвинутых азиатских гадрозаврид, но не от теропод (Mikhailov, 1991) или протоцератопсов (Рождественский, 1971). Эта скорлупа вряд ли оправданно получила новое родовое название *Dinosaurioyum* Vialov, 1975 с форм-подродами *Dinosaurioyum*, *Grumulioyum* и *Ornatioyum* (Вялов, 1986). Диагнозы части этих подродовых таксонов содержат признаки, по которым различаются особенности наружного рельефа околополюсного и экваториального участков одного яйца. Данная скорлупа из Тайжузгена не может быть причислена к *Protoceratops* sp. (см. Рождественский, 1971, с.30), т.к. она не принадлежит типу, приписываемому данному роду динозавров в Монголии (местонахождение Баин-Дзак). Последняя, в свою очередь, не может быть причислена гадрозавридам.

181. Область между рр. Кусто и Тайжузген (Верзилин, Рогозина, 1981), юг Зайсанской депрессии, Казахстан. Северозайсанская свита, немного более высокий уровень свиты, чем в Тайжузгене (Н.Н.Верзилин, устн. сообщ.). Верхний мел, нижний кампан - ?маастрихт. Несколько типов скорлупы, доминирует скорлупа с гребешками на экваториальных участках яиц и с бугорками на околополюсных участках, возможно принадлежавшая гадрозавридам* (сборы Н.Н.Верзилина).

182. Чимкент, 20 км к юго-западу от города, Южный Казахстан. Уровень вероятно соответствует темирчинской свите (О.А.Федоренко, устн. сообщ.). Верхний мел, верхний сенон. Два фрагмента скорлупы яиц динозавров из керна скважины (Бажанов, 1961; Нурумов, 1964). Один экземпляр принадлежит гребнистому морфотипу (от гадрозаврид?)*, другой имеет пустулы наружной поверхности, как один из типов скорлупы в нижней части ничесайской свиты Ферганской депрессии.

Восточные Кызылкумы, верхняя часть босагинской свиты, не даний нижний палеоцен (Стратиграфический словарь, 1979), а верхний мел, кампан-маастрихт. Поскольку босагинская свита считается аналогом темирчинской (см. Стратиграфический словарь, 1979), то по устному сообщению О.А.Федоренко, это может быть искаженное указание на то же местонахождение, которое уже упоминалось для окрестностей Чимкента (скорлупа в керне).

183. Глиновка, окрестности поселка, Восточный Казахстан. Верхний мел. Фрагменты скорлупы(?), возможно, динозавров, кости крупных рептилий (Е.Г.Кордикова, устн. сообщ., данные требуют проверки).

4.4. Следы динозавров

4.4.1. Юра

184. Рават (=Рабат), поселок в долине р.Ягноб (=Ягнау), близ правого берега, у обочины бывшей дороги Душанбе-Ходжент, на ее участке от раватского моста на гору Куги-Малек, Зеравшанский хребет, Таджикистан. Нижняя часть джирукрутской свиты. Средняя юра, но не верхний триас (рэт), как порой отмечалось (Романовский, 1882; Юрьев, 1954а, с.187, рис.1) и не верхняя юра (Рождественский, 1964б). Трехпалые следы (8 экземпляров) с длинным средним пальцем. Они названы при первоописании *Brontozoum tianschanicum* Rom. Следы были найдены Г.Д.Романовским (1882, табл.Х, 1, 1884, 1890) и П.А.Чуенко. Бинарное латинское название первоначально было дано животному, а не следам. На трех парах следов была определена длина шага. А.К.Рождественский

видимо, происходит от продвинутых азиатских гадрозаврид, но не от теропод (Mikhailov, 1991) или протоцератопсов (Рождественский, 1971). Эта скорлупа вряд ли оправданно получила новое родовое название *Dinosaurioyum* Vialov, 1975 с форм-подродами *Dinosaurioyum*, *Grumulioyum* и *Ornatioyum* (Вялов, 1986). Диагнозы части этих подродовых таксонов содержат признаки, по которым различаются особенности наружного рельефа околополюсного и экваториального участков одного яйца. Данная скорлупа из Тайжузгена не может быть причислена к *Protoceratops* sp. (см. Рождественский, 1971, с.30), т.к. она не принадлежит типу, приписываемому данному роду динозавров в Монголии (местонахождение Баин-Дзак). Последняя, в свою очередь, не может быть причислена гадрозавридам.

181. Область между рр. Кусто и Тайжузген (Верзилин, Рогозина, 1981), юг Зайсанской депрессии, Казахстан. Северозайсанская свита, немного более высокий уровень свиты, чем в Тайжузгене (Н.Н.Верзилин, устн. сообщ.). Верхний мел, нижний кампан - ?маастрихт. Несколько типов скорлупы, доминирует скорлупа с гребешками на экваториальных участках яиц и с бугорками на околополюсных участках, возможно принадлежавшая гадрозавридам* (сборы Н.Н.Верзилина).

182. Чимкент, 20 км к юго-западу от города, Южный Казахстан. Уровень вероятно соответствует темирчинской свите (О.А.Федоренко, устн. сообщ.). Верхний мел, верхний сенон. Два фрагмента скорлупы яиц динозавров из керна скважины (Бажанов, 1961; Нурумов, 1964). Один экземпляр принадлежит гребнистому морфотипу (от гадрозаврид?)*, другой имеет пустулы наружной поверхности, как один из типов скорлупы в нижней части ничесайской свиты Ферганской депрессии.

Восточные Кызылкумы, верхняя часть босагинской свиты, не даний нижний палеоцен (Стратиграфический словарь, 1979), а верхний мел, кампан-маастрихт. Поскольку босагинская свита считается аналогом темирчинской (см. Стратиграфический словарь, 1979), то по устному сообщению О.А.Федоренко, это может быть искаженное указание на то же местонахождение, которое уже упоминалось для окрестностей Чимкента (скорлупа в керне).

183. Глиновка, окрестности поселка, Восточный Казахстан. Верхний мел. Фрагменты скорлупы(?), возможно, динозавров, кости крупных рептилий (Е.Г.Кордикова, устн. сообщ., данные требуют проверки).

4.4. Следы динозавров

4.4.1. Юра

184. Рават (=Рабат), поселок в долине р.Ягноб (=Ягнау), близ правого берега, у обочины бывшей дороги Душанбе-Ходжент, на ее участке от раватского моста на гору Куги-Малек, Зеравшанский хребет, Таджикистан. Нижняя часть джирукрутской свиты. Средняя юра, но не верхний триас (рэт), как порой отмечалось (Романовский, 1882; Юрьев, 1954а, с.187, рис.1) и не верхняя юра (Рождественский, 1964б). Трехпалые следы (8 экземпляров) с длинным средним пальцем. Они названы при первоописании *Brontozoum tianschanicum* Rom. Следы были найдены Г.Д.Романовским (1882, табл.Х, 1, 1884, 1890) и П.А.Чуенко. Бинарное латинское название первоначально было дано животному, а не следам. На трех парах следов была определена длина шага. А.К.Рождественский

Джалилов, 1988), или от *Kharkushsauropus kharkushensis* Dzhal. et Novik. из ихносемейства Iguanodontopodidae (Джалилов, Новиков, 1993).

187. Ходжапиль-Ата (=Ходжа-Эфиль-Ата, Габуния, Курбатов, 1984; =Ходжаипиль, Седлецкий, 1983б), северо-западный склон хр. Кугитангау, Юго-Восточный Туркменистан. Известняки. Верхняя юра, средний оксфорд (Аманниязов, 1984; Аманниязов и др., 1987) или средняя юра, средний и верхний келловей курекской свиты кугитангской серии (Габуния, Курбатов, 1988). Протяженность местности с находками следов составляет около 10 км. Открыто от 2500 до 2860 следов на 11 следоносных участках, некоторые динозавры двигались группами по несколько особей (Седлецкий, 1983а, б; Аманниязов, 1985, 1986; Аманниязов и др., 1988; Габуния, Курбатов, 1988). Следы крупного двуногого теропода, названные *Turkmenosaurus kugitangensis* Аман., 1985, имевшего короткий средний палец. Другой, более мелкий теропод с более длинным средним пальцем оставил следы *Chodjapileosaurus krimholzii* Аман., 1985. Следы двуногого четырехпалого и "пальцеходящего" динозавра названы *Gissarosaurus tetraphalangensis* Аман., 1985. У него позади следов пальцев есть дугообразный отпечаток. Эти следы, по нашему мнению, возможно оставлены сегнозавром (Segnosauria)* или близкой формой (см. также раздел 4.4.2.194). Следует иметь в виду, что собственно остатки сегнозавров пока известны лишь в мелу, хотя группа явно связана с относительно близкими по морфологии поздне триас-раннеюрскими предками, вероятнее всего среди прозавропод (см. раздел 1.1).

Названия ихнородов, установленных для этого местонахождения употреблялись и на кириллице (Аманниязов, 1986). Следы отпечатаны на мелководье моря, имевшего местами знаки волновой ряби. Л.К.Габуния и В.В.Курбатов (1988) для одного из типов следов из этого местонахождения отмечают очень малые отличия от *Megalosauropus uzbekistanicus* Gab. et Kurb., уже известных из юры Харкуша и Ташкургана. Отличия столь невелики, что, как считают два указанных автора, такие следы из Ходжапиль-Аты могут быть отождествлены с уже известными (Габуния, Курбатов, 1988, рис.10). В районе пос. Ходжапиль-Ата отмечены следы ног животных, сближенных В.И.Седleckим (1983б) с игуанодонтидами, они напоминают *Camptosauropus* из Равата (Габуния, Курбатов, 1988, рис.9), но более крупные. Отмечаются и другие следы орнитоподного типа, но меньших размеров (длина следа 30 см, шага - 100 см).

188. Чагыл, урочище в Южном Туркменистане (хр. Туаркыр). Континентальная по происхождению и угленосная чаирлинская свита верхнесалахбекской подсерии. По В.А.Прозоровскому (устн. сообщ.) уровень вероятнее всего относится к средней юре, байосу. Один трехпалый след динозавра (Ельфимов и др., 1991), слепок не делался, известно фото.

189. Большой Балхан, возвышенность в Западном Туркменистане. Верхняя юра (Аманниязов и др., 1987, с.3). Следы динозавров.

190. Ташкургани, юго-западная часть хр. Гиссар (Аххабакские горы), 3.5 км юго-восточнее пос. Ташкурган (Аманниязов и др., 1987), вверх по левому борту сая Амир-Темир у впадения в него руч. Мергандара, Узбекистан. Кровля известняков курекской свиты кугитангской серии. Верхняя юра, оксфорд - нижний киммеридж (Аманниязов и др., 1987) или верхний оксфорд (как кровля кугитангской свиты?) (Габуния, Курбатов, 1988). Следы *Megalosauropus uzbekistanicus* Gab. et Kurb., 1982 (Аманниязов и др., 1988, рис.12б; Мартинсон, 1990) ихновид крупного

трехпалого карнозавра (более 48 следов), длина шага 1.2-1.6 м. Есть здесь и более мелкие следы (молодых особей или других, вероятнее всего тоже хищных динозавров).

191. Ходжа-Каршавар (Ташмуш), 100 км к северо-востоку от Ташкургана. Прибрежно-лагунные отложения верхней юры. Несколько десятков трехпалых следов плохой сохранности, сходных со следами из Ташкургана (Аманиязов и др., 1987). Это местонахождение упомянуто как Ходжа-Каршавар (Новосельский, Новосельская, 1993) в верховьях р.Ташмуш. Следы здесь отмечены в известняках туполангской свиты на южном склоне хр. Гиссар, Сурхандарьинская обл., Таджикистан. Эти следы, по В.В.Курбатову, похожи на ташкурганские. Отмечен зуб динозавра (позже, возможно, утерян) и 2 группы следов: удлиненные (каплевидные) и широкие, в виде треугольника со сглаженными вершинами. На одной из площадей все следы трехпалые. Местонахождение является вторым по размерам после Ходжапиль-Ата, а по числу следов оно сопоставимо с Ширкент II, но больше последнего по площади.

192. Хингоу, река в хр. Петра Великого, Таджикистан. Зарбузская свита. Верхняя юра. Следы динозавров (Джалилов, Новиков, 1993).

4.4.2. Мел

193. Сатаплиа, гора в 6 км к северо-западу от г. Кутаиси, Грузия. Известняки нижнего неокома с морскими палециподами (Габуня, 1952; Чабукиани, 1960). Нижний мел. *Satapliasaurus* [*Satapllasauropus*] *tschabukianii* Gab. (Габуня, 1951, 1952, 1956, 1958). Название (бинарное латинское) первоначально было образовано для животного, оставившего следы, но не для самих следов (Габуня, 1951). Это название, видимо, может быть старшим синонимом (Haubold, 1971) для следов *S. dsocenidzei* Gab. и *S. kandelakii* Gab., описанных оттуда же. Следы *S. tschabukianii* принадлежали бипедальным формам динозавров с относительно острыми когтями II-IV пальцев, палец I обращен назад и расположен выше поверхности субстрата. Отмечено их сходство со следами *Columbosaurus* из верхнего мела Канады. Установлено, что животные были быстро бегущими, промежуточными по строению и размерам задних конечностей между целурозаврами и крупными позднемеловыми хищниками (Габуня, 1956). Известно несколько непригодных вариантов написания обеих частей бинарного названия их видов, в том числе в сочетании с родовым названием *Sathapliasaurus* (Габуня, 1956).

В 2 м выше отмеченного уровня найдены трехпалые следы с короткими, обращенными вперед пальцами, предположительно оставленные камптозаврами (Габуня, 1951, 1956). Эти следы сопоставлялись с *Dakotosaurus* (Haubold, 1971, S.104) (см. также раздел 4.1.2.35).

194. Ширкент I (Новиков, Радилиловский, 1984; Аманиязов и др., 1987), 1.5 км к северу от пос. Ширкент, близ правого берега низовой одноименной реки, южный склон хр. Гиссар, Таджикистан. Нижняя часть ширабадской свиты. Нижний мел, верхний альб. Две следовые дорожки (7 следов) отпечатков (полуметровых в длину с учетом длинных когтей) предположительно четырехпалых задних конечностей, с длиной шага всего 72-75 см (Захаров, 1964; Новиков, Джалилов, 1988). Первый палец укорочен или, что кажется возможным, его хогтевая фаланга могла быть отогнута кверху, четвертый палец длинный. Динозавровая природа следов, которых насчитывали 9, ставилась под сомнение (Рождественский,

Хозацкий, 1967). Автор первоописания следов считал, что по ним он выделяет новый род и вид теропод (но не ихнород и ихновид) *Macropodosaurus gravis* Zakharov (см. Захаров, 1964; Новиков, Джалилов, 1988). Данные следы похожи на оставленные сегнозавром* (именно для сегнозавров характерно специфическое строение четырехпалой стопы с мощными, узкими когтями, см. Перлз, 1981, рис.9), хотя можно допускать, что следы могли быть оставлены и представителем мегалозаврид (Аманниязов и др., 1987, с.44), прежде всего учитывая крайнюю недостаточность информации по строению дистальной части конечностей последних (см. Weishampel et al., 1990a, p.203, 204, fig.6, 29K). Название *Macropodosaurus* было заменено на *Macropodosauropus*, след был отнесен к ихносемейству *Megalosauripodidae* Vialov, 1987 (Джалилов, Новиков, 1993).

В связи с возможностью сегнозавровой природы следов любопытно отметить, что автор их первоописания (Захаров, 1964), еще когда сегнозавры не были выделены, прозорливо считал, что среди динозавров могли быть еще не известные ветви, что теропод, оставивший следы, перешел к всеядному питанию и имел относительно короткий хвост и что животное должно быть выделено в особое семейство. Учитывая все это и весьма возможную сегнозавровую природу этих следов, а также отмеченных в разделе 4.4.1.187, ихногруппу следует называть *Segnosauripodidae* ichnofam. nov.

Один след из местонахождения Ширкент I похож на отпечаток трехпалой "стопы" с короткими округлыми пальцевыми подушечками без признаков когтей (Захаров, 1964).

195. Бабатаг II (Булин и др., 1981; Аманниязов и др., 1987; Новиков, Джалилов, 1988). Левый приток верховий руч. Чорроксай, 6 км к северо-западу от пос. Акмечеть, Таджикистан. Основание верхней части лучакской свиты (стратиграфически в 12 м ниже Бабатаг I). Нижний мел, верхний альб. Семь (Джалилов, Новиков, 1984) или шесть дорожек следов на известняке (более чем 200 следов на площади 10 000 м²) среди которых есть бипедальные, овальные, трехпалые следы длиной 37 см, со слабыми отпечатками фаланг и шагом длиной 83 см; четырехпалые с двумя линиями следов одного животного (расстояние между ними 1.4 м), у них следы передних конечностей широкие (35x52 см), а задние - относительно более узкие (80x70 см). Ихнород *Kafiriganosauropus* n. gen. из этого местонахождения был установлен без выделения типового вида, поэтому данное название является непригодным. Отсюда описаны также следы *Chorrokhsauropus khakimovi* Dzh. et Novik., причисленные к ихноотряду *Sauropodina*, но принадлежность их к какому-либо ихносемейству остается неясной. Для этого же местонахождения дано название следов *Akmetchetosauropus makhamovi* Dzh. et Novik. из *Nadrosauripodidae* (Джалилов, Новиков, 1993).

196. Бабатаг I (Аманниязов и др., 1987), правый берег среднего течения руч. Чучели (склон гор. Ходжакульсун), 20 км к северо-востоку от Бабатаг II, 45 км к юго-западу от пос. Гиссар, хр. Бабатаг, Таджикистан. Верхняя часть лучакской свиты. Нижний мел, верхний альб. Семь (Джалилов, Новиков, 1984) или восемь трехпалых следов в известняке, шаги 70-86 см длиной, возможно они оставлены небольшим бипедальным орнитоподом, следы названы *Babatagosauropus bulini* Dzh. et Novik. и причислены к *Nadrosauripodidae* (Джалилов, Новиков, 1993).

О следах в сеномане окрестностей пос. Гуматаг см. раздел 4.5.199.

О следах в ур. Чермозак см. раздел 4.5.203.

4.5. Остатки, которые надо исключить из состава динозавровых и местонахождения, которые надо вывести из тех, в которых в СНГ найдены остатки динозавров.

197. Рр. Шарженъга, Ветлуга, Юга, Луза, Мезень, Цильма и Северная Двина в европейской части России и р. Донгуз* (197а) на левой, азиатской стороне бассейна р. Урал. Триас. Указания на находки в этих и ряде других мест региона (см. Tolmatschow, 1904; Tolmachoff, 1924; Толмачев, 1926; Юрьев, 1954а) остатков прозавропод *Thecodontosaurus* по-видимому относятся к текодонтам и другим пресмыкающимся (Рождественский, Татаринов, 1964, с. 541).

О динозавровых остатках из верхнего триаса или, вероятно, из нижней юры, см. также данные к местонахождению Каджисай (раздел 4.1.1).

198. Аулиэ*, урочище близ пос. Актас, хр. Каратау, Казахстан. Карабастауская свита. Нижняя часть верхней юры. Фоссилия (Бажанов, Шевченко, 1948), длиной 44 см, шириной у концов 103 и 165 мм, с внутренней полостью, при толщине стенок около 45 мм, замещена известняком полностью. В шлифах с наружной, средней и внутренней частей образца отмечена губчатая структура и местами следы продольных сосудов различного диаметра, как прямых, так и ветвящихся. В образце отмечено отсутствие даже следов фосфора. По-видимому, это не остаток динозавра из теропод (*Megalosaurus*), как считали В.С. Бажанов и В.В. Шевченко (1948), так как фосфат костей в карбонатах отмеченной свиты не подвергается растворению. Наоборот, забуферивающее действие карбонатов должно было препятствовать образованию кислот, растворяющих фосфат кальция костей и зубов. Обсуждаемая фоссилия видимо является частью ложного ствола древовидного папоротника* с обилием тонких стеблей, проходящих в плотной массе с корневыми волосками. Для таких ложных стволов отмечаются как трубочки, так и губчатые участки (см., например, фрагменты ложных стволов раннемеловых *Tempskya*).

Пероподобное образование *Praeorinis sharovi* Raut. из Аулиэ, причислялось птице (Раутиан, 1978), рептилии (Курзанов, 1987, с. 78) или даже динозавру (Долуденко и др., 1990), но остаток является вероятнее всего частью сложного листа цикадового (Несов, 1992в). По словам местных жителей (см. Долуденко и др., 1990, с. 23), в Аулиэ однажды был найден скелет небольшого динозавра, но он не сохранился и никем из исследователей позвоночных животных не изучался.

199. Г у м а т а г, 300 м к северу от поселка, 24 км от пос. Байсун (юго-восток хр. Гиссар), Узбекистан. Верхняя часть тубегатанской свиты. Верхний мел, сеноман. Подковообразные следы *Gumatagichnus* (= *Bipartitipes*) *unguliformes* (Габуня и др., 1988), обычно не ориентированные на поверхности песчаника. Четыре участка содержат соответственно 5, 13, 54 и 12 следов, каждый след имеет длину 7-12 см и ширину 10-12 см. Они интерпретировались (Амаиниязов и др., 1987; Габуня и др., 1988) как следы неизвестных динозавров, но вероятно являются следами кормежки на песчаном дне моря довольно крупных полузарывавшихся членистоногих: хелицеровых типа *Limulidae* или ракообразных. Остатки организмов в соседних слоях - морские.

200. Карабулак ("Сопка Отпечаток"), Зайсанская впадина, Восточный Казахстан. Отмеченный В.Г.Цеховским для конуркуринской свиты этого местонахождения отпечаток кожи динозавра из мезозоя (Бажанов, Кожамкулова, 1960) был переопределен как противотпечаток наружной части панциря черепахи семейства Trionychidae (см. Рождественский, Хозацкий, 1967; Russell, Zhai, 1987), это семейство известно с конца раннего мела до современности. Возраст слоев по другим данным - средний эоцен (палеоген).

201. Кочкорка, депрессия к юго-западу от оз. Иссык-Куль, Кыргызстан. А.К.Рождественский (1964) отмечал отсюда кости динозавров, но не делал этого в более поздних своих работах. Возможно данные относятся к костям крупных третичных млекопитающих, известных здесь и в северо-западном Прииссыккулье (Тарасов, 1968; Russell, Zhai, 1987).

202. Сагибовский Богучан* (холм) на левом(!) берегу р.Амур близ дер. Сагибово, Амурская обл., Россия. Находки динозавров здесь, т.е. на российской стороне Амура (Красилов, 1976; Болотский, Моисеенко, 1988) отмечены ошибочно, причина ошибки в неправильной этикетке в экспозиции Центрального Геологоразведочного музея (см. Несов, Головнева, 1990), относящейся к находке начала века. В действительности кости происходят с правого берега Амура, т.е. с территории Китая.

Информация о находках костей динозавров на горе Кордон под Благовещенском (Красилов, 1976) нуждается в подтверждении, т.к. пока при полевых работах не удалось вновь определить положение этой точки.

Местонахождение с костями и зубами динозавров на правом берегу р.Амур ("Белые Кручи") (Криштофович, Байковская, 1966; Болотский, Моисеенко, 1988; Несов, Головнева, 1990 и ссылки в этих работах) относится к территории Китая, хотя оно очень часто отмечалось и цитировалось в обзорах местонахождений с территории именно нашей страны (см., например, Юрьев, 1954а; Рождественский, 1957; Рождественский, Хозацкий, 1967).

Учитывая данные по геологии бассейна р.Амур, следует считать, что информация о находках костей динозавров в 50 км ниже Благовещенска (Рябинин, 1925) видимо относится к "Белым Кручам", располагающимся в 265 км ниже этого города.

203. Чермозак, урочище в Таджикистане. Следы (заплывшие, плохо сохранившиеся) отмеченные первоначально (Хомизури, 1972; фото Н.Н.Каландадзе) как динозавровые, на плите мезозойского песчаника, на 31 км шоссе от Душанбе на Куляб, в 10 км к востоку от перевала Чермозак. Они были переопределены (Аманниязов и др., 1987) как относящиеся не крупному (приблизительно с рысь) млекопитающему позднего олигоценового возраста (поздний палеоген). Вмещающие отложения относятся к больджуанской свите, обнажение отмечено на 30 км автодороги, ныне там известно 25 следов.

204. О находке, указанной как шип *Stegosaurus* sp. из юры р.Вилуй, в 80 км выше по течению от р.Ахтаранда (Tolmatschew, 1904), впоследствии отмеченной как не относящейся к динозаврам (Tolmachoff, 1924; Толмачев, 1926), см. комментарии к местонахождению 4.1.1.11.

205. Волыно-Подолля, Украина. Из данного района, предположительно из юры, указывался проблематичный остаток, определенный как зуб теропода нового рода *Macrodontophion*, без указания второй части бинарного названия (см. Zborzewski, 1834; Weishampel et al., 1980a, p.77). Против юрского возраста, но в пользу того, что это нижний девон, свидетельствует общая геология района, а также данные

(Zborzewski, 1834), что отложения богаты зубами "ящеров" и "змей" и прямое указание в тексте на "древний красный песчаник" как источник фоссилии. По А.О.Иванову (устн. сообщ.) в красноцветях днестровской серии нижнего девона Подолии обычны зубы кистеперых рыб рода *Rogolepis*, но не змей и ящеров. Против того, что этот остаток принадлежал тероподу, указывает его изгиб не в плоскости, в которой располагался продольный наружный гребень коронки (или два таких гребня), а в плоскости, перпендикулярной этому направлению (т.е. изгиб имеется как бы в лингвальном направлении, внутрь рта), что характерно для многих рыб, но не для динозавров-теропод. Против того, что данное образование вообще является зубом позвоночного, указывает закругленное, а не заостренное кверху очертание вершины на слепке полости, которую можно было бы принять за пульпарную. Против интерпретации остатка как зуба свидетельствует наличие на указанном слепке сужения, а также бугорка и извилистого гребня, последний тянется вдоль плоскости симметрии. Из девонских фоссилий наиболее сходен с объектом дистальный конец грудного плавника панцирных рыб из группы антиарх.

Дополнение

206. После завершения подготовки рукописи к печати, автор, студенты А.В.Груба и А.А.Тимофеев в июне 1994 г. нашли часть диафиза бедренной кости теропода** (с общей высотой тела около 3-3.5 м) и очень небольшой нестертый зуб примитивного утконосого динозавра** (высота животного была около 2 м) в верхнеальб-сеноманских фосфатоносных песках Стойленского железорудного карьера* близ гг. Губкии и Старый Оскол на северо-востоке Белгородской обл., Россия. Эти находки были сделаны в составе морской и прибрежно-морской фауны, включавшей акул *Polyacrodus*, Hexanchidae, *Eorhincodon* из Rhincodontidae, *Paraorthacodus*, *Synechodus*, *Cretolamna*, *Cretoxyrhina*, *Paraisurus*, химер Chimaeridae, Callorhynchidae, Edaphodontidae, Ganodiidae fam. nov. и других, а также целокостных рыб Holostei indet. и *Belonostomus*, костистых Dercetidae(?), *Apateodus* и Teleostei indet., чепенах Toxochelyinae indet. или Macrobaenidae indet., *Teguliscapha* (Protostegidae), Cheloniidae indet. или Desmatochelyidae indet., ихтиозавров *Platypterygius* (вероятно, 2 вида мелкий, оболее ранний, позднеальбский и крупный, более поздний, сеноманский), мелких плезиозавров Elasmosauridae и крупных *Polyptychodon* (Pliosauroidae). Морские позвоночные обитали в заливе океана Тетис, вдававшемся в сушу с юго-востока и обладавшем очень высокой биопродуктивностью за счет отгонного ветрового апвеллинга, а динозавры - на приморских низменностях с участками песчаных пляжей и с прибрежными лесами (местами принимавшими мангровый характер). Приморские низкие участки суши должны были получать биогены из моря при ветровых нагонах вод и штормах. Отмеченные динозавры вероятнее всего имеют позднеальбский возраст. Они обитали на территории Фенно-Сарматии, в скором времени (см. Силин, 1966) отделившейся от Азии меридиональным проливом. Возможно с этого массива суши гадрозавриды проникли в Западную Европу. Отмеченное местонахождение лишь десятое с остатками динозавров, указанное для территории России. На рисунках 8-11 оно, как и последующие местонахождения, не обозначено.

В сентябре 1994 г. автором, О.И.Царуком (Институт зоологии АН Узбекистана), Дж.Д.Арчибалдом (Университет Сан-Диего, Калифорния)

при полевых работах в Кызылкумах были собраны дополнительные материалы в местонахождениях, не отмеченных на картах на рис. 8-11.

207. Шейхджейли III*, Каракалпакистан. Подошва ходжакульской свиты. Нижний мел, альб. Позвонок хвоста примитивного *Hadrosauridae***.

208. Кызылкала I*, холм (уровень на трети его высоты) в 1.2 км на северо-восток от пос. Кызылкала, юго-восточное поднятие хр. Султан-Увайс, Каракалпакистан. Нижняя часть бештюбинской свиты. Верхний мел, нижний турон. Кости *Dinosauria* indet.**

209. Кызылкала II*, неглубокий овраг в 7 км на восток-северо-восток от пос. Кызылкала, Каракалпакистан. Верхняя часть ходжакульской свиты или бештюбинская свита. Верхний мел, сеноман нижний турон. Позвонок хвоста *Theropoda* indet.** с крупной полостью внутри.

210. Карачадалысай*, овраг на восточной окраине хр. Султан-Увайс, Каракалпакистан. Желтые пески в нижней части бештюбинской свиты. Верхний мел, нижний турон или нижняя часть нижнего турона. Мелкие *Theropoda***, *Tyrannosauridae*: cf. *Alectrosaurus* sp.**; *Sauropoda*: cf. *Diplodocidae***, *Hadrosauridae*: *Hadrosaurinae* indet.**

Там же, но в 1.5-2 м выше предыдущего уровня*. Черные железистые песчаники и алевролиты в нижней части бештюбинской свиты. Верхний мел, нижний турон или нижняя часть нижнего турона. Крупные *Theropoda***, *Ankylosauria***, *Hadrosauridae***. Обнаружение в составе комплекса совместно черепах *Lindholmemys*, *Carettochelyidae* и скатов *Myledaphus* подкрепляет самостоятельность комплекса, отмеченного в разделе 4.1.3.58.

По результатам изучения состава рассмотренных комплексов остатков динозавров (разделы 2-4) можно выделить их фаунистические ассоциации, порой распространенные на значительных территориях. Устанавливаются и хорошо различающиеся друг от друга ассоциации скорлупы яиц динозавров. Местонахождения, не попавшие в далее следующий список могут отражать иные (интеркалярные во времени) комплексы, или же они еще слабо изучены. Ниже римскими цифрами обозначены выделяемые ассоциации (предполагаемые из них даны со знаками вопросов), арабскими цифрами указаны комплексы, отмеченные в тексте. I? 1?; II. 2-4, 5?, 6-9; III. 11; IV. 14; V. 17-20, 21?; VI. 24; VII? 28?; VIII. 29, 31?; IX. 37?, 39-42; X. 58?, 210; XI. 62, 70, 72?; XII. 89, 91, 94, 97?; XIII. 99, 106?; XIV. 127-133; XV. 136; XVI. 140; XVII. 142; XVIII. 151, 152?; XIX? 155? По остаткам скорлупы (ск.) выделяются по меньшей мере три ассоциации: Iск. 167, 168; IIск. 170-172; IIIск. 175-177, 179. По крайней мере в одном местонахождении (4.3.172) можно выделить подассоциации, сменяющие друг друга во времени.

Комплекс IX (Шейхджейли и др.) сходен с известным в районе кол. Цондолейн-Худук в провинции Ганьсуй Китая, а комплекс XI (Джиракудук II и др.) очень сходен по составу с известным в формации Ирэн-Дабасу Внутренней Монголии (КНР). Это показывает реальную возможность трансасиатских корреляций отложений и местонахождений по остаткам динозавров. Обнаружение остатков теропод рода *Troodon* и сходных гадрозаврид по обеим сторонам Берингова моря позволяет надеяться на корреляции между материками в будущем. Как и на юго-западной окраине Азии, на территориях Китая, Монголии и юго-восточной Азии тоже можно ожидать крупную смену ассоциаций динозавров от сеномана к турону. Если таковая будет обнаружена, то это позволит разделить баинширзинскую свиту по остаткам динозавров на две части - сеноманскую (например,

более ранняя из фаун Хара-Хутула, включающая черепа *Kizylkumemys*) и турон-коньяк-?сантонскую (фауна Ширэгин-Гашуна и других мест с черепахами *Lindholmemys*).

Уровень I как единственный, приуроченный к нижней юре с ее известной специфической фауной динозавров (Weishampel et al., 1990a) в будущем может оказаться особым по составу фауны динозавров. Фауна динозавров II отражает этап, который называется здесь Сарыкамышсайским (Sarykamyshsaian), ассоциации III и IV могут оказаться специфическими. Фауна V соответствует этапу, называемому здесь Муртойским (Murtoian). Находка VI вероятно относится к ассоциации, известной в Монголии в хухтыкском горизонте. В комплексе позвоночных VII из динозавров по единственной находке зуба известен только завропод, но это первое появление узкозубых завропод в мелу Азии, чем данный комплекс отличен, по крайней мере, от Муртойского. Фауна динозавров VIII весьма особа, соответствующий ей этап называется здесь Ходжакульским (Khodzhakulian), а фауна IX соответствует Шейхджейлинскому этапу (Sheikhdzhellian). Ассоциация X весьма специфична, но она, к сожалению, еще недостаточно изучена. Фауна динозавров XI соответствует Биссектинскому этапу (Bissektian), но в него не включается ассоциация с крупными гадрозаврами, представленными в самой верхней части биссектинской свиты. Фауна XII отражает Кансайский этап (Kansaian). Ассоциации XIII и XIV возможно специфичны в географическом плане в сравнении с кансайской фауной, но близки к ней по возрасту. Ассоциации XV и XVI недостаточно известны, но возможно специфичны. Ассоциация XVII отражает фауну и этап Грей Меца (Greymesian), тогда как XVIII соответствует каканавтской фауне и этапу (Kakanautian). Находки на уровне XIX возможно специфичны как терминальные для мела.

По скорлупе яиц можно выделить ассоциации и этапы: Iск. Балабансайский (Balabansaian), IIск. - Арсланбобский (Arslanbobian), IIIск. - Кошболотский (Koshbolotian).

Литература

- Алиев М.М., Крылов Н.А., Гейкина Р.З., Гофман Е.Н., Дубровская Е.Н., Цатурова А.А., Аманжолов К.Н., Алимов К.Н., Миркамалов Х.Х., Мальцев А.К., Прозоровская Е.Л., Ростовцев К.О., Сахаров А.С. Юра юга СССР. М., Наука. 1983. 208 с.
- Аманжолов К.Н. Следы оксфордских динозавров в хр. Кугитангтау // Тезисы докл. XXX сесс. Всесоюзн. палеонтол. о-ва. Львов. 1984. С.5-6.
- Аманжолов К.Н. Об уникальных следах верхнеюрских динозавров в Туркменистане // Проблемы освоения пустынь. 1985. N 2. С. 23-29.
- Аманжолов К.Н. Старые знакомые - динозавры // Наука в СССР. 1986. N 1. С. 97-108.
- Аманжолов К.Н., Алексин Ю.Н., Вялов О.С., Габуния Л.К., Джалилов М.Р., Курбатов В.В., Носаков В.П. Ископаемые следы жизни на территории Средней Азии (путеводитель-экскурси Всесоюзного семинара). Душанбе, Дониш. 1987. 54 с.
- Архангельский А.Д. Верхнемеловые отложения Туркестана. Вып. I. Верхнемеловые отложения северо-западных Кызылкумов и Ферганы // Тр. Геол. ком., Нов. сер. 1916, Вып. 151. С. 1-98.
- Архангельский А.Д. Геологические исследования в низовьях Аму-Дарьи // Тр. Главн. Геол.-Разв. Упр. ВСНХ СССР. 1931. С. 1-194.
- Бажанов В.С. Остатки крупных меловых динозавров из бассейна верховий р. Тобол // Вестн. АН Каз. ССР. 1947. N 5 (26). С. 38-40.
- Бажанов В.С. Первое нахождение скорлупы яиц динозавров в СССР // Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР. 1961. Т. 15. С. 177-181.
- Бажанов В.С. Первое мезозойское млекопитающее (*Beleutinus orlovi* Bazhanov) из Советского Союза // Териология, Новосибирск. 1972. Т. 1. С. 74-80.
- Бажанов В.С. Дополнения к сведениям о динозавровой фауне Призайсамья // Вопросы Герпетологии. Третья Всесоюзн. герпетол. конфер. Ленинград, Автореф. докл. Л., Наука. 1973. С. 23-24.
- Бажанов В.С., Кожамкулова Б.С. Новые палеонтологические обоснования палеогеографии и стратиграфии для Казахстана // Вестн. АН Каз. ССР. 1960. N 3. С. 87-89.
- Бажанов В.С., Шевченко В.В. Крупный динозавр из юры Каратау // Вестн. АН Каз. ССР. 1943. N 10. С. 88-89.
- Барятин Р.Б., Носиков В.П. Камеинное чудо Таджикистана. Душанбе, Ирфон. 1989. 16 с.
- Барсболд Р. Хищные динозавры мела Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1953. Вып. 19. С. 1-117.
- Барсболд Р. Хищные динозавры овирапторы // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике (ред. Э.И.Воробьева). М., 1986. С. 210-223.
- Барсболд Р. Новый позднемеловой орнитомимид из МНР // Палеонтол. журн. 1988. N 1. С. 122-125.
- Барсболд Р., Перлз А. Модификация зауриский и параллельное развитие хищных динозавров // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1979. Вып. 8. С. 39-44.
- Безобразова Н.Ф. К стратиграфии северо-восточной части Ферганской котловины // Тр. Средне-Азиатск. госуд. ун-та. Сер. VIIa, Геология. 1929. Вып. 14. С. 1-16.
- Беленький Г.А. Геологическое строение Приташкентских Чулей // Тр. Ташкентск. ун-та. Нов. сер. 1961, Вып. 181, геол. науки, кн. 16. С. 1-183.
- Беленький Г.А., Миркамалова С.Х. Палеогеография мела и палеогена Приташкентской депрессии. Л., Наука. 1965. 114 с.
- Беленький Г.А., Рождественский А.К. Находка первого в СССР скелета крупного динозавра // Палеонтол. журн. 1963. N 1. С. 141-143.
- Боголюбов Н.Н. О предполагаемом позвонке динозавра из Оренбургской губернии // Ежегодн. по геол. и минерал. России. 1912. Т. 14. Вып. 3. С. 61-62.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Трехзначные номера экземпляров соответствуют коллекции N 12457 Центрального геологоразведочного музея Санкт-Петербурга, например, сокращенное написание N 431 соответствует N 431/12457, номера других коллекций этого музея не сокращались. Номера с индексом РО соответствуют экземплярам, хранящимся в остеологической коллекции отделения орнитологии Зоологического института РАН.

Табл. I. Остатки динозавров (1-14, 16, 17, 19-22), птерозавра (18), динозавра или птицы (24) и ящериц (25-27); из нижнего саномана, верхний мел, верхняя часть ходжакульской свиты ур. Шейхджейли (здесь и далее имеется в виду северная оконечность одноименной гряды), Каракалпакистан (23), верхнего турона (1, 3-8, 10-14, 17, 21, 22) и коньяка (2, 9, 16, 18-20, 24-27), верхний мел (биссектинская свита) ур. Джиракудук, Узбекистан и зубы хищных динозавров сантона - раннего кампана, верхний мел (бостобинская свита) ур. Байбише, Казахстан (15): 1- когтевая фаланга передней(?) конечности, предположительно от *Alectrosaurus* sp., обн. ЦДЖ-14а, N 431, x1; 2- туловищный позвонок, предположительно от *Alectrosaurus* sp., обн. ЦБИ-5а, N 432, x0.4; 3-12 - зубы теропод (часть их - 5, 6, 8, может принадлежать *Alectrosaurus* sp., из них изображение 8 - для наиболее типичного экземпляра, а 3, 7, 10, 11 - длинные зубы, с относительно более толстым основанием, могут относиться к иному тероподу, возможно к тому, который имел малый трохантер орнитомимидного типа); NN 433-442: 3, 8 - обн. ЦБИ-28; 6, 7, 10, 11 - обн. ЦДЖ-17г; 4, 5, 12 - обн. ЦДЖ-17а; 9 - зуб имеет следы выветривания и шлифовки песком, произошедших до фоссилизации (см. Argast et al., 1987), обн. ЦБИ-14; 3- x0.5; 8- x0.75; 5, 11- x1; 4, 6, 7, 10, 12, 15- x1.5; 9- x3. 13, 14 - когтевые фаланги: 13- *Segnosauria* indet., 14- теропода(?), обн. ЦДЖ-17г, N 443, 444, x0.33 и приблизительно x0.5; 15- относительно толстый (лабио-лингвально) зуб *Tyrannosauridae*, обн. БАЙ-3к, N 485, x1; 16- I метакарпalia теропода, возможно молодого *Alectrosaurus* sp. (вид сверху), обн. ЦБИ-17, N 445, x0.66; 17- фаланга IV пальца задней конечности теропода, обн. ЦДЖ-17а, N 446, x0.66; 18- проксимальная часть II фаланги IV пальца крыла птерозавра *Azhdarcho lancicollis* Ness., обн. ЦБИ-14, N 8/11915, x1; 18а- с проксимального конца, 18б- снизу; 19, 20- два комплекта *tibiale+fibulare* теропод, предположительно от *Alectrosaurus*, обн. ЦБИ-14 и ЦБИ-17, NN 447, 448, x0.5; 19а, 20а- сверху, 19б, 20б- снизу; 21- фаланга задней конечности теропода, обн. ЦБИ-28, N 449, x0.75; 22- часть мозговой коробки довольно крупного карнозавра, вид спереди и несколько справа (см. Малеев, 1965, рис.2Г), обн. ЦБИ-23, N 450, x0.33; 23- зуб мелкого теропода *Troodon* (= *Pectinodon*) *asiamicus* sp. n., обн. СЩД-8, голотип N 49/12176, x6; 24- позвонок ?теропода или птицы, обн. ЦБИ-14, РО N 4607, x2.5; 25-27- остатки ящериц, обн. ЦБИ-4в: 25- зубная кость *Sheikhia priscagama* Ness. (*Priscagamidae*), голотип N 697, x8; 25а- сверху, 25б- изнутри; 26, 27- зубная кость изнутри (N 451) и верхнечелюстная кость (N 452) снаружи (27а) и изнутри (27б), x8.

Табл. II. Остатки динозавров (1-6, 9-17, 19-21), динозавров или предположительно птиц (7, 8, 18), млекопитающего (22), ящериц (23-27); из нижнего саномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты), ур. Шейхджейли, Каракалпакистан (6), верхнего турона (1, 2-4, 10, 13, 14, 16, 18, 19, 25-27) и коньяка (5, 7-9, 11, 12, 15, 17, 20-24), верхний мел (биссектинская свита), ур. Джиракудук, Узбекистан: 1-3- когтевые фаланги сегнозавров *Segnosauria* indet., 1, 2- обн. ЦДЖ-17а и ЦБИ-16, N 453 и N 454, x0.75 и x0.5; 3- обн. ЦДЖ-17а, N 455, x1.1; 4- зуб сегнозавра, обн. ЦДЖ-17а, N 3/11822, x6; 5- позвонок (поясничный?) сегнозавра, обн. ЦБИ-5, N 458, x0.75; 6- когтевая фаланга сегнозавра, обн. СЩД-8а, N 457, x0.75; 7- сильно уплощенное (дорсовентрально) тело позвонка теропода(?) или крупной нелетающей птицы (см. также фиг. 18), обн. ЦБИ-5а, N 458, x0.75; 8- когтевая фаланга, возможно передней конечности овирапторозавра или задней конечности птицы?, обн. ЦБИ-17, N 459, x4; 9- зуб теропода или костистой рыбы *Saurodontidae*(?) *Asiamicus asiatica* sp. n., обн. ЦБИ-14, голотип N 460, x2; 10- зуб мелкого теропода, по-видимому, особого вида, обн. ЦДЖ-16, N 2/11822, x3; 11- зуб дромозавриды (дейнонихозавра) (см. Ostrom, 1969, fig. 23, 24), обн. ЦБИ-14, N 461, x1.6; 12- лобная кость сегнозавра или теропода(?), обн. ЦБИ-14, N 462, x0.5; 13, 14 - когтевые

фаланги (вид сверху) теропод, возможно, *Alectrosaurus* sp., обн. ЦДЖ-16, N 463, 464, х0.33; 15- передняя часть крестца малого теропода, обн. ЦБИ-5а, N 1/12454, х0.5; 16- симфизная часть нижних челюстей теропода *Caenagnathia martinsoni* Curr., Godf. et Ness. (Caenagnathidae, Oviraptorosauria), обн. ЦДЖ-17а, N 401: 16а- сверху, х3; 16б- справа, х2; 17- мозговая коробка не крупного теропода, возможно дромееозаврида, но не *Hemirus medullaris* Kurz., обн. ЦБИ-4, N 466, х0.75; 18- тело позвонка с длинными щелевидными плевроцелями, возможно от птицы ?*Kuszholle* sp. или от теропода, или же от сегнозавра (см. также фиг. 7), обн. ЦБИ-16, N 467, х1; 19- когтевая фаланга кисти орнитомимозавра (см. Marsh, 1896, fig. 49-52; Nicholls, Russell, 1985, fig. 8, C; Барсболд, 1988, рис. 1в, г), обн. ЦДЖ-17г, N 468, х1; 20- дистальная часть плечевой кости малого теропода, обн. ЦБИ-14, N PO 4622, х3; 21- предположительно опистоцельный позвонок (возможно, хвостовой), вероятно малого теропода, обн. ЦБИ-14, N PO 4619: 21а- снизу, х2.5; 21б- сзади(?), х2.5; 21в- сбоку, х2.2; 22- верхний коренной зуб (M1?) млекопитающего ?*Aspanlestes* sp. (Mixotheridia), обн. ЦБИ-14, N 6/12455, х10; 23- лобная кость ящерицы, обн. ЦБИ-4в, N 469, х3; 24- зубная кость ящерицы *Sheikha* sp. (Priscagamidae), обн. ЦБИ-14, N 470, х6; 24а- сверху; 24б- изнутри; 25-27- фрагменты зубных костей ящериц, один из них (26) возможно от *Gekkota*, другой (27) от *Telidae*, обн. ЦДЖ-17а, NN 471-473, х6.

Табл. III. Остатки динозавров (1-7, 9-13) и крокодила (8); из верхнего баррема - среднего алта, нижний мел (муртойская свита), ур. Могойто (Бурятия) (13), нижнего сеномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты) ур. Шейхджейли (10) и гор. Челлык (11), Каракалпакистан, из верхнего турона (1, 5, 8) и коньяка (2-4, 6, 7, 9), верхний мел (биссектинская свита) ур. Джиракудук, Узбекистан, из нижнего сантона, верхний мел (яловачская свита) ур. Кызылпильяль, Таджикистан (12): 1- передняя часть крестца малого теропода (Oviraptorosauria? или cf. *Gallimimus* sp.), обн. ЦДЖ-16, N 474, х1; 2-4- хвостовые позвонки NN 475-477: орнитомимида? (2), теропода (3), динозавра (4): 2- х1.1; 3- х1, 4- х0.75; 5- проксимальная часть бедренной кости теропода, обн. ЦДЖ-16, N 479, х0.75; 6- хвостовой позвонок теропода (cf. *Dryptosaurus* sp.), сегнозавра или гадрозаврида? cf. *Hypsibema* sp., обн. ЦБИ-14, N 725, х0.75 (см. Baird, Homer, 1979, fig. 4а; Gallagher, 1980, fig. 11), 7- бедренная кость орнитомимида *Archaeornithomimus*(?) *bissektensis* sp. n., обн. ЦБИ-4, голотип, N 726: 7а- сзади, х0.7; 7б- с латеральной стороны и немного сзади, х0.65; 7в- с дистального конца, х0.75; 7г- спереди, х0.66; 7д- с проксимального конца, х0.66; 7е- с медиальной стороны, х0.7; 8- шейная или спинная остеодерма крокодила, обн. ЦБИ-28, N 480, х1; 9-11- зубы завропод Titanosauridae или Diplodocidae, они длинные, тонкие, гладкие или имеющие существенно более слабую морщинистость эмали, чем *Alamosaurus* из верхнего мела США (Kues et al., 1980, fig. 3-5), NN 481-483: 9- обн. ЦБИ-14, N 41/12176, х2; 10, 11- обн. СЖД-8, х1.5 и обн. СЧ-1, х0.7; 12- лобная кость *Troodon isfarensis* sp. n., обн. ФИС-2, голотип, N 484, 12а- х1 и 12б- х1.5; 13- зуб завропода cf. *Chialysaurus* sp. (Несов, Старков, 1992, с.10, 13), возможно, от *Satanosaurus*idae, находка А.И.Старкова, обн. "Промоина Клевенского", х1.1: 13а- с дистального конца; 13б, в- с боков; 13г- снаружи.

Табл. IV. Остатки динозавров (1-17), черепахи (18), рыбы-аспидоринка (19); из позднего баррема - среднего алта, нижний мел (муртойская свита), ур. Могойто, Бурятия (1), верхнего альба, нижний мел (средняя или нижняя часть ходжакульской свиты) ур. Ходжакуль (2, 3, 12, 19), нижнего сеномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты) ур. Шейхджейли (13-17) и Челлык (10, 18), Каракалпакистан, верхнего турона (6) и коньяка (4, 5, 7, 9, 11), верхний мел (биссектинская свита), ур. Джиракудук, Узбекистан, сантона - нижнего кампана, верхний мел (бостобинская свита) ур. Буройнак (8): 1- проксимальный хвостовой позвонок завропода (Несов, Старков, 1992, с.13), обн. "Промоина Клевенского", находка А.И.Старкова: 1а- слева, х0.3; 1б- спереди, х0.33; 1в- снизу, х0.2; 2-6- остеодермы анкилозавров: 2, 3- *Satanosaurus*idae?, обн. СХ-20; 4-6- *Alkylosaurus*idae: 4- обн. ЦБИ-4; 5- обн. ЦБИ-17, 6- обн. ЦБИ-28, NN 486-490; 2, 3- х1.8 и 1.6; 4-6- х1; 7, 8- терминальные фаланги анкилозавров или цератопсид, обн. ЦБИ-14 и обн. 823-1к, NN 491, 492, х0.5; 9- позвонок цератопсида (VI-VIII шейный?) или анкилозавра, обн. ЦБИ-5, N 493, х0.25; 10-11- зубы анкилозаврида, N 12/12176 и N 494, х2 и х4: 10- обн. СЧ-1 и 11- обн. ЦБИ-4; 12- левая верхнечелюстная кость раннего протоцератопсида *Kulsatorops kulensis* gen. n., sp. n., обн. СХ-20, голотип, N 495, х2: 12а- снизу и несколько снаружи, передняя сторона кости ориентирована налево; 12б- сверху, передняя сторона кости повернута

направо; 13-18- остатки протоцератопсида *Asiaceratops salsopaludalis* Ness. et L.Kazn.: 13- проксимальная часть плечевой кости, обн. СШД-8а, N 11, х1.1; 14- задне-нижняя часть мозговой коробки, обн. СШД-8а, N 496: 14а- сверху, х2.2; 14б- снизу, х1.9; 14в, г- сзади и слева, х1.5; 15- задняя часть мозговой коробки, сзади, обн. СШД-8, N 497, х1.5; 16, 17- тела позвонков: 16- крупнейший из найденных для вида, обн. СШД-8а, N 498, х1.1; 17- N 499, х1.5; 18- позвоночная пластинка черепахи *Klyzikometus schultzi* Ness., N 96/11180, обн. СЧ-1, х0.8; 19- часть челюсти цальнокостной рыбы-аспидоринга снаружи, обн. СХ-20, N 500, х5.

Табл. V. Остатки динозавров-протоцератопсид *Asiaceratops salsopaludalis* Ness. et L.Kazn. (1-19) из нижнего сеномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты), гор. Челпык, обн. СЧ-Б (5), ур. Шейхджейли, обн. СШД-8 и СШД-8а (1, 3, 6, 7, 10-13, 15-19), овраг Ходжакульсай, обн. СХ-5 и СХ-25 (2, 4, 8, 9), плато между Ходжакульсаем и Шейхджейли, кость переотложена в верхний палеоцен (нижний палеоген) обн. СХ-0 (14), костистой рыбы *Eloromorphia* из ур. Шейхджейли, обн. СШД-8, Каракалпакстан (21) и *Protoceratopsidae* indet., возможно относящегося к еще не известному ранее роду (20) из верхнего турона, верхний мел, нижняя часть биссектинской свиты: 1, 2- верхние челюсти, N 13: 1а- снизу, х1; 1б- сверху, х1.2 и голотип N 9: 2а- сверху, х1.3; 2б- снаружи, х1; 3- предчелюстная кость (изображение зеркальное по отношению к объекту), N 12: 3а- изнутри, х1.8; 3б- снаружи, х1.9; 4- фрагмент заднелазичной(?) кости, N 501, х1.5; 5- фрагмент челюстной кости с функционировавшими и замещающими зубами, вид изнутри и снаружи, N 502, х2; 6- часть верхней челюсти молодой особи, вид изнутри и снаружи, N 503, х1.5; 7-9- зубные кости, N 504, 14 и 505: 7- изнутри, 8, 9- снаружи и изнутри, х1; 10- рostrальная(?) кость, N 15, х3; 11, 12- нижние части квадратных костей сзади, NN 506, 507, х2; 13, 14- части лобных костей, NN 508, 509, х1.5 и х2; 15-19- зубы, NN 510, 23, 511-513, х2; 20- часть верхней челюсти (изображение зеркальное по отношению к объекту), N 514, х2; 21- одна из двух передних крыловидных костей рыбы с зубами, N 515, х5.

Табл. VI. Остатки динозавров-протоцератопсид *Asiaceratops salsopaludalis* Ness. et L.Kazn. (1-15, 19-37), остатки с сомнением отнесенные к этому виду (16-18, 38); из нижнего сеномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты), ур. Шейхджейли, обн. СШД-8 и СШД-8а (1, 3, 10-12, 14-23, 25-37) и овраг Ходжакульсай, обн. СХ-5 (39) и гор. Челпык, обн. СЧ-1 (11, 13, 24), Каракалпакстан: 1- надглазничная кость, N 17: 1а- снаружи, х1.3; 1б- изнутри, х1.2; 2- часть небольшого "воротника" чешуйчатой кости(?), N 516, х2: 2а- снаружи, 2б- изнутри; 3, 4- части лобных костей изнутри, NN 517, 518, х2; 5- позвонок сбоку, N 519, х2; 6- лопатка, N 520, х2; 7, 8- когтевые фаланги, N 10 и N 521, х2; 9-12, 14-17- фаланги (10, 14- аномальное полярное сращение фаланг), NN 522, 529, 9, 10, х2; 11, х1.8; 12, х2.1; 14-17, х2; 13, 18- метатарзии, NN 530, 531, х2; 19-37- зубы (21- спереди или сзади и несколько со стороны фасетки стачивания, 23- сечение через пульпарную полость, 35- спереди или сзади), 19-27- NN 532-540; 28- N 21, 29-31- NN 541-543, 32- N 16, 33-35- NN 544-546, 38- N 22; 19-23, 25-37, х2.1; 24- х4; 38- локтевая кость(?), N 547, х2; 39- фаланга, N 548, х2.

Табл. VII. Остатки динозавров-цератопсид *Turanoceratops tardabilis* Ness. et L.Kazn. (1-8, 15-21), зуб и челюсти с сомнением причисленные к цератопсидам (9, 11-14.), остатки гадрозаврида (10, 22) и кость панцирной щуки *Abtractosteus turanensis* Ness. (23); из верхнего турона (2, 4, 12-16, 18, 19, 21) и коньяка (1, 3, 5-11, 17, 20, 22, 23), верхний мел (биссектинская свита), ур. Джиракудуг, Узбекистан: 1-9- зубы (9- сильно сточен), 2, 4- обн. ЦДЖ-17г; 5-9- обн. ЦБИ-14, NN 252, 549-551, 253, 552-555; 1, 2, 4-7, х1; 10- обломок нижней челюсти гадрозаврида, обн. ЦБИ-14, N 556, х1; 11- позвонок, обн. ЦБИ-14, N 557; 12, 13- фрагменты челюстей гадрозаврида или цератопсида(?), обн. ЦДЖ-17а и ЦДЖ-16, NN 558, 559, х1; 14- передняя часть нижней челюсти цератопсида или гадрозаврида(?), обн. ЦБИ-27, N 560, х0.5; 15- носовой рог, обн. ЦДЖ-16, N 254, х0.33; 15а- справа; 15б- сзади; 16-18- надглазничные рога, обн. ЦДЖ-16, ЦБИ-28 и ЦБИ-27, NN 256, 561, 562, 16, 17- х0.4; 18- х0.75; 19- предзубная кость справа, сверху и снизу, обн. ЦБИ-4, N 727; х0.33; 20- фрагмент воротника(?), обн. ЦБИ-14, N 563, х0.75; 21- левая верхнечелюстная кость снизу и снаружи, обн. ЦБИ-27 (уровень 1 м выше подошвы биссектинской свиты), голотип, N 251, х0.4; 22- передняя часть нижней челюсти гадрозаврида, обн. ЦБИ-14,

x0.8; 23- предчелюстная кость панцирной щуки *Atractosteus turanensis* Ness., обн. ЦБИ-14, N 564, x3: 23а- сверху, 23б- справа.

Табл. VIII. Остатки динозавров-гадрозаврид *Gilmoreosaurus arkhangelskyi* Ness. et L.Kazn., ср. п. (1, 2, 6, 7), этого же вида или другого гадрозаврида (3, 8, 10) и крупной костистой рыбы, возможно *Aidachar* sp., относящейся к Ichthyodectiformes; из верхнего турона (2, 3, 6, 7, 9, 11) и коньяка (1, 8, 10), верхний мел (биссектинская свита) ур. Джиракудук, Узбекистан и гадрозаврид *Gilmoreosaurus* sp. cf. *G. arkhangelskyi* из верхнего турона коньяка, верхний мел (жиркиндекская свита) ур. Канказган (=Тюлькели), Казахстан (4, 5): 1- мозговая коробка, обн. ЦБИ-14, N 565, x0.75: 1а- сверху и чуть сзади; 1б- спереди и чуть слева, часть теменной кости и передние участки боковой стенки удалены перед съемкой; 1в- сбоку, передневерхняя стенка коробки ориентирована вниз и влево; 1г- снизу, сзади и немного справа; 1д- сзади и снизу; 2- верхняя часть мозговой коробки сверху и немного сзади, обн. ЦДЖ-17а, N 566: 2а- x0.75; 2б- x0.5; 3- основная затылочная кость, обн. ЦДЖ-17а, N 567; 3а- сверху; 3б- снизу; 4, 5- теменные кости (4- сверху, 5- снизу и несколько сзади), обн. ТУЛ-7 и ЦБИ-14, NN 568, 565 (см. Табл. VIII, 1), x0.5; 6, 7- лобные кости (6, 7а- сверху; 7б- снизу), обн. ЦБИ-28 и ЦДЖ-16, NN 570, 571, x0.33; 8- теменная кость молодой особи сверху и спереди, обн. ЦБИ-14, N 572, x1; 9, 10- зубы, обн. ЦДЖ-16 и ЦБИ-14, NN 573, 574, x1.5; 11- несколько аномальный по очертаниям (асимметричный в поперечном сечении) позвонок рыбы, обн. ЦДЖ-17а, N 575, x0.75.

Табл. IX. Остатки динозавров-гадрозаврид, в том числе *Gilmoreosaurus arkhangelskyi* sp. п. (2, 37, 4-10, 127, 17), *Bactrosaurus kyzylkumansis* (Riab.) (117, 13, 147, 16), цельнокостной или костистой рыбы (23), крокодила? (24), цельнокостной рыбы *Lepidotes* sp. (25), костистой рыбы Ichthyodectiformes (26); из верхнего альба, нижний мел (нижняя или средняя часть ходжакульской свиты) ур. Ходжакуль (1), нижнего сеномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты), гор. Челпык (25) и ур. Шейхджейли (26), Каракалпакистан, верхнего турона (2, 4, 7-10, 13, 14, 18-21) и коньяка (3, 5, 6, 11, 12, 15-17, 23, 24), верхний мел (биссектинская свита) ур. Джиракудук, Узбекистан, сантона - раннего кампана, верхний мел (бостобинская свита) ур. Байбише, Казахстан (22): 1- зуб одного из древнейших известных гадрозаврид *Gilmoreosaurus(?) atavus* sp. п., обн. СХ-20, N 576: 1а- x2.5; 1б- x2.4; 2- передняя часть крестца, обн. ЦДЖ-16, N 577, x0.3; 3- атлас+эпистрофей слева, обн. ЦБИ-5, N 578, x0.28; 4- левая верхнечелюстная кость снаружи и снизу, обн. ЦБИ-23, N 579, x0.4; 5-8- зубные кости разновозрастных особей изнутри (5- обн. ЦБИ-5а, N 580, x1; 6- обн. ЦБИ-14, N 10/12454; 7- обн. ЦДЖ-24, N 581, x0.52; 8- обн. ЦДЖ-16, N 582, x0.4); 9, 10- заднеглазничные кости, обн. ЦДЖ-16, NN 584, 585, x0.5; 11-14- позвонки (11- обн. ЦБИ-17а, x0.33; 12- обн. ЦБИ-40, x0.33; 13, 14- ЦДЖ-14, x0.25; 14- NN 586-589); 15-21- зубы (15, 17- обн. ЦБИ-14, x1.8 и x2, NN 590, 591; 16- обн. ЦБИ-17, N 17/12176, x0.5; 18-21- обн. ЦДЖ-17а, x1.5, NN 592-595); 22- один из задних шейных позвонков, сзади и справа, обн. БАЙ-3к, экз. Палеонтологического музея Университета Осло, x0.33; 23- чешуя, обн. ЦБИ-4в, N 596, x5; 24- зуб на стадии начала резорбции корня, обн. ЦБИ-4, N 597, x6; 25- чешуя, обн. СЧ-1, N 598, x1.5; 26- фрагмент челюсти с текодонтными зубами и альвеолами, обн. СЩД-8, N 599, x4.

Табл. X. Остатки умеренных размеров карнозавра *Tarbosaurus* sp. (1), динозавров-гадрозаврид (27, 3, 4, 6, 77, 8, 117, 127, 13, 147, 25), частично, возможно, от *Gilmoreosaurus arkhangelskyi* sp. п. (3, 4, 13, 14) или с высокой вероятностью от этого вида (5), теропод (9, 10), неопределимых динозавров, но, возможно, гадрозаврид, по-видимому со следами воспаления надкостницы, распространившегося внутрь кости (15), опухоли кости (остеома) (16) и костной мозоли после перелома и сращения костей (17) (см. Rotschild, 1987, 1988; Tanke, 1989), неопределимого мелкого динозавра из орнитомий (18), зубов молодых гадрозаврид или же иных динозавров из очень примитивных орнитомид типа гипсилофодонтид или даже сходных с гетеродонтозаврами (19-23), завропода (24); из верхнего турона (2, 4-11, 13, 17, 19-23) и коньяка (3, 12, 18, 24), верхний мел (биссектинская свита) ур. Джиракудук, Узбекистан; верхнего турона, верхний мел (жиркиндекская свита) ур. Канказган (=Тюлькели), Казахстан (25) и сантона - нижнего кампана, верхний мел (бостобинская свита) (1) ур. Байбише, Казахстан (1): 1- бедренная кость, обн. БАЙ-3к, N 601: 1а- сзади, x0.18; 1б-

спереди, х0.13; 2- фрагмент локтевой кости (?), обн. ЦДЖ-16, N 602, х0.33; 3, 4- плечевые кости, обн. ЦБИ-2, х0.25 и обн. ЦДЖ-23, х0.5, NN 603, 604; 5- хвостовой позвонок, обн. ЦДЖ-16, N 605, х0.75; 6-8- "копытные" фаланги; 6, 7- обн. ЦБИ-28, х0.45; 8- обн. ЦДЖ-14, х0.5, NN 606-608; 9, 10- когтевые фаланги задней конечности теропод, возможно, *Alectrosaurus* sp. (см. Mader, Broadley, 1989, fig.4), обн. ЦБИ-1, х1.1 и ЦДЖ-17г, х1, NN 609, 610; 11, 12- фаланги пальцев орнитиский, обн. ЦДЖ-17а и обн. ЦБИ-19, NN 611, 612, х0.75; 13, 14- надугловые кости изнутри, обн. ЦДЖ-17а, х0.75 и обн. ЦДЖ-24, х0.5, NN 613, 614; 15-17- кости со следами болезней и повреждений (15- обн. ЦБИ-28, х0.33, 16, 17- обн. ЦДЖ-16, х0.75 и х0.5, NN 615-617); 18- позвонок сбоку, обн. ЦБИ-14, N 618, х0.75; 19-23- зубы (19- обн. ЦДЖ-17а, х2; 20-22- обн. ЦДЖ-17г, х2, х4 и х1.5; 23- обн. ЦБИ-4в, х6; 19, 20- NN 619, 620; 21- N 4/11822; 22, 23- NN 621, 622); 24- "лежачая" (Рождественский, 1978, с.64) когтевая фаланга, возможно разворачивавшаяся при опоре на субстрат (Gallup, 1989), довольно острая (Marsh, 1896, pl.37), обн. ЦБИ-40, N 663, х0.36; 25- "копытная" фаланга, обн. ТУЛ-5, N 465, х0.75.

Табл. XI. Остатки динозавров-гадрозаврид (1-4), в том числе (1, 2) *Gilmoreosaurus arkhangel'skii* sp. n. и *Bactrosaurus kyzylkumensis* (Riab.) (4), млекопитающих: мультитуберкулята *Uzbekbaatar kyzylkumensis* Kielan-Jawor. et Ness. (5), кондиляртра cf. *Periptychidae* gen. et sp. nov. (6), протэутерия gen. et sp. nov. (7), птиц: ихтиоринтиформа или энантиоринтиформа *Zhytaornis logunovi* Ness. (8) и энантиорниса *Sazavis prisca* Ness. (9), бесхвостой амфибии *Gobiates kyzylkumensis* Roč. et Ness. (10), хвостатого земноводного, по-видимому *Mynbulakia surgyai* Ness. (11), элопоморфных костистых рыб gen. et sp. nov. (12-14), цельнокостных рыб аспидоринхид spp. n. (15, 16), панцирной щуки (17), одной из очень поздних в летописи цельнокостных рыб фоллидофорондидей (18), костистой рыбы *Enchodontoides* (19), ската *Myledaphus tritus* Ness. (20), араукариевых (21) и кипарисовых (22); из верхнего альба, нижний мел (нижняя или средняя часть ходжакульской свиты), ур. Ходжакуль (21) и нижнего сеномана, верхний мел (верхняя часть ходжакульской свиты), ур. Шейхджейли (15, 22), Каракалпакстан; верхнего турона (1, 3, 11, 17, 20) и коньяка (2, 4-10, 12-14, 18, 19), верхний мел ур. Джиракудук, Узбекистан и нижнего сантона, верхний мел (оловачская свита) местонахождения Камсай (ур. Кызылбулак), Таджикистан (16): 1, 2- лобные кости (1, 26- сверху, 2а- снизу), обн. ЦДЖ-16 и ЦБИ-5, голотип N 664 и N 665, х0.5; 3- задняя часть зубной кости, обн. ЦДЖ-16, N 666, х0.5; 4- верхнечелюстная кость, обн. ЦБИ-14, N 667, х0.4; 5- зуб р4 с разных сторон, обн. ЦБИ-14, N 100/12455, х10; 6- зуб М1 снизу и сзади, обн. ЦБИ-14, N 2/12455, х8.5; 7- череп в том виде, в котором он был найден: вид сверху (слева и сзади сохранились фосфатизированные мягкие ткани, видимо кожа с подложной клетчаткой и мышцы) и вид справа, обн. ЦБИ-5а, N С.79066 (Зоологический институт РАН), х4.2; 8- крестец справа, обн. ЦБИ-5а, N РО 4600, х2; 9- тибиятарсус спереди, обн. ЦБИ-5а, N РО 3472, х2.25; 10- чешуйчатая кость, обн. ЦБИ-4в, N 668, х4; 11- атлас спереди, обн. ЦДЖ-17а, N 104/12177, х6; 12- предчелюстная кость снизу, обн. ЦБИ-17, N 16/12454, х2; 13- ?одна из передних крыловидных костей или небная кость, обн. ЦБИ-14, N 669, х4; 14- парасфеноид снизу, обн. ЦБИ-5а, N 670, х2; 15, 16- части нижних челюстей, обн. СШД-8а, х2.2 и обн. ФКА-7а, х8, NN 671, 672; 17- зуб, обн. ЦДЖ-17а, N 7/11822, х3; 18- часть крыши черепа, обн. ЦБИ-4, х2; 20- зуб сзади и спереди, N 675, х10; 21, 22- шишки (переданы С.Г.Жилину для хранения в коллекции Ботанического института РАН), обн. СХ-20, х1 и обн. СШД-8а, х1.5.

Табл. XII. Остатки динозавра *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (определение А.К.Рождественского) (1), костистых рыб *Eurypholis* spp. (2, 3), акул: гетеродонтоидей *Glickmanodus rarus* Ness. et Mert. (4), и гиבודонтоидей *Polyacrodus* ex gr. *illingworthi* (Dixon) (5), *Polyacrodus torosus* Ness. et Mert. (6), неопределимых гиבודонтоидей (16, 17) и *Acrodus levis* Woodw. (30), хрящекостных рыб - полидонтид (7), костистых рыб - энхондонтид (8), ящерицы *Gekkota* (9), цельнокостных рыб аспидоринхид (10, 15), древесины со следами сверлений солоноватоводными пелециподами *Martesiniinae* или *Xylophaginae* (11), копролит хрящевой рыбы (12), остатки цельнокостных рыб - амнид *Amia semimarina* Ness. (13, 14), черепахи (18), костистой рыбы - элопоморфа sp. n. (19), цельнокостных рыб *Lepidotes* sp. (20-25) и *Anomaeodus splendidus* Ness. (26, 27), крокодилов (28, 29), осетрообразной рыбы (31), цельнокостной рыбы *Amia kmosa* Ness. (32), костистой рыбы с подвижным шипом в плавнике (33) и ящерицы (34); эти остатки

происходят из апта-альба (вероятнее всего из верхнего апта), нижний мел местонахождения Улан-Ош, Монголия (1), верхнего альба, нижний мел (нижняя или средняя часть ходжакульской свиты), обн. СХ-20 (2-10), ур. Ходжакуль, из нижнего сеномана (верхняя часть ходжакульской свиты), обн. СШД-8 и СШД-8а (11-15, 18-29) ур. Шейхджейли и сеномана (верхняя часть той же свиты) на гор. Челпык, обн. СЧ-1 (17, 30), Каракалпакистан, из сеномана (джиракудукская пачка), обн. ЦДЖ-3 (16) ур. Итемир, Узбекистан, верхнего турона (31) и коньяка (32-34), верхний мел (биссектинская свита) ур. Джиракудук, Узбекистан: 1- верхнечелюстная кость, коллекция кафедры зоологии позвоночных Санкт-Петербургского университета, х2; 2, 3- спинная и боковая пластинки, N 31/12177, х6 и N 676, х5; 4-6- зубы: N 677: 4а- х7.5; 4б- х5; N 81/12178, х3; N 76/12178, х3; 7- чешуя, N 32/12177, х8; 8- часть кости (небной?) с зубом, N 728, х3; 9- часть челюсти, N 678, х6; 10- нижняя челюсть, N 679, х3; 11- окремненная древесина со следами жизнедеятельности моллюсков, N 680, х1.5; 12- фосфатизированный материал, отражающий спиральное строение средней кишки хрящевой рыбы, N 729, х1.5; 13, 14- передние части верхнечелюстной и зубной костей, NN 28/12176 и 1/12000, х1; 15- верхняя челюсть, N 681, х6; 16- спинной плавниковый шип, N 682, х1; 17- боковой головной шип самца, N 683, х1.5; 18- когтевая фаланга, N 684, х1.5; 19- предчелюстная кость, N 685, х4; 20, 21- вершины зубов с акродиновым покрытием, NN 48а-48б/12176, х2; 22, 23- кости черепа, NN 686, 687, х1.5; 24, 25- чешуя и позвонок, NN 688, 689, х2; 26, 27- сошниковая зубная пластинка с зубом края челюсти, NN 690, 691, х3 и х4; 28, 29- зубы, NN 692, 693, х1.5; 30- зуб, N 34/12176, х2; 31- боковая жучка, обн. ЦБИ-4в, N 72/11914, х6; 32- верхнечелюстная кость, обн. ЦБИ-14, N 694, х2; 33, 34- плавниковый шип, зубная кость, обн. ЦБИ-4в, NN 695, 696, х4 и х10.

Табл. XIII. Захороненные на корню густые леса, располагавшиеся по берегам древних межбассейновых протоков и лиманных бассейнов коньякского времени (первая половина позднего мела, средне-верхняя часть биссектинской свиты Джиракудука). Здесь же найдены отпечатки листьев платановых (вероятно доминировавших в растительном сообществе), лавровых, магнолиевых и других покрытосемянных, захороненных на уровне значительно сидеритизированной при диагенезе почвы, сохранившей местами остатки покрова подстилки и опада.

Табл. XIV. Останцовая гора Челпык (Чолпык) в Каракалпакистане, сложенная песчаниками верхней части ходжакульской свиты (сеноман), содержащими чуть выше середины склона остатки динозавров и других позвоночных. На вершине, сложенной мощной линзой ожелезненных (сидеритизированных при диагенезе) песчаников располагается крепость около XX века до н.э.

Верхняя часть обрывов близ пос. Ходжакуль в Каракалпакистане, образованная песчаниками средней части ходжакульской свиты (верхний альб). Здесь (обнажение СХ-20, отмечено крестиками) найдена верхняя челюсть протоцератопсида *Kulceratops kulensis* g. n., sp. n. и остатки других динозавров, иных позвоночных (включая рыб, амфибий, черепах, ящеров, птерозавров, птиц и млекопитающих).

- Hadrosauridae ? (гадрозавриды ?)
 113,114
 Hadrosaurinae (гадрозаврины) 96,104,107
 Hadrosaurinae ? (гадрозаврины?) 100
 Hadrosauripodidae 119
 "Hadrosaurus" 109
 cf. *Hypsibema* ? 96, табл.III
 Hypsilophodontidae (гипсилофодонтиды)
 22
 cf. Hypsilophodontidae (типа гипсилофо-
 донтид) 88, табл. X
- Jaxartosaurus* 104,106,112
Jaxartosaurus aralensis 101, 104
 Iguanodontidae (игуанодонтиды) 117
 Iguanodontidae ? (игуанодонтиды?) 113
 Iguanodontopodidae 116
Itemirus medullaris 97
- Kafirmiganosauropus* 119
Kharkushsauropus kharkushensis 117
Kulceratops, gen. nov. 25, 30, 34, 52-54
Kulceratops kulensis, sp. n. 52-54, 88,
 табл. IV, XIV
- "Laelaps" sp. cf. "L." *explanatus* 88-90
 Lambeosaurinae (ламбеозаврины) 47, 94,
 95, 96, 98-101, 104, 105, 109, 110, 112
 Lambeosaurinae ? (ламбеозаврины?) 110
 cf. *Lophorhynchus* 107
- Macrodonophion* 92
Macropodosauropus 119
Macropodosaurus gravis 119
 Megalosauridae (мегалозавриды) 104,80,82,84
 Megalosauripodidae 119
Megalosauropus 116
Megalosauropus uzbekistanicus 117
Megalosaurus 91, 92, 120
Microsauropus tursunzadei 116
 Monocloninae 95
- Nipponosaurus sachalinensis* 109
 Nodosauridae 104,105
- Ornithomimidae (орнитомимиды) 86, 95,
 96, 99, 100, 103, 105, 108, 109, 112
 Ornithomimidae? (орнитомимиды?) табл.
 III
Ornithomimus 104
Ornatovum 115
Orthomerus weberae 111
Orthomerus weberi 111
Oviraptor ? 104
Pectinodon 89
Poekilopleuron 92
Poekilopleuron schmidti 91
Præornis sherovi 120
- Procheneosaurus convincens* 101
 "Procheneosaurus" *convincens* 101
Protoceratops 115
 Protoceratopsidae (протоцератопсиды) 5,
 22,25,29,54,76,90,112
 cf. Protoceratopsidae 96
 Psittacosauridae 90
 Psittacosauridae ? (псицтакозавриды?)
 113
Psittacosaurus 87
Psittacosaurus mongoliensis 87
- Ragarosauropus manovi* 116
Ravatichnus kotschnevi 116
Ravatosauropus rozhdestvenskyi 116
 cf. *Richardoestesia* 96
- Satapliasaurus [Satapliasauropus]*
dsocenidzei 118
Satapliasaurus [Satapliasauropus]
kandelakii 118
Satapliasaurus [Satapliasauropus]
tschabukianii 118
Sathapliasaurus 118
 Saurolophinae 47,110
 Segnosauripodidae, Ichnofam. nov. 119
 Shamosauridae 88,90
 Shamosaurinae (?) табл.IV
Shirkentosauropus shirkentensis 116
- Tarbosaurus* (тарбозавры) 38,40,74,110,
 табл.X
Tarbosaurus aff. *bataar* 108
 ? Therizinosauridae 106
Thespesius kysylkumense 48
 Titanosauridae (титанозавриды) 19,88,
 90,108, табл. III
 ? Titanosauridae 105
 cf. Titanosauridae 96
 "Trachodon" 89
Triceratops (трицератопсы) 108
Troodon 5,17,41,65,74,123
 cf. *Troodon* 109
Troodon asiamericanus, sp. n. 41,89, табл.I
Troodon istarensis, sp. n. 43,100, табл.III
Troodon sp. cf. *T. formosus* 16,42,68,110
 Troodontidae (троодонтиды) 16,41,66,71,
 89,100,110
Turanoceratops (тураноцератопсы) 26-29,
 34,55-57
Turanoceratops tardabilis
 27,28,30,55,95,96,
 табл.VII
- Turkmenosaurus kightangensis* 117
 Tyrannosauridae 97,99,103,105-107,110,
 табл. I
- Velociraptor* 104

- Hadrosauridae ? (гадрозавриды ?)**
 113,114
Hadrosaurinae (гадрозаврины) 96,104,107
Hadrosaurinae ? (гадрозаврины?) 100
Hadrosauripodidae 119
"Hadrosaurus" 109
 cf. *Hypsibema* ? 96, табл.III
Hypsilophodontidae (гипсилофодонтиды)
 22
 cf. *Hypsilophodontidae* (типа гипсилофодонтид) 88, табл. X
- Jaxartosaurus** 104,106,112
Jaxartosaurus aralensis 101, 104
Iguanodontidae (игуанодонтиды) 117
Iguanodontidae ? (игуанодонтиды?) 113
Iguanodontopodidae 116
Itamirus medullaris 97
- Kafirniganosauropus** 119
Kharkushsauropus kharkushensis 117
Kulceratops, gen. nov. 25, 30, 34, 52-54
Kulceratops kulensis, sp. n. 52-54, 88, табл. IV, XIV
- "Laelaps" sp. cf. "L." explanatus** 88-90
Lambeosaurinae (ламбеозаврины) 47, 94, 95, 96, 98-101, 104, 105, 109, 110, 112
Lambeosaurinae ? (ламбеозаврины?) 110
 cf. *Lophorhynchus* 107
- Macrodontophion** 92
Macropodosauropus 119
Macropodosaurus gravis 119
Megalosauridae (мегалозавриды) 104, 80, 82, 84
Megalosauripodidae 119
Megalosauropus 116
Megalosauropus uzbekistanicus 117
Megalosaurus 91, 92, 120
Microsauropus tursunzadei 116
Monocloniinae 95
- Nipponosaurus sachalinensis** 109
Nodosauridae 104,105
- Ornithomimidae (орнитомимиды)** 86, 95, 96, 99, 100, 103, 105, 108, 109, 112
Ornithomimidae? (орнитомимиды?) табл. III
Ornithomimus 104
Ornithomimus 115
Orthomerus weberae 111
Orthomerus weberi 111
Oviraptor ? 104
Pectinodon 89
Poekilopleuron 92
Poekilopleuron achmidtii 91
Pracornis sharovi 120
- Procheneosaurus convincens* 101
"Procheneosaurus " convincens 101
Protoceratops 115
Protoceratopsidae (протоцератопсиды) 5, 22,25,29,54,76,90,112
 cf. *Protoceratopsidae* 96
Psittacosauridae 90
Psittacosauridae ? (псиittaкозавриды?)
 113
Psittacosaurus 87
Psittacosaurus mongoliensis 87
- Ragarosauropus manovi* 116
Ravatichnus kotschnevi 116
Ravatosauropus rozhdestvenskyi 116
 cf. *Richardoestesia* 96
- Satapliasaurus [Satapliasauropus] dsocenicidzei* 118
Satapliasaurus [Satapliasauropus] kandelakii 118
Satapliasaurus [Satapliasauropus] tschabukianii 118
Sathapliasaurus 118
Saurolophinae 47,110
Segnosauripodidae , ichnofam. nov. 119
Shamosauridae 88,90
Shamosaurinae (?) табл.IV
Shirkentosauropus shirkentensis 116
- Tarbosaurus* (тарбозавры) 38,40,74,110, табл.X
Tarbosaurus aff. bataar 108
 ? *Therizinosauridae* 106
Thespesius kysylkumense 48
Titanosauridae (титанозавриды) 19,88, 90,108, табл. III
 ? *Titanosauridae* 105
 cf. *Titanosauridae* 96
"Trachodon" 89
Triceratops (трицератопсы) 108
Troodon 5,17,41,65,74,123
 cf. *Troodon* 109
Troodon asiamericanus, sp. n. 41,89, табл.I
Troodon isfarensis, sp. n. 43,100, табл.III
Troodon sp. cf. *T. formosus* 16,42,68,110
Troodontidae (троодонтиды) 16,41,66,71, 89,100,110
Turanoceratops (тураноцератопсы) 26-29, 34,55-57
Turanoceratops tardabilis 27,28,30,55,95,96, табл.VII
Turkmenosaurus kigitangensis 117
Tyrannosauridae 97,99,103,105-107,110, табл. I
- Velociraptor* 104

Указатель местонахождений

- Абдурасай 102
Абшир 88
Адрасман 100
Азатбаш 103
Айгырбулак 94
Айгыр-Уч-Кан 103
Айгырышкан 103
Айтым 112
Азбек 94
Аккурган 106
Аккурган-Болтык 106
Аксарай 100
Алгабас 101
Алымтау 103
Амтгай (Amtgai) 37
Ангрен 102
Антиклиналь Джилга 103
Араван I 91
Араван II 100
Арбагарская антиклиналь 87
Арсланбоб 113
Асташиха 111
Аулиз 84, 120
Ахтаранда (Виллюй) 84, 121
Ащай 86
Ащеколь 109
Аяк-Калкан 108
- Бабатаг I 119
Бабатаг II 119
Баг-Крик (Bug Creek) 11
Байбише табл. I, IX, X
Байбише I 107
Байбише II 113
Байболат 106, 113
Байтума 109
Байхожа 105
Байшин-Цав (Baishin Tsav) 37, 47
Балабансай I 82
Балабансай II 113
Балабансай III 113
Балабансай IV 114
"Белые Кручи" (Chaoyan) 121
Бельтау 113
Бешбулак 98
Беш-Кош 111
Бзоубай 98
Биссекты 94
Благовещенск 110
Богонале 102
Богоналы 102
Бозабы 105
Большой Балхан 117
Бухантау 93
Буройнак табл. IV
- Буройнак I 106
Буройнак II 106
Бурул 86
- Ветлуга 120
Волыно-Подолия 84,121
Восточные Кызылкумы 115
- Гейсу 98
Глиновка 115
Губерлинские горы 111
Губерля 111
Гульча 91
Гуматаг 119,120
- Дарбаза 102
Даугызтау I 98
Даугызтау II 98
Даугызтау III 113
Джалпакши 99
Джаман-Кокча (Яман Кокча) 93
Джаман-Кокча I 94
Джаман-Кокча II 113
Джамануру 98
Джамсугумское поднятие 103
Джаракудук 94
Джеттытубе 103
Джетымтау II (хребет) 109
Джиддасай I 82
Джиддасай II 114
Джиракудук 5,8,10,11,15,16,18-20,
22,33,34,37-40,44,46,47,49,51,55,58,
62,72,73,93,95,97, табл. I-IV, VII, IX-XIII
Джиракудук I 92
Джиракудук II 25,76,94,123
Джурмас 108
Джуртан 108
Джуртас 108
Доветсай 103
Донгуз 120
Дорога на Шарапхану 103
Дорога на Шарыбхану 103
Дорога Нукус-Турткуль 190
- Егизкара 107
Еддун 97
- Жаламан 108
Жалдырбас-Такыр 99
Жалмауз 106
Журавлевский 107
- Зазинская впадина 87
Замуратшо 100

- Ивё-Клак (Ivö Klack) 110
 Или 108
 Ирэн-Дабасу (Iren-Dabasu) 8,34,36,37,
 46,47,51,71,72,95,96,123
 Ирэн-Нор (Iren-Nor) 47
 Исфара I 100
 Исфара II 43,99
 Итемир табл. XII
 Итемир I 89
- Каджисай 80,120
 Казгурт 102
 Кайнарбулак 99
 Кақананут 16,43,65,66,74,110
 Калкан 108
 Кампыр-Рават 87, 93
 Камышбаши 82
 Кан 100
 Канказган табл. VIII,X
 Кансай 99
 Капчагай 109
 Кара-Алма 91
 Карабулак 121
 Карабуринак 111
 Каракуль 87
 Каракульджа 91
 Караликол-Молло 84
 Карамурун 97
 Караой 109
 Карасай 114
 Каратепя 190
 Карачадалысай 90,123
 Карачек 108
 Карачеко 108
 Карачеку 108,109
 Карачок 109
 Карой 98,109
 Кемпендяй 83-85
 Кипчак 90
 Кичиачисай 82,114
 Кичик-Каракол 93
 Клаудзин 91
 Кой-Кара 84
 Кокшия 105
 Кок-Мойнак 112
 Кокжуйнак 112
 Кожук 106
 Кордон 110,121
 Коскудук 98
 Котурбулак 98
 Кочкор-Ата 91
 Кочжорка 112,121
 Кошболот 114
 "Красная гора" 89
 Красный Яр 86
 Ктай 111
 Кулкала 90
 Кулкудук 93,94
- Кульбеке 94
 Куршаб 89
 Кушмурун 109
 Кшикалкан 107,108
 Кызылбулак табл. XI
 Кызылкала I 123
 Кызылкала II 123
 Кызылпиляль 43,99, табл. III
 Кылоджун 91
 Кырккудук 104
 Кырккудук I 102,104
 Кырккудук II 16,74,109
 Кырккыз 90
- Ленгер 84
 Луза 120
 Ляган 91
- Майбулак 111
 Малый Караколь 98
 Мангышлак 89
 Мансурата I 94
 Мансурата II 103
 Маркай 100
 Между г. Ош и г. Иски-Наукат 88
 Междуречье рр. Караунгур и
 Каракульджа 87
 Междуречье рр. Исфары и Шорсу 100
 Мезень 120
 Могойто 62,86, табл. III,IV
 Муйнак 101
- Нарын 114
 Наукатская впадина 100
 Незаванные местонахождения 88,89,
 91,100,105-107
 Ничке 80
- Область между рр. Кусто и Тайжузген
 115
 Осен (Åsen) 110
- Парлисай 102
 Перевал по дороге из г. Ташкумыр в
 г. Караван 114
 "Перевальный" (ручей) 110
 Питняк 98
 Плато между Ходжакульсаем и
 Шейхджейли табл. V
 Полунино 110
 "Приозерный" (карьер) 109
- Рабат 115
 Рават 115
- Сагибовский Богучан 110,121
 Сарыагач 102
 Сарыбулак 80

- Сары-Джилга 103
 Сарыкамышсай I 80
 Сарыкамышсай II 113
 Сатаплиа 89, 118
 Северная Двина 120
 Сельрохо 100
 Сех-Сех 101
 Синегорск (Toyochaga-gun) 108
 "Сопка Отпечаток" 121
 Стойленский карьер 122
 Сузак 91
 Суксун-Кудук 103,104
 Суфикурган 91
 Сюк-Сюк 101
 Сюреньятай 102
- Тайжузган I 114
 Тайжузган II 110
 Тайкарши 94
 Ташды-Труба 98
 Тарбагатай 86
 Тасеева 84
 Таскотан 103
 Тассуеакоба 98
 Ташкурган 117
 Телеумбет 87
 Темирчи 103
 Тогап 100
 Тузкуль 109
 Тусхари 91
 Тусхарь 91
 Тээтэ 83
 Тюлькели 25,51,93, табл. VIII,X
 Тюлкасу 103
 Тюланташ 98
 Тюра-Там 107
- Удинск 86
 Узункудук 103
 Улан-Ош (Ulan-Osh) табл. XII
 Ульяновкалкан 107
 Устье р. Зазы 87
 Уурсай 82
 Учкудук 93
- Фогалевка 102
 Фогелево 102
- Хара-Хутул (Khara-Khutul) 37,124
 Харкуш 116,117
 Хингоу 118
 Ходжа-Каршавар 82,118
 Ходжакуль 8,22,53,54,62,90,96, табл. IV,IX,
 XII, XIV
 Ходжакуль I 87
 Ходжакуль II 112
 Ходжакульсай 52,90
 Ходжалиль-Ата 117
- Ходжа-Эфиль-Ата 117
 Хорхут 107
- Цондолейн-Худук (Tsondolein-Khuduk)
 123
 Цильма 120
- Чагыл 117
 Чанах 88
 Чангет I 82
 Чангет II 84
 Чангет III 91
 Чангет IV 100
 Чарвак 113
 Челпык 90, табл. III-VI, IX,XII,XIV
 Чермозак 119,121
 Чолпык 90
 Чмангчунтинг (Chiangchunting) 37
 Чимкент 115
 Чингельды 102,109
 Чумышкуль 90
- Шакаптар 114
 Шарженъга 120
 Шатыртау 100
 Шатыртюбе I 100
 Шатыртюбе II 101
 Шахаптар 114
 Шах-Шах 8,105,106,113
 Шах-Шах II 106
 Шейхджейли 16,37,42, табл. II-VI, IX,XI,XII
 Шейхджейли I 88
 Шейхджейли II 74,89
 Шейхджейли III 123
 Шестаково 87
 Шестаковский Яр 87
 Ширкент I 118,119
 Ширкент II 116
 Ширэгин-Гашун (Shiregin-Gashun) 124
 Шубар-Жилан 87
 Шураб 109
- Эмба 84
- Юга 120