

УДК 561(551.763.333)(571.61/.62)

Ю.Л.БОЛОТСКИЙ, Е.В.БУГДАЕВА, В.С.МАРКЕВИЧ

Палеоэкологические аспекты существования динозавров Приамурья

Растительноядные гадрозавры доминировали во всех местонахождениях динозавров Зейско-Буреинского бассейна Приамурья. Для каждого местонахождения характерна своя фауна динозавров, эндемичность которой, возможно, была обусловлена не только их биологией, но и специфическими условиями обитания и присущей только для этого места растительностью. Разнообразие животного мира, особенно крупных фитофагов, было значительно выше, чем в наши дни, что свидетельствует о большей продуктивности исчезнувших динозавровых экосистем.

Ключевые слова: динозавры, гадрозавры, маастрихт, палеообстановки, Зейско-Буреинский бассейн.

Paleoecological aspects of existence of dinosaurs in the Amur River region. Yu.L.BOLOTSKY (Institute of Geology and Nature Management, FEB RAS, Blagoveshchensk), E.V.BUGDAEVA, V.S.MARKEVICH (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok).

Herbivorous hadrosaurs predominated in all localities of Zeya-Bureya Basin (the Amur River region). Every locality has its own dinosaur fauna. Endemicity of hadrosaurs was possibly caused by specific conditions of habitation and vegetation, typical for this locality. Diversity of fauna, particularly of large plant feeders, was significantly higher than nowadays, which testifies to a greater productivity of disappeared dinosaur ecosystems.

Key words: dinosaurs, hadrosaurs, Maastrichtian, paleoenvironments, Zeya-Bureya Basin.

Мезозойская эра – время доминирования динозавров в наземных экосистемах. Эти животные были наиболее приспособленными к существовавшим условиям, развившись в широкий диапазон форм и размеров, заселив каждый континент. Термин «динозавры» был введен в 1842 г. Р.Оуэном, чтобы описать «удивительно больших рептилий», известных на тот момент (*Megalosaurus*, *Iguanodon*, *Hylaeosaurus*).

В течение долгого времени динозавры считались полифилетической группой, где разные несвязанные подгруппы развивались параллельно; однако однородность (монофилетичность) все же была доказана рядом исследований. Динозавры возникли от их предков-архозавров примерно 230–235 млн лет назад, спустя 20 млн лет после того, как на границе пермского и триасового периодов произошло массовое вымирание как наземной, так и в еще большей степени морской биоты. Первые немногочисленные динозавры триасового периода занимали ниши вымерших групп архозавров и терапсид. Предположения о длительной «конкуренции» с другими группами рептилий оказались малосостоятельными, так как динозавры не показывали устойчивого увеличения разнообразия. По всей видимости, динозавры заняли опустевшие ниши.

Послетриасовое развитие фауны динозавров происходит синхронно с изменениями во флорах и в палеогеографических ситуациях. В позднем триасе и ранней юре все континенты были связаны в единый суперматерик Пангея, и динозавры, представленные в

БОЛОТСКИЙ Юрий Леонидович – кандидат геолого-минералогических наук, заведующий лабораторией (Институт геологии и природопользования ДВО РАН, Благовещенск), БУГДАЕВА Евгения Васильевна – кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник, МАРКЕВИЧ Валентина Саввична – доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток). E-mail: dinomos@ascnet.ru, bugdaeva@ibss.dvo.ru

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 07-05-00168, 10-05-00151) и ДВО РАН (грант № 09-1-П15-02).

основном тероподами и растительноядными прозавроподами, имели всеветное распространение. Не исключено, что основным источником пищи им служили голосеменные растения (особенно хвойные), достигшие в позднем триасе широкого распространения и высокого разнообразия.

Однородный характер динозавровых фаун сохраняется в средней и поздней юре, но азиатская несколько отличалась от американской, европейской и африканской. В раннем мелу продолжился раскол Пангеи, они приобретают довольно высокую степень эндемизма. Большие изменения происходят в середине мела, когда начинают быстро распространяться покрытосеменные растения. Некоторые группы динозавров, например цератопсы и гадрозавры, развивают сложные типы жевательной системы в виде зубных батарей для переработки растительной пищи. В позднем мелу существовало три динозавровых фауны, одна из которых имела ареал, охватывающий запад Северной Америки и Азию; в ней главными тероподами были тираннозавры и множество типов мелких манирапторных теропод, а среди растительноядных преобладали гадрозавры, цератопсы, анкилозавры и пахицефалозавры.

Гадрозавры – доминанты позднемеловых фаун

Гадрозавры – одна из наиболее известных и хорошо изученных групп динозавров. Достоверные остатки гадрозавров неизвестны из Австралии и Африки. Эта группа включала больших растительноядных животных (7–15 м длиной). Гадрозавров иначе называют утконосыми динозаврами из-за латерально расширенной морды, напоминающей утиный клюв. Такой клюв имеют как шлемоголовые ламбеозаврины, так и плоскоголовые гадрозаврины, которые составляют одно семейство гадрозаврид. Возможно, эта специализированная группа возникла в аптском веке раннемеловой эпохи, в альбе уже имеются несомненные находки представителей этой группы [11]. Наибольшее распространение по всему Северному полушарию гадрозавры получили в конце мелового периода, с сантонского по маастрихтский век. Самые хорошо изученные таксоны – *Maiasaura*, *Prosaurolophus*, *Saurolophus*, *Edmontosaurus*, *Lambeosaurus*, *Corythosaurus*, *Hypacrosaurus*, *Parasaurolophus*, *Amurosaurus*, *Olorotitan*.

Наиболее интересны представители *Lambeosaurinae*, имеющие гипертрофированную полую надчерепную структуру (рис. 1), в то время как представители *Nadrosaurinae* таких образований не имеют. Вопрос о функциональном назначении гребня шлемоголовых гадрозавров до сих пор является открытым. Этот гребень содержит сложные проходы и полости, которые связаны с внутренним пространством гребня и носовыми проходами.

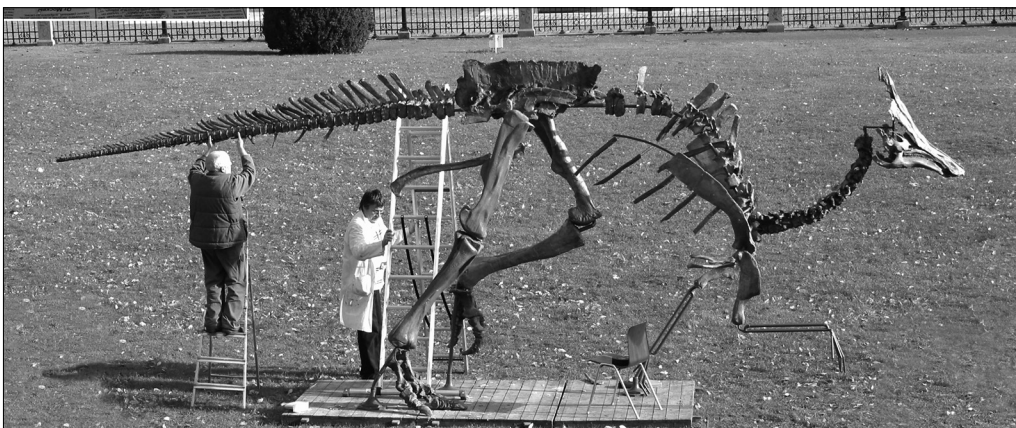


Рис. 1. Скелет *Olorotitan arharensis* из местонахождения Кундур, подготавливаемый для выставки динозавров в Брюсселе

Существует несколько объяснений функционального назначения этого органа: 1) носовая полость – гипертрофированный орган обоняния [22, 23]; 2) терморегуляторная функция, обеспечивающая охлаждение центральной нервной системы [26]; 3) гребни – акустические резонаторы и структуры визуальной демонстрации [16, 17]; 4) носовая полость – вместилище слезных желез [20]; 5) вокальные резонаторы [25]; 6) орган для продуцирования феромонов, регулирующих половую и социальную функцию [Савельев, Болотский, Алифанов, в печати].

Прежняя интерпретация отпечатков ископаемой кожи конечностей предполагала, что стопы ног гадрозавров имели перепонки. Современная гипотеза, в свете новых знаний о структуре ног орнитопод, состоит в том, что гадрозавры имели подушечки на ступнях, подобно таковым у современных мозолоногих. Их жесткие хвосты, поддерживаемые окостеневшими сухожилиями, прочные, массивные кости и быстро заменявшиеся зубы, собранные в большие зубные батареи, указывают на то, что эти животные проводили много времени на суше, хотя и близко к воде, поедая грубый растительный корм.

Жизнедеятельность большетелых динозавров

Физиология сердца и легких динозавров, и особенно у гигантских завропод с их длинными шеями, остается непознанной ввиду полного исчезновения этих животных и невозможности изучать их «вживую». Каково было давление у животного 12 м высотой, как проходил и выходил вдыхаемый воздух через 9-метровую трахею? Все новые находки заставляют ученых задуматься над данными вопросами. С этой целью проводятся сравнительные исследования с ныне живущими видами, разъясняются эволюционные отношения, применяются новые методы оценки, компьютерное моделирование, а также новые сведения о мезозойской атмосфере Земли. Для перекачки крови по вертикальной колонке на 8 м выше сердца требовалось бы артериальное кровяное давление в 600 мм, и такое значение для размеров сердца и его функций привело к предложению нескольких альтернативных сердечно-легочных теорий. В последнее время все более популярным становится мнение, что молодь многих динозавров была теплокровной и активной метаболически, но метаболизм замедлялся при приближении к взрослому размеру тела. Возможно, у динозавров были четырехкамерные сердца. Некоторые палеонтологи считают, что птицы произошли от динозавров, а воздушные мешочки дыхательной системы птичьего типа, унаследованные от предшественников, более эффективны, чем дыхательная система млекопитающих. Динозавры и млекопитающие на всем протяжении своего совместного существования не конкурировали. Они, скорее всего, занимали параллельные экологические ниши и встречались очень редко. Настоящая конкуренция возникла только в середине мелового периода, когда появились крупные плотоядные млекопитающие размером с барсука, которые могли поедать детенышей динозавров. Например, *Repenomamus robustus* из формации Исянь (северо-восток Китая), в желудке которого были обнаружены остатки молодого пситтакозавра. Появление плотоядных млекопитающих стало серьезным отрицательным фактором, который значительно снижал вероятность достижения репродуктивного возраста для большинства динозавров.

Жизнедеятельность гадрозавров

1. Репродуктивное поведение

Одними из самых известных и хорошо изученных на всех стадиях роста гадрозавров являются *Maiasaura* из формации Two Medicine (штат Монтана, США) и *Huerfano* из формации Horseshoe Canyon (провинция Альберта, Канада). Находки майазавров представлены скелетами животных практически всех возрастных групп, а также кладками с яйцами. Известны захоронения тысяч скелетов этих ящеров длиной 8–9 м.

Первой находкой был скелет взрослого животного вместе с гнездом, имеющим форму холма, с окаменевшими целыми яйцами, фрагментами яиц и 15 молодыми динозаврами около 1 м длиной. Вероятно, молодые гадрозавры успели подрасти, так как их зубы уже были стертые. Возможно, они находились в гнезде под опекой родителей (или родителя) еще довольно продолжительное время после окончания инкубации.

Дж.Хорнер и Б.Макела в 1979 г. в отложениях формации Two Medicine открыли колониальные гнездовья *Maiasaura*. Это было первое несомненное доказательство родительской заботы гадрозавров о детенышах. Животные строили гнезда на сухих возвышенных местах. Выкопанная земля образовывала похожую на кратер, окруженную стенкой гнездовую платформу около 3 м в диаметре и 1,5 м высотой. Причем гнезда обновлялись год за годом, когда раз в год взрослые особи приходили на свои старые места гнездования. Они находились на расстоянии примерно 7 м друг от друга, чтобы другое животное случайно не наступило на него, и рьяно охранялись от хищников (неподалеку были найдены останки теропода *Troodon* и даже его яйца, скорее всего, мелкие хищники двигались вслед за мигрирующими стадами растительноядных и поедали при возможности их яйца и детенышей). Яйца (около 20, каждое 20 см в диаметре) откладывались по кругу, слоями, на предварительно высланные на дно гнезда растения, причем каждый слой укрывался землей, чтобы сохранить тепло. Только что вылупившийся детеныш был около 30 см длиной и весил менее 1,5 кг. Кости его были еще некрепкими, хрящевыми, разумеется, это свидетельствует о том, что какое-то время малыши были беспомощными и нуждались в заботе родителей. Так как взрослые особи были почти 9 м в длину и весом около 3 т, ученые предположили, что они были слишком большими, чтобы высидывать яйца в гнездах. Вместо этого тепло яйцам обеспечивали принесенные в гнезда растения, которые начинали разлагаться и ферментировать, подобно компосту. Современные крокодилы инкубируют яйца таким же образом. В гнездах был найден растительный материал, возможно, это были остатки пищи или материал для утепления. Период размножения приходился на теплый сезон, когда пищи вдоволь и детеныши подрастали за очень короткий срок, а затем мигрировали вместе со всем стадом на места кормежки.

Возможно, выработка механизмов ускоренного роста и созревания молодых особей имела место в ответ на пресс хищников. Например, показано на примере гадрозавров *Hypacrosaurus stebingeri*, что они вырастали в 3–5 раз быстрее, чем хищники тираннозаврид *Albertosaurus*, его гигантский родственник *Tyrannosaurus rex*, а также маленький *Velociraptor*, подобный *Troodon*, достигая половой зрелости уже к 2–3 годам. Полностью они формировались за 12 лет, в то время как их хищники за 20–30 [12].

Как мы уже упоминали в предыдущих статьях [1, 19], Благовещенское местонахождение динозавров, расположенное у западных склонов Зейско-Буреинского бассейна, представляло собой место существования ювенильных особей. Не исключено, что оно было благоприятно для подрастания молодежи. Изучение костей показало, что гадрозавры из этого места достигали размера взрослых особей за 3–5 лет. По всей видимости, перейдя в больший размерный класс, динозавры мигрировали в центральную часть бассейна, где располагались обильные пастбища вокруг озера и рек, в которых можно было найти прибежище от хищников. Впрочем, большие размеры растительноядных динозавров служили некоей страховкой от нападений тираннозавров и крокодилов, подобно тому как в африканских саваннах львы и крокодилы остерегаются нападать на слонов.

2. Диета гадрозавров

Выявление механизмов питания и рациона динозавров является фундаментальным для изучения палеобиологии этих животных и их роли в мезозойских наземных экосистемах. У гадрозавров возник уникальный механизм непрерывной замены зубов, так как жевательная поверхность зубных батарей быстро изнашивалась из-за грубой пищи, а также попадания вместе с кормом большого количества минеральных частиц. Клов гадрозавров

лишь внешне напоминает клювы современных утиных. У последних он представляет собой цедильный аппарат, в то время как у гадрозавров челюстной аппарат – самый специализированный орган, выполняющий рубяще-режущую и растирающую функции. Подобное приспособление возникло для переработки грубых растительных кормов. Утинообразные клювы и мощные зубные батареи (рис. 2) свидетельствуют о том, что динозавры в болотах и озерах раскапывали, затем процеживали ил, а потом измельчали все попадавшие им в пасть органические остатки как растительного, так и животного происхождения. Роговая рамфотека, покрывавшая клюв, служила для срезания наземных растений близко к поверхности почвы.

Недавно предпринято исследование механики челюсти, диеты и трофической ниши гадрозавра *Edmontosaurus*. У него были мощные челюсти, большое тело, маленькие передние и сильные задние лапы, толстый хвост. Найдено довольно большое количество целых скелетов, их длина около 13 м. Этому ящеру принадлежит рекорд по количеству зубов (более тысячи); батареи его коренных зубов – самые большие и впечатляющие из всех известных гадрозавров. Края их, покрытые твердой эмалью, выпирали из мягкого дентина и образовывали острые режущие кромки, подобно секаторам-ножницам. Рот заканчивался широким клювом, который отгибался вниз.

В результате анализа микроизнашивания зубов получены весомые аргументы для проверки гипотезы питания гадрозавров [27]. Исследована ориентация микроизносов на зубах, являющихся прямым свидетельством относительных движений челюстей при захвате пищи. Как известно, микроскопические царапины на зубах формируются во время кормления в результате взаимодействия противоположных зубных рядов и при взаимодействии зубов при захвате пищи. Статистическое исследование демонстрирует, что зубы эдмونتозавра сохраняют четыре ясно выраженных комплекса царапин различных направлений. Следуя законам механики челюсти, можно предположить изогнатический, почти вертикальный, мощный удар во время кормежки, почти вертикальное открывание челюсти и движения, обращенные назад. Жевательные поверхности могли перемещаться друг относительно друга во всех трех направлениях, а шарнирное прикрепление верхних челюстей делало пережевывание пищи несколько иным, чем у других жующих животных – при смыкании верхняя челюсть выдавалась вперед, а поверхности зубов скользили относительно друг друга, растирая пищу. Основываясь на прямолинейности и параллелизме царапин, можно заключить, что смыкание челюстей было плотным. В пище этих динозавров, судя по царапинам, содержались частицы гравия (характерно для животных, ошпыливающих и пережевывающих невысокие растения) или кремнезема (встречается в травах,

но более обычен в хвощах, которые были распространены повсеместно и вполне могли входить в рацион гадрозавров). Доминирование микроцарапин на дентине указывает, что *Edmontosaurus*, по всей видимости, был пасущимся животным, а не листоядным [27].

Как считал Р.Крейзель [18], основной пищей гадрозавров были семена, шишки, побеги и ветки хвойных. Тем не менее преобладало мнение, что они процеживали ил и питались мягкой пищей. Дж.Остром [21] доказал на основании



Рис. 2. Зубные батареи *Amurosaurus giabininii* из Благовещенского местонахождения динозавров

анатомического изучения, что их зубные батареи были достаточно мощными и могли перетирать твердые растительные ткани. На рис. 2 представлена зубная батарея *Amurosaurus giabinii* из Благовещенского местонахождения, позволяющая представить, как этот динозавр мог перетирать ею растения подобно терке. Выводы Р.Крейзеля и Дж.Острома по пищевой предпочтительности гадрозавров поддержала К.Чин [10], исследовав содержание копролитов *Maiasaura* на трех стратиграфических уровнях формации Two Medicine – 74, 76 и 80 млн лет. По ее мнению, животные питались в значительной мере хвойными, так как в большинстве копролитов найдена их древесина. Она предположила, что гадрозавры ощипывали листья и флоэму стебля, а древесная ткань попадала уже попутно, в процессе кормежки.

Тем не менее в мумии *Edmontosaurus*, найденной в маастрихтских отложениях Северной Америки, желудок помимо игл хвойных содержит обрывки веток, плоды и другие неопределимые фрагменты. Возможно, диета гадрозавров все же была шире.

Мумифицированные *Edmontosaurus* с сохранившимися сухожилиями и кожей, а также содержимым желудков тоже дают ответ на вопрос – что же ели эти огромные животные, какие растения поддерживали их энергетические ресурсы и давали возможность существовать. Это хвоя, семена, фрукты и веточки. Состав пищи еще раз подтверждает, что утконосые динозавры были сухопутными, а не водными животными.

Многочисленные находки ювенильных особей *Maiasaura* показали, что они питались плодами, листьями и другим растительным материалом, который родители приносили детям в гнездовья.

3. Взаимоотношения гадрозавров с другими животными

О мирном характере гадрозавров можно судить исходя из их растительноядного образа жизни. Тела этих динозавров могли достигать веса, примерно в 8 раз большего, чем у самых больших современных наземных млекопитающих. Факторы, ответственные за достижение максимальных размеров, – это количество и качество ресурсов, переработанных потребителем, и темпы затрат энергии позвоночных. Из двух видов, имеющих одинаковый приток энергии, вид, тратящий наибольшее количество энергии, имеет меньший размер. Так, значительно большая масса морских млекопитающих отражает обилие ресурсов в морских средах. Предположительно низкая затрата энергии динозавров позволяла мезозойским сообществам поддерживать динозавровую биомассу, в 5 раз большую, чем таковая современных травоядных млекопитающих Африки. Для кампан-маастрихтских местонахождений западной Канады была подсчитана приблизительная биомасса динозавров – около 2 т на 1 га [6].

Растительноядные динозавры мезозоя являлись несомненным ресурсом для существования и развития хищников. Некоторые кости гадрозавров недвусмысленно свидетельствуют об атаках хищников. Например, известен хвост *Edmontosaurus regalis*, укушенный тираннозавром и после этого заживший [8]. Другой пример – знаменитый амурский *Olorotitan arharensis* из местонахождения Кундур [7], чей скелет представлен на рис. 1. Ему досталось гораздо больше, чем американскому гадрозавру. Он неоднократно подвергался нападениям хищников – у него поврежден позвоночный столб и пояса конечностей. Повреждения наблюдаются также на нижней челюсти и на дистальных позвонках хвостового отдела позвоночника. Очевидно, при жизни он имел несколько ракообразных опухолей и, вероятно, сильно хромал на одну ногу, так как таранная и пяточная кости намертво срослись с большой и малой берцовой. Слова «борьба за существование» для *Olorotitan arharensis* явно были актуальны каждый день.

В отложениях формации Aguja (кампан, верхний мел) в северной части штата Коауила (Мексика) были обнаружены многочисленные окаменелости позвоночных животных, включая утконосых динозавров. Найдены остатки и молодых особей 2 м длиной, и взрослых – до 11 м. Присутствие разновозрастных особей может говорить как о групповом

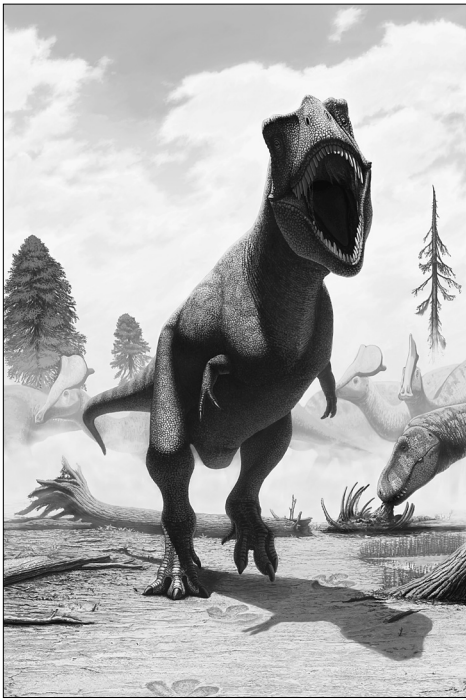


Рис. 3. Воссозданный облик хищника тираннозавра. Художник А.Атучин

поведении этих животных, так и о возможном наличии гадрозаврового «детского сада» в этих окрестностях. Один из хвостовых позвонков гадрозавра длиной 8,5 см представляет свидетельство хищничества гигантского крокодила *Deinosuchus riograndensis* по отношению к этим животным. Следы укуса на нем имели 8 мм в диаметре и 6 мм в глубину. Ямка как бы разделена пополам, что показательно для крокодилий зубов, кроме того, заметно силовое воздействие на кость. Судя по всему, дейнозук напал на гадрозавра сзади и сбоку из воды, но последнему удалось вырваться. Так как края раны не успели покрыться мозолями, утконосый динозавр, скорее всего, умер через несколько дней от потери крови или инфекции [24].

Примеры поедания хищными динозаврами-тероподами костей относительно часты, многие кости крупных динозавров повреждены хищниками или падальщиками. Зубы тираннозаврид были идеально приспособлены для дробления и раскалывания костей (рис. 3), поэтому следов повреждения костей хищниками или падальщиками очень много. Почти

половина костей конечностей лишена эпифизов (по крайней мере, для российских приамурских местонахождений). Современные крокодилы, аллигаторы и гавиалы активно переваривают кости, а агрессивная среда их желудков позволяет практически полностью растворять костный материал. Однако в большинстве местонахождений остатки юных динозавров отсутствуют, что может быть как раз связано с тероподами, предпочитавшими охотиться и питаться молодью и подростками растительноядных рептилий.

Из уже упоминавшейся формации Two Medicine также известны многочисленные находки копролитов динозавров с раковинами улиток. Ассоциации улиток с динозавровым навозом демонстрируют, что гастроподы (7 различных родов, как наземных, так и водных) и динозавры занимали одни и те же местообитания и были трофически связаны. Остатки раковин целые или почти целые, значит, динозавры не заглатывали их, а гастроподы посещали уже отложенную лепешку. Улитки использовали большой, влажный, обогащенный микробами динозавровый навоз, который снабжал их пищей, а также служил местом размножения [9].

Гадрозавры Приамурья

Палеообстановки и растительность динозавровых биотопов

Местонахождения динозавров Кундур, Лунгушань, Благовещенск и Улага располагаются в краевых частях Зейско-Буреинского бассейна, в то время как Гильчин и Димское – в местах, удаленных как от склонов долины, так и от срединной самой глубокой части впадины, которая, возможно, была занята водоемами (рис. 4). Также два последних находятся относительно недалеко от прохода из впадины Сунляо. В разрезах последних четырех местонахождений хорошо выражены аллювиальные фации, т.е. по седиментологическим данным можно утверждать, что костеносные тафоценозы формировались в условиях речных долин.

В местонахождении Кундур

отложения представлены переслаиванием преимущественно глин серо-зеленых, желто-серых, голубовато-серых, изумрудно-зеленых, вишнево-серых, шоколадных, в меньшей степени песков, алевролитов, гравелитов. Общая мощность около 7 м. Исследование состава костеносных глин, по данным П.Н.Колосова (лаборатория стратиграфии и палеонтологии Института геологии алмаза и благородных металлов СО РАН), показало, что они представляют собой продукт выветривания вулканического пепла и туфов, по всей видимости, дацитового состава.

Можно вообразить, какие условия, невозможные для существования живых организмов, возникли, когда речная долина, озера и болота покрылись вулканическим пеплом после извержения вулканов, воздух был насыщен ядовитыми газами, отравив все места обитания гадрозавров. Чтобы понять те тяжелейшие условия, прибегнем к современным примерам. Перенесемся в район молодого вулканизма – на Камчатку. Местный краевед В.И.Семенов так описывает обстановку, сложившуюся после извержения и пеплопадов вулкана Плоский Толбачик в 1975 г.: «...Принесенные с газами, пеплом и шлаком соединения серы и других вредных для жизни веществ отравили все ручьи, озера и снежники. ... Судьба мелких зверьков – мышей, сусликов, тарбаганов была печальна. Их трупы можно было встретить на голой поверхности шлаковых полей. Даже мелкие птички – они-то могли и улететь – не все вовремя сумели спастись. ... Пеплом были засыпаны все окрестности, приведены в негодность оленьи пастбища, сенокосные угодья. В лесах не было слышно голосов птиц, исчезли комары и мошки.

Выпадавшие пепел и шлак не только засоряли растительность, они ее, как и питьевые источники, отравляли. Соединения серы и фтора вымывались дождями, попадали в почву, всасывались корнями растений и поднимались по стеблям и стволам вверх. Ягоды голубики, жимолости и другие становились горько-кислыми и обжигали рот» [5].

Таким образом, несомненна связь геологических (довольно интенсивное извержение вулканов) и биотических (высокая смертность и массовые захоронения динозавров) событий. Прошедшие после пеплопадов ливни преобразовывались в грязевые потоки, сносившие в низины все лежавшие на равнине трупы животных и отдельные кости. Об этом говорит тафономический анализ захоронения.

Из местонахождения Кундур были собраны более тысячи остатков костей и костных фрагментов динозавров, черепах и крокодилов. Доминируют растительноядные гадрозавры (*Hadrosaurinae*, *Lambeosaurinae*), которые представлены, главным образом, отдельными костями черепа и посткrania. Также найден почти полный скелет *Olorotitan arharensis* Godefroit, Bolotsky et Alifanov [14]. Обычны изолированные зубы гадрозавров в виде сточенных прикорневых обломков со следами травления желудочным соком. Вероятно, они попадали в местонахождение из копролитов гадрозавров, что, несомненно, указывает на близость местообитания животных к месту захоронения. Остатки теропод крайне редки, представлены зубами, имеющими своеобразную форму сохранности: целые зубы, как

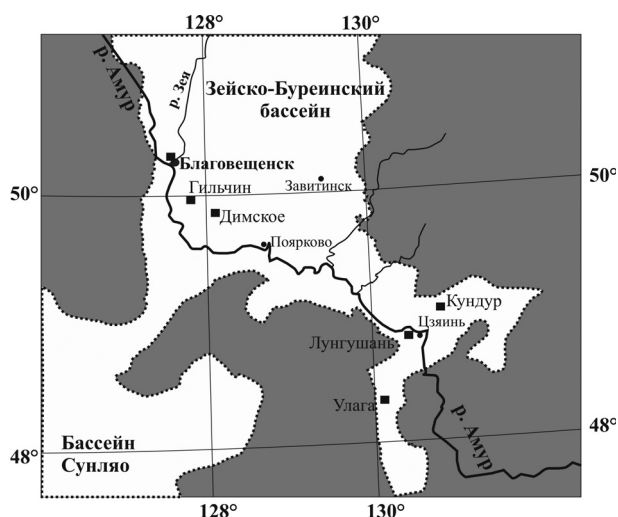


Рис. 4. Схематичная палеогеографическая карта. Белым цветом показаны контуры южной части Зейско-Бурейского бассейна и северо-восточной оконечности бассейна Суляя в маастрихте; серым – обрамление впадин; прямоугольники – местонахождения динозавров; кружки – населенные пункты

правило, имеют резорбированную корневую часть, свидетельствующую о том, что они вываливались у живых рептилий, освобождая место следующим растущим зубам. На многочисленных обломках зубов (в основном тираннозаврид) видна целая система сколов. Возможно, такие изменения на зубах древних хищников (или падальщиков) возникали при резком захлопывании челюстей при разгрызании костей. Это наблюдение лишний раз доказывает, что тираннозавриды могли быть поедателями падали и с этой целью посещали скопления трупов и костей динозавров, погибших от различных причин. Впервые для Амурского региона в местонахождении отмечается находка изолированных зубов анкилозавров.

Для палинофлоры местонахождения Кундур характерно доминирование пыльцы таксодиевых и *Aquilapollenites*. На вторых позициях споры папоротников, пыльца хвойных, гинкговых и цикадофитов. Количество покрытосеменных, продуцировавших пыльцу трикольпчатного и трипоратного типов, мало.

Высокое содержание пыльцы таксодиевых может свидетельствовать о значительной роли этих растений в растительных сообществах. Современные таксодиевые – в основном крупные, часто исполинские, деревья. Такой представитель этого семейства, как метасеквойя, растет по склонам горных ущелий, вдоль ручьев и в лощинах, образуя с другими деревьями смешанные леса. Китайцы называют ее водяной пихтой. Другой распространенный представитель семейства – таксодиум двурядный – растет на затопляемых территориях и на болотистых бедных кислородом почвах. Для устойчивости на болотистых почвах растение выработало специальные приспособления – горизонтально расходящиеся корни, получившие название пневматофоры [2]. Судя по современным таксодиевым, меловые их представители, возможно, также произрастали в заболоченных местах.

Aquilapollenites – пыльца довольно загадочного покрытосеменного растения, об экологии которого ничего не известно, несмотря на очень широкую представленность в меловых палинофлорах Северного полушария.

Участие в палинофлоре спор папоротников также свидетельствует о некоторой заболоченности биотопа, в то время как пыльца хвойных, гинкговых и цикадофитов привносились с более сухих возвышенных мест, не исключено, что ливневыми или селевыми потоками.

Местонахождение Лунгушань представляет собой обнажение на северном склоне Малого Хингана, у крутой излучины Амура, в месте впадения в него р. Аньянхэ. Костеносные слои приурочены к толще (около 100 м) переслаивающихся песчаников, уплотненных песков, конгломератов и глин, обнажающихся на протяжении более 1 км на правом берегу Амура. Кости рептилий локализованы в метровом слое конгломератов, залегающем в средней части разреза. В захоронении преобладают ламбеозаврины. Из местонахождения описаны динозавры *Mandschurosaurus amurensis*, *Albertosaurus periculosus*, *Saurolophus kryshtofovichii*, *Charonosaurus jiauinensis* и черепахи *Mongolemys planicostatus*. Извлечены также остатки хищных динозавров – тираннозавриды и орнитомимида, растительноядных – плоскоголовых гадрозавров. В коллекции этого местонахождения, которая хранится в Харбинском музее, Ю.Л.Болотским определены многочисленные остатки ламбеозаврин.

Для палинофлоры характерно доминирование пыльцы покрытосеменных, особенно сближаемых с *Platanaceae* (от 11 до 40% в палиноспектрах) и *Ulmaceae* (от 1 до 82%). Необычно высокое содержание гнетовых (до 17%). Мало участие (ниже 10%) пыльцы таксодиевых, хвойных и спор папоротников.

Высокое содержание пыльцы растений, близких к *Platanaceae* и *Ulmaceae*, в палиноспектрах говорит о существовании долинных речных светлых лесов. Ныне живущие представители платановых не образуют сомкнутые древостой [3]. Современные ильмовые также представляют собой деревья, которые могут произрастать в очень неблагоприятных условиях и переносить как недостаток влаги, так и избыточное проточное увлажнение,

являясь индикаторами крайне изменчивого водного режима [2]. Гнетовые способны произрастать в сухих условиях, хотя не исключен привнос их пыльцы в захоронение с сухих склонов селевыми потоками.

Сказанное выше свидетельствует о существовании в конце мелового периода резко изменчивых условий среды, возможно, непостоянного поступления воды. О последнем может говорить также развитие в районе Приамурья пролювиальных отложений в течение маастрихта. Современные селевые потоки формируются в районах горного рельефа с неравномерным выпадением осадков. Возможно, район нынешнего местонахождения Лунгушань представлял собой озерно-речную равнину – место разгрузки селевых грязекаменных потоков. На палеогеографической карте видно, что оно приурочено к северному склону хребта между Зейско-Буреинским бассейном и бассейном Сунляо (рис. 4). По всей видимости, местонахождение располагалось в дождевой тени хребта и количество осадков было ограничено.

Палеообстановки **Благовещенского, Гильчинского, Димского местонахождений** на левом российском берегу р. Амур и **местонахождения Улага** на правом китайском берегу были описаны нами в [1]. Напомним, что первое из них формировалось на склонах, в непосредственной близости от горного обрамления впадины, и в его захоронении, единственном из всех других местонахождений Зейско-Буреинского бассейна, широко представлены молодые особи. Североамериканские гадрозавры *Maiasaura* также обустроивали свои гнездовья на сухих возвышенных местах, утепляя их растительным материалом.

Местонахождения **Гильчин** и **Димское** стоят особняком от других. Они сформированы аллювиально-озерными отложениями; костные остатки здесь редки. Во всех остальных местонахождениях тафоценозы приурочены к пролювиальным отложениям.

Жизнедеятельность гадрозавров Приамурья

По палинологическим данным можно сделать вывод, что вышеперечисленные динозавровые местонахождения Кундур, Лунгушань, Благовещенск, Гильчин, Димское и Улага формировались в разных обстановках и, как следствие, в каждом биотопе обитали представители различных родов.

В последние годы наиболее актуально изучение мозговых коробок динозавров методами компьютерной томографии. Такие исследования позволяют выявить особенности вымерших животных, которые ранее невозможно было определить, имея в своем распоряжении только костный материал. Например, стало понятно, что у амурских гадрозавров хорошо развиты были органы обоняния, в меньшей степени – зрения и слуха (устное сообщение С.В.Савельева, Ю.Л.Болотского и В.Р.Алифанова). Гадрозавры – мирные растительноядные большие животные, не имевшие никаких приспособлений для обороны против хищников. Возможно, отличный нюх помогал им издали распознавать опасность и своевременно спастись от хищников бегством в воду [21]. Неважное зрение может навести на мысль о ночном или сумеречном образе жизни, но у таких животных обычно хорошо развит слух, так что гадрозавры, скорее всего, были дневными животными. Также встает вопрос: могли ли совершать дальние миграции эти плохо видящие и плохо слышащие динозавры? Помимо понимания, что с подобным набором физиологических адаптаций далеко не уйдешь, таксономический состав динозавровой фауны любого местонахождения Зейско-Буреинского бассейна свидетельствует об исключительности каждого биотопа, в котором обитала свойственная только ей популяция гадрозавров.

Доказательства отсутствия миграции у гадрозавров были получены на основе изучения и сравнения устойчивых изотопов, содержащихся в местонахождениях динозавров кампанского возраста формаций Two Medicine, Dinosaur Park, Judith River, Kaiparowits и Fruitland, распределенных с севера на юг Североамериканского континента на очень значительное расстояние. Для этого измерялись соотношения изотопов кислорода и углерода в карбонате, содержащемся в образцах зубной эмали и дентине гадрозавриды из пяти

различных мест, разница в возрасте которых составляет не более 2 млн лет (в рамках статистической погрешности). Всего были исследованы зубы 13 видов гадрозавров. Судя по полученным данным, гадрозавры из этих различных местоположений ели растения и пили воду с различными соотношениями изотопов. Один из выводов относительно подобных различий – то, что гадрозавры в позднем мелу западной части нынешней Северной Америки не мигрировали на большие расстояния, поэтому различия в отношении изотопов не «размылись». Разница также может объясняться совершенно иными физиологическими особенностями у каждого вида гадрозавров, даже если эти виды ели и пили из одних и тех же источников. Однако эта версия не соответствует действительности, если сравнивать гадрозавров с современными копытными животными, у которых разница в соотношении изотопов составляет не более 2% даже для совершенно различных животных, но проживающих в одной области. Также интересно, что у гадрозавров в низменных прибрежных областях соотношение изотопов было совершенно иным, чем у животных из внутренней части континента и горных мест, что говорит о различиях экологических условий этих местонахождений. Косвенное доказательство отсутствия миграции – находки в горных районах гнездилищ гадрозавров, таких как майязавры и гипакрозавры, в то время как на прибрежных равнинах гнездились другие виды [13].

В маастрихтском местонахождении Каканат в Корякии были обнаружены различные виды динозавров, в том числе и гадрозавров [4, 15]. Некоторые находки однозначно свидетельствуют, что последние размножились в этом месте; соответственно, они круглый год жили в высоких широтах, в том числе и в условиях полярных зим. По палеоботаническим данным, климат был умеренный, среднегодовая температура около 10°C. Даже такие суровые условия не отпугнули гадрозавров и не заставили их совершать миграции вслед за уходящим теплом.

Заключение

Растительные гадрозавры доминировали во всех местонахождениях Зейско-Буреинского бассейна. Их местообитания представляли собой обширные долины с меандрирующими реками, озерами и старицами (последние зарастали водными растениями). Обильная, быстро возобновляемая растительность давала этим огромным животным возможность существования. Для каждого местонахождения характерна своя фауна динозавров. Эта эндемичность, возможно, была обусловлена не только их биологией, но и специфическими условиями обитания и присущей только для этого места растительностью. Разнообразие животного мира, особенно крупных фитофагов, было значительно выше, чем в наши дни, что свидетельствует о большей продуктивности исчезнувших динозавровых экосистем.

Авторы благодарны А.П.Сорокину и Сунь Ге за поддержку исследований динозавровых местонахождений Приамурья, И.Ю.Болотскому, Н.В.Болотской, К.В.Орешкину, В.В.Голозубову, В.П.Нечаеву за помощь в полевых работах, Н.П.Домре за обработку палинологических проб, В.А.Красилу, П.Годэфруа, Д.Николсу за обсуждение результатов и плодотворную дискуссию.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болотский Ю.Л., Бугдаева Е.В., Маркевич В.С. Динозавры и среда их обитания в конце мелового периода (Зейско-Буреинский бассейн, российский Дальний Восток) // Вестн. ДВО РАН. 2009. № 4. С. 73-82.
2. Жизнь растений. Т. 5 (1). Цветковые растения / под ред. А.Л.Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. 430 с.
3. Лесная энциклопедия. Т. 2. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 631 с.
4. Несов Л.А., Головнева Л.Б. История развития флоры, фауны позвоночных и климата в позднем селоне на северо-востоке Корякского нагорья // Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 191-212.

5. Семенов В.И. В краю горячих источников. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, Камчат. отд., 1988. 143 с.
6. Béland P., Russel D.A. Paleoeology of Dinosaur Provincial Park (Cretaceous), Alberta, interpreted from the distribution of articulated vertebrate remains // *Canad. J. Earth Sci.* 1978. Vol. 15. P. 1012-1024.
7. Bolotsky Yu., Godefroit P. A new hadrosaurine dinosaur from the late Cretaceous of Far Eastern Russia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. Vol. 24, N 2. P. 351-365.
8. Carpenter K. Evidence of predatory behaviour by carnivorous dinosaurs // *Gaia (Lisboa)*. 1998. N 15. P. 135-144.
9. Chin K., Hartman J.H., Roth B. Opportunistic exploitation of dinosaur dung: fossil snails in coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana // *Lethaia*. 2009. Vol. 42. P. 185-198
10. Chin K. Woody conifer tissues in herbivorous dinosaur coprolites from the Late Cretaceous of Montana // *V Conf. Intern. Organisation of Palaeobotany: Abstr. Santa-Barbara (U.S.A.)*, 1996. P. 17.
11. Cifelli R.L., Kirkland J.L., Weil A., Deino A.L., Kowallis B.J. High-precision $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology and the advent of North America's Late Cretaceous terrestrial fauna // *PNAS*. 1997. Vol. 94, N 21. P. 11163-11167.
12. Cooper L.N., Lee A.H., Taper M.L., Horner J.R. Relative growth rates of predator and prey dinosaurs reflect effects of predation // *Proc. R. Soc. B*. 2008. Vol. 275. P. 2609-2615.
13. Fricke H.C., Rogers R.R., Gates T.A. Hadrosaurid migration: inferences based on stable isotope comparisons among Late Cretaceous dinosaur localities // *Paleobiology*. 2009. Vol. 35, N 2. P. 270-288.
14. Godefroit P., Bolotsky Yu.L., Alifanov V.R. A remarkable hollow-crested hadrosaur from Russia: an Asian origin for lambeosaurines // *C. R. Palevol.* 2003. Vol. 2, N 2. P. 143-151.
15. Godefroit P., Golovneva L., Shchepetov S., Garcia G., Alekseev P. The last polar dinosaurs: high diversity of latest Cretaceous arctic dinosaurs in Russia // *Naturwissenschaften*. 2009. Vol. 96. P. 495-501.
16. Hopson J.A. Relative brain size and behavior in archosaurian reptiles // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1977. Vol. 8. P. 429-448.
17. Hopson J.A. The evolution of cranial display structures in hadrosaurian dinosaurs // *Paleobiology*. 1975. Vol. 1. P. 21-43.
18. Kräusel R. Die Nahrung von Trachodon // *Paläontol. Ztschr.* 1922. Vol. 4. S. 80.
19. Lauters P., Bolotsky Y.L., Van Itterbeeck J., Godefroit P. Taphonomy and Age Profile of a Latest Cretaceous Dinosaur Bone Bed in Far Eastern Russia // *Palaios*. 2008. Vol. 23. P. 153-162.
20. Maryńska T., Osmólska H. Cranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on the Asian Hadrosauridae (Dinosauria) // *Palaeontologia Polonica*. 1981. Vol. 42. P. 5-24.
21. Ostrom J.H. A Reconsideration of the paleoecology of hadrosaurian dinosaurs // *Amer. J. Sci.* 1964. Vol. 262. P. 975-997.
22. Ostrom J.H. Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1961. Vol. 122. P. 33-186.
23. Ostrom J.H. The cranial crests of hadrosaurian dinosaurs // *Postilla*. 1962. Vol. 62. P. 1-29.
24. Rivera-Sylva H.E., Frey E., Guzman-Gutierrez J.R. Evidence of predation on the vertebra of a hadrosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous (Campanian) of Coahuila, Mexico // *Carnets de Geologie. Notebooks on Geology*. 2009. Lett. 2009/02. 6 p.
25. Weishampel D.B. Acoustic analyses of potential vocalization in lambeosaurine dinosaurs (Reptilia: Ornithischia) // *Paleobiology*. 1981. N 7. P. 252-261.
26. Wheeler P.E. Elaborate CNS cooling structures in large dinosaurs // *Nature*. 1978. Vol. 275. P. 441-443.
27. Williams V.S., Barrett P.M., Purnell M.A. Quantitative analysis of dental microwear in hadrosaurid dinosaurs, and the implications for hypotheses of jaw mechanics and feeding // *PNAS*. 2009. Vol. 106, N 27. P. 11194-11199.