

Р. Уланский

Комментарии к происхождению,
классификации и общему распространению
теропод (Dinosauria; Saurischia).

серия "DINOLOGIA"

Р. Уланский

Комментарии к происхождению, классификации и
общему распространению теропод (Dinosauria;
Saurischia).

R. Ulansky

Comments to origin, classification and the global
distribution of theropods (Dinosauria; Saurischia).

DINOLOGIA
2014

Введение

Цитировать: Уланский, Р. Е., 2014. Комментарии к происхождению, классификации и общему распространению теропод (Dinosauria; Saurischia). *Dinologia*, 19 стр.

Citation: Ulansky, R. E., 2014. Comments to origin, classification and the global distribution of theropods (Dinosauria; Saurischia). *Dinologia*, 19 pp.

Российская Федерация, Краснодарский край, г. Краснодар.
Эл. Адрес: roman.ulansky@gmail.com или adios85@mail.ru
Russian Federation, Krasnodar ter., Krasnodar.
E-mail: roman.ulansky@gmail.com или adios85@mail.ru

Опубликовано: 29 октября 2014 г. Ресурс: <http://dinoweb.narod.ru>
Published: October 29, 2014. Site: <http://dinoweb.narod.ru>

LSIDurn:lsid:zoobank.org:pub:15853C9E-D9CB-4DDC-9622-9490F42AE1BE

Подотряд Theropoda Marsh, 1881 представляет самую многочисленную группу динозавров (Dinosauria), преимущественно с хищническим образом жизни. Множество описанных и неописанных останков позволяют говорить о том, что на данный момент известно примерно 1000-1200 потенциальных видов теропод со всех континентов – со среднего триаса (примерно 230 миллионов лет назад) до конца мелового периода, времени массового вымирания всех групп динозавров. В этой работе проведен краткий анализ происхождения и распространения основных групп хищных динозавров.

Происхождение, развитие и классификация теропод.

Herrerasauria

Инфраотряд Herrerasauria (Galton, 1985) – группа самых примитивных теропод, насчитывает до двух десятков видов, из которых лишь половина должным образом описаны. Ввиду скудости материала и архаичности некоторых признаков, некоторые авторы размещают группу как Saurischia или даже еще выше. Большинство наиболее полных и описанных представителей происходит из позднего триаса Аргентины и Бразилии, но встречаются останки и в Южной Африке, Англии, Германии, Польше, США. Большинство материала представлено фрагментарными костями и зубами. Размеры ящеров значительно колебались – от 0.5 до 5-6 метров в длину и весом от 2 до 300 кг.

Наиболее эволюционно развитые и крупные в группе – семейство Herrerasauridae (Benedetto, 1973) (также известное как Staurikosauridae (Galton, 1977)), по отдельным признакам сопоставимое с гораздо более эволюционно продвинутой группой Tetanurae. Не исключено, что именно герреразавриды стали родоначальниками этой большой группы хищных динозавров.

Семейство Guaibasauridae (Bonaparte, Ferigolo and Ribeiro, 1999), ранее относимое к примитивным тероподам и включавшее в себя несколько родов, возможно, является самой примитивной ветвью другой группы ящеротазовых динозавров - Sauropodomorpha. *Eoraptor* – обособленный род, вобравший в себя признаки как теропод, так и базальных завроподоморф.

Ввиду широкого распространения герреразавровых в самом начале позднего триаса можно предположить, что группа появилась несколькими миллионами лет ранее, вероятно, в середине триаса, примерно, 240-245 миллионов лет назад. При этом уже тогда появились различные направления в анатомии – мелкие насекомоядные формы (схожие с эораптором), крупные плотоядные (наподобие герреразавра) и гуаибазавриды, возможно, являющиеся предками не только некоторых групп теропод, но и завроподоморф.

Герреразавровых обособляют от остальных теропод путем создания таких групп как *Averopoda*, *Averostra* (Paul, 2002) и *Neotheropoda* (Bakker, 1986). Следует также отметить, что не все авторы разделяют принадлежность герреразавров к истинным динозаврам (Sennikov, 1995).

Coelophysoidea

Надсемейство *Coelophysoidea* (Nopcsa, 1928) объединяет более широкую, нежели герреразавровые, группу примитивных теропод, представленных в виде остатков примерно 45-50 видов. Целофизоидеи известны из позднего триаса и ранней юры США, Китая, Индии, Англии, Германии, Аргентины, ЮАР, Танзании, Зимбабве, Марокко и Антарктиды. Возможно, остатки последнего целофизоидея найдены в среднеюрских отложениях (бат-келлов) Китая (Maisch and Matzke, 2003). Можно легко заметить, что географическое распространение целофизоидеи точно соответствует таковому у примитивных герреразавровых теропод, косвенно подтверждая родственную связь между группами схожести их экологических ниш.

Преимущественно, целофизоидеи были мелкими и средними животными грацильного строения, с длиной тела от 1 до 7 метров и весом от 3 до 400 кг. Происхождение целофизоидеи берёт начало, видимо, в среднем триасе от мелких «недотеропод» типа эораптора или герреразавриды, после чего развитие этих групп идет параллельно до самого конца триасового периода.

Наиболее прогрессивные представители надсемейства включены в несколько семейств. Относительно крупные *Dilophosauridae* (Madsen and Welles, 2000), все или большинство которых выделяются хорошо развитыми черепными украшениями, возможно, представляют собой предковые формы к более поздним тероподам из группы тетанур, а именно мегалозавроидов, и особенно спинозавриды, также сохранивших тонкие удлинённые челюсти, беззубый участок верхней челюсти между предчелюстной и верхнечелюстной костями и черепные гребни.

Семейство *Procompsognathidae* (Nopcsa, 1923) включает несколько мелких и примитивных теропод из Европы, принадлежность которых к динозаврам у ряда авторов вызывает сомнения.

Семейство *Coelophysidae* (Nopcsa, 1928) (также известно ранее как *Halticosauridae* (Bock, 1952) и *Podokesauridae* (Huene, 1914)) самое известное и распространенное, установленное по множеству признаков. Основная часть находок известна из верхнего триаса и ранней юры США, а также ранней юры Южной Африки. Это семейство могло быть предковым к зарождающейся в позднем триасе группе целурозавров (по крайней мере, к некоторым ветвям), широко распространившейся в последующих юрском и меловом периодах. Структурно подразделяется на два подсемейства - *Segisaurinae* (Camp, 1936), представленных лишь одним родом, и *Coelophysinae* (Nopcsa, 1928).

Особняком стоит семейство *Protoavidae* (Chatterjee, 1991) с единственным представителем из США, представленным костями

совершенно разных животных, и чей статус в данный момент обсуждается (Ostrom, 1987; Paul, 1988; Chatterjee, 1999; Nesbitt, Irmis and Parker, 2007).

Ceratosauroidae

Ceratosauroidae (Marsh, 1884) или цератозавры, представляют более продвинутую ветвь теропод, нежели герреразавровые и целофизоидеи. Происходят они, вероятней всего, от второй группы, примерно в конце триаса, и получают широкое разнообразие в средней и поздней юре. В раннем мелу базальные цератозавры также еще встречаются, но их численность и разнообразие явно идут на убыль, происходит замещение потомками – абелизавровыми (см. ниже). Всего известно более 30 видов цератозавроидеи, как получивших свое название, так и ограниченных лишь кратким описанием. Практически все – из поздней юры и раннего мела, представлены в США, Танзании, Португалии, ЮАР, Судане, Мадагаскаре, Англии, Мексике, Бразилии, Китае, Нигере. Размеры цератозавроидеи имеют диапазоны от 1-2 до 8-10 метров в длину и весом от 10 кг до 3 тонн.

Семейство *Ceratosauridae* (Marsh, 1884) известно по самым полным останкам и представлено несколькими крупными видами, преимущественно из поздней юры Северной Америки. Остатки продвинутых цератозавроидеи, возможно, уже абелизавров, документированы из отложений нижнего мела Алжира, Ливии, Марокко, Египта и Нигера.

Abelisauroidea

Abelisauroidea (Bonaparte and Novas, 1985) представляет конечную ветвь примитивной группы теропод, развившейся в массу таксонов (по меньшей мере, 60 видов) к концу мезозойской эры, преимущественно на континентах, представлявших южный массив Гондвану.

Остатки, возможно, одних из самых ранних абелизавроидеи найдены в нижнеюрских отложениях Марокко и Австралии. Представители средней и поздней юры обнаружены в Танзании, США, Нигере и, возможно, в Китае. Основная же часть родом из мелового периода, где известна преимущественно в Южном полушарии – Аргентина, Бразилия, Уругвай, Индия, Египет, Нигер, Марокко, Мадагаскар, Танзания, Пакистан, но фрагментарные останки встречаются и в странах Северного полушария – Нидерланды, Франция, Испания и Англия.

Надсемейство подразделяется на две группы – примитивные *Noasauridae* и более продвинутые и многочисленные *Abelisauridae*.

Noasauridae (Bonaparte and Powell, 1980) представлены небольшими тероподами 1-3 метра длиной, большинство которых оставило после себя крайне фрагментарный материал и лишь один-два вида достаточно хорошо известны. Остатки ноазавриды встречаются в нижнем и верхнем отложениях Аргентины, Мадагаскара, Индии, Марокко и, возможно, Нигера. Всего не больше дюжины видов.

Abelisauridae (Bonaparte and Novas, 1985) куда более многочисленны и разнообразны, их размерный класс в разы выше – от 4 до 10 метров длиной и от 300 до 3000 килограмм весом. Наибольшее распространение абелизавриды получили в позднем мелу Индии, Мадагаскара, Аргентины, Бразилии, Нигера, Марокко, Пакистана. Структурно абелизавриды могут быть подразделены на два подсемейства - *Abelisaurinae* (Bonaparte and Novas, 1985) и *Carnotaurinae* (Serenó, 1998).

Megalosauroidae

Надсемейство *Megalosauroidae* является наиболее примитивной группой среди тетанур (*Tetanurae* (Gauthier, 1986)). Тетануры – вторая, более продвинутая группа теропод, появившаяся, видимо, в позднем триасе, и давшая невероятно разнообразные типы хищных динозавров, достигнув своего пика в позднем мелу. За исключением нескольких сомнительных остатков, большинство ранних представителей (поздний триас и ранняя и средняя юра) можно с большой степенью вероятности отнести к мегалозавроидеям, также известным как *Torvosauroidae* и *Spinosauroidae*, но ввиду исторической справедливости приоритет остается за *Megalosauroidae*. Всего в это надсемейство можно определить около 90 видов, менее половины которых описаны.

Первые достоверные останки мегалозавроидей известны из ранней юры (геттанг-синемюр) Англии, Германии, Китая, Индии и США, а, возможно, даже конца позднего триаса (Англия). Наибольшего разнообразия эта группа достигает в средней и поздней юре, откуда известно большинство наиболее полных остатков – Франция, Португалия, Англия, Германия, Испания, США, Танзания, Китай, Монголия,

Последние вероятные мегалозавроидеи представлены в раннем и позднем мелу (первой его половине) Аргентины, Бразилии, Румынии, Бельгии, Португалии, Испании, Англии, Японии, Китая, Египта, Нигера, Алжира, Кении, Марокко, Туниса, Ливии и Таиланда. Мегалозавровые - тероподы среднего и крупного размера, с длиной тела 3,5-15 метров (возможно, и до 17 метров) и весом от 200 до 4000 кг.

Мегалозавроидеи включают в себя несколько семейств, каждое из которых основано преимущественно на 1-2 достаточно полных таксонах, абсолютное же большинство из них представлены весьма скудными остатками. Эти семейства - *Megalosauridae* (Huxley, 1869) или *Torvosauridae* (Jensen, 1985) и *Spinosauridae* (Stromer, 1915). Мегалозаврид также подразделяют на подсемейства *Eustreptospondylinae* (Paul, 1988) и *Megalosaurinae*.

Семейство спинозаврид, вполне возможно, является обособленным от остальных семейств надсемейства, достойное собственного более высокого ранга, с предположительно иными предками – триасовыми и раннеюрскими целофизоидеями. Все остальные члены мегалозавроидей, как и все аллозавроидеи, видимо, берут начало от герреразавр-подобных триасовых теропод. Первые останки спинозаврид известны из средней-поздней юры

Таиланда, а большинство известных представителей (насчитывается больше 20 возможных видов) обитали в раннем мелу и начале позднего мела. Среди стран, засвидетельствовавших присутствие спинозаврид – Бразилия, Англия, Испания, Португалия, Нигер, Египет, Алжир, Кения, Марокко, Тунис, Ливия, Таиланд, Япония и Китай.

Спинозавриды представлены преимущественно крупными и очень крупными тероподами, и подразделяются на два подсемейства - *Varyonychinae* (Charig and Milner, 1986), найденные преимущественно в Европе, и *Spinosaurinae* (Stromer, 1915), известные в основном из северной Африки.

Allosauroidae

Allosauroidae (Marsh, 1878) как надсемейство объединяет в себя несколько семейств крупных плотоядных динозавров (110-120 видов, из которых только 30-40 описано и названо) и может быть также известно под теперь мало употребляемым термином *Carnosauria* (Huene, 1920).

Первые вероятные представители известны из ранней юры (синемюр) Италии, средней юры Китая, Индии, Англии, Франции, Аргентины, Мадагаскара. Свою эволюцию аллозавроидеи начинают либо от примитивных целюрозавров либо от появившихся несколько ранее мегалозавроидей. В любом случае происхождение берет начало примерно на границы триаса и юры.

Известны преимущественно из поздней юры и раннего мела США, Танзании, Португалии, Германии, Франции, Англии, Бельгии, Испании, Японии, Китая, Южной Кореи, Монголии, Таиланда, Австралии, Марокко, Нигера, Алжира, Египта, Туниса, Эфиопии, Зимбабве, Аргентины, Бразилии и России.

Останки самых последних аллозавроидей известны из коньяка Японии, сеномана Марокко, Судана, сеномана-турона и кампана Аргентины, а также турона-сантона Бразилии. Очень многочисленные и разнообразные в поздней юре и раннем мелу, численность и разнообразие аллозавроидей существенно снижается к началу позднего мела, вероятно, из-за уменьшения потенциальной добычи в виде звероидов и конкуренции со стороны набирающих эволюционные обороты первых тираннозавров.

Преимущественно это крупные тероподы 4-14 метров длиной и 300-7000 кг весом. Основные семейства аллозавроидей - *Sinraptoridae* (Currie and Zhao, 1994), *Carcharodontosauridae* (Stromer, 1931) и *Allosauridae* (Marsh, 1878). С недавнего времени также стали выделять новую обособленную группу – *Megaraptoridae*.

Tyrannosauroidae

Tyrannosauroidae (Osborn, 1906), также ранее известные как *Deinodontidae* (Brown, 1914) – еще одна большая группа преимущественно крупных хищных динозавров, необычайно широко развившаяся в конце

позднего мела на континентах Лавразии – Северной Америке и Евразии. Количество представителей оценивается в более чем 150 видов, из которых лишь несколько десятков представлены достаточно полными останками.

Вместе со страусоподобными орнитомимозаврами тираннозавроидеи были помещены в группу *Arctometatarsalia* (Holtz, 1994) среди манирапторных теропод на основе сжатых костей плюсны. Однако, данный признак, вероятно, является конвергентным проявлением у мало связанных между собой групп. Скорее всего, тираннозавроидеи – более примитивный таксон, стоящий в одном ряду с мегалозавроидеями и аллозавроидеями, и произошедший практически одновременно от близких предков. В этом случае вновь обретает свою актуальность в старом понимании этого определения таксон *Carnosauria*. Хотя и несколько «урезанный» ввиду исключения из него некоторых семейств из состава *Ceratosauroidea* и *Abelisauroidea*.

Останки ранних тираннозавроидей (поздняя юра и ранний мел) известны из Китая, Англии, США, Португалии, Танзании и России. Несколько родов примитивных тираннозавров объединены в семейство *Proceratosauridae* (Rauhut, Milner and Moore-Fay, 2010), известное из Европы и Азии. Уже ранние представители надсемейства отличаются весьма мощным строением тела относительно базальных целюрозавров. Тираннозавры происходят несколько позднее мегалозавроидей и аллозавроидей – примерно на границе ранней и средней юры. Причем предками могут быть как сами обе первые группировки, так и реликтовые герреразавровые, чье свидетельство существования вначале юры пока не отмечено.

Также примитивные, раннемеловые и среднемеловые (альб-турон) тираннозавроидеи известны из Японии, США, России, Китая, Казахстана, Узбекистана. Большинство же тираннозавров второй половины позднего мела (сантон-маастрихт) относится к семейству *Tyrannosauridae* (Osborn, 1906). Абсолютное большинство останков известно из США, Канады, Монголии и Китая, но встречаются также в Мексике, Таджикистане, Казахстане и России.

Размеры тираннозавроидей сильно варьируются, при этом наиболее продвинутые поздние виды являются преимущественно и самыми крупными. Размер ранних представителей составлял 1-4 метра длиной и до 200 килограмм весом. Тираннозавриды представлены экземплярами от 3 до 13 метров и весом от 200 килограмм до 7 тонн.

Coeluroidea

Coelurosauria (Huene, 1914) в современном представлении очень крупная группа теропод, насчитывающая несколько сотен видов из таких групп, как орнитомимозавры, теризинозавры, овираторы, альваресзавры, дейнонихозавры и, возможно, тираннозавры. Все же примитивные представители этой группы весьма разобщены и представлены 1-2 семействами или отдельными родами. Предлагаем использовать таксон *Coeluroidea* (Marsh, 1881) в ранге надсемейства для объединения базальных

целюрозавров (до 40 видов), чьи ископаемые свидетельства явно не полные и в будущем могут пополниться множеством новых представителей группы.

Первые целюроидеи известны из средней юры Китая, Англии. Уже тогда эти мелкие тероподы представлены несколькими эволюционными линиями, давая возможность предположить, что первые представители группы появились в ранней юре или даже в позднем триасе от одной или нескольких ветвей целофизовых или герреразавровых теропод, а, возможно, и от тех и от других.

Основная часть таксонов представлена позднюрскими и раннемеловыми отложениями. Целюроидеи обнаружены в Англии, Германии, Франции, Португалии, Италии, Румынии, США, Австралии, ЮАР, Китае, Монголии, Японии, Аргентине, Бразилии. Возможно, реликтовые примитивные целюроидеи известны из турона США и маастрихта Аргентины и Монголии.

Самые известные представители группы – из семейства *Compsognathidae* (Cope, 1875), объединяющие большинство хорошо известных родов. Более поздние целюрозавры объединены в таксон *Maniraptora* (Gauthier, 1986), основанный на новом для теропод строении передних лап.

Ornithomimoidea

Ornithomimoidea (Marsh, 1890) одна из групп манирапторных теропод, представленные примерно 80-90 возможными видами мелкого и среднего размера (1-6 метров и до 400 килограмм весом). Более поздние представители имеют отдаленное сходство с современными страусами, за что и получили прозвище «страусоподобные динозавры». Как и все манирапторные, группа, видимо, происходит от юрских целюрозавров.

Останки орнитомимойдеи встречаются в отложениях раннего и позднего мела США, Канады, Китая, Монголии, Японии, России, Испании, Болгарии, Узбекистана, Казахстана, Таджикистана, Киргизстана,

Отдельно нужно выделить семейство *Deinocheiridae* (Osmolska and Roniewicz, 1970) из позднего мела Монголии, представленное единственным родом и видом. Член этого семейства отличается сильно укрупненными передними лапами с мощными загнутыми когтями. К сожалению, слишком фрагментарный материал не позволяет судить о анатомии и родственных связях этой группы. Описанные совсем недавно новые остатки костей этого рода подтверждают его принадлежность к данной группе.

Семейства *Harpymimidae* (Barsbold and Perle, 1984) и *Garudimimidae* (Barsbold, 1981) также представлено лишь одним родом в каждом из мела Монголии.

Семейство *Ornithomimidae* (Marsh, 1890) включает самые полные известные остатки, представленные в основном в верхнем мелу США, Канады, Монголии и Китая.

Alvarezsauridae

Семейство Alvarezsauridae (Bonaparte, 1991), не смотря на существенное увеличение наших знаний о группе в последние годы благодаря новым открытиям достаточно полных экземпляров, представляет весьма сложный таксон с точки зрения его систематического размещения. В разное время было предложено несколько интерпретаций, в том числе размещение среди базальных птиц, орнитомимозавров, как отдельная ветвь теропод и даже размещение вне группировки хищных динозавров. В этом обзоре альваресзавры расположены как отдельная ветвь теропод, чье систематическое положение еще предстоит исследовать. Всего насчитывается до двух десятков видов.

Члены группы известны из позднего мела Аргентины, Монголии, США, Канады, Румынии, а самый ранний представлен из поздней юры Китая. Происхождение альваресзавров до сих пор неясно, но, видимо, берет начало в ранней или средней юре.

Therizinosauoidea

Therizinosauoidea (Maleev, 1954) – относительно небольшая группа (около 40 видов), по видимому, растительноядных теропод, известная своими архаичными чертами строения черепа и посткраниального скелета, а также сильно удлинненными передними лапами с серповидными когтями.

Самый ранний представитель группы известен по нижней челюсти из ранней юры Китая, хотя вопрос принадлежности остается открытым. Это может быть один из примитивных целюрозавров или даже небольшой завропод. Есть два возможных пути развития теризинозавров – от самых ранних целюрозавров (так как род из ранней юры (если он таковым является) уже достаточно сформировавшийся) или от линии текодонт, другим параллельным потомком которой могли стать завроподы.

Все остальные роды представлены в отложениях нижнего и верхнего мела Монголии, Китая, Узбекистана, Таджикистана, Казахстана, Узбекистана, России, Японии, США, Канады, Англии, Австралии, Судана и Нигера.

Наиболее продвинутое семейство в группе - Therizinosauridae (Maleev, 1954), представленные целиком из позднего мела Монголии и отличающиеся наибольшими размерами. В целом размер теризинозавроидей колебался от 2,5 до 12 метров длиной и от 100 до 4000-6000 килограмм весом.

Oviraptorosauria

Oviraptorosauria (Barsbold, 1976) еще одна группа необычных теропод, что связано в большинстве на удивительном строении черепа и челюстного аппарата, которые породили массу спекуляций о образе жизни и типе питания этих динозавров.

Известно более 60 видов. Самый ранний представитель инфраотряда известен из самых низов меловой системы в Китае. Происхождение овирапторозавров весьма туманно. Группа, возможно, возникла в средней или поздней юре от целюрозавров типа компсогнатид.

Основные находки представлены в нижнем и верхнем мелу - Канада, Китай, Монголия, Узбекистан, Казахстан, Япония, Румыния, Бразилия, Австралия, США, Канада, Мексика, Марокко, Алжир.

Овирапторозавры подразделяются на примитивных Caudipteridae (Zhou and Wang, 2000) из раннего мела Азии, Avimimidae (Kurzanov, 1981) из позднего мела Азии и продвинутых членов из надсемейства Caenagnathoidea (Sternberg, 1940). Последнее, в свою очередь, состоит исключительно из позднемеловых родов – семейства Caenagnathidae (Sternberg, 1940) и Oviraptoridae (Barsbold, 1976).

Большинство овирапторозавров представляют мелкие виды 1-4 метра длиной и до 100 килограмм весом, но один род из Китая был в три раза крупнее самых крупных членов группы.

Troodontidae

Troodontidae (Gilmore, 1924) вместе с, вероятно, близкими Dromaeosauridae (см. ниже) включены в состав Deinonychosauria (Colbert and Russell, 1969), главной чертой которых были увеличенные когтевые фаланги на задних лапах. Троодонтиды преимущественно мелкие тероподы 1-3 метра длиной и до 50-70 килограмм весом.

Вероятно, первые троодонтиды представлены средней юрой Китая и поздней юрой США. Все остальные члены группы известны из нижнего и верхнего мела США, Канады, Мексики, Уругвая, Бразилии, Монголии, Китая, Индии, России, Узбекистана, Таджикистана, Казахстана, Румынии, Франции, Испании, Португалии. Всего можно насчитать до 120 видов, преимущественно из позднего мела США и Канады, где, видимо, существовало несколько разных подсемейств, но слишком фрагментарный материал, представленный почти полностью зубами, не позволяет судить об этом с точностью.

Dromaeosauridae

Dromaeosauridae (Matthew and Brown, 1922) – вторая обширная группа в составе дейнонихозавров, включаящая, по данным свидетельств на этот момент, до 180 видов, из которых несколько десятков представлены достаточно хорошо сохранившимися останками. Размеры дромеозаврид значительно колебались – от 0.3 до 6-8 метров длиной и 0.2 до 1000 килограмм весом.

Первое свидетельство существования дромеозаврид зарегистрировано в верхнеюрских отложениях США и среднеюрских отложениях России. В основном же члены семейства известны из раннего и позднего мела. Ископаемые остатки известны из Китая, Монголии, Узбекистана, Казахстана,

Таджикистана, Японии, России, США, Канады, Мексики, Аргентины, Бразилии, Франции, Румынии, Англии, Испании, Дании, Марокко, Мадагаскара, Судана, Эфиопии, Австралии и Антарктиды.

В состав дромеозаврид входит несколько подсемейств - *Unenlagiinae* (Bonaparte, 1999), представленные практически полностью Южным Полушарием, *Microaptorinae* (Longrich and Currie, 2009), представленные наиболее мелким размерным классом, *Saurornitholestiinae* (Longrich and Currie, 2009), *Velociraptorinae* (Barsbold, 1983) и *Dromaeosaurinae* Matthew and Brown, (1922).

Биогеостратиграфическое распространение теропод.

Средний триас

По всей видимости, именно в середине триасового периода из «текодонтных» двуногих архозавров развиваются первые тероподы. Не исключено, что очагом развития была территория современной Южной Америки, а затем в течении совсем небольшого промежутка времени члены группы распространяются по многим частям Пангеи. При этом первые тероподы вряд ли могут быть отнесены к инфраотряду *Herpetosauria* в современном его понимании. Это были еще более примитивные таксоны, давшие начало развитию как герреразавровой ветви, так и, возможно, некоторых других ветвей, в частности *Coelophysoidea*.

Поздний триас

К началу позднего триаса герреразавровые уже распространены в Южной и Северной Америках, Европе, Африке и Азии, представляя несколько ветвей – как мелких легких форм, так и крупных, охотящихся уже на достаточно крупную добычу, вступая, таким образом, в пищевую конкуренцию с хищными текодонтами.

В это же время к ним добавляются и начинают активно развиваться целофизоидеи, особенно широко распространившиеся в Северной Америке и Африке, но чьи останки известны и на всех других континентах. Их размеры также сильно разнятся, позволяя группе в целом осваивать все новые экологические ниши, перенимая пищевую эстафету у текодонтов.

К концу позднего триаса от герреразавров или целофизоидеи, а, возможно, и от обеих групп происходят две большие ветви теропод – *Ceratosaurs* и *Tetanurae*.

Ранняя юра

К началу ранней юры герреразавры вымирают, но целофизоидеи все еще широко распространены практически везде. Им на смену приходят

новые формы, прежде всего, примитивные цератозавры и первые тетануры, из надсемейств *Megalosauroidae* и *Allosauroidae*.

Цератозавры, судя по ископаемым свидетельствам из Африки и Австралии, происходят в южной части Пангеи, где и получают наибольшее распространение до самого конца мелового периода в виде более продвинутых *Abelisauroidae*, видимо, ввиду меньшей конкуренции со стороны тетанур в данном регионе.

Мегалозавроидеи известны уже из рэта Англии, но доподлинных свидетельства обнаружены в ранней юре Европы, Азии и Северной Америке. Первые представители ограничены средними размерами в несколько центнеров, что не мешало охотиться на достаточно крупную добычу, в том числе и динозавров.

Практически одновременно с мегалозаврами появляются и начинают быстро развиваться аллозавроидеи, к началу юры уже известные из нескольких местоположений Европы, Африки, Южной Америки и Азии. Их представители также не могут похвастаться большими размерами, но все же это уже полноценные активные хищники за крупной добычей.

Среди других групп, вероятней всего, появившихся в ранней юре - *Tyrannosauria*, примитивные целюрозавры из надсемейства *Coeluroidea*, *Therizinosauria*, но ископаемые доказательства недостаточно очевидны.

Средняя юра

В середине юрского периода уже нет герреразавров. От целофизоидеи единственный представитель известен в Азии, эту группу активно замещают прямые потомки цератозавры и отходящие от них *Abelisauroidae*.

Широкое распространение происходит у мегалозавров, особенно многочисленных в Европе. При этом размеры их становятся намного больше, отдельные представители – среди самых крупных известных теропод. К концу средней юры у группы образовалось несколько направлений, самые необычные из которых спинозавриды, с принципиально отличным способом передвижения и типом питания. Последние исследования и находки говорят о них, как минимум, факультативно водном образе жизни.

Аллозавровые в средней юре не так распространены, их останков найдено очень мало. Очевидно, из-за сильной конкуренции со стороны мегалозавров, размерный класс представителей группы также ниже.

О тираннозаврах, целюроидеях, теризинозаврах, а также теропод из объединяющей группы манираптор также известно очень мало. Наверняка, это связано с мелкими размерами представителей, дающих слишком мало шансов на фоссилизацию и должное сохранение останков тел.

Поздняя юра

В поздней юре уже нет примитивных теропод, по всем континентам распространены цератозавры, мегалозавры и аллозавры, разное строение

зубов, черепа и частей скелета, а, следовательно, и разнотипное питание, которых позволяли с разной степенью успешности сосуществовать в примерно одном размерном классе на одних и тех же географических территориях.

Цератозавры достигают весьма крупных размеров, но сравнительные данные показывают низкое распространение по количеству индивидуумов на определенных территориях относительно тех же мегалозавров и аллозавров. Останки известны из Северной Америки, Европы и Африки, в остальных местах цератозавры не так многочисленны.

Мегалозавры достигают очень больших размеров (до 10-12 метров и до 4 тонн весом) и также все еще распространены, хотя уже и в меньшей степени, чем в средней юре. Их постепенно замещают столь же огромные аллозавроидеи, которые все еще однотипны относительно первой группы.

Наконец, в поздней юре достаточно ясно проявляется общий тип строения первых тираннозавроидей, к тому времени мелких и грацильных хищников весом 10-100 килограмм.

Целюроидеи широко распространяются по Лавразии и Гондване, в то же самое время появляются и первые манирапторные - оба семейства дейнонихозавровых, орнитомимозавры и овирапторозавры. По-видимому, развиваются и теризинозавры, но их ископаемых останков в этот период пока нигде не найдено.

Ранний мел

Это эпоха больших перестановок в фауне теропод. Примитивные цератозавры уже почти неизвестны, но их потомки абелизавры активно развиваются, особенно на территории Гондваны. Правда, это совсем небольшие тероподы.

Количество примитивных групп мегалозавров идет на спад, но распространение получают спинозавриды, особенно, в Европе, Африке и Южной Америке. Среди них – самые крупные тероподы из всех существовавших.

Аллозавровые продолжают развиваться, из видовое разнообразие даже больше, чем в поздней юре, появляются новые семейства. Размеры также впечатляют – до 14 метров длиной и 5 тонн весом.

Увеличивается размерный класс и у набирающих обороты *Tyrannosauroides*, особенно в Азии, откуда, возможно, и появилась группа в целом. Также в раннем мелу широкое распространение приобретают и манирапторные тероподы, хотя они все еще близки по строению к возможным предкам, а потому не так разнообразны. Примитивные целюрозавры все еще также распространены, но их уже активно смещают более продвинутые троодонтиды, дромеозавриды, орнитомимозавры и овирапторозавры. Теризинозавры уже весьма разнообразны, особенно в Азии, их размеры начинают увеличиваться.

Поздний мел

Это время наибольшего разнообразия теропод, но вместе с тем и больших перестановок. Базальных цератозавров окончательно сменяют абелизавровые, «захватившие» территории Гондваны и известные по нескольким ветвям и сильно разнящимся размерам тел.

Мегалозавры представлены лишь фрагментарным материалом. Аллозавры распространены в первой половине позднего мела, но постепенно угасают к его концу. Освободившуюся нишу крупных хищников ударными темпами занимают тираннозавры. Особенно распространены были они с сантона по маастрихт на территориях современных Северной Америки и Азии.

Примитивных целюрозавров уже почти нет, но манирапторные уже необычайно широко распределены практически по всем континентам. В составе орнитомимозавров, дромеозаврид, троодонтид, овирапторозавров и теризинозавров появляются сразу по несколько ветвей, приспособленных под разные пищевые ниши. Диапазон размеров также претерпевает изменения в сторону увеличения. У всех этих групп известны свои гиганты.

Заключение

Появившись в середине триаса, уже спустя 5-10 миллионов лет тероподы демонстрируют большой скачок в географическом распространении, а еще спустя такой же промежуток времени – и в разнообразии форм. В дальнейшем развитие хищных динозавров происходит все нарастающими темпами до самого конца мезозоя. При этом одни группы «перекрывают» другие (например, цератозавры и абелизавры, мегалозавры и аллозавры, аллозавры и тираннозавры, целюроидеи и манирапторные целюрозавры), благодаря чему нигде не наблюдается дефицита разнообразия после спада и вымирания некоторых ветвей теропод. Размерный класс также неизменен – от мелких насекомоядных и падальщиков до крупных хищников, вершин пищевых ниш своего времени. Развитие шло поступательно, но в то же время - по пути специализации, достигнув своего пика в конце позднего мела, послужив одной (если не основной) из причин вымирания. Это было свойственно и другим отрядам динозавров.

Новые открытия хищных динозавров с каждым годом выявляют новые и необычные формы, многие из которых до сих пор не описаны должным образом, не получили название или слишком фрагментарны для точной идентификации. Тем не менее, именно совокупный анализ описанных и неописанных теропод позволяет оценить масштабы их происхождения, развития и распространения, а также воссоздать их более точные модели классификации.

Литература.

- Barsbold, 1976. On a new Late Cretaceous family of small theropods (Oviraptoridae fam. n.) of Mongolia. Doklady Akademia Nauk SSSR. 226, 685-688.
- Barsbold, 1983. Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. Transactions of the Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition. 19, 5-119.
- Benedetto, 1973. Herrerasauridae, nueva familia de saurisquios triasicos. Ameghiniana. 10(1), 89-102.
- Bock, 1952. Triassic reptilian tracks and trends of locomotive evolution. Journal of Paleontology. 26(3), 395-433.
- Bonaparte, Ferigolo and Ribeiro, 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaurs Symposium. National Science Museum Monographs, Tokyo. 15, 89-109.
- Bonaparte and Novas, 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria from the Late Cretaceous of Patagonia. Ameghiniana. Revista de la Asociación Paleontológica Argentina 21 p. 259-265.
- Bonaparte and Powell, 1980. A continental assemblage of tetrapods from the upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). Mémoires de la Société Géologique de France. Nouvelle Série 19, 19-28.
- Camp, 1936. A new type of small bipedal dinosaur from the Navajo sandstone of Arizona. Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci. 24, 39-56.
- Charig and Milner, 1986. Baryonyx, a remarkable new theropod dinosaur. Nature. 324, 359-361.
- Chatterjee, 1991. Cranial Anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B 332(1265): 277-342.
- Chatterjee, 1999. Protoavis and the early evolution of birds. Palaeontographica A. 254, 1-100.
- Galton, 1977. On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. Palaontologische Zeitschrift. 51, 234-245.
- Galton, 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. Stuttgart Beitrage zur Naturkunde (B). 116, 1-29.
- Huene, 1914. Das natürliche System der Saurischia [The systematics of the Saurischia]. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. 1914,154-158.
- Kurzanov, 1981. On the unusual theropods from Upper Cretaceous of Mongolia [in Russian]. In Resetov (ed.). Iskopaemye pozvonocnye Mongolii. Trudy, Sovmestnaa Sovetsko-Mongolskaa paleontologiceskaa ekspedicia. 15, 39-50.
- Longrich and Currie, 2009. A microraptorine (Dinosauria–Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of North America. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106(13), 5002-5007.
- Madsen and Welles, 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology. Miscellaneous Publication 00-2 Utah Geological Survey, 80 pages.
- Maisch and Matzke, 2003. Theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Middle Jurassic Toutunhe Formation of the southern Junggar Basin, NW China. Palaeontologische Zeitschrift. 77(2):281-292.
- Maleev, 1954. New turtle-like reptile in Mongolia. Priroda 1954, 106-108.
- Marsh, 1881. A new order of extinct Jurassic reptiles (Coeluria). American Journal Science. 21, 339-341.
- Marsh, 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII: The order Theropoda. Am. J. Sci. (series 3). 27, 329-341.
- Nesbitt, Irmis and Parker, 2007. A critical re-evaluation of the Late Triassic dinosaur taxa of North America. Journal of Systematic Palaeontology. 5(2), 209–243.
- Nopcsa, 1923. Die Familien der Reptilien [The families of reptiles]. Forschritte der Geologie und Palaeontologie. 2, 1-210.
- Nopcsa, 1928. The genera of reptiles. Palaeobiologica. 1, 163-188.
- Osborn, 1906. *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication). Bull. Am. Mus. Nat. Inst. 22: 281-296.

- Osmolska and Roniewicz, 1970. Deinocheiridae, a new family of theropod dinosaurs. *Palaeontol. Polonica*. 21: 5-19.
- Ostrom, 1987. Protoavis, a Triassic bird?. *Archaeopteryx*. 5, 113-114.
- Paul, 1988. *Predatory dinosaurs of the world*. Simon and Schuster, New York. A New York Academy of Sciences Book. 464 pp.
- Rauhut, Milner and Moore-Fay, 2010. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 158(1), 155-195.
- Sennikov, 1995. Early thecodonts of Eastern Europe. *Trudy Paleontologiceskogo Instituta*, 263, 1-139.
- Sereno, 2007. The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report. *Historical Biology*. 19(1), 145-155.
- Sternberg, 1940. A toothless bird from the Cretaceous of Alberta. *Journal of Paleontology*. 14(1), 81-85.
- Zhou and Wang, 2000. A new species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, northeast China. *Vertebrata Palasiatica*. 38(2), 113-130.