

Остатки хищных динозавров семейства *Tyrannosauridae* из местонахождений Благовещенск и Кундур (Приамурье, Россия)

И. Ю. Болотский, И. А. Ермацанс*, Ю. Л. Болотский

Институт геологии и природопользования ДВО РАН
г. Благовещенск, Российская Федерация, 675000
E-mail: dinomus@ascnet.ru, *irina@ignm.ru

Аннотация. Исследованы изолированные зубные коронки, их фрагменты, редкие кости посткrania тираннозаврид (*Dinosauria*: *Tyrannosauridae*) из местонахождений Амурской области — Благовещенск (Благовещенский район) и Кундур (Архаринский район), хранящиеся в коллекции ИГиП ДВО РАН. Выделены зубы животных разных возрастных стадий. Определены когтевые фаланги и хвостовые позвонки. Сравнение изученных находок с аналогичными образцами из местонахождения «Лунгушань» (уезд Цзяинь, Хэйлуныцзянь, Китай) показало их размерное и морфологическое сходство. Результаты сравнения коррелируют с данными исследований изолированных зубов тираннозаврид из Северной Америки.

Маастрихтская биота Зейско-Буреинского бассейна наряду с гадрозаврами, крокодилами, черепахами и млекопитающими включала несколько хищных динозавров. Тираннозавриды, предположительно, занимали высшее положение в пищевой пирамиде. На этой территории могли доминировать виды, родственные одновозрастным *Tyrannosaurus* Osborn, 1905 из Северной Америки и *Tarbosaurus* Maleev, 1955 из Монголии. Тираннозаврид мог достигать крупных размеров, главной его пищевой специализацией были многочисленные гадрозавры.

Ключевые слова: тероподы, тираннозавриды, тираннозавр, тарбозавр, Благовещенск, Кундур, Лунгушань, Приамурье, Зейско-Буреинский бассейн.

История исследования. Первая достоверная находка динозавра на территории России была сделана горным инженером К. Ф. Егоровым [Ермацанс, Болотский, 2018]. В 1912 г. он посетил Тарбагатайские копи в Забайкалье, на правом берегу р. Хилок, где собрал ископаемые остатки растений, составивших палеоботаническую коллекцию (21 образец), позвонков рыбы, а также ископаемую кость плотоядного динозавра, представлявшую дистальный конец IV метатарзалии, по которой палеонтолог А. Н. Рябинин, описал новый вид *Allosaurus (?) sibiricus* Riabinin, 1915 [Рябинин, 1915]. Позже А. К. Рождественский дал ему название *Antrodemus (?) sibiricus* (Riabinin, 1915) [Rozhdesvensky, 1977, p. 112]. Современные исследователи Р. Е. Молнар, С. В. Курзанов, Ж. Дун отметили сходство кости из Тарбагатая в дистальной части по форме и пропорциям мышцелка с *Chilantaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 из раннего мела Китая [Molnar et al., 1990, с. 200; Алифанов, 2012, с. 224]. С учётом сходства по возрасту и местонахождению они назвали его *Chilantaisaurus (?) sibiricus* (Riabinin, 1915) [Molnar et al., 1990, с. 200]. Позже О. Раухут определил его в качестве *nomen dubium* [Rauhut, 2003, с. 29]. Однако Т. Р. Хольц и другие идентифицировали как *Chilantaisaurus sibiricus* [Holtz et

al., 2004, с. 73]. Л. А. Несов определил род *Chilantaisaurus* Hu, 1964, принадлежащим к сегнозаврам (Segnosauria) [Несов, 1995, с. 87; Алифанов, 2012, с. 224]. *S. shaochilong maortuensis* (Hu, 1964) (как "*Chilantaisaurus maortuensis*") С. Брусатти, Д. Чарэ, Р. Бенсон, Х. Ху отнесли к кархародонтозавридам (Carcharodontosauridae) [Brusatte et al., 2010, p. 40–41]), *Chilantaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 — к неопределимым тетанурам (Neotetanurae) [Benson, Xu, 2008, p. 778]. В состав тетануров поместили её и М. Т. Каррано, Б. Бенсон, С. Д. Сампсон [Carrano et al., 2012, с. 252]. Они пересмотрели диагноз кости, как относящейся к левой II метатарзалии. Обратив внимание на сходство её морфологии с морфологией аллозавра (*Allosaurus*), неовенатора (*Neovenator*), и даже с такими более примитивными формами как афровенатор (*Afrovenator*) и торвозавр (*Torvosaurus*), вернули прежнее название *Allosaurus (?) sibiricus*. Тем не менее, отметили, что лучше кость к Theropoda indet [Carrano et al., 2012, с. 252].

К. Ф. Егоров надеялся, что находки позволят с большей точностью установить возраст Забайкальских буроугольных отложений. А. Н. Рябинин на основании этих находок отнёс угленосные слои Тарбагатайских копей Западного Забайкалья к верхней юре [Рябинин, 1914]. Впоследствии Л. А. Несов датировал отложения ранним мелом — берриас-аптом, Т. Р. Хольтц — берриас-готеривом [Алифанов, 2012].

Первые остатки теропод в бассейне р. Амур были обнаружены препаратором Геологического комитета Н. П. Степановым, который руководил экспедиционными работами в Приамурье в 1916–1917 гг. на местонахождении "Белые Кручи" (сейчас Лунгушань, уезд Цзяинь, провинция Хэйлуцзян, Китай), расположенном на правом берегу Амура. Найденные им изолированные зубные коронки различной сохранности относятся к верхнемеловым отложениям (маастрихтская свита Юйлянцзы [Болотский, 2015]). Изучив эти находки, А. Н. Рябинин выявил сходство описываемых зубов с таковыми у североамериканского рода *Albertosaurus*, и отнёс их к новому виду *Albertosaurus periculosus* Riabinin, 1930. В настоящее время этот таксон считается *nomen dubium* [Болотский, 2015].

По данным на 2018 г. «в России известно 33 местонахождения костных остатков» динозавров [Аверьянов, 2018, с. 4]. В двадцати трёх из них отмечены остатки плотоядных динозавров, представленных преимущественно изолированными зубами и костями посткраниального скелета, редко — костями черепа. По зубам, костям черепа и посткраниального скелета описан только один теропод *Kileskus aristotocus* Averianov et al., 2010 из местонахождения Березовский карьер (Красноярский край, Шарыповский район, средняя юра) [Averianov, Krasnolutskii et al., 2010; Averianov, Osochnikova et al., 2019].

Несколько богатых местонахождений динозавров располагаются на территории Амурской области, в двух из них — Благовещенское и Кундурское — были обнаружены остатки теропод (рис. 1).

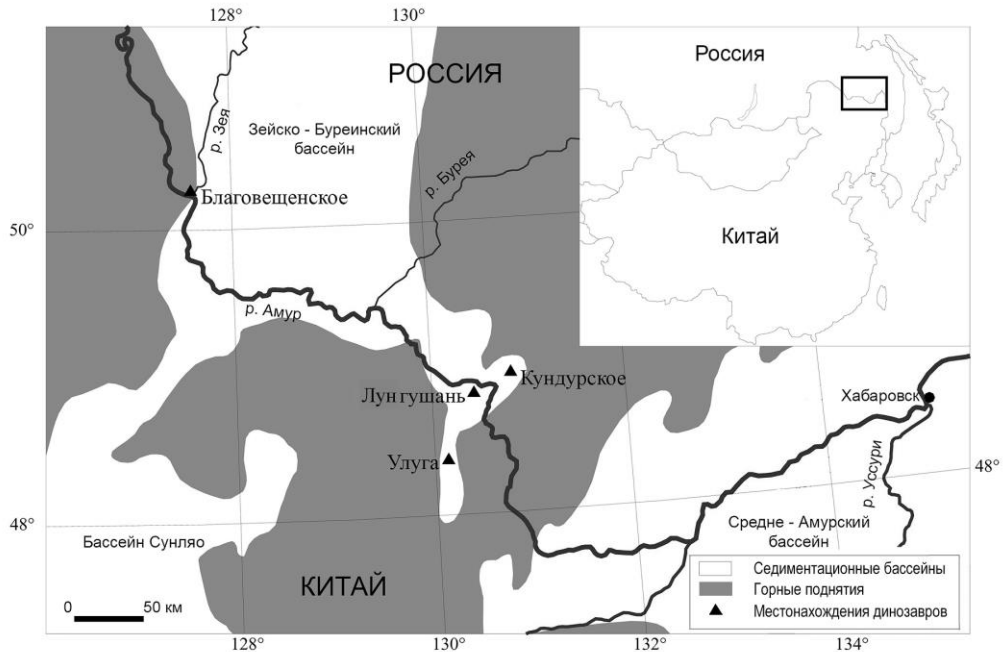


Рис. 1. Крупнейшие местонахождения костных остатков динозавров в Приамурье.
Fig. 1. The largest localities of dinosaur bone remains in the Amur region.

Местонахождение "Благовещенск" открыто в 1949 г. школьником Игорем Бастрыкиным. Осенью этого же года разведочные работы проведены геологом А. З. Лазаревым и сотрудником Амурского областного краеведческого музея Г. С. Новиковым-Даурским. В 1951 г. на местонахождении работал амурский отряд Сибирской экспедиции ПИН РАН во главе с А. К. Рождественским [Ермацанс, Болотский и др., 2017]. Регулярные палеонтологические исследования местонахождения ведутся с 1982 г. под руководством Ю. Л. Болотского.

Местонахождение "Благовещенск" расположено в юго-западной части г. Благовещенска. Костеносные отложения обнажены в уступе высокой террасы р. Амур на протяжении нескольких сотен метров. Видимая мощность составляет 10 м. Они относятся к удурчуканской свите цагаянской серии (нижний — средний маастрихт) [Бугдаева, Болотский и др., 2001]. Основной костеносный горизонт локализован в пролювиальных осадках. Остатки динозавров находятся в различной степени сохранности. Большая часть принадлежит растительноядным динозаврам из семейства гадрозаврид (*Hadrosauridae*), но присутствуют костные остатки и плотоядных динозавров (*Theropoda*). По изолированным зубным коронкам и редким элементам посткраниального скелета были определены тираннозавриды (*Tyrannosauridae*) (рис. 2), дромеозавриды (*Dromaeosauridae*) и троодонтиды (*Troodontidae*) [Alifanov, Bolotsky, 2002].



Рис. 2. Реконструкция внешнего вида тираннозаврида. Рисунок А. Атучина.
Fig. 2. Reconstruction of tyrannosaurid appearance. Picture by A. Atuchin.

Местонахождение "Кундур" расположено на юго-востоке Амурской области в окрестностях пос. Кундур, Архаринского района. Его открыл в 1990 г. геолог В. А. Нагорный, сотрудник Дальневосточного научно-исследовательского института минерального сырья в Хабаровске. Оно представляет собой искусственное обнажение в виде ряда выемок вдоль федеральной автомобильной трассы «Амур» на участке Облучье — Архара [Маркевич и др., 1994]. Как и на Благовещенском местонахождении, здесь преобладают костные остатки гадрозавров, тогда как плотоядные динозавры представлены изолированными зубными коронками и их фрагментами, а также отдельными скелетными элементами. Среди остатков теропод доминируют тираннозавриды. Это были крупные, бипедальные плотоядные динозавры с массивным черепом, мощным челюстным аппаратом, небольшими передними конечностями и длинным, жёстким хвостом, служившим противовесом для стабилизации тела при движении (рис. 2). Остатки этих животных обнаружены в Азии, Северной Америке и Европе. Предполагается, что тираннозавриды занимали высшие позиции в пищевой пирамиде позднего мела Лавразии [Volotsky, 2011].

Тираннозавридный материал, несмотря на свою фрагментарность, представляет значительную и интересную часть коллекции палеонтологической лаборатории ИГиП ДВО РАН.

Материалы и методы. В собрании палеонтологической лаборатории ИГиП ДВО РАН остатки тираннозавриды присутствуют в коллекциях находок из местонахождений "Благовещенск" и "Кундур". В коллекции из Благовещенского местонахождения выявлено 54 образца (изолированные зубные коронки, когтевые фаланги, хвостовые позвонки), в коллекции из Кундурского местонахождения — 31 образец (изолированные зубные коронки, когтевые фаланги, шейный позвонок).

Изучались морфология зубной коронки, а также параметры зубчиков пильчатой кромки, используемые для определения таксономической принадлежности изолированных зубов [Болотский, 2009; Carrie, Rigby et al., 1990]. Морфология образцов изучалась при помощи бинокулярного стереоскопического микроскопа МБС-10 и макрофотографий. Измерения производились по схеме (рис. 3) Дж. Т. Санки с соавторами [Sankey, Brinkman et al., 2002].

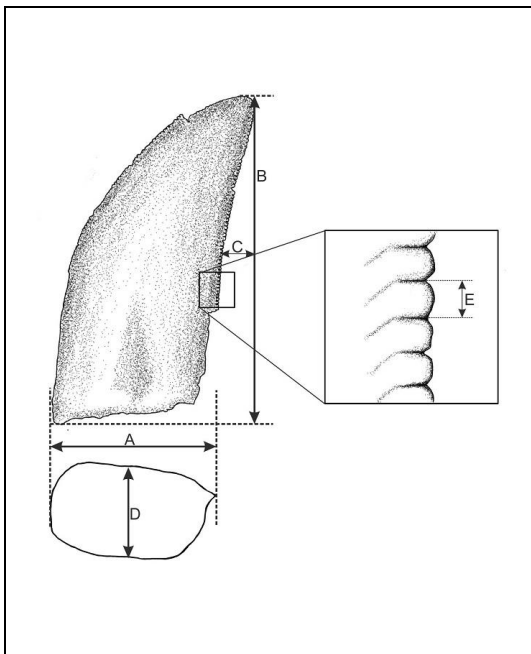


Рис. 3. Измерения изолированной зубной коронки: А — росто-каудальная длина основания (FABL); В — высота коронки; С — кривизна коронки; D — толщина сечения в основании; E — ширина зубчика на задней пильчатой кромке.

Рисунок И. Болотского по Sankey et al. [2002].

Fig. 3. Measurements of an isolated tooth crown: A — fore-apert basal length (FABL); B — crown height; C — crown curvature; D — cross-sections thickness at the base; E — denticle width on the posterior serrated edge.

Picture by I. Bolotsky based on Sankey et al. [2002].

Описание находок. Зубные коронки из Благовещенской и Кундурской коллекций, принадлежащие тираннозавридам, массивные, латерально сжатые, с зубчиками на передней и задней пильчатых кромках. Зубчики пильчатых кромок не искривлены дистально к верхушке зуба, имеют долотообразную форму и несут острый эмалевый гребень вдоль средней линии (рис. 4). Между основаниями зубчиков хорошо различимы ориентированные к корневой части зуба кровяные бороздки [Болотский, 2009].

В Благовещенской коллекции тираннозавриды представлены 54 образцами (зубных коронкок — 49, хвостовых позвонков — 3, когтевая

фаланга — 1, фаланга — 1) [Болотский, 2009; Болотский, 2010а; Bolotsky, 2011; Болотский и др., 2019].

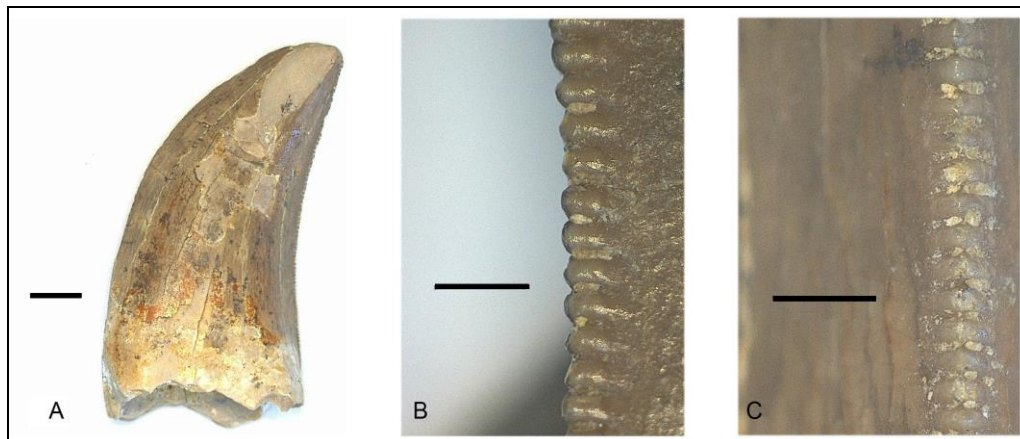


Рис. 4. Зуб тираннозаврида № /826 из Благовещенского местонахождения. А — общий вид коронки, масштабная линейка 5 мм; В и С — морфология зубчиков пильчатой кромки, масштабная линейка 1мм.

Fig. 4. Tyrannosaurid tooth No. 1/826 from Blagoveschensk location. A — general view of the crown, scale bar 5 mm; B and C — morphology of serrated edge denticles, scale bar. 1 mm.

Измерения, сделанные для 49 зубных коронок тираннозаврид, представлены в таблице 1.

Табл. 1. Измерения изолированных зубных коронок тираннозаврид из Благовещенского местонахождения (мм).

Tab. 1. Measurements of tyrannosaurid teeth from Blagoveschensk location (mm).

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1/797	-	12	-	11	-	2.7	-	0.7
1/798	-	14	-	13	-	2.5	-	0.4
1/799	0.6	14.3	-	10	-	2.5	-	0.4
1/803	12	21.5	61	18.5	-	2.3	-	0.46
1/804	4	12.2	24	7	3.5	4.1	0.28	0.24
1/805	4	13	2.5	6.5	5	4.1	0.2	0.24
1/807	4	12.5	22	6.5	-	3.3	-	0.3
1/808	1	10.5	20.5	6	4.1	4.1	0.24	0.24
1/809	1	10	18	6	4.1	4.1	0.24	0.24
1/810	-	13.5	-	7	-	3.3	-	0.3
1/811	2.5	13.5	25	8	5	3.3	0.2	0.3
1/812	-	-	60	-	-	2.5	-	0.4
1/813	-	-	57	15.2	2	-	0.5	-
1/818	4	20	56	-	2.5	2.5	0.4	0.4
1/819	7	16.8	33	11.6	3.3	2.5	0.3	0.4
1/820	7.5	17.7	33	10.5	2.5	2.5	0.4	0.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1/821	3	18	48	10.2	2.5	2.5	0.4	0.4
1/822	4	19	40	11.8	-	-	-	-
1/823	6	17.9	38	11.5	2.5	2.5	0.4	0.4
1/824	10	17.3	38.6	9.9	2.5	2.7	0.4	0.36
1/825	4.8	17.2	-	9.9	3.8	2.5	0.26	0.4
1/826	6	17	32	9.1	2.7	2.7	0.36	0.36
1/831	-	19.5	-	12.2	0.33	2	0.3	0.5
1/832	5	-	54	13	-	-	-	-
1/833	6	18.3	41	11.2	-	2.7	-	0.36
1/834	-	18.2	-	10	3.8	2.5	0.26	0.4
1/841	12	26.7	73	17.5	2.5	2	0.4	0.5
1/842	3	26.4	59	21	2.27	2	0.44	0.6
1/843	10	24.8	53	14	-	2	-	0.48
1/844	8	19.5	43	10	2.6	2	0.38	0.48
1/845	-	13.8	-	8	-	2.7	-	0.36
1/846	6	13.5	30	8.2	2.6	2.5	0.38	0.5
1/847	6.2	15.5	35.5	-	4.1	2.6	0.24	0.38
1/848	7.2	-	36	-	-	2.5	-	0.4
1/849	4.9	13.6	29.5	9.5	3.33	2.5	0.3	0.4
1/850	4	16.3	29.3	10.9	2.7	2.5	0.36	0.4
1/851	6.6	16.4	27.5	9	2.7	2.5	0.36	0.4
1/852	5	14.7	26.5	8	3.3	2.5	0.3	0.5
1/853	-	12.5	-	7.5	3.3	2.5	0.3	0.4
1/1068	5	17	31	10	-	-	-	-
1/1070	1.5	12.5	26	7	-	-	-	-
1/1071	3	19	34.5	13.1	2.7	2.5	0.37	0.4
1/1072	7	-	58	-	2.7	2.5	0.36	0.4
1/1073	-	16	-	8.8	2.7	2.7	0.36	0.36
1/1074	3	11	22	10	-	2.5	-	0.4
1/1075	2	13.5	26	8.2	2.5	2.5	0.4	0.4
1/1077	7	15	32	8.5	2.5	2.5	0.5	0.5
1/1078	4	12	27	8.4	2.3	2.3	0.42	0.42
1/1657	14	31	81	20	2.5	2	0.4	0.5

Примечание: 1 — коллекционный номер [collection number]; 2 — кривизна коронки [curvature]; 3 — FABL (антеро-каудальная длина основания; 4 — высота [height]; 5 — CO [CST]; 6 — количество зубчиков на 1 мм на передней пильчатой кромке [dent/mm anterior]; 7 — количество зубчиков на 1 мм на задней пильчатой кромке [dent/mm post]; 8 — ширина основания зубчиков на передней пильчатой кромке [dent wd. anterior], 9 — ширина основания зубчиков на задней пильчатой кромке [dent wd. post].

Хвостовой позвонок 1/1004 (рис. 5) происходит из средней части хвоста; на основе сравнения со скелетом тираннозавра FMNH PR2081 [Brochu, 2003], возможно, являлся 24 или 25-м по счёту (от кончика). Тело позвонка удлинённое, цилиндрической формы, при длине, превышающей высоту. Сочленовные поверхности амфицельные, с передней поверхностью, более вогнутой, нежели задняя. Остистый отросток утрачен. От него сохранилось только основание с частью поперечного отростка с левой стороны (5 см). Он

отходит от невральной дуги под углом примерно в 90 градусов и ясно изгибается слегка вентрально.

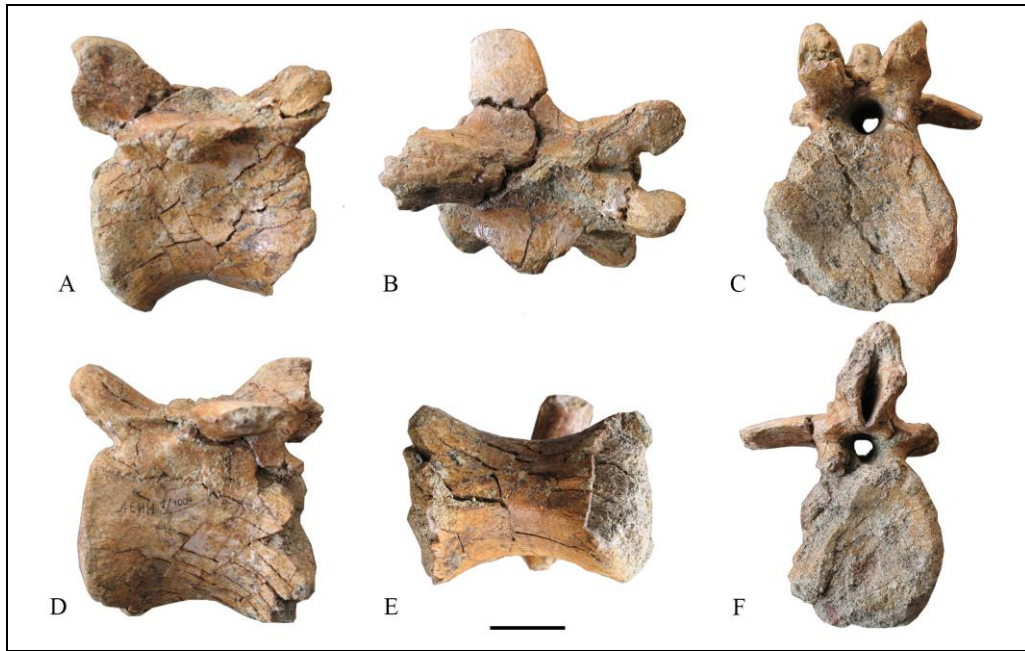


Рис. 5. Хвостовой позвонок тираннозаврида 1/1004. А — вид справа; В — дорсальный вид; С — вид спереди; D — вид слева; E — вентральный вид; F — вид сзади; масштабная линейка 5 см.

Fig. 5. Tyrannosaurid caudal vertebrae 1/1004. А — right view; B — dorsal view; C — front view; D — left view; E — ventral view; F — back view; scale bar 5 cm.

Невральный канал небольшой, круглый в сечении. Презигапофизы широко расставлены, с сочленовными фасетками на коротких отростках. Фасетки развёрнуты дорсомедиально под углом 45° от центральной линии образца. Постзигапофизы утрачены. Вентральный край задней артроидальной поверхности слегка ниже, чем вентральный край передней. Присутствует длинное, не очень хорошо различимое, одиночное уплощённое возвышение на вентральной стороне образца.

Хвостовой позвонок 1/1005 (рис. 6) существенно удлинён и имеет цилиндрическую форму. Обе сочленовных поверхности амфицельные. Презигапофизы утрачены, а постзигапофизы узко расположены, с сочленовными фасетками, направленными вентрально-латерально от медиальной оси, под углом приблизительно 45 градусов.

Остистый отросток утрачен. Поперечные отростки значительно редуцированы и частично сломаны. Невральный канал маленький, округлый. На вентральной стороне позвонка присутствует уплощённый, относительно широкий гребень. Его ширина непостоянна, и становится более значительной ближе к передней части позвонка. Форма образца и морфология постзигапофизов указывают на то, что это может быть 19 или 20-й позвонок.

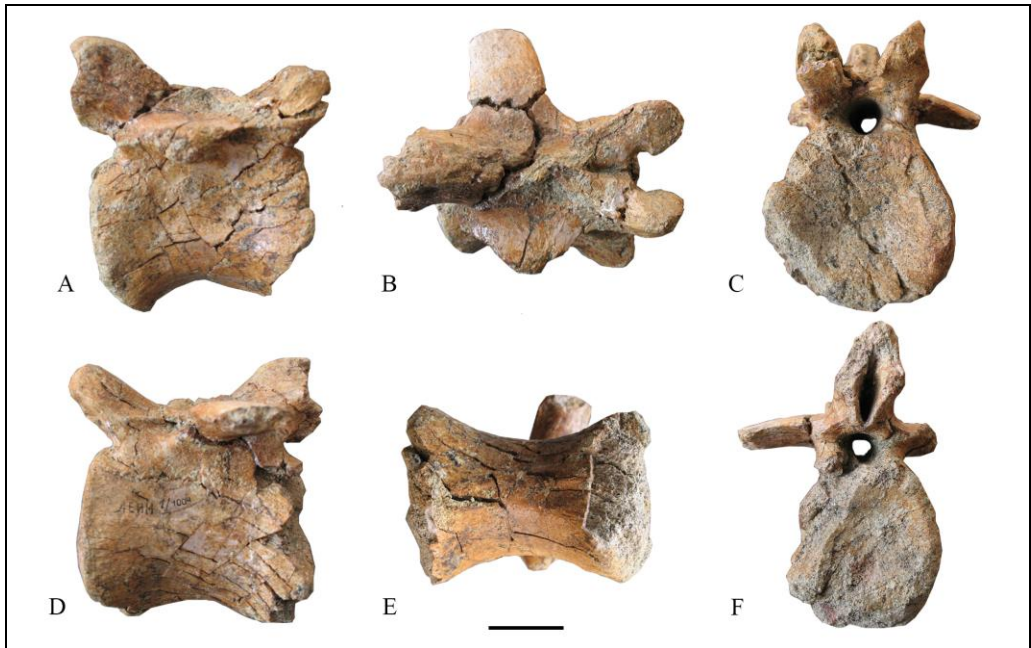


Рис. 6. Хвостовой позвонок тираннозаврида 1/1005. А — вид справа; В — дорсальный вид; С — вид спереди; D — вид слева; E — ventральный вид; F — вид сзади; масштабная линейка 5 см.

Fig. 6. Tyrannosaurid caudal vertebrae 1/1005. A — right view; B — dorsal view; C — front view; D — left view; E — ventral view; F — back view; scale bar 5 cm.

Образец 1/1106 (рис. 7) представляет собой ventральную половину хвостового позвонка, расколотого вдоль центральной линии.

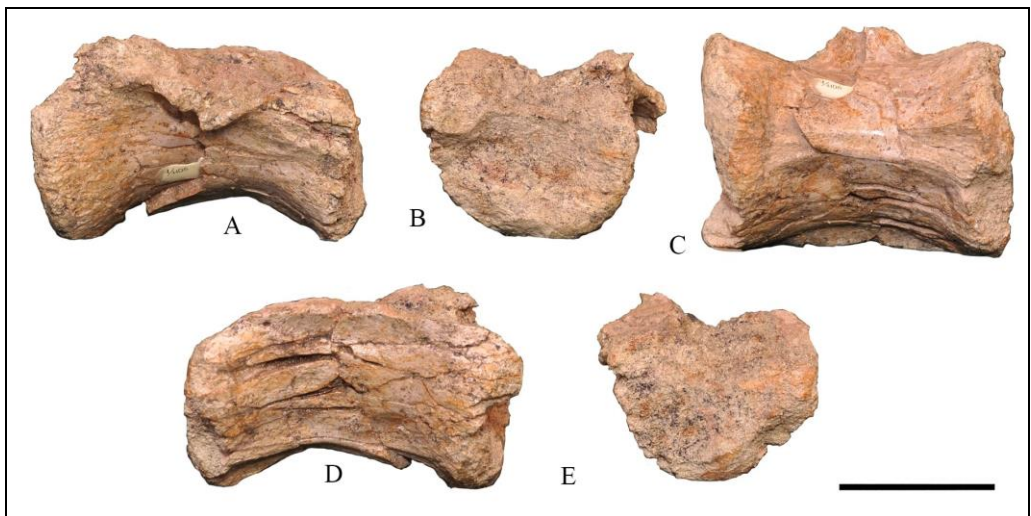


Рис. 7. Хвостовой позвонок тираннозаврида 1/1006: А — вид справа; В — вид сзади; С — ventральный вид; D — вид слева; E — вид спереди; масштабная линейка 5 см.

Fig. 7. Tyrannosaurid caudal vertebrae 1/1006: A — right view; B — back view; C — ventral view; D — left view; E — front view; scale bar 5 cm.

Сохранилась только задняя сочленовная поверхность. Вентральная поверхность несёт уплощённый гребень, схожий с таковым у образца 1/1005. Длина тела позвонка короче, чем у данного образца, поэтому можно предположить, что он располагался ближе к тазу животного.

Образец 1/1098 — массивная фаланга пальца стопы (рис. 8).

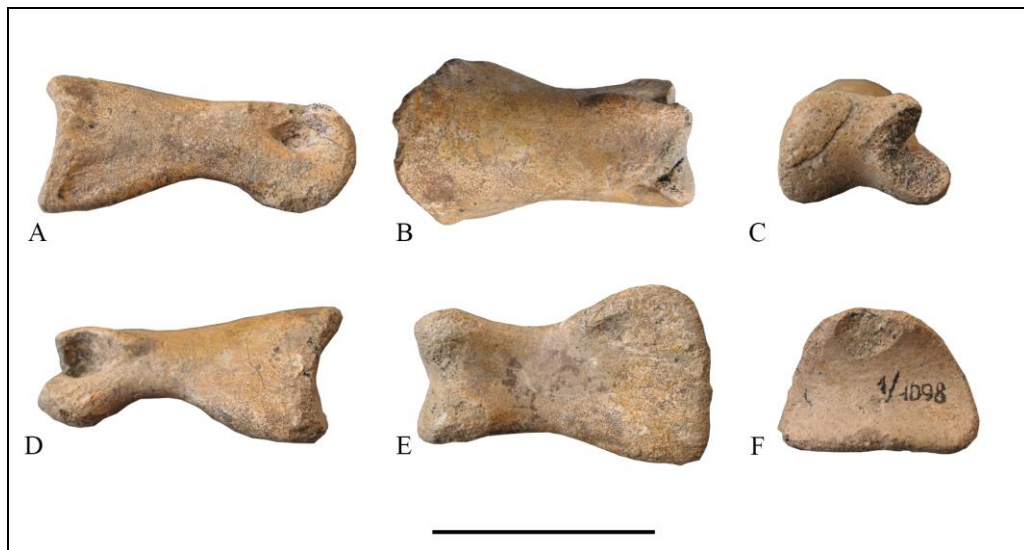


Рис. 8. Фаланга пальца стопы тираннозаврида 1/1098.

A — вид справа; B — дорсальный вид; C — вид спереди; D — вид слева; E — вентральный вид; F — вид сзади; масштабная линейка 5 см.

Fig. 8. Tyrannosaurid pes, ungual phalanx 1/1098.

A — right view; B — dorsal view; C — front view; D — left view; E — ventral view; F — back view; scale bar 5 cm.

Кость сжата в середине, вогнута дорсовентрально снизу и расширяется проксимально и дистально, формируя сочленовные поверхности. Фаланга ассиметрична. Проксимальная сочленовная поверхность глубоко вогнутая. Дистальная — седлообразная по форме, тянется более вниз и назад. При боковом обзоре на обеих сторонах около дистального конца фаланги расположены хорошо развитые связочные ямки. Левая существенно больше. Связочная ямка на третьем пальце симметрична, и такие ямки на втором и четвертом пальце крупнее на той стороне, которая обращена к третьему пальцу [Малеев, 1974]. Вероятно, изученная фаланга принадлежит второму пальцу левой стопы. Пальмарная поверхность ругозистая и несёт на себе бугорки для присоединения мышц. Длина образца 59 мм, ширина проксимальной сочленовной поверхности 35 мм, ширина дистальной сочленовной поверхности 32,5 мм.

Когтевая фаланга стопы 1/1100 (рис. 9) невысокая, слегка латерально

сжатая, полого изогнутая кость. Проксимальный конец утолщённый. В сечении форма когтя в разных местах отличается. Она треугольная на дистальном конце, трапецевидная в основной части и овальная на проксимальном конце. На боковых поверхностях присутствуют длинные, глубокие бороздки, которые тянутся до проксимального конца фаланги, аркообразно соединяясь на её вентральной поверхности. Дорсальная поверхность кости гладкая и выпуклая, а вентральная — вогнутая и ругозитстая. Имеются несколько маленьких, овальных углублений на дорсальной стороне, рядом с проксимальным концом. Выходы кровеносных сосудов также присутствуют. По одному на латеральных сторонах, два на вентральной поверхности, а также у дистального кончика.

При фронтальном, заднем и вентральном обзоре коготь ассиметричен и может быть отнесён ко второму или четвертому пальцу.

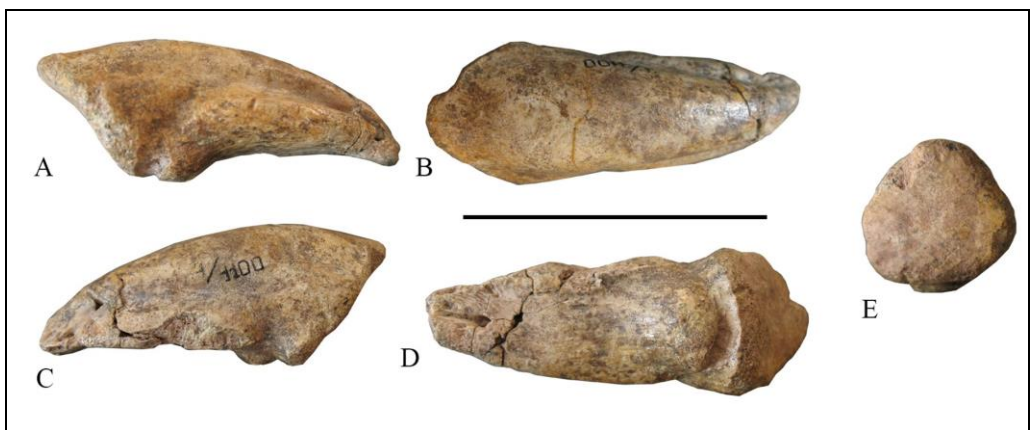


Рис. 9. Когтевая фаланга стопы тираннозаврида 1/110/

A — вид справа; B — дорсальный вид; C — вид слева; D — вентральный вид; E — вид сзади; масштабная линейка 5 см.

Fig. 9. Tyrannosaurid pes, ungual phalanx 1/1100/

A — right view; B — dorsal view; C — left view; D — ventral view; E — back view; scale bar 5 cm.

В коллекции из Кундурского местонахождения тираннозавридам принадлежит 29 зубов (рис. 10), результаты измерений которых даны в таблице 2.

Табл. 2. Измерения изолированных зубных коронок тираннозаврида из Кундурского местонахождения (мм).

Tab. 2. Measurements of tyrannosaurid teeth from Kundur locality (mm).

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2/10	10	19.5	47	13.7	-	2.5	-	0.4
2/11	4	19.3	44	12.2	2.5	2.5	0.4	0.4
2/12	5	18	40	11.5	-	2.5	-	2.5
2/13	6.5	17.5	-	12.6	-	2.5	-	0.4
2/14	1.5	-	31.5	8.5	-	-	-	-
2/421	14	27.9	72	16.5	1.92	2.4	0.52	0.4
2/422	7	22.2	58	12	2.63	2.7	0.38	0.37

2/423	-	21.5	-	13.5	3.3	2.5	0.3	0.4
2/424	3.5	19.2	-	12	-	2.5	-	0.4
2/425	-	20	-	12.2	-	2.7	-	0.37
2/426	-	-	-	11	-	2.5	-	0.4
2/427	1	9.8	16.5	6.7	4.5	3.3	0.22	0.3
2/428	1.5	-	26	9.5	-	2.7	-	0.37
2/431	0.7	9.2	16.5	6.2	5	3.1	0.2	0.32
2/434	11	20.7	-	12.5	-	2.5	-	0.4
2/433	-	-	-	22.5	3.3	-	0.3	-
2/435	6	12.9	36.5	11.5	2.7	2.5	0.37	0.4
2/436	7	15.4	-	10.3	2.5	2.5	0.4	0.4
2/1027	5	11.4	-	9.8	2.5	2.5	0.4	0.4
2/1028	4	14.5	24	7.3	-	4.5	-	0.2
2/1030	1	12	-	8.5	4.5	-	0.2	-
2/1031	1	13	-	10	-	2.5	-	0.4
2/1032	2	14	-	8	5	5	0.2	0.2
2/1037	3	26.5	73	18	1.6	1.7	0.6	0.58
2/1038	7.7	17.9	46	11.2	2.5	2.5	0.4	0.4
2/1041	5	27	-	17	-	-	-	-
2/1042	10	-	>100	-	1.6	-	0.6	-
2/1114	1.5	11	20	5.5	4.5	3.3	0.2	0.3

Примечание: 1 — коллекционный номер [collection number]; 2 — кривизна коронки [curvature]; 3 — FABL (антеро—каудальная длина основания; 4 — высота [height]; 5 — CO [CST]; 6 — количество зубчиков на 1 мм на передней пильчатой кромке [dent/mm anterior]; 7 — количество зубчиков на 1 мм на задней пильчатой кромке [dent/mm post]; 8 — ширина основания зубчиков на передней пильчатой кромке [dent wd. anterior], 9 — ширина основания зубчиков на задней пильчатой кромке [dent wd. post].

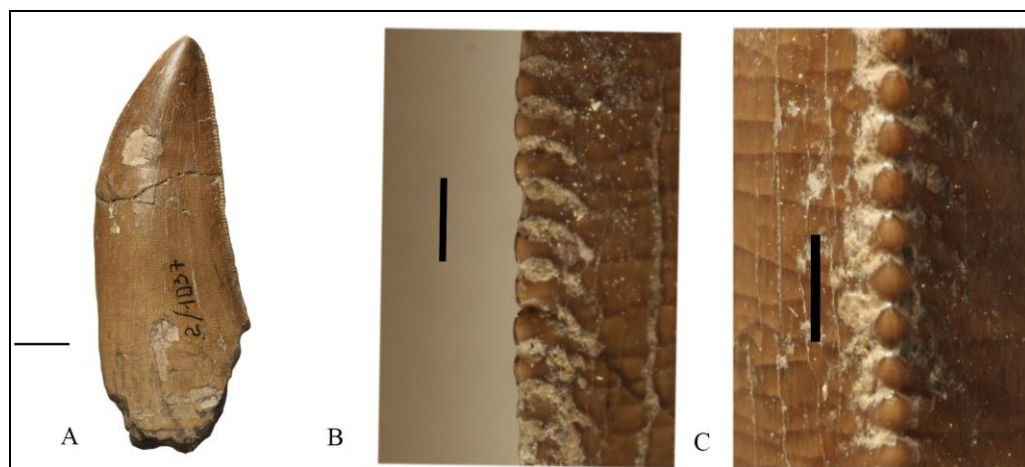


Рис. 10. Зуб тираннозаврида 2/1037 из Кундурского местонахождения. А — общий вид коронки, масштабная линейка 5 мм; В и С — морфология зубчиков пильчатой кромки, масштабная линейка 1 мм.

Fig. 10. Tyrannosaurid tooth 2/1037 from Kundur locality. A — general view of the crown, scale bar 5 mm; B and C — morphology of serrated edge denticles, scale bar 1 mm.

Определены зубы животных разных возрастных стадий. Самая значительная по размерам зубная коронка в коллекции достигает 130 мм в высоту, не уступая подобным у *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 (Северная Америка) и *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1955) (Монголия), которые до

настоящего времени известны как самые крупные плотоядные динозавры мелового периода.

Скелетные элементы представлены когтевой фалангой стопы (2/1044). Когтевая фаланга 2/1044 (рис. 11) напоминает образец 1/1100, но она немного короче, и чуть более массивная. Здесь также наблюдается утолщённый проксимальный конец, лёгкое латеральное сжатие и сходная степень изогнутости. Дистальный конец притупленный, возможно из-за тафономических причин. Форма поперечного сечения такая же, как у когтевой фаланги 1/1100. Продольные бороздки присутствуют на обеих боковых сторонах кости. По сравнению с образцом 1/1100, эти структуры относительно большие и глубокие. Они тянутся от дистального кончика к сочленовной поверхности, соединяясь на вентральной стороне. Дорсальная поверхность когтя очень выпуклая, гладкая и скруглённая. Вентральная поверхность вогнутая, широкая и бороздчатая. Вероятно, этот коготь, является третьей фалангой второго пальца, из-за своей массивной формы и не такого острого дорсального края, который не тянется достаточно далеко проксимально. Длина образца 69 мм, ширина — 27 мм, медиальная ширина — около 22 мм, дистальная — 7 мм.

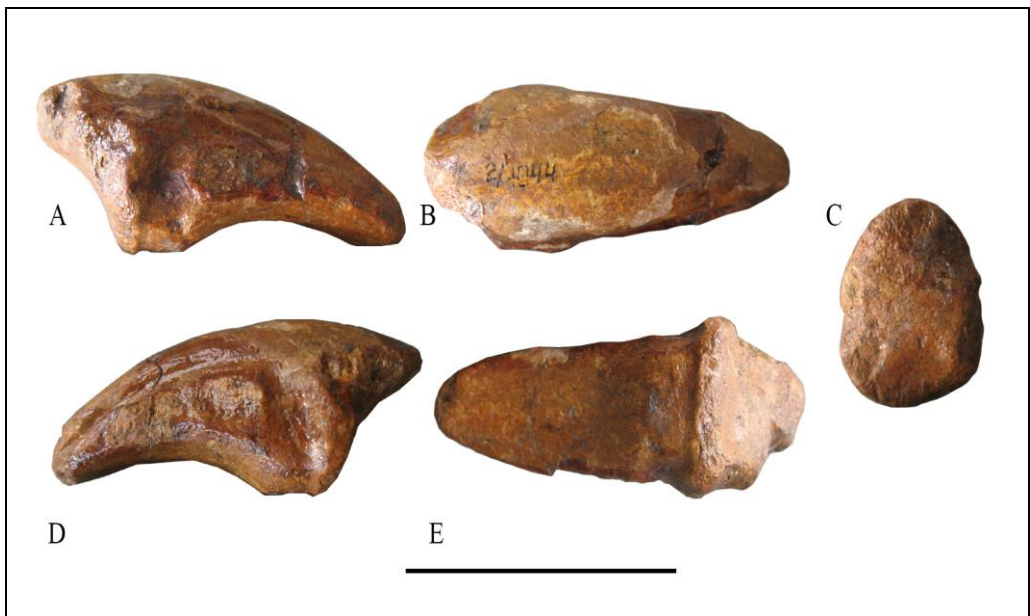


Рис. 11. Когтевая фаланга стопы тираннозаврида 2/1044. А — вид справа; В — дорсальный вид; С — вид слева; D — вентральный вид; E — вид сзади; масштабная линейка 5 см.

Fig. 11. Tyrannosaurid pes ungual phalanx 2/1044. A — right view; B — dorsal view; C — left view; D — ventral view; E — back view; scale bar 5 cm.

Проведено сравнение российских находок с материалами из местонахождения "Лунгушань". В отличие от российских находок, изученных достаточно подробно [Алифанов, Болотский, 2002; Болотский 2009; Bolotsky

2011], зубы тираннозаврид из местонахождения "Лунгушань" были описаны недавно [Lu, Nan, 2012].

Соотношения между высотой коронки и росто-каудальной длиной основания, толщиной сечения в основании, а также ширина зубчиков заднего пильчатого гребня показаны на рисунке 12.

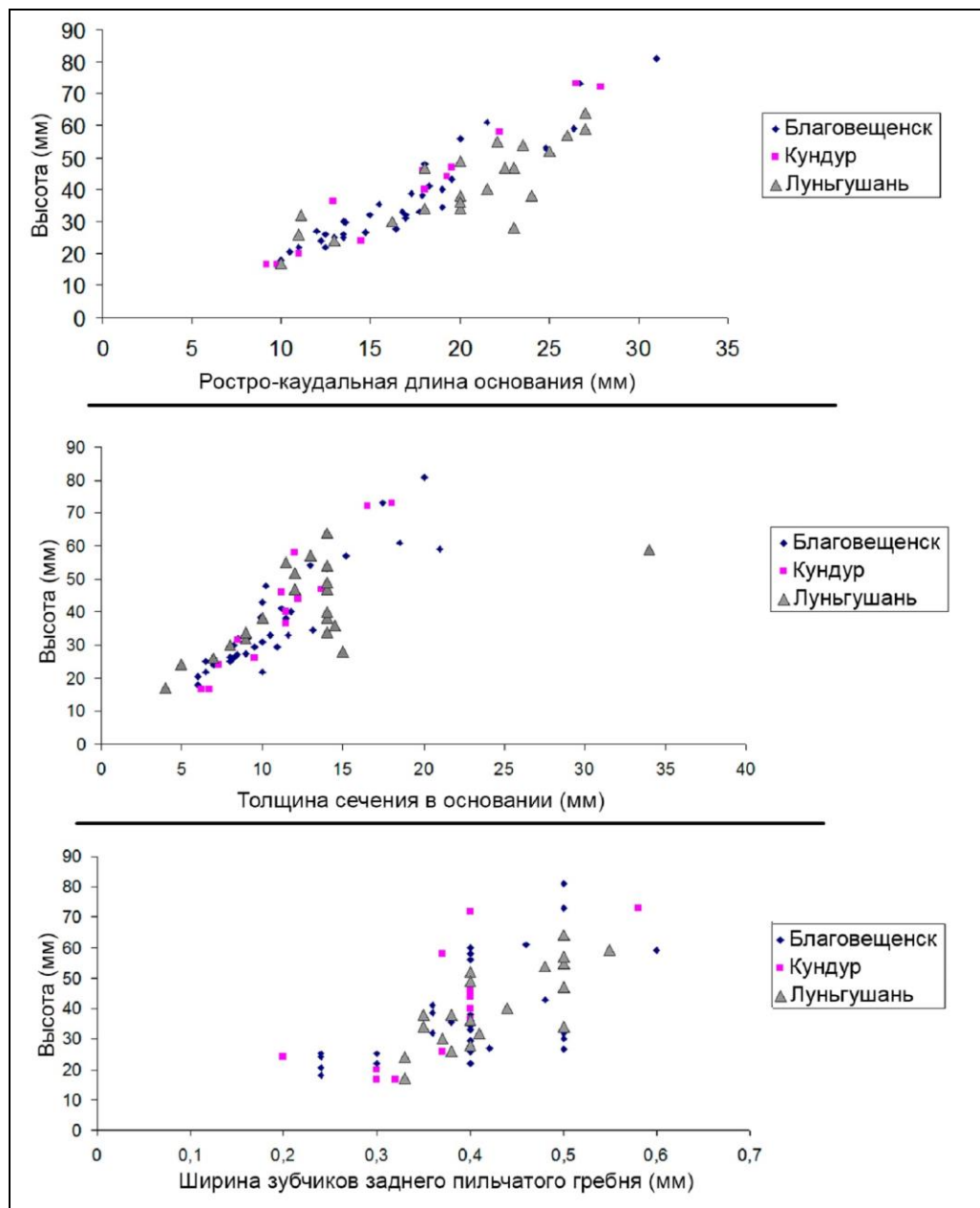


Рис. 12. Сравнение метрических показателей зубов тираннозаврид из местонаждений Зейско-Буреинского бассейна.

Fig. 12. Comparison of metric parameters of tyrannosaurid teeth from the Zeya-Bureya Basin.

Использовались измерения зубов из работы Lu, Nan, 2012, а также результаты исследования зубных коронок из коллекции Н. П. Степанова, которые были проведены А. Н. Рябиным в 1930 г. и И. Ю. Болотским в 2013 г. Зубы тираннозаврид, обнаруженные на местонахождении "Лунгушань", демонстрируют размерное и морфологическое сходство с образцами из Благовещенска и Кундура, являясь чуть более массивными у основания. Также результаты этого сравнения коррелируют с данными, полученными в результате исследований изолированных зубов североамериканских тираннозаврид [Carrie et al., 1990; Smith et al., 2005; Samman et al., 2005; Lu, Nan, 2012; Torices, 2014].

Морфология зубов тираннозаврид у разных видов и родов, вне зависимости от возрастных стадий, отличается незначительно. Зубы молодых животных являются уменьшенной копией зубов взрослой особи [Carrie et al., 1990]. Тем не менее, тираннозавриды демонстрируют различие в форме зубных коронок в зависимости от их положения в челюсти [Carrie et al., 1990; Buckley, 2010]. Зубы утрачивались в процессе кормёжки и замещались новыми на протяжении всей жизни животного. В местонахождениях позднего мела, где встречаются тираннозавриды, присутствуют находки изолированных зубов разного размера и возрастных стадий. Достоверно определить или выделить новые таксоны можно при наличии достаточного количества скелетного и главным образом черепного материала. В местонахождениях Северной Америки и Монголии тираннозавриды представлены наиболее полно, и количество находок позволяет описывать новые роды и виды.

Материалы из Приамурья на данном этапе свидетельствуют о том, что обнаруженный тираннозаврид представлен всеми возрастными стадиями и мог достигать крупных размеров. Предполагаемая синхронность местонахождений (Маркевич и др., 2001; Sun et al., 2011), а также их близкое географическое расположение, сходные тафономические особенности и фаунистический состав, вместе с близкой морфологией изолированных зубных коронок могут указывать на родство обитавших здесь тираннозаврид и, возможно, на принадлежность их к одному роду. Все выявленные здесь растительноядные гадрозавриды, несмотря на морфологические отличия, вели сходный образ жизни. Для них была характерна гregarность; они передвигались в стадах смешанного типа. Хищники же крупного размерного класса разделяются по экологическим нишам на основе анатомических, поведенческих и географических различий, которые не допускают конкуренции. На территории Приамурья, вероятно, мог доминировать один род тираннозаврид, главной пищевой специализацией которого были многочисленные гадрозавры.

Известен факт сосуществования двух таксонов тираннозаврид — *Daspletosaurus torosus* Russell, 1970 и *Gorgosaurus libratus* Lambe, 1914 в находках из североамериканской кампанской формации Dinosaur Park [Farlow et al., 2002]. Это может быть обусловлено наличием в находках с этой территории представителей разных групп крупных растительноядных динозавров — гадрозаврид, цератопсов (Ceratopsia) и анкилозаврид (Ankylosauridae), которые могли составлять разные пищевые специализации. В

более молодых (маастрихтских) местонахождениях Приамурья доминируют гадрозавриды, находки анкилозаврид единичны [Tumanova et al., 2004], а цератопсы не обнаружены. Это служит дополнительным свидетельством в пользу предположения о наличии одного таксона тираннозаврид на этой территории.

Палеоэкология. В местонахождениях Амурской области преобладают остатки зубов плотоядных динозавров — тираннозаврид. В экосистемах позднего мела Азии и Северной Америки они занимали доминирующее положение. Известны по находкам целых скелетов, черепов и отдельных костных элементов.

Изучение слепка мозговой полости тарбозавра [Савельев, Алифанов, 2007] позволило сделать предположение о значительном развитии переднего мозга и обонятельных центров как свидетельстве его рептилийного архетипа и, следовательно, о способности этих животных ориентироваться в процессе поиска пищи с помощью обоняния. Данный факт может говорить о приспособлении к поеданию падали в условиях сокращения численности растительноядных динозавров в результате их массовой гибели во время периодических схождения грязекаменных потоков.

Сломанные зубы плотоядных динозавров часто обнаруживаются в породе именно вокруг остатков гадрозавров. Крупный зуб тираннозаврида был найден застрявшим между повреждёнными остистыми отростками переднехвостового позвонка шлемоголового гадрозавра *Olorotitan arharensis* (Godefroit et al., 2003). Кроме того, многие кости гадрозавров несут следы повреждения зубами.

Остатки плотоядных динозавров из Благовещенской и Кундурской коллекций указывают, что в биотопах, сформированных в пределах Зейско-Буреинской равнины в маастрихте, обитали многочисленные тираннозавриды, а также дромеозавриды, троодонтиды. Находки мелких хищных динозавров очень редки, но не описаны. Вероятно, тираннозавриды вытесняли их с мест кормёжки, вынуждая занимать нишу мелкоразмерных, быстрых хищников, которые охотились за мелкой добычей вдали от массовых захоронений остатков гадрозаврид, сформированных грязекаменными потоками. Это может служить дополнительным свидетельством в пользу предположения о сегрегации хищных динозавров по размерам тела, что способствовало уменьшению конкуренции за добычу [Valkenburgh, Molnar, 2002; Volotsky, 2011].

Заключение. В коллекциях палеонтологической лаборатории ИГиП ДВО РАН установлено наличие в составе маастрихтской динозавровой фауны Приамурья (из Благовещенска и Кундура) нескольких форм плотоядных динозавров. Большинство находок принадлежат представителям семейства тираннозаврид, родственным одновозрастным *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 из Северной Америки и *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1955) из Монголии.

Сравнение размеров (соотношения высоты коронки и антеро-каудальной длины основания, толщины сечения в основании, ширины зубчиков задней пильчатой кромки) и морфологии зубных коронок тираннозаврид из российских местонахождений "Благовещенское" и "Кундур" с таковыми из местонахождения "Лунгушань/Цзянь" в Китае, выявило их сходство. Можно

предположить наличие одного рода тираннозаврид в динозавроносных отложениях Приамурья.

Несмотря на то, что маастрихтские позвоночные Приамурья включают несколько семейств хищных динозавров, наряду с гадрозаврами, крокодилами, черепахами, млекопитающими, этот фаунистический комплекс вряд ли можно назвать полным. Например, для этого региона пока неизвестны амфибии (Amphibia), ящерицы (Lacertilia), хористомеры (Choristodera) и другие животные, характерные для подобных сообществ. Кроме того, хищные динозавры изучены преимущественно по изолированным зубам. Для получения новых данных требуется возобновление исследований Кундурского местонахождения, потенциал которого далеко не исчерпан. Результатом могут быть новые материалы о составе его фауны, что позволит подтвердить или опровергнуть предположение о снижении биоразнообразия накануне мел-палеогенового вымирания в палеоэкосистеме Приамурья.

Благодарности

Авторы сердечно благодарят член-корр. РАН Андрея Анатольевича Сорокина, директора ИГиП ДВО РАН, и член-корр. РАН Анатолия Петровича Сорокина, заведующего лабораторией палеогеографии и природопользования, за поддержку исследований, палеохудожника Андрея Анатольевича Атучина за предоставленную иллюстрацию реконструкции внешнего вида тираннозавриды.

Литература

- Аверьянов А. О. Динозавры России // Проблемы палеонтологии и исторической геологии: Материалы всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева. Москва-Саратов, 29–30 мая, 11–13 июня 2018 г. : тезисы докладов / ред. И. В. Новиков, А. В. Иванов. — Москва ; Саратов : ПИН РАН им. А. А. Борисяка; СГТУ им. Ю. А. Гагарина; ООО «Кузница реклама», 2018. 83 с.
- Алифанов В. Р. Подотряд Theropoda // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 2. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов / под ред. Е. Н. Курочкина, А. В. Лопатина. — М. : ГЕОС, 2012. 388 с.
- Болотский И. Ю. Зубы тираннозаврид из маастрихта Приамурья. Современная палеонтология: классические и новейшие методы: Материалы IV и V Всероссийских научных школ молодых учёных-палеонтологов. Москва, 15–17 октября 2007 г. и 6–8 октября 2008 г. / под ред. А. Ю. Розанова. — М. : ПИН РАН, 2009. С. 83–88.
- Болотский И. Ю. А. Н. Рябинин и первые находки тираннозаврид (Dinosauria tyrannosauridae) в Азии // Сто лет изучения динозавров Приамурья: Сб. докл. науч. сес., посвящ. выдающемуся палеонтологу и геологу А. Н. Рябинину. Благовещенск, 18 дек. 2015 г. / Составитель Н. Ю. Леусова. — Благовещенск : АмурНЦ ДВО РАН, 2016. С. 37–43.
- Болотский И. Ю., Болотский Ю. Л., Сорокин А. П. Первая находка когтевой фаланги дромеозавриды (Dinosauria: Dromaeosauridae) из Благовещенского местонахождения позднемиоценовых динозавров (Амурская область) // Доклады РАН. 2019. Т. 484. № 2. С. 184–186. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524842184-186>.
- Бугдаева Е. В., Болотский Ю. Л., Маркевич В. С. Растения и динозавры российского Дальнего Востока // Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Буреинского бассейна / отв. ред. Е. В. Бугдаева. — Владивосток : Дальнаука, 2001. С. 108–112.

- Ермацанс И. А., Болотский Ю. Л., Болотский И. Ю. Позднемеловые динозавры Благовещенского местонахождения: к истории открытия // *Wschodnioeuropejskie Czasopismo Naukowe (East European Scientific Journal)*. 2017. Vol. 12. № 28. Part 3. P. 18–22.
- Ермацанс И. А., Болотский Ю. Л. Горный инженер Константин Егоров — первооткрыватель динозавров на территории России // *Новый исторический вестник*. 2018, № 4 (58). С. 148–163. DOI: 10.24411/2072-9286-2018-00037
- Ермацанс И. А., Болотский И. Ю., Болотский Ю. Л. Позднемезозойские позвоночные Кундура // *Биота и среда заповедных территорий*. 2019. № 1. С. 63–79. DOI: 10.25808/26186764.2019.16.72.005.
- Малеев Е. А. Гигантские карнозавры из семейства *Tyrannosauridae* // *Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии: совместная советско-монгольская палеонтологическая экспедиция / отв. ред. Н. Н. Крамаренко*. — Москва : Наука, 1974. Вып. 1. С. 132–191.
- Маркевич В. С., Болотский Ю. Л., Бугдаева Е. В. Кундурское местонахождение динозавров в Приамурье // *Тихоокеанская геология*. 1994, № 6. С. 96–107.
- Маркевич В. С., Бугдаева Е. В. Корреляция флороносных верхнемеловых и палеогеновых отложений российского Дальнего Востока // *Флора и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Бурейнского бассейна / отв. ред. Е. В. Бугдаева*. — Владивосток : Дальнаука, 2001. С. 79–96.
- Несов Л. А. Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеогеографии. — СПб : Санкт-Петербургский государственный университет, 1995. 156 с.
- Рябинин А. Н. Заметка о динозавре из Забайкалья // *Труды Геологического музея имени Петра Великого Императорской академии наук*. 1914. Т. 8. Вып. 5. С. 133–140.
- Alifanov V. R., Bolotsky Y. L. New data about the assemblages of the Upper Cretaceous carnivorous dinosaurs (Theropoda) from the Amur Region // *Cretaceous continental margin of East Asia: stratigraphy, sedimentation, and tectonics: IV Intern. Sympos. IGCP 434 / Ed. Kirillova, G. L. Khabarovsk, 2002*. — Khabarovsk : Unesco-IUGS-IGCP, 2002. P. 25–26.
- Averianov A. O., Krasnolutskii S. A., Ivantsov S. V. A new coelurosaur (dinosaurs: theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia // *Proceedings of the Zoological Institute*. 2010. Vol. 314. N 1. P. 42–57.
- Benson R. B. J., Xu, X. The anatomy and systematic position of the theropod dinosaur *Chilantaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 from the Early Cretaceous of Alanshan People's Republic of China // *Geological Magazine*. 2008. Vol. 145. N 6. P. 778–789.
- Bolotsky I. Yu. On paleoecology of carnivorous dinosaurs (Tyrannosauridae, Dromaeosauridae) from Late Cretaceous fossil deposits of Amur region, Russian Far East // *Global Geology*. 2011. Vol. 14. N 1. P. 1–14. DOI: 10.3969/j.issn.1673-9736.2011.01.01.
- Brochu, C. A. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: Insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2003. Vol. 22. N 4. P. 1–140.
- Brusatte S., Chure D. J., Benson R. B. J., Xu X. The osteology of *Shaochilong maortuensis*, a carcharodontosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Asia // *Zootaxa*. 2010. Vol. 2334. P. 1–46.
- Carrano M. T., Benson R. B. J., Sampson S. D. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda) // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2012. Vol. 10. N 2. P. 211–300.
- Currie P. J., Rigby J. K. Jr, Sloan R. E. Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada // *Dinosaur systematics: Approaches and Perspectives / Editors Carpenter K, Currie P. J*. — Cambridge : Cambridge University Press, 1990. P. 107–125.
- Farlow J. O., Planka E. Body size overlap, habitat partitioning and living space requirements of terrestrial vertebrate predators: implications for the paleoecology of large theropod dinosaurs // *Historical Biology*. 2002. Vol. 16. N 1. P. 21–40. DOI: 10.1080/0891296031000154687.
- Fiorillo A. R., Currie P. J. Theropod teeth from the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of south-central Montana // *Vertebrate Paleontology*. 1994. Vol. 14. P. 74–80.

- Holtz, T. R., Jr, Molnar, R. E. & Currie, P. J. Basal Tetanurae // *The Dinosauria* / Editors Weishampel D. B., Dodson P., Osmólska H. — Berkeley : University of California Press, 2004. P. 71–110.
- Lu J. C., Han J. X. The discovery of Late Cretaceous theropod dinosaur teeth from Jiayin area, Heilongjiang Province and its Significance // *Acta Geologica Sinica*. 2012. Vol. 86. N 3. P. 363–370.
- Molnar R.E., Kurzanov S.Ī, Dong Z. Carnosauria // *The Dinosauria* / Eds. B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska. — Berkeley, Los Angeles, Oxford : University of California Press, 1990. P. 169–209.
- Osborn H. F. *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1906. Vol. 22. P. 281–296.
- Rauhut O. W. M. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs // *Special Papers in Palaeontology*. 2003. N 69. P. 1–213.
- Rozhdestvensky A.K. The study of dinosaurs in Asia // *Journal of the Palaeontological Society of India*. 1977. Vol. 20. P. 102–119.
- Samman T., Powell G. L., Currie P. J., Hills L. V. Morphometry of the teeth of western North American tyrannosaurids and its applicability to quantitative classification // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2005. Vol. 50. N 4. P. 757–776.
- Sankey J. T., Brinkman D. B, Guenther M, Currie P. J. Small theropod and bird teeth from the Late Cretaceous (Late Campanian) Judith River Group, Alberta // *Journal of Paleontology*. 2002. Vol. 76. N 4. P. 751–763.
- Smith J. B., Vann D. R., Dodson P. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth // *Anatomical Record. Part A. Discoveries in Molecular Cellular and Evolutionary Biology*. 2005. Vol. 285. N 2. P. 699–736. DOI:10.1002/ar.a.20206.
- Sun G., Akhmetiev M., Markevich V., Ashraf A. R., Bugdaeva E., Godefroit P. et al. Late Cretaceous biota and the Cretaceous-Paleogene (K–Pg) boundary in Jiayin of Heilongjiang, China // *Global Geology*. 2011. Vol. 14. N 3. P. 114–143. DOI: 10.3969/j. issn. 1673-9736. 2011.03.01.
- Torices A., Reichel M., Currie P. J. Multivariate analysis of isolated tyrannosaurid teeth from the Danek Bonebed, Horseshoe Canyon Formation, Alberta, Canada // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2014. Vol. 51. P. 1045–1051.
- Tumanova T. A., Bolotsky Yu. L., Alifanov V. R. The First Finds of Armored Dinosaurs in the Upper Cretaceous of Russia (Amur Region) // *Paleontological Journal*. 2004. Vol. 38, N 1. P. 73–77.
- Van Valkenburgh B., Molnar R. E. Dinosaurian and mammalian predators compared // *Paleobiology*. 2002. Vol. 28. P. 527–543. DOI: 10.1666/0094-8373(2002)028<0527:DAMPC>2.0.CO;2.

Tyrannosaurid remains (Dinosauria: Tyrannosauridae) from localities in Blagoveshchensk and Kundur (Amur Region, Russia)

I. Y. Bolotsky, I. A. Ermatsans*, Y. L. Bolotsky

*Institute of Geology and Natural Management Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences
Blagoveshchensk, Russian Federation, 675000*

**E-mail: irina@ignm.ru*

Abstract. This study presents examination of isolated tooth crowns, their fragments and rare postcranial bones of tyrannosaurids (Dinosauria: Tyrannosauridae). Studied specimen, stored in the collection of IGNM FEB RAS, come from the dinosaur locations

Blagoveshchensk and Kundur in the Amur region. We identified teeth of animals at different growth stages. We also identified ungual phalanges and caudal vertebrae.

Comparison of the studied finds with analogous finds from the Longgushan locality (Jiayin county, China) revealed their size and morphology similarities. Comparison results also correlated with the data from the North American studies of tyrannosaurid teeth.

Maastrichtian biota of the Zeya-Bureya basin included several theropod dinosaur taxa along with hadrosaurs, crocodiles, turtles and mammals. Presumably, Tyrannosaurids held the top position in the Zeya-Bureya paleovalley food pyramid. During the Late Cretaceous period that territory could be dominated by Tyrannosaurids closely related to *Tyrannosaurus* from the same period in North America and *Tarbosaurus* from Mongolia. Tyrannosaurid could reach large sizes, its main food specialization was numerous hadrosaurs.

Keywords: theropods, tyrannosaurids, tarbosaur, tyrannosaur, albertosaur, Blagoveshchensk, Kundur, Longgushan, Amur Region, Zeya-Bureya Basin.

References

- Alifanov, V. R., Bolotsky, Y. L. 2002, New data about the assemblages of the Upper Cretaceous carnivorous dinosaurs (Theropoda) from the Amur Region, in G. L. Kirillova (ed.), *Cretaceous continental margin of East Asia: stratigraphy, sedimentation, and tectonics*, Proceedings of the IV International Symposium of IGCP 434, September 3–12, 2002, Khabarovsk, pp. 25–26, DVO RAN, Khabarovsk.
- Alifanov B. R., 2012, Podotryad Theropoda [Suborder Theropoda], in E. N. Kurochkin and A. V. Lopatin (ed.), *Iskopaemye pozvonochnye Rossii i sopedel'nykh stran. Iskopaemye reptilii i ptitsy* [Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries. Fossil Reptiles and Birds], Part 2, The reference book for paleontologist, biologist and geologist, p. 224, GEOS, Moscow. [In Russian].
- Averianov A. O., Krasnolutskii S. A., Ivantsov S. V., 2010, A new coelurosaur (dinosauria: theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia, *Proceedings of the Zoological Institute*, vol. 314, no. 1, pp. 42–57. [In Russian].
- Averianov A. O., 2018, Dinozavry Rossii [Dinosaurs of Russia], in *Problems of paleoecology and historical geoecology*, All-Russian scientific conference dedicated to the memory of Professor Vitaly Georgievich Ochev, Abstracts, 29–30 May, 11–13 June, 2018, Moscow–Saratov, pp. 4–8, Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saratov State; Technical University named after Gagarin Yu. A, Moscow–Saratov. [In Russian].
- Benson R. B. J., Xu, X., 2008, The anatomy and systematic position of the theropod dinosaur *Chilantaisaurus tashukouensis* Hu, 1964 from the Early Cretaceous of Alanshan People's Republic of China, *Geological Magazine*, vol. 145, no. 6, pp. 778–789. DOI: 10.1017/S0016756808005475.
- Bolotsky, I. Yu., 2009, *Zuby tirannozavrid iz maastrikhta Priamur'ya* [Tyrannosaurid teeth from the Maastrichtian of the Amur Region] in A. V. Lopatin, P. Yu. Parkhaev (eds.), *Sovremennaya paleontologiya: klassicheskie i novejshe metody — 2009*, [Modern paleontology: classical and new methods — 2009], Proceedings Fourth & Fifth All-Russian schools — 2007, 2008, Moscow, 15–17 October, 2007, 6–8 October, 2008, 2009, pp. 83–88, Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow [In Russian].
- Bolotsky I. Yu., 2011, On paleoecology of carnivorous dinosaurs (tyrannosauridae, dromaeosauridae) from Late Cretaceous fossil deposits of Amur region, Russian Far East, *Global Geology*, vol. 14, no. 1, pp. 1–14.
- Bolotsky, I. Yu., 2015, A. N. Ryabinin i pervye nahodki tirannozavrid (dinosaurian: tyrannosauridae) v Azii [A. N. Ryabinin and the first finds of tyrannosaurids (dinosauria: tyrannosauridae) in Asia], in N. Yu. Leusova (ed.), *Sto let izucheniya dinozavrov Priamur'ya* [One hundred years of Research of Dinosaurs in the Amur region],

- Proceedings of the Scientific session dedicated to the outstanding paleontologist and geologist A. N. Ryabinin, Blagoveshchensk, 18 December 2015, pp. 37–43, AmurNTS DVO RAN; IGIP DVO RAN, Blagoveshchensk. [In Russian].
- Bolotskii I. Yu., Bolotskii Yu. L., Sorokin A. P., 2019, The First Find of an Ungual Phalanx of a Dromaeosaurid Dinosaur (dinosauria: dromaeosauridae) from the Blagoveshchensk Area of Late Cretaceous Dinosaurs (Amur Region, Russia), *Doklady Earth Sciences*, vol. 484, issues 1, pp. 18–20. DOI: 10.1134/s1028334x19010100.
- Brochu, C. A. 2003, Osteology of *Tyrannosaurus rex*: Insights from a Nearly Complete Skeleton and High-Resolution Computed Tomographic Analysis of the Skull, *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 22, no. 4, pp. 1–140. DOI: 10.1080/02724634.2003.10010947
- Brusatte S., Chure D. J., Benson R. B. J., Xu X., 2010, The osteology of *Shaochilong maortuensis*, a carcharodontosaurid (dinosauria: theropoda) from the Late Cretaceous of Asia, *Zootaxa*, vol. 2334, pp. 1–46. DOI: 10.11646/zootaxa.2334.1.1
- Bugdaeva E. V., Bolotsky Yu. L., Markevich V. S., 2001, Rasteniya i dinozavry rossiyskogo Dal'nego Vostoka [Plants and dinosaurs of Russian Far East], in Bugdaeva E. V. (ed.), *Flora i dinozavry na granitse mela i paleogena Zeysko-Bureinskogo basseyna* [Flora and dinosaurs at the Cretaceous-Paleogene boundary of Zeya-Bureya basin], pp. 97–107, Dalnauka, Vladivostok. [In Russian]
- Ermatsans I. A., Bolotsky Y. L., Bolotsky I. Y., 2017, Pozdnemelovye dinozavry Blagoveshchenskogo mestonahozhdeniya: k istorii otkrytiya [Historical facts to the discovery of Blagoveshchensk locality of Late Cretaceous dinosaur], *East European Scientific Journal (Warsaw, Poland)*, vol. 12, no. 28, part 3, pp. 18–22. [In Russian].
- Ermatsans I. A., Bolotsky Yu. L., 2018, Gornyj inzhener Konstantin Egorov – pervootkryvatel' dinozavrov na territorii Rossii [Mining Engineer Konstantin Egorov – Discoverer of Dinosaurs on the Territory of Russia], *The new historical bulletin*, vol. 58, no. 4, pp. 148–163. [In Russian]. DOI: 10.24411/2072-9286-2018-00037.
- Ermatsans I. A., Bolotsky I. Yu., Bolotsky Yu. L., 2019, Vertebrates from the Late Mesozoic of Kundur Locality, *Biodiversity and environment of protected areas*, no. 1, pp. 63–79, [In Russian]. DOI: 10.25808/26186764.2019.16.72.005.
- Carrano M. T., Benson R. B. J., Sampson S. D., 2012, The phylogeny of Tetanurae (dinosauria: theropoda), *Journal of Systematic Palaeontology*, vol. 10, no. 2, pp. 211–300. DOI: 10.1080/14772019.2011.630927
- Currie P. J., Rigby J. K. Jr, Sloan R. E., 1990, Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada, in Carpenter K, Currie P. J. (eds.) *Dinosaur systematics: Approaches and Perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 107–125.
- Farlow J. O., Planka E., 2002, Body size overlap, habitat partitioning and living space requirements of terrestrial vertebrate predators: Implications for the paleoecology of large theropod dinosaurs, *Historical Biology*, vol. 16, no. 1, pp. 21–40. DOI: 10.1080/0891296031000154687.
- Fiorillo A. R., Currie P. J., 1994, Theropod teeth from the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of south-central Montana, *Vertebrate Paleontol*, vol. 14, pp. 74–80.
- Holtz, T. R., Jr, Molnar, R. E. & Currie, P. J. 2004, Basal Tetanurae, in Weishampel D. B., Dodson P., Osm'olska H. (eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, Second edition, pp. 71–110. DOI: 10.1525/california/9780520242098.003.0006
- Lu J. C., Han J. X., 2012, The discovery of Late Cretaceous Theropod Dinosaur Teeth from Jiayin area, Heilongjiang Province and Its Significance, *Acta Geologica Sinica*, vol. 86, no. 3, p. 363–370.
- Maleev, E. A., 1974, Gigantskie karnozavry iz semeystva Tyrannosauridae [Gigantic carnivorous dinosaurs of the family Tyrannosauridae], in N. N. Cramarenko (ed.), *Fauna i biostratigrafiya mezozoya i kajnozoya Mongolii: sovmetnaya sovsenko-mongol'skaya paleontologicheskaya ekspeditsiya* [Fauna and Biostratigraphy of the Mesozoic and

- Cenozoic of Mongolia: Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition], pp. 132–191, Nauka, Moscow. [In Russian].
- Markevich V. S., Bolotsky Yu. L., Bugdaeva Ye. V., 1994, Kundur dinosaur occurrence in Priamurie, *Geology of the Pacific Ocean*, vol. 13, no. 6, pp. 96–107.
- Markevich V. S., Bugdaeva E. V., 2001, Korrelyatsiya floronosnykh verkhnemelovykh i paleogenovykh otlozheniy Rossiyskogo Dal'nego Vostoka [Corelation of the Upper Cretaceous and Palaeogene plant-bearing deposits of Russian Far East], in E. V. Bugdaeva (ed.), *Flora i dinozavry na granitse mela i paleogena Zeysko-Bureinskogo basseyna* [Flora and dinosaurs at the Cretaceous-Paleogene boundary of Zeya-Bureya basin], pp. 79–96, Dalnauka, Vladivostok. [In Russian]
- Molnar R.E., Kurzanov S.I., Dong Z., 1990, Carnosauria, in B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria*, Los Angeles, Oxford, Univ. California Press, Berkely, pp. 169–209.
- Nessov, L. A., 1995, *Dinozavry Severnoy Evrazii: novye dannye o sostave kompleksov, ekologii i paleogeografii* [Dinosaurs of Northern Eurasia: new data on the composition of complexes, ecology and paleogeography], p. 87, Sanct-Petersburg State University, Research Institute of the Earth's crust, Sanct-Petersburg. [In Russian].
- Osborn, H. F., 1906, Tyrannosaurus, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication), *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 22, pp. 281–296.
- Riabinin, A. N., 1915, Zametka o dinozavre iz Zabajkal'ya [Note on the Dinosaur from Transbaikalia], *Trudy Geologicheskogo Muzeya imeni Petra Velikogo Imperatorskoi Akademii nauk* [Proceedings of the Peter the Great Geological Museum of the Imperial Academy of Sciences.], vol. 8, no. 5. pp. 133–140 Petrograd. [In Russian].
- Rauhut O. W. M., 2003, The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs, *Special Papers in Palaeontology*, no. 69, pp. 1–213.
- Rozhdestvensky A. K., 1977, The study of dinosaurs in Asia, *Journal of Paleontology Soc. India*, vol. 20, pp. 102–119.
- Sankey J. T., Brinkman D. B., Guenther M., Currie P. J., 2002, Small theropod and bird teeth from the Late Cretaceous (Late Campanian) Judith River Group, Alberta, *Journal of Paleontology*, vol. 76, no. 4, pp. 751–763. DOI: 10.1017/S0022336000042013.
- Smith J. B., Vann D. R., Dodson P., 2005, Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth, *Anatomical Record. Part A. Discoveries in Molecular Cellular and Evolutionary Biology*, vol. 285, no. 2, pp. 699–736. DOI: 10.1002/ar.a.20206.
- Sun Ge, Akhmetiev M., Markevich V., Ashraf A. R., Bugdaeva E., Godefroit P. et al., 2011, Late Cretaceous biota and the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) Boundary in Jiayin of Heilongjiang, China, *Global Geology*, vol. 14, no. 3, pp. 114–143. DOI: 10.3969/j.iss.1673-9736.2011.03.01.
- Torices A., Reichel M., Currie P. J., 2014, Multivariate analysis of isolated tyrannosaurid teeth from the Danek Bonebed, Horseshoe Canyon Formation, Alberta, Canada, *Canadian Journal of Earth Sciences*, vol. 51, pp. 1045–1051. DOI: 10.1139/cjes-2014-0072.
- Tumanova T. A., Bolotsky Yu. L., Alifanov V. R., 2004, The First Finds of Armored Dinosaurs in the Upper Cretaceous of Russia (Amur Region), *Paleontological Journal*, vol. 38, no. 1, pp. 73–77.
- Van Valkenburgh B., Molnar R. E., 2002, Dinosaurian and mammalian predators compared, *Paleobiology*, vol. 28, pp. 527–543. DOI: 10.1666/0094-8373(2002)028<0527:DAMPC > 2.0.CO;2.