

Р. Уланский

Эволюция стегозавров (Dinosauria; Ornithischia)

серия "DINOLOGIA"

Р. Уланский

**Эволюция стегозавров (Dinosauria;
Ornithischia).**

R. Ulansky

**Evolution of the stegosaurs (Dinosauria;
Ornithischia).**

**DINOLOGIA
2014**

Цитировать: Уланский, Р. Е., 2014. Эволюция стегозавров (Dinosauria; Ornithischia). *Dinologia*, 35 стр.

Citation: Ulansky, R. E., 2014. Evolution of the stegosaurs (Dinosauria; Ornithischia). *Dinologia*, 35 pp. [in Russian].

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: 12 декабря 2014 г. Ресурс: <http://dinoweb.narod.ru>
Published: December 12, 2014. Site: <http://dinoweb.narod.ru>

LSIDurn:lsid:zoobank.org:pub:5FE177A1-0DA1-4997-83AA-57B12685676D

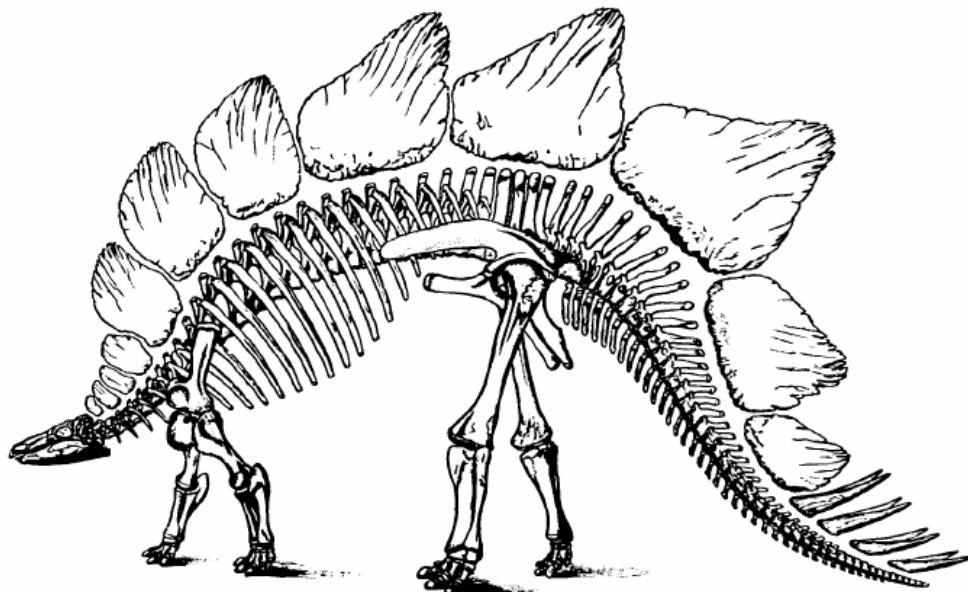
Nomenclatural Acts

LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:FB0A73A0-E464-4919-8307-80DCCB14FB16
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:D855AAAE-A7C2-4AED-BC06-528D41C98417
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:866BDB21-5E62-408E-A999-F8281BD615D5
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:FC6D5AF8-0F0A-4B9B-B59D-6FEF8FFF61D1
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:129D3DF3-9B7D-44DD-A79D-F325887485AA
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:3894BAFC-4461-4AEA-A717-628C5DEC387
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:C87F44AC-B9C3-46E2-B203-590EB6AB0188
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:6E9921BE-3236-4BF2-B6F3-E20635FBE607
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:D655B967-D38D-49B9-BD06-79190F652739
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:C7828994-BA2A-4251-B020-AA1E68361265
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:DE25D27B-9894-4F64-9E57-FAD0A5CE8F11
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:7B1795FD-FDA4-4980-908C-DEA28CACEBAE
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:BA998662-F055-4897-B504-A0C81CD79677
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:61028D39-5795-49AC-B71D-2B956C99C8BD
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:7853027A-9EA5-43CE-9C6A-FFB4518381D6
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:E54DEE4B-638F-4F4E-A661-34AEE5DE77BF
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:ABEAF06A-B429-4BF8-B43E-83A4612136BA
LSIDurn:lsid:zoobank.org:act:605957EF-2C2A-4BC9-923F-99D25E3DDC22

Стегозавры (Dinosauria; Ornithischia) были широко распространены во множестве наземных фаун с середины юрского периода и до конца мелового, и играют большую роль в понимании эволюции динозавров и палеобиогеографического распределения. Таксон Eufurpoda является неуместным по причине спорных отличительных признаков разных групп. Даны краткие и предварительные характеристики новых таксонов и рассмотрены вопросы эволюции группы в целом. Многие североамериканские и европейские ископаемые останки стегозавров должны быть ревизованы и заново описаны на основе современных данных и сравнения с новыми находками. Большое разнообразие азиатских, европейских и североамериканских стегозавров в конце юрского периода говорит о благоприятных условиях существования для этой группы в данный промежуток времени. Вместе с тем, многие представители стегозаврид приспособились к довольно сложным условиям некоторых сред обитания.

Введение

Стегозавры (инфраотряд Stegosauria Marsh, 1877) – покрытые пластинами и шипами четвероногие птицетазовые растительноядные динозавры небольшого и среднего размера (длина тела 3-9 метров). Самым примечательным признаком группы является двойной продольный ряд кожных пластин или шипов, простирающихся по верхней части тела от головы до конца хвоста. Мелкие косточки плотно сидели в нижней части шеи, защищая горло животного. У некоторых форм присутствовала пара очень длинных и острых шипов по сторонам тела в области плеч для защиты от хищников. Ископаемые останки представителей известны как минимум от средней юры до почти конца мела и распространены по всем континентам за исключением Антарктиды. Таким образом, стегозавры, были неотъемлемой составляющей множества мезозойских наземных сообществ, развившись во множество форм. За исключением нескольких видов, большинство ископаемого материала стегозавров крайне фрагментарно, затрудняя его идентификацию и систематику. Тем не менее, среди накопленных за полтора столетия зубов и костей, есть множество интересных форм, заслуживающих помещения в отдельные таксоны, и очень важных с точки зрения палеогеографического распространения. Ясно видится и необходимость ревизии всего найденного материала, как и детальное анатомическое сравнение для установления более полной картины классификации группы. В этой статье дан лишь поверхностный обзор и описание таксонов, в том числе и новых, а основной упор сделан на их географическое и временное распространение.



Реконструкция рода *Stegosaurus*, сделанная О. Маршем. (Marsh, 1891). Это первое изображение скелета представителя инфраотряда стегозавров. Реконструкция основана на костях *S. unguatus* (экземпляры YPM 1853, 1854, 1858) – позвоночный столб, конечности и 4 пары шипов на конце хвоста. Кожные пластины (их расположение и количество изменено) и череп взяты с другого вида того же рода, *S. stenops* (USNM 4934).

История открытия, изучения и систематики инфраотряда *Stegosauria*

Таксон *Stegosauria* был установлен О. Маршем на основе североамериканских находок в верхнеюрской формации Моррисон, недалеко от города Денвер в Колорадо (Marsh, 1877). Названный им *Stegosaurus armatus* (от греческого «вооруженный ящер с крышей»), представленный задней частью скелета с пластинами, изначально считался водной рептилией. Некоторые из кожных пластин были весьма внушительных размеров, одна из них достигала более метра в высоту. Марш считал, что эти листы кости были полностью включены в кожу и схожи с таковыми у большой меловой водной черепахи *Protostega*. К сожалению, как еще было отмечено Маршем, кости стегозавра были заключены в очень твердую матрицу породы, и потому типовой экземпляр до сих пор полностью не препарирован и не описан. Материал намного лучшей сохранности был позже обнаружен в местоположении Garden Park, также в Колорадо и Como Bluff в Вайоминге. В 1880 году Марш иллюстрировал конечности, кожные пластины и шипы хвоста нового вида рода стегозавров *S. unguatus*, поместив группу стегозавров в пределах надотряда *Dinosauria*. Марш расположил пластины и шипы вертикально вдоль тела, а также, основываясь на описании европейского стегозавра *Dacentrurus armatus* (Owen, 1875), предположил наличие шипов по сторонам тела в области

передних лап. Находка полного сочлененного скелета с пластинами и шипами, расположенными на своих прижизненных местах, сделанная в 1887 году, показала, что у североамериканских видов плечевые остеодермы отсутствовали, располагаясь лишь на хвосте.

Семейство *Scelidosauridae* стало первым подразделением внутри *Dinosauria*, куда его поместил Т. Хаксли (Huxley, 1870), и включало всех покрытых кожной броней форм, в том числе и собственно предковую форму *Scelidosaurus* (Owen, 1861, 1863). После расчленения Г. Сили (Seeley, 1887) динозавров на два типа, птицетазовых и ящеротазовых, сцелидозавриды разместились в первой. Аналогичной систематике придерживался и Марш. А. Ромер (Romer, 1927) первым вычленил подотряд *Ankylosauria* из стегозавров на основе строения тазовых костей, а саму группу *Stegosauria* разделил на семейства *Scelidosauridae* и *Stegosauridae*, первое из которых включало собственно сцелидозавра, а также несколько малоизвестных форм. Впрочем, многие авторы продолжали использовать первоначальное определение *Stegosauria*, данное Маршем. *Stegosauroidea* по Хеннигу (Henning, 1925) и Лаппарану и Лавоке (Lapparent & Lavocat, 1955) включало стегозаврид и анкилозаврид, а *Thyreophora* Ф. Нопчи (Nopcsa, 1915, 1928) помимо стегозавров и анкилозавров вобрало в себя и рогатых динозавров цератопсий (позже таксон пересмотрен Д. Норманом (Norman, 1984) в сторону интерпретации, предложенной Ф. Хюне (Huene, 1956), исключающей из тиреофор рогатых динозавров). В последних работах (например, Maidment et al., 2008) *Thyreophora* включают в себя стегозавров и анкилозавров, а также их базальных предков (все из нижней юры) типа *Scelidosaurus* и *Scutellostaurus*. Среди признаков группы – извилистый зубной ряд в *dentary*, расширенные в стороны подвздошные кости, наличие кожной брони и некоторые другие. Установленный П. Серено таксон *Eurypoda* (Sereno, 1986) (*Stegosauria*+*Ankylosauria* и исключенные из него *Scelidosauridae* и другие ранние формы) основан на таких признаках, как отсутствие премаксиллярных зубов, отсутствие боковой пластины на квадратной кости, заметный и подобный кольцу «поясок» на верхнечелюстных зубах, передние сочленовые отростки (презигапофизы) соединены снизу с некоторыми впереди идущими спинными позвонками, соединенные лопатка и коракоид, а также копытообразные когтевые фаланги.

Создание *Eurypoda* вряд ли было уместным по нескольким причинам. Во-первых, многие признаки (сочленение лопатки и коракоида, расширение подвздошных костей в горизонтальной плоскости, копытообразные когтевые фаланги и другое) являются результатом увеличения размеров тела, как стегозавров, так и анкилозавров, по сравнению с предковыми формами. Причиной этого стал и переход к гравипортальности, наличию весьма тяжелой брони у большинства форм, и способом защиты от хищников, когда за основу обороны бралось устойчивое положение тела с широко расставленными лапами и возможностью широкого круга движений хвостом, часто увенчанных шипами или костяной «булавой». Во-вторых, некоторые признаки (например, отсутствие зубов в предчелюстных костях) не присущи

некоторым истинным членам групп. Так, у *Huayangosaurus* зубы имеются и в передней части челюстей. Учитывая, что многие таксоны представлены весьма фрагментарно (и особенно это относится к черепам), есть основания полагать, что мы столкнемся с множеством других архаичных признаков у многих подобных видов (или вновь обнаруженных), свойственных куда более ранним формам. Возможное обнаружение какой-либо карликовой формы может нести в себе примитивные особенности, будь то узкие тазовые кости, неплотный сплав скапулоракоида, заостренные когтевые фаланги, отсутствие кольца в основе зубной коронки и другие. При этом будут сохранены такие атрибуты настоящих тиреофоров, как развитая броня, щитки или шипы.

Собственно стегозавры хорошо диагностированы таким ярким признаком, как два ряда парасагитальных кожных пластин или шипов, бегущих от шеи до конца хвоста (Olshevsky & Ford, 1993; Galton & Upchurch, 2004; Maidment et al., 2008; Maidment, 2010). Особенности типового строения тела стегозавров и других деталей анатомии объемно рассмотрены во втором издании *The Dinosauria* (Galton & Upchurch, 2004) и не являются предметом исследования этой статьи.

Стегозавры были гравипортальными животными подобно современным слонам, хотя некоторые авторы (Karbek, 2002) утверждали, что тот же *Stegosaurus* был проворным, бегущим двуногим животным, но размеры и расположение кожных пластин делает эту версию маловероятной. Куда более вероятно временное вертикальное положение тела, когда динозавр вставал на задние лапы, доставая листву с более высоких кустарников или даже нижних частей крон деревьев, от 3.6 до 6 метров над уровнем земли для самых крупных представителей. При этом для опоры формировалась своеобразная тренога из задних лап и хвоста (Alexander, 1985; Bakker, 1986). Но для других стегозавров, таких как африканский *Kentrosaurus*, бипедальность имела куда большую вероятность, чем использование «треноги» (Mallison, 2010). Другие стегозавры, например, *Miragaia* (возможно, и другие члены *Dacentrurinae*) увеличили вертикальный диапазон для кормления с помощью удлинения шеи, в которой присутствовало 17 шейных позвонков. До тринадцати позвонков увеличена и шея *Hesperosaurus*. Гистологическое изучение костей показывает и некоторые другие особенности из жизни стегозавров, в частности, *Stegosaurus* рос куда медленнее, чем другие динозавры, не относящиеся к группе тиреофоров, при этом остеодермы росли быстрее, чем тело, и продолжали рост после наступления зрелости. Что касается объемов мозга, то новые данные показывают почти на 50 процентов больший размер мозговой полости у *Stegosaurus*, 64 мл против 45 мл, рассчитанных ранее. Различия в форме, размерах пластин и шипов на теле стегозавров были характерны для каждого вида, используясь, в том числе при идентификации особей своего типа и демонстрационных ритуальных показов. Их расположение было идеальным для бокового показа (Spassov, 1982). Также предполагалось, что пластины стегозавра обычно лежали горизонтально, с самыми большими элементами, прикрывавшими задние конечности, но при этом могли резко

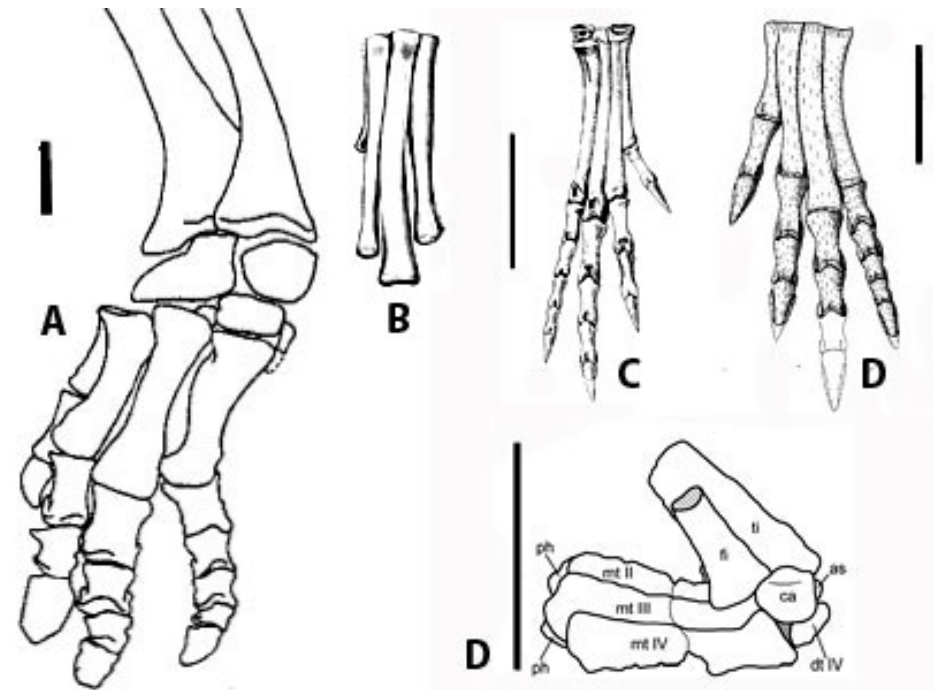
при помощи мышц подниматься для противодействия нападающему хищнику (Hotton, 1963; Bakker, 1986), но подобная подвижность пластин предполагала бы развитие новых поперечных мышц на спине. Кроме того, отметины на сочленовых поверхностях пластин показывают, что эти элементы были глубоко размещены в жесткой и толстой коже, что также не способствовало их подвижности. Не могли они использоваться в качестве защитной функции и по причине чрезвычайно тонкой структуры, в контрасте с шипами хвоста, состоящих из чрезвычайно компактной кости. Помимо ритуального показа, пластины могли использоваться как регулятор температуры тела, как для охлаждения, так и нагревания в зависимости от их положения относительно солнца или воздушных потоков (Farlow et al., 1976), а интенсивному теплообмену способствовали многочисленные кровеносные сосуды в пластинах. Подобную функцию могли выполнять остеодермы и у лорикатозавра, монкозавра, вуэрозавра и гесперозавра, у остальных же стегозавров они использовались исключительно для защиты и показа. Впрочем, остеодермы аллигаторов, помимо защиты, носили и терморегуляционную функцию, хотя их внешний вид и размеры были не сопоставимы с таковыми у стегозавра. Искключительно защитную функцию имели шипы на хвостах стегозавров, при этом Р. Бэккер (Bakker, 1986) предполагает, что именно по этой причине у стегозавров исчезли косные сухожилия из области хвоста - для увеличения его гибкости, когда животное крутилось по оси вокруг своих задних лап (выполняли функцию центра тяжести) и размахивало во все стороны шипастым хвостом.

Эволюция стегозавров и их распространение

Стегозавры берут свое начало от раннеюрских (возможно, даже поздне триасовых) примитивных птицетазовых динозавров, материал которых собран на нескольких континентах. Мелкие виды могли передвигаться и на задних лапах, более крупные - исключительно на четырех, а верхнюю и боковую поверхность тела от головы до конца хвоста покрывали ряды мелких остеодерм в виде щитков, колючек и шипов. В Европе это нижнетриасовый *Emausaurus ernsti* (Haubold, 1991) из Германии, синемюрский португальский *Lusitanosaurus liasicus* (Lapparent, & Zbyszewski, 1957) и лучше всего известный также синемюрский *Scelidosaurus harrisonii* (Owen, 1860). В Северной Америке засвидетельствован второй вид данного рода, *S. arizonensis* sp. nov. (Ulansky, 2014; см. также Padian, 1989) из формации Kayenta в штате Аризона (отсюда и название вида), США, представленный несколькими остеодермами (синтип MNA V96, MNA V136, UCMP 130056). Данный вид примерно на четверть крупнее *S. harrisonii*, сбоку боковые шипы не так загнуты, высота их меньше при том же размере основания, а парасагитальные остеодермы внешне представляют из себя не столько шипы, сколько утолщенные к основанию пластины, у которых основание снизу овально вытянутое (у *S. harrisonii* округлое). Сбоку остеодермы в виде плавно сужающегося треугольника с округленными углами (у *S. harrisonii* этот элемент с сильно заостренной и загнутой в

сторону вершиной). С формации Kayenta известен и второй, намного меньший сцелидозаврид, *Scutellostaurus lawleri* (Colbert, 1981). Из ранней юры Китая (формация Lower Lufeng, провинция Юннань) известно сразу несколько представителей примитивных тирофор, но все они представлены фрагментарным материалом. Это *Bienosaurus lufengensis* (Dong, 2001), *Tatisaurus oehleri* (Simmons, 1965), которого Ж. Донг (Dong, 1990) считал примитивным стегозавром из семейства Huayangosauridae, и ***Sinopeltosaurus minimus* gen. et sp. nov.** («маленький ящер с щитом из Китая», в ссылке на принадлежность к защищенной броне тирофорам) (см. также Irmis et Knoll, 2008). Названный в моей более ранней статье род *Sinopelta* (*S. minima*) (Ulansky, 2014) является преоккупированным родом мухи (Xue & Zhang, 1996) и нуждался в переименовании. Голотип FMNH CUP 2338 представлен сочлененными дистальными частями большой и малой берцовых костей, таранной, пяточной костями, дистальными половинами третьего и четвертого тарзалий, метатарзалиями II-IV и несколькими неполными фалангами. Подробное описание дано в статье Ирмиса и Кноля (Irmis et Knoll, 2008), где указывается на несомненную принадлежность экземпляра к птицетазовым динозаврам. В позднем триасе и начале юры обитало три основные группы Ornithischia – мелкие базальные орнитишии типа *Lesothosaurus*, более продвинутые гетеродонтозавриды (*Heterodontosaurus*) и собственно панцирные сцелидозавриды. Первые две группы, известные по большому количеству экземпляров и видов, были исключительно мелкими (0.8-1.5, максимум 2 метра длиной) грацильными животными с длинными и изящными задними лапами и узкой стопой. Сцелидозавриды же в большинстве своем имели толстые и массивные задние конечности, с короткими и толстыми метатарзалиями. Элементы ступни синопельтозавра значительно более массивные, чем у любого «лесотозавриды» или гетеродонтозавриды, метатарзалии намного короче и толще, хотя не в такой степени как у *Scelidosaurus*. Пяточная и таранная кости также крупнее и массивнее, чем у многих других ранних птицетазовых динозавров. Даже не смотря на небольшой размер животного (длина тела синопельтозавра составляла около 1.5-2 метров), нижняя часть задней конечности была массивной, короткой, с широко расставленными пальцами. Поэтому, новые род и вид экспериментально отнесены к семейству Scelidosauridae. Наличие в тех же самых отложениях двух других сцелидозавридов, *Tatisaurus oehleri* и *Bienosaurus lufengensis*, оставляет большую вероятность принадлежности материала синопельтозавра к любой из вышеперечисленных форм ввиду отсутствия сопоставимого материала (татизавр и биенозавр известны преимущественно по костям черепа).

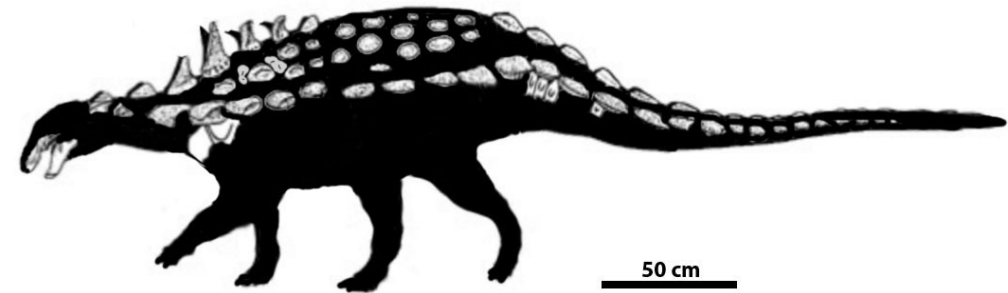
Другая интересная азиатская форма, отнесенная в этой работе к сцелидозавридам, ***Andhrasaurus indicus* gen. et sp. nov.** (Ulansky, 2014; см. также Naht, Yadagiri, Moitra, 2002) из формации Kota штата Андхра Прадеш в Индии, отсюда и происходит название рода и вида. Типовой экземпляр (коллекция GSI) включает части черепа, около 30 элементов кожной брони,



Элементы нижней части задних конечностей некоторых представителей отряда Ornithischia. A – *Scelidosaurus harrisonii* (по Galton, 1990), ранняя юра Англии; B – *Lesothosaurus diagnosticus* (по Sereno, 1991), ранняя юра Южной Африки; C – *Heterodontosaurus tucki* (по Santa Luca, 1980), ранняя юра Южной Африки; D – *Hypsilophodon foxii* (по Galton, 1974), ранний мел Англии; E – *Sinopeltosaurus minimus* (по Irmis et Knoll, 2008), ранняя юра Китая. Масштабная линия равна 5 см.

позвонки и части костей конечностей. При первом описании (Naht, Yadagiri, Moitra, 2002) авторы относят окаменелости к панцирным анкилозаврам, возможные останки которых известны только с середины юрского периода. Андразавр был сравнительно небольшого размера, около 2.5-3 метров длиной. Передняя часть черепа узкая и удлинённая, больше схожа с *Scelidosaurus*, нежели с *Emausaurus*, у которого она в виде тупого клина, если смотреть сверху. Верхнечелюстная кость очень удлинённая, особенно на контрасте с эмаузавром, так что голова была скорее длинной и низкой в профиль. Нижняя челюсть показывает тенденцию к сильному утолщению в основании, намного большему, чем у эмаузавра и skutellozавра. Нижние челюсти андразавра найдены соединёнными, с заметным симфизом в месте сочленения. Зубы мелкие, имеют сжатые со стороны коронки в форме листа, с зазубренными передними и задними краями. Мелкие зубчики по краям коронки свойственны не только анкилозаврам, как описывают авторы, но и стегозаврам и их общим предкам сцелидозаврам. Поверхность найденных частей черепа не имеет никаких «украшений» в виде сложных элементов брони, что также больше свойственно сцелидозавридам, чем настоящим

анкилозаврам, где даже самый ранний представитель, *Sarcolestes leedsi*, имеет кожный щиток на нижнем боковом крае нижней челюсти. Спинной позвонок платицеальный и удлинённый. Хвостовые позвонки амфицельные и относительно короткие, с заметным продольным килем на нижней части центра позвонка. От лопатки известна только половина кости, ствол ее плоско выпуклый и немного искривляется. Многочисленные элементы брони преимущественно плоские, с широкими основаниями и различной высоты, в общей сложности 4 типов. Наибольшие по размеру остеодермы (175 миллиметров высотой) представляют первый тип, они плоские и широкие в основании, по контуру в профиль напоминающие конус. Во втором типе пластин (немного меньшие по размеру, чем в первом типе) передний край загнут и с округленным задним краем, в основании заметны две области для присоединения к коже. Первый и второй тип, видимо, представляют боковые верхние элементы брони из передней части тела, сходные с таковыми у германского эмаузавра. В третьем и четвертом типах остеодермы небольшие, схожи с таковыми у сцелидозавра. У третьего типа основы узкие и мягко выгнутые, а в четвертом основания большие по сравнению с высотой самого шипа. Можно предположить, что самые длинные конусовидные шипы располагались в передней части тела и были направлены вверх и немного в стороны. Менее крупные и более плоские структуры располагались по сторонам тела, защищая бока животного. Мелкие же остеодермы в виде небольших «кнопок» занимали верхнюю часть шеи, туловища и хвоста. Наличие довольно крупных остеодерм примерно тех же форм и относительных размеров засвидетельствовано и у германского *Emausaurus*. Эти щитки по своему строению и массивности еще далеки от настоящей брони панцирных анкилозавров. Видимо, примерно в конце ранней юры сцелидозавриды разделяются на две основные ветви. Одна группа эволюционирует в анкилозавров, в сторону утяжеления брони тела, появления элементов панциря в виде мелких костяных бляшек между крупными шипами и крупных щитов. Другая группа развивает из двух параллельных рядов наиболее крупных остеодерм на вершине тела все более удлиняющиеся шипы, а также уплощающиеся элементы, переходящие в пластины. Крупные остеодермы в области плеч преобразуются в единственный длинный и острый шип с обеих сторон туловища у некоторых форм. Именно подобные животные становятся непосредственными предками настоящих стегозавров. На основании вышесказанного можно предположить, что некоторые виды самых ранних настоящих стегозавров сохраняли рудиментарные щитки по сторонам тела и хвоста. Это покажут будущие новые находки полных скелетов наиболее древних представителей *Stegosauria*. Косвенным доказательством щитков на боках могут служить сильно расширенные на концах ребра одного из самых ранних стегозавров *Huayangosaurus*.



Andhrasaurus indicus, предполагаемый внешний вид с элементами брони.

Американский сцелидозаврид *Scutellosaurus* обнаружен на месте широкой поймы, в которую потоки воды приносили много осадочных пород, с многочисленной фауной наземных тетрапод, таких как примитивные архозавры, крокодилы, тероподы и трилодонты. Окружающая среда формации Kaenta была относительно стабильной, теплой, влажной, с достаточным количеством воды. Останки же сцелидозавра и эмаузавра найдены в прибрежных морских отложениях в Германии и Англии. Вероятно, оба жили по берегам крупных рек с сильным течением, которое сносило трупы погибших животных в море. Ранние тиреофоры питались растительностью с кустарников на высоте до 1 метра, используя на старый манер стиль пережевывания.

Первые представители собственно стегозавров, как изначально считалось (Galton, 2005), могли быть представлены еще в позднем триасе (рэт) Англии 204-200 миллионов лет назад (далее сокращенно млн. л.н.). Идентификация эта весьма спорная, учитывая плохую сохранность этого фрагментарного материала, очень ранний возраст и при этом крупные размеры. Описанные стволы двух бедренных костей показывают общую длину элементов, равную примерно 85-110 сантиметрам. Эти кости колонноподобные, если смотреть спереди и сбоку, поперечная ширина больше, чем антеропостериорная, а внешний слой компактной кости не такой толстый, как у завропод. Тем не менее, именно к последним и относится, по всей видимости, данный ископаемый материал, так как уже с конца триасового периода нам известны несколько представителей ящеротазовых *Sauropoda* весьма крупных размеров, а особенности строения кости могут быть результатом примитивности и грацильности вида. Это же подтверждает гистологическое исследование данных костей в более поздней работе (Redelstorff et al. 2014).

Средняя юра.

Из нижней или средней юры Квинсленда Австралии Талборн (Thulborn, 1990; см. также Hill et al., 1966) сообщает о небольшом отпечатке кисти с четырьмя пальцами, который может принадлежать стегозавру, чьи скелетные останки на данном континенте пока не найдены, в отличие от костей анкилозавров, к которым данный след также может быть отнесен.

Определенно стегозавровыми являются дорожки следов ихнотаксона *Deltapodus brodricki* (Whyte & Romano, 1994, 2001) из самого начала средней юры (аален, 175-170 млн. л. н.) Англии. Костный материал самых ранних стегозавров представлен основой кожного шипа и нескольких других костей (экземпляр AYBCM9.43) из байоса (средняя юра, 170-168 млн. л. н.) Англии (Benton & Spencer, 1995), но идентификация представляется весьма затруднительной. Это может быть и сцелидозаврид или примитивный анкилозавр.

Останки, определенно принадлежащие стегозаврам, представлены в нижнем и среднем бате (167-165 млн. л. н.) формации Sharps Hill Оксфордшира и формации Chipping Norton Глоустершира в Англии (Galton & Powell, 1983). Материал представлен изолированными костями, в частности, массивным бедром молодой особи, которое Гальтон и Поуэлл отнесли предварительно к роду *Lexovisaurus*, назначив на возможный вид «*L.* ? *vetustus*». Четыре других кости также были отнесены к данной форме - два неполных позвонка и две крупных и массивных кожных пластины. Бедро (экземпляр OUM J.14000) принадлежит молодой особи и достигает длины около 70 см., что примерно соответствует общей длине тела в 4.5 метра, таким образом, размер взрослых особей значительно превышал таковой у более позднего рода *Lexovisaurus*. По сравнению с другими формами, у которых известны бедренные кости молодых индивидуумов (*Dacentrurus armatus*, «*D.*» *phillipsi*, *Kentrosaurus*, *Stegosaurus*), у «*L.*» *vetustus* данный элемент намного более массивный, особенно на дистальном и проксимальном концах. Бебра юных особей типового вида лексовизавров (*L. durobrivensis*) не известны, но сравнение с голотипом показывает некоторые отличия. У *L. durobrivensis* бедро принадлежит взрослой особи, однако, оно лишь немного больше и менее массивно, чем у «*L.*» *vetustus*. С медиальной стороны у «*L.*» *vetustus* дистальный конец бедра больше расширен, а головка бедра немного нагнута вперед (у *L. durobrivensis* она полностью прямая относительно ствола). Заметные отличия наблюдаются и в поперечной форме дистальных и проксимальных концов бедренной кости. Данные анатомические отличия, размеры и разница в возрасте с родом *Lexovisaurus* позволяющая создание нового рода *Eoplophysis* gen. nov. («древняя защищенная форма») с типовым видом *E. vetustus* comb. nov. (Ulansky, 2014). Голотип – правое бедро молодой особи (OUM J.14000) из формации Sharps Hill Оксфордшира. Шейный и спинной позвонки, а также две кожные пластины предварительно отнесены к тому же виду, что и голотип, на основании подобных размеров, геологического возраста и месторасположения. Пластины длинные и округленно-треугольной формы, больше подобные более поздним продвинутым стегозаврам, чем ранним представителям, хотя отличаются большей толщиной и массивностью.



Eoplophysis vetustus, OUM J.14000, голотип, правое бедро молодой особи (длина кости 708 мм.), вид спереди (1), медиально (2) и сзади (3) (по Huene, 1910).

Намного лучше известен батский примитивный *Huayangosaurus* из провинции Сычуань в Китае, где найдено несколько его скелетов с черепами. Среднеюрский материал стегозавров известен также из бата-оксфорда формаций Qigu и Shishugou (обе из Китайской провинции Синьцзян) и представлены зубами и спинным позвонком (Wings, Pfretschner & Maisch, 2007; Wings, Tutken, Fowler, Martin, Pfretschner, Sun, 2014). Также из Китая, но из провинции Сычуань (формация Ziliujing, низы средней юры) Ян (Young, 1944) описал 4 фрагментарных шипа, внешне подобных с таковыми у африканского *Kentrosaurus*. До настоящего момента остается неописанным и другой китайский стегозавр *Changdusaurus laminaplocodus* (Zhao, 1983; Zhao, 1986) из формации Dabuka в Тибете (средняя юра, точная датировка неизвестна), с тонкими и широкими пластинами, как у некоторых более продвинутых позднеюрских и раннемеловых стегозавров. Из батаитатской свиты (Красноярский край, Россия) описаны, но не названы хорошо сохранившиеся останки раннего стегозавра, вобравшего в себя признаки и более поздних представителей группы (Averianov, Lopatin, Skutschas, Martynovich, Leshchinskiy, Rezvyi, Krasnolutskii & Fayngertz, 2005; Averianov & Krasnolutskii, 2009). Несколько скелетов стегозавра *Huayangosaurus* были обнаружены вместе в провинции Сычуань в Китае. При этом были найдены и

череп животных, что говорит о довольно быстром захоронении тел. Найдены эти стегозавры в песчанике, который депонировал на низких берегах древнего озера.

Ferganastegos callovicus gen. et sp. nov. (Ulansky, 2014, см. также Averianov, Bakirov & Martin, 2007) – «Ферганское покрытое (существо) из келловей» из балабансайской свиты (келловей) Киргизии, известен по 4 ассоциированным спинным позвонкам (голотип IGB 001) от большого индивидуума с длиной тела 7-8 метров. Это уже настоящий стегозаврид, так как поперечные отростки спинных позвонков расположены под высоким углом относительно горизонтали, а невральные дуги сильно вытянуты выше канала для спинного нерва. Он более продвинут, чем гуаянгосавр, лексовизавр или *Siamodracon* (см. ниже), так как не имеет отметины внизу между постзигапофизами. Центр спинного позвонка имеет длину, значительно превышающую его высоту, этим он отличается от всех стегозавров (у которых длина центра спинного позвонка равна или меньше его высоты), для которых известны данные элементы, за исключением *Stegosaurus stenops*, *Chialingosaurus kuani*, *Eoplophysis vetustus*, *Loricatosaurus priscus*, *Lexovisaurus durobrivensis* *Stegosauridae* gen. et sp. nov. из итатской свиты, Россия, и *Stegosauridae* indet. из формации Qigu, Китай. От *Stegosaurus stenops* и *Chialingosaurus kuani* ферганастегос отличается меньшей высотой невральной дуги, более развитым и выраженным презигапофизом спинного позвонка. От *Eoplophysis vetustus* отличается большей вогнутостью нижнего края центра спинного позвонка и большей шириной самого центра, а мембрано-подобный постзигапофиз стремится назад и вверх, а не назад, как толстый постзигапофиз на спинном позвонке эоплофизиса. От *Lexovisaurus durobrivensis* отличается отсутствием отметины внизу между постзигапофизами и более короткой невральной дугой. От стегозаврида из итатской свиты России ферганастегос отличим также большей вогнутостью нижней части центра спинного позвонка и поднятыми под меньшим углом диапофизами. От неназванной формы из формации Qigu, которая по строению спинного позвонка весьма подобна европейскому эоплофизису, отличается по тем же признакам, что и от *Eoplophysis vetustus*. Сравнительная анатомия спинных позвонков различных стегозавров иллюстрирована в приложении в конце статьи.

Из средней юры Европы прибывают два весьма схожих между собой вида: 1. *Lexovisaurus durobrivensis* (Hulke, 1887, Hoffstetter, 1957) (середина келловей) из формации Lower Oxford Clay Кембриджшира и Дорсета (Англия), а также Франции. Вид известен по нескольким фрагментарным скелетам без черепа. Возможно, к нему можно отнести и огромную кожную пластину с шипом на конце (вероятно, располагавшуюся в области грудного пояса по сторонам тела), описанную как "*Omosaurus*" *leedsii* (Seeley, 1901). 2. *Loricatosaurus priscus*, также из формации Lower Oxford Clay Кембриджшира, чьи останки первоначально относили к *Lexovisaurus durobrivensis*, материал которого некоторые авторы считают недиагностическим (Maidment et al., 2008).

Таким образом, середина юрского периода становится «стартом» и почти сразу же этапом широкого географического распространения стегозавров на территории нынешней Евразии, в общей сложности около десятка форм уже описано. На других континентах среднеюрские стегозавры пока еще не описаны. Впрочем, именно евразийское происхождение *Stegosauria* доказывается и теми же местами обитания их предков – сцелидозавриды, по крайней мере, большинства известных видов. Первые стегозавры имели примитивную броню, зубы в передней части челюстей, относительно длинные передние лапы и не сросшиеся в единую структуру крестец и подвздошные кости таза.

Поздняя юра.

Намного лучше стегозавры представлены в поздней юре, где их распространение и разнообразие форм и размеров достигает своего пика. Несколько видов известно по весьма хорошо сохранившимся скелетам с черепами. Очень много останков было обнаружено в Европе, первые из которых описывались исключительно как принадлежащие роду *Omosaurus* (Owen, 1875), чье имя уже было занято крокодилом (Leidy, 1856). Поэтому первые найденные окаменелости из английской формации Kimmeridge Clay были переименованы в новый род *Dacentrurus* (Lucas, 1902). Множество останков из Англии, Франции, Португалии и Испании также были описаны как *Dacentrurus armatus* или, по крайней мере, как *Dacentrurus* sp. (Galton, 1991; Maidment et al., 2008; Maidment, 2010). Среди них – *Omosaurus hastiger* Owen, 1877, известный только по нижней половине большого шипа хвоста, и *Astrodon pusillus* Lapparent et Zbyszewski, 1957, первоначально описанный авторами как молодая особь завропода. Впрочем, среди ископаемого материала дацентруров из четырех стран есть несколько отличных друг от друга морфов, особенно в строении тазового пояса, и далеко не все различия являются результатом онтогенетической или половой дифференциации в анатомии. Кроме того, южноевропейский материал по большей части найден уже в нижнемеловых отложениях (берриас), в то время как другие экземпляры, в том числе и голотип, относятся к киммериджу. Таким образом, разница в геологическом возрасте составляет около 10 миллионов лет, что весьма длительный промежуток для одного вида. Поэтому, на данный момент нужной и полезной видится работа по ревизионному описанию всех известных экземпляров, отнесенных к роду *Dacentrurus*. Доказательством разнообразия верхнеюрских европейских стегозавров служит и недавнее описание нового удивительного стегозавра *Miragaia longicollum* (Mateus, Maidment, and Christiansen, 2009) из Португалии, известного по передней части скелета с частичным черепом и являющегося близким родственником дацентрура. В шейном отделе мирагаий присутствовало 17 позвонков, что делало шею животного похожей на таковые у ящеротазовых завропод. Другой пример разнообразия европейских стегозавров – *Dacentrurus lennieri* (Nopcsa, 1911; Henning, 1915) из раннего киммериджа (примерно 155 млн. л. н.) Франции, известный по нескольким фрагментарным экземплярам посткраниального скелета. Этот вид также очень схож с *Dacentrurus armatus* и вместе с *Miragaia* образуют

подсемейство Dacentrurinae (Mateus, Maidment, and Christiansen, 2009). Из Португалии описан и представитель североамериканского рода *Stegosaurus*, *S. ungulatus* (Escaso et al., 2007).

Из верхнеюрских отложений Европы стегозавры также известны по проксимальной части бедра из позднего оксфорда Швейцарии (Meyer, and Hunt, 1998) и бедру молодой особи *Lexovisaurus phillipsi* (Seeley, 1893) comb. nov. (= *Omosaurus phillipsi* Seeley, 1893) из нижнего оксфорда Йоркшира (Англия). Кости стегозавров, найденные в юрских отложениях в Европе, представляют небольшой интерес с точки зрения тафономии. Это связано с тем, что после смерти тела животных медленно сносились течением на значительные расстояния и рассыпались на части прежде, чем происходило захоронение в морских отложениях, и поэтому обнаруживались в единственных экземплярах и часто лишь в виде разрозненных костей.

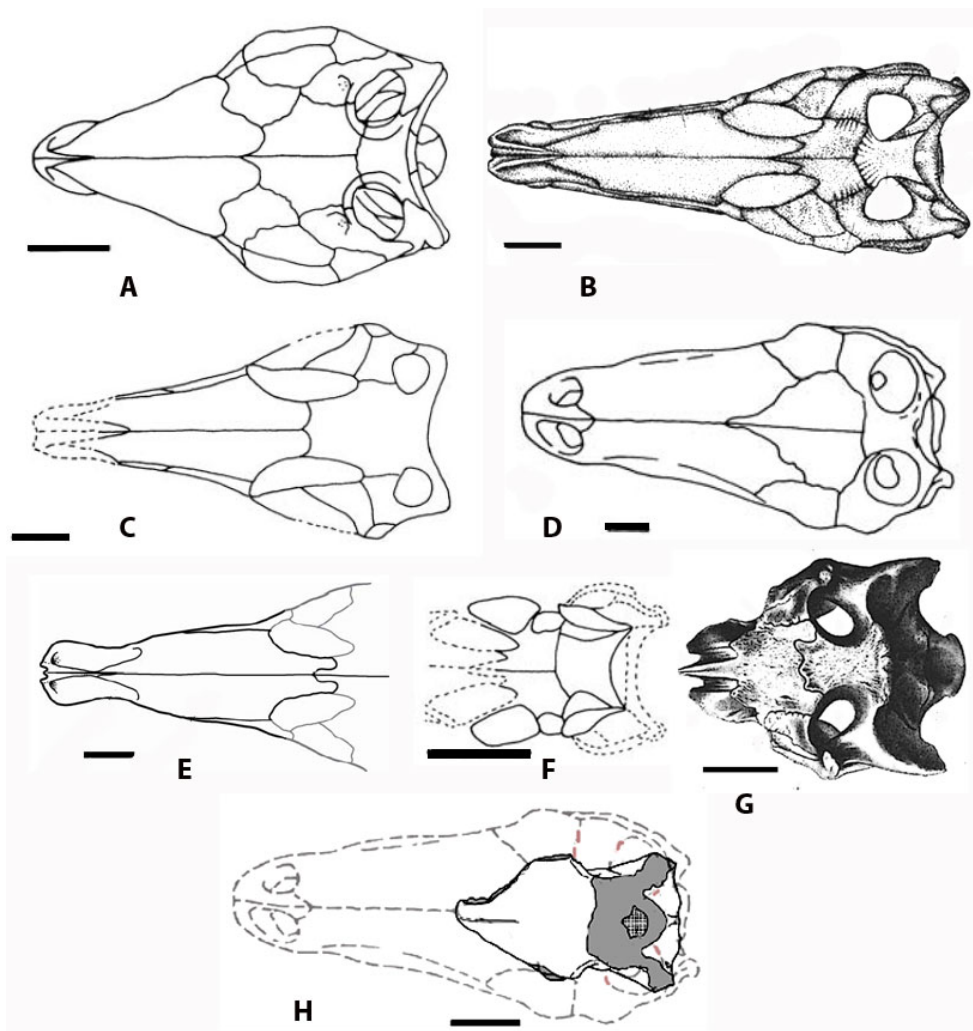
Также разнообразны и азиатские находки стегозавров, особенно в Китае. Это *Chialingosaurus kuani* (Young, 1959) (другой вид *C. guangyuanensis* не описан), *Yingshanosaurus jichuanensis* (Zhou, 1984) (является валидным, но его описание опубликовано на китайском и работа долгое время была неизвестна широкой аудитории (Zhou, 1994)), *Chungkingosaurus jiangbeiensis* (Dong, Zhou, et Zhang, 1983), *Chungkingosaurus* sp. (Dong, Zhou, et Zhang, 1983) (материал представлен дистальной частью хвоста с шипами, но у голотипа *C. jiangbeiensis* данный сегмент скелета не известен), *Chungkingosaurus magnus* sp. nov. (Ulansky, 2014) (голотип CV 00207, лопатка, седалищная кость и крестец), *Chungkingosaurus giganticus* sp. nov. (Ulansky, 2014) (голотип CV 00205, частичный посткраниальный скелет), *Tuojiangosaurus multispinus* (Dong, Li, Zhou, & Zhang 1977), *Gigantospinosaurus sichuanensis* (Ouyang, 1992), все из формации Upper Shaximiao в провинции Сычуань и известны по частичным или относительно полным скелетам, в том числе с черепами. Два вида, *Gigantospinosaurus sichuanensis* и *Yingshanosaurus jichuanensis*, в течении долгого периода времени практически не появлялись в обзорах стегозавров, так как их описания были опубликованы на китайском языке или не иллюстрированы. Род *Chungkingosaurus* имеет в своем составе несколько видов, два из которых более крупные, чем типовой *C. jiangbeiensis* и отличаются от него строением крестца. Сравнительное описание и сравнение находится в стадии подготовки. Формация Upper Shaximiao богата не только разнообразием стегозавров, но и завропод и теропод. Интересная находка сделана в провинции Синьцзян, описанная как *Jiangjunosaurus junggarensis* (Jia, Forster, Xu & Clark, 2007) на основе части черепа, шейных позвонков и кожной пластины. *Monkonosaurus lawulacus* (Zhao, 1983; Dong, 1990) из формации Luga (самый конец юры или начало мела) в Тибете назван по нескольким позвонкам, крестцу и тонким кожным пластинам, для его точной идентификации необходимо более полное описание. Но раздавленный крестец монконозавра поразительно похож на другого азиатского стегозавра *Wuerhosaurus homheni*, что предполагает тесную связь между двумя видами. Кожный шип из хвостовой области обнаружен в Chingankou, провинция Шаньдун (Young, 1958). Из той же провинции, но в слоях породы формации

Mengyin, K. Виман (Wiman, 1929) сообщает о проксимальной половине небольшого шипа, возможно из хвостовой области.

Другие верхнеюрские свидетельства стегозавров из Азии:

1. ***Siamodracon altispinus*** gen. et sp. nov. (Ulansky, 2014; «дракон из Сиам (раннее название Таиланда) с высокими отростками») (см. также Buffetaut, Suteethorn & Tong, 2001) из формации Phu Kradung (Kalasin) Таиланда. Типовой экземпляр - спинной позвонок из задней части ряда (KPS 2-1), отличается удивительно короткой длиной центра позвонка, большим отверстием для нерва и длинной невралью дугой с диапофизами, наклоненными относительно остистого отростка (если смотреть спереди) примерно под тем же углом, что и у *Stegosaurus ungulatus*, также имеющего высокую невральную дугу (этим сиамодракон отличается от многих примитивных стегозавров, таких как *Huayangosaurus* и *Dacentrurus*). Строением нервного канала позвонок больше схож с китайскими стегозаврами типа *Chungkingosaurus*, также как и по другому, примитивному признаку – наличием отметины на нижнем крае фасеток постзигапофизов.
2. ***Saldamosaurus tuvensis*** gen. et sp. nov. (Ulansky, 2014; «Тувинский ящер из (формации) Сальдам»; см. также Averianov, Leschinskiy, Kudryavtsev & Zabelin, 2007), мозговая коробка (голотип, TuvIKOPR K-248) и, возможно, позвонки крупного стегозаврида из формации Saldan, республика Тува, Россия. Один из признаков Stegosauria в найденных окаменелостях - поверхность теменных костей гладкая, хотя у некоторых стегозавров вроде *Huayangosaurus*, *Tuojiangosaurus* и *Kentrosaurus* она выгнута поперек. Это же состояние заметно и у сальдамозавра. В целом элемент по внешнему строению весьма близок к стегозавру и кентрозавру, особенно к последнему. Отличия заметны и в очертаниях мозговой коробки по отношению ко всем стегозаврам, у которых известны черепа (см. рисунок ниже), но необходимо дополнительное описание.
3. Зубы, спинные и хвостовые позвонки известны из формации Teete в Якутии, Россия (Kurzanov, Efimov & Gubin, 2003) и описаны как принадлежащие роду *Stegosaurus*, но материал недостаточно хорошей сохранности для подтверждения данной версии.

Из Африки описан *Kentrosaurus aethiopicus* Hennig, 1915 (также описан как *Doryphorosaurus* Nopcsa, 1916 и *Kentrosaurus* Hennig, 1916), известный по множественным экземплярам из киммериджской формации Tendaguru в Танзании. С самого конца юры или начала раннего мела формации Kirkwood (Южная Африка) засвидетельствован фрагментарный *Paranthodon africanus* (Broom, 1912) (= *Palaeoscincus africanus* Broom, 1912; *Paranthodon owenii* Nopcsa, 1929; *Anthodon serrarius* Owen, 1876 partim), возможно, потомок танзанийского кентрозавра. Верхнеюрские отложения Tendaguru в Танзании показывают прибрежное сообщество с разнообразной флорой (преимущественно хвойные) и фауной, от субтропического до тропического климатом. Сезоны ливневых дождей чередовались с длинными сезонами засухи (Aberhan et al., 2002). Обитавший в тех местах кентрозавр был относительно незначительным элементом фауны, сохранялись



Черепы некоторых стегозавров, вид сверху, неизвестные элементы изображены прерывистой линией. А – *Huayangosaurus taibaii*, В – *Stegosaurus stenops*, С – *Hesperosaurus mjosi*, D – *Tuojiangosaurus multispinus*, E – *Miragaia longicollum*, F – *Dravidosaurus blanfordi*, G – *Stegosaurus ? armatus*, H – *Saldamosaurus tuvensis*. Масштабная линия равна 5 см.

преимущественно особи среднего размера (Russel et al., 1980). В одном карьере была большая концентрация как хорошо сочлененных, так и рассортированных остатков скелетов, в другом же кости всего шести особей представляли больше 95 % костей динозавров, все они были полностью разъединены, абсолютное большинство при этом представляли кости конечностей и крестцы (Heinrich, 1999).

В поздней юре большого разнообразия стегозавры достигают и в Северной Америке. Прежде всего, это род *Stegosaurus* с несколькими

видами. *S. armatus* (Marsh, 1877) был первым описанным представителем рода, но его скелет фрагментарный и полностью не извлечен из твердой породы. Описаны преимущественно позвонки из туловищного и хвостового отделов, а также огромная кожная пластина. Это очень крупный вид, по крайней мере, 9 метров длиной, с огромными пластинами брони в области таза и удлинненными отростками хвостовых позвонков. *S. ungulatus* (Marsh, 1879) известен по более полным экземплярам, это также крупный вид, возможно с 4 парами шипов на конце хвоста (у *S. stenops* две пары) и отличающийся от других видов стегозавров множеством признаков в строении позвонков и конечностей. *S. stenops* (Marsh, 1887) – не такой крупный вид, около 6 метров длиной, но известен по очень большому количеству останков, в том числе почти полным скелетам с черепами. Как и европейский *Dacentrurus*, *S. stenops* нуждается в ревизии и сравнительном описании всех известных экземпляров, так как, похоже, среди них есть один или несколько обособленных видов.

Другие виды рода *Stegosaurus* не так широко известны – *S. duplex* (Marsh, 1887), описанный по частичному скелету, *S. sulcatus* (Marsh, 1887) с массивными хвостовыми шипами, *S. affinis* (Marsh, 1881), известный по неописанной лобковой кости (номер экземпляра неизвестен). Все эти виды обитали в поздней юре (геологический возраст немного разный) формации Morrison, что может навести на мысль о невалидности большинства видов. Однако, аналогичная ситуация наблюдается с большим единовременным разнообразием китайских и европейских стегозавров, а также обитавших с ними длинношеих завропод, чей видовой состав в некоторых сообществах еще более многочисленен. Это говорит о идеально сложившихся условиях для крупных растительноядных динозавров в промежутке времени 160-145 миллионов лет назад. Особенный интерес представляет обитавший там же и в то же самое время *Stegosaurus longispinus* (Gilmore, 1914), описанный по серии позвонков, неполному тазу, бедру, ребрам и нескольким очень длинным шипам из области хвоста (экземпляр UW 20503). Особенный интерес вызывают именно шипы, которые почти в два раза крупнее, чем аналогичные элементы у самых крупных экземпляров других видов стегозавра. Но в то же время остеодермы длинные и изящные, больше похожи на кожные шипы африканского *Kentrosaurus*, у которого они идут парами от области таза до конца хвоста. Как и у кентрозавра, у американского вида эти элементы были очень крупными относительно размеров тела. Так, у *S. longispinus* бедро по длине равно аналогичному элементу взрослой особи *S. stenops*, то есть длина тела составляла около 7 метров. При этом шипы по размеру достигали до 1 метра. Они однородны в размере в отличие от других видов *Stegosaurus* (у которых данные элементы известны), где последующая пара является меньшей по размеру, чем предыдущая. Шипы были направлены в стороны и назад под большим углом и играли важную роль в защите животного от хищников. Другие различия касаются строения дистальных хвостовых позвонков и в полной мере описаны в первом описании вида (Gilmore, 1914). Дополнительные отличия в строении таза и бедра позволяют считать данный вид иной линией

стегозавров, более близких к *Kentrosaurus*, нежели *Stegosaurus*, и создать для него новый род *Natronasaurus* gen. nov. (от округа Natrona, где был найден экземпляр), с типовым видом *N. longispinus* (Ulansky, 2014).

Hesperosaurus mjosi (Carpenter, Miles, and Cloward, 2001) – другой североамериканский род, обитавший немного раньше, чем *Stegosaurus*. Описан он по неплохо сохранившемуся скелету с черепом и кожными пластинами, но без конечностей, из формации Morrison в Вайоминге, США. Кроме того, найдено несколько дополнительных скелетов также отличной сохранности. Назначение этого рода к *Stegosaurus* как *S. mjosi* (Maidment et al., 2008) опровергается многочисленными деталями строения. *Diracodon laticeps* Marsh, 1881 из Вайоминга представлен лишь двумя зубными костями молодой особи плохой сохранности и, возможно, дистальными хвостовыми позвонками с четырьмя пластинами и двумя парами шипов. Идентификация на данный момент весьма затруднительна ввиду принадлежности типового экземпляра к юному индивидууму. Другие моррисоновские стегозавры, *Hypsirophus discurus* Cope, 1878 и *H. seeleyanus* Cope, 1879, известны лишь по нескольким спинным и хвостовым позвонкам и частям бедра, но голотип *H. seeleyanus* утерян. *H. discurus* обитал несколько позднее, чем *S. stenops* и *S. armatus*, а его спинной позвонок отличается от аналогичного элемента у *S. stenops* на треть более крупным размером, наличием круглой ямки между постзигапофизами (у *S. stenops* на этом месте вертикальное углубление), гребнем, идущим от основы постзигапофизов до нервного канала и D-образным горизонтальным поперечным сечением невральнй дуги между отверстием для нерва и зигапофизом (у *S. stenops* это сечение имеет форму квадрата).

Подробное исследование формации Morrison, выполненное П. Додсоном и коллегами (Dodson et al., 1980), показало, что общие рода динозавров широко распределены сразу в нескольких различных отложениях формации. *Stegosaurus* чаще всего обнаруживается на месте старых песчаных каналов, в древности представлявших поймы, где и проводили большую часть жизни эти животные. Возможно, стегозавр обитал и подальше от источников воды, таким образом, экологически был несколько отделен от завропод. Это связано с тем, что тела динозавров этой формации захораниваются, как правило, на открытых пространствах, в сухих областях, или же в каналах, где находятся долгое время до момента отложения. Корпуса же стегозавров лишь иногда обнаруживаются в виде сочлененного скелета, на каждого из которых приходится 20-60 скелетов других динозавров лишь с небольшой степенью сочленения. Почти полные скелеты стегозавров найдены в Колорадо, в карьере Garden Park, среди сообществ животных, массово погибших во время засухи (Carpenter, 1998). Уникальным является карьер в Вайоминге под номером 13, где при высокой концентрации костей стегозавров и орнитопода *Camptosaurus* найдено лишь несколько элементов завропод из рода *Camarasaurus*.

Поздний юрский период характеризуется как пик расцвета стегозавров, абсолютное большинство видов при этом обитало на территории северных континентов, именующихся Лавразией. Ископаемые свидетельства вообще

не были обнаружены в Южной Америке, Австралии и Антарктиде. Всего описано более трех десятков форм, сильно отличающихся друг от друга как размерами (от 3-4 до 9-10 метров), так и морфологией, в том числе и кожных остеоидерм.

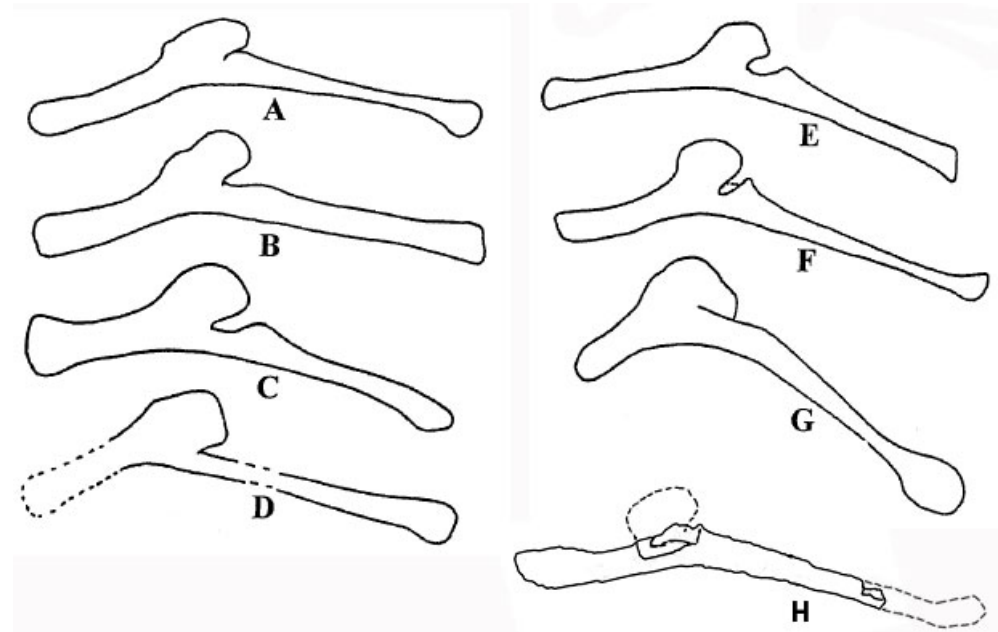
Ранний мел

Стегозавры весьма редко встречаются в меловом периоде, хотя самый первый описанный стегозавр *Craterosaurus pottonesis* был обнаружен именно в нижнемеловых отложениях Англии (Seeley, 1874). Кость, описанная первоначально как часть черепа ящерицеподобной рептилии или динозавра, в конечном счете, оказалось верхней частью позвонка стегозавра (Norcsa, 1912; Galton, 1981). Множество фрагментов из Испании также назначены на *Stegosauria*, в том числе как *Dacentrurus* (Barrett, P.M. & Maidment, S.C.R., 2011; Cobos et al., 2010; Company et al., 2010; Pereda Suberbiola et al., 2003; (Pereda Suberbiola, Galton, Ruiz-Omenaca & Canudo, 2005). В Европе видовое разнообразие стегозавров практически не изменилось в начале мелового периода в отличие от всех других регионов, где их количество либо сильно падает, либо вовсе сводится к нулю. Часть нижней челюсти без зубов из начала раннего мела Англии описана как примитивный стегозавр *Regnosaurus northamptoni* (Mantell, 1848; см. также Barrett & Upchurch, 1995), и первоначально была причислена к представителю совершенно другой группы, роду *Iguanodon*. Неполная лобковая кость и остеоидермы, возможно, принадлежат также регнозавру (Blows, 2001). Зубы стегозавриды обнаружены в берриасе Франции (Billon-Bruyat, Mazin & Pouech, 2009). Следы и даже целые тропы следов стегозавров в нижнем мелу Теруэля в Испании соседствуют со следами орнитопод и завропод, все из одной формации и временного промежутка. Данная местность представляла собой периодически заболоченную окружающую среду (Cobos et al., 2010).

Х. Бонапарт (Bonaparte, 1996) описал из баррема-раннего апта формации La Amarga (провинция Неукен, Аргентина) несколько позвонков, в том числе почти полный шейный, которые он отнес к стегозавридам на основе нескольких признаков (крупное поперечное сечение канала для нерва в шейном позвонке, заметная боковая депрессия на центрах шейных позвонков и др.). Позднее, дополнительный материал был описан, показывая истинно стегозавровую сущность костей (Pereda-Suberbiola, Galton, Mallison, & Novas, 2013). Экземпляр MACN N-43 включает переднюю правую надглазничную кость, два шейных позвонка, отдельный презигапофиз шейного позвонка, ствол ребра, центр хвостового позвонка из передней части хвоста, пластину из области шеи и возможно, дополнительную остеоидерму. Размеры элементов указывают на животное небольшого размера в 4-5 метров длиной, но не присоединенный к крестцу первый хвостовой позвонок говорит о принадлежности к не полностью выросшей особи. Шейные позвонки имеют пропорционально большие сечения нервного канала, что напоминает состояние в *Dacentrurus*, а также *Kentrosaurus* и *Stegosaurus*. Как и у дацентрура, на центрах шейных позвонков присутствует заметная боковая депрессия, даже еще более заметная, чем у первого вида. Эти центры больше в ширину, чем в длину,

как у дацентрура, но совершенно отличны в этом от *Miragaia*. Внешне шейный позвонок весьма схож с тем же элементом у кентрозавра, но длина центра была значительно короче. Не смотря на некоторые сходства с европейским подсемейством Dacentrurinae, аргентинские позвонки не имеют сплава со своими ребрами. Кожные пластины из области шеи более всего напоминают таковые у дацентрурина *Miragaia* из Португалии, но совершенно не похожи на таковые у стегозавра и кентрозавра, почти треугольной формы, а длина их несколько больше, чем высота. Отличается пластина из La Amarga и от подобных элементов китайских стегозавров, у которых они удлинены вертикально и примерно сферической формы, а у *Jiangjunosaurus* они почти квадратные и субтреугольные. Шейные пластины мирагаи сужаются к вершине, а не сзади, как у аргентинской формы, и поэтому основание остеодермы остается равной по ширине. Различия в строении шейных позвонков и пластин брони от всех известных стегозавров, а также уникальное для этой группы стегозавров географическое расположение, дают основание для формирования нового рода и вида стегозавриды, ***Amargastegos brevicollis* gen. et sp. nov.** («Покрытое (существо) из La Amarga с короткой шеей») (Ulansky, 2014) с типовым экземпляром MACN N-43. Кроме амаргастегоса, единственным свидетельством стегозавров на южноамериканском континенте являются следы из Боливии, которые датируются границей юры и мела (Apestegui & Gallina, 2011). Кроме того, это вторые известные скелетные останки стегозавра из Гондваны, где первым был южноафриканский парантодон.

Из раннемеловых стегозавров Азии лучше всего известен *Wuerhosaurus homheni* из Китая (Dong, 1973; Dong, 1990) формации Lianmuging в Синьцзяне, где обнаружены его фрагментарные останки, в том числе плоские и низкие кожные пластины. Перенос этого вида к роду *Stegosaurus* (Maidment et al., 2008) ни в коей мере не является обоснованным, как показано в более поздней работе К. Карпентера (Carpenter, 2010). Наиболее полный и сочлененный материал стегозавра из раннего мела представляет второй вид вуэрозавров, *W. ordosensis* (Dong, 1993), и состоит из позвоночного ряда с ребрами от шейного до хвостового отделов плюс несколько костей аппендикулярного скелета. Обнаружен он во Внутренней Монголии (формация Ejinho), Китай. Этот вид имел широкое и короткое туловище всего с 12 спинными позвонками. Интересный материал стегозавриды 5-6 метров длиной был обнаружен в 1981 году на юго-востоке Монголии в местонахождении Хамрын-Ус хухтыкской (или дзунбаинской) свиты (апт-альб), Дорногов. Материал (коллекция ПИНа (PIN) – несколько задних туловищных и переднехвостовых позвонков, а также правая и левая лобковые кости). Краткое описание экземпляра было изложено в научно-популярном журнале (Alifanov et al., 2005). Кости принадлежат типичному стегозавру, так как лобковые кости формируют массивный нижний стержень и длинный, немного сжатый с боков передний отросток (Prerubia), позвонки несут высокие невральные дуги, а переднехвостовые позвонки к тому же отмечены широкими в основании и сжатыми продольно поперечными отростками. Известного посткраниального материала недостаточно для



Сравнительные очертания лобковых костей стегозавров, вид сбоку слева: *Hesperosaurus* (A), *Stegosaurus* (B), *Dacentrurus* (C), *Lexovisaurus* (D), *Kentrosaurus* (E), *Wuerhosaurus homheni* (F), *Huayangosaurus* (G), *Wuerhosaurus mongoliensis* (H). Элементы показаны без масштаба (по Carpenter et al., 2001 с изменениями).

точного описания этого монгольского стегозавра, но в его анатомии есть ряд интересных признаков. В пропорциях лобковых костей есть сходство с североамериканскими видами, как и в строении ребра крестцового позвонка. Передний отросток лобковой кости монгольского стегозавра имеет небольшую длину и средней степени расширение, как и у *Wuerhosaurus homheni* (у гесперозавра, стегозавра и кентрозавра этот элемент более длинный, а у кентрозавра еще и намного тоньше). Верхняя часть лобковой кости отломана, но ее часть в виде зубца в основании нижнего стержня кости имеет большое сходство с *W. homheni*, в то время как у других стегозавров (за исключением кентрозавра) этот зубец либо сглажен в плавную линию либо отсутствует вовсе. У североамериканских видов *Stegosaurus stenops* и *S. ungulatus* первые хвостовые позвонки имеют остистые отростки с расширенными вершинами, но данный признак отсутствует у монгольской формы. В отличие от близкого по возрасту и географии *Wuerhosaurus homheni*, элементы таза у монгольского стегозавра массивнее, остистые отростки позвонков толще, а их высота по отношению к диаметру тела позвонка соответствует 1:5 к 1, в то время как у вуэрозавра 3 к 1. Другая отличительная особенность – сравнительно крупный спинномозговой канал. Значительная схожесть в анатомии, а также в

географическом месторасположении находки и ее геологическом возрасте позволяет экспериментально отнести монгольский экземпляр к роду *Wuerhosaurus* как новый вид *W.mongoliensis* sp. nov. (Ulansky, 2014), с голотипом, хранящимся в коллекции ПИНа – спинные, хвостовые позвонки и части тазового пояса. В тоже время, некоторые существенные различия в морфологии с типовым видом говорят о правильности дифференциации материала от *W.homheni* и *W. ordosensis*, но, так или иначе, необходимо больше ископаемого материала для точной идентификации.

О зубах стегозабра сообщают из формации Ilel (апт-альб) Кемеровской области России (Averianov, Leshchinskiy, Skutschas, Fayngertz & Rezvyi, 2004). Пластина брони стегозабра из апта-альба Японии упоминается в нескольких статьях с фауновыми списками (Azuma, 1991; Manabe & Hasegawa, 1991; Matsukawa & Obata, 1994). Ж.Донг (Dong, 1992) сообщает о скапулокоракоиде и кожной пластине стегозабра из формации Qagannur (Chagannur), Новая Монголия, Китай, но описание отсутствует. *Monkonosaurus lawulacus* из Тибета, описанный выше, в разделе позднюрских стегозабра, может датироваться и самым началом мелового периода. Это же относится и к южноафриканскому *Paranthodon africanus*, на данный момент известному по передней части черепа. Также в Африке, в Малави, обнаружены крестец и тазовые кости стегозабра, которые ждут своего описания (Jacobs, Winkler, Kauifulu & Downs, 1990). Отпечатки лап большого стегозабра с пятипалой кистью из Broome в западной Австралии теперь идентифицированы как принадлежащие кисти завропода (Page, 1998).

Наличие стегозабра в раннем мелу на территории тогдашней Гондваны представляет большой интерес. Остается неясным, представляют ли они одну из линий, переселившихся с северных континентов Лавразии, или же являются реликтовой группой, обитавшей в этих местах и в поздней юре. Для этого необходимо больше открытий более полных скелетов для точной идентификации. В целом же стегозабра начала мела показывают тенденцию к уменьшению разнообразия, вовсе исчезая из Северной Америки, где их с конца юрского периода активно теснили анкилозабра, и сильно сдавая позиции в Азии. Распределение меловых стегозабра сосредоточено между широтами в 30 градусов северной и 50 градусов южной (кроме следов из Боливии), что возможно является результатом влияния тогдашнего климата.

Поздний мел.

Два зуба из Мадагаскара (сеноман-турон), описанные как *Stegosaurus madagascariensis*, вероятно, принадлежат неопределенному анкилозабру. Возможно, стегозабра выжили в позднем мелу современной Индии, где из коньяка описан частичный скелет с черепом *Dravidosaurus blanfordi* (Yadagiri, & Ayyasami, 1979; череп повторно описан П. Гальтоном (Galton, 1981)), но плохая сохранность экземпляра осложняет идентификацию. Также из Индии те же самые авторы сообщают о костях стегозабра из маастрихта, но без описания, лишь с изображением симметричной и субтреугольной пластины в кратком резюме. Кроме того, был повторно идентифицирован отпечаток кисти предполагаемого завропода из маастрихта Индии (Mohabey, 1986) как

имеющий сходство с отпечатком ступни ихнотаксона *Deltapodus*, который явно сделан стегозабром (Mateus et al., 2011). Таким образом, возможные свидетельства существования стегозабра в конце мелового периода опираются целиком и полностью на находки из Индии, и даже *Stegosaurus madagascariensis* обнаружен на территории, в то время присоединенной к Индостану. На остальных континентах стегозабра, вероятнее всего, полностью исчезли, а им на замену пришли их родственники анкилозабра.

Заключение

1. Стегозабра появились и начали развиваться в Лавразии (современные Европа, Азия и Северная Америка) примерно в начале средней юры, около 180 миллионов лет назад. Их предками были также распространенные по Лавразии примитивные сцелидозавриды с длиной тела от 1 до 4 метров и покрытые примитивными небольшими остеодермами, наиболее крупными сверху и по бокам тела. Увеличение размеров тела и брони сцелидозавриды стало, по всей вероятности, ответом на укрупнение хищных динозабра. Сцелидозавриды, представленные как грацильными двуногими формами, так и массивными четвероногими, дали начало и другой группе тиреофор – Ankylosauria.

2. Уже в середине юрского периода, примерно 160 миллионов лет назад стегозабра эволюционировали в несколько эволюционных линий, с разными размерами тела и типом кожной брони. В конце юрского периода группа заселяет не только Лавразию, но и южные континенты. Анализ пород, содержащих окаменелости стегозабра, указывает на сильную вариативность окружающих сред обитания стегозабра. В начале мелового периода все еще имеет место некоторое разнообразие на нескольких континентах, но в позднем мелу все свидетельства ограничены территорией современной Индии. Начиная с середины юрского периода стегозабра занимали примерно схожие ниши со своими ближайшими родственниками анкилозабрами. Именно анкилозабра становятся доминирующими тиреофорами в начале мелового периода и окончательно смещают стегозабра к концу Мезозойской эры.

3. Обилие костей стегозабра в верхнеюрских отложениях Соединенных Штатов, Китая и Европы требует ревизии всех экземпляров, на некоторые из которых с большой долей вероятности возможно назначение новых родов и видов.

4. С момента публикации первой работы с описанием представителя стегозабра (Mantell, 1848) по настоящий момент вышло несколько сотен статей по данной тематике. Обилие ископаемого материала требует ревизии и более детального сравнения останков, в частности наглядных иллюстраций, что и является предметом будущих работ (Ulansky, 2015, in press). В этой работе отражена попытка максимально полно рассмотреть все ископаемые свидетельства инфраотряда Stegosauria, многие из которых еще ждут своего детального описания. Краткая характеристика некоторых

новых таксонов, приведенных в данной статье, является неполной и по большей части предварительной.

Автор выражает большую благодарность Vahe Demirjian за комментарии и замечания к этой и предыдущей статье по стегозавам «Basal Thyreophora & Stegosauria», в частности по роду *Sinopeltosaurus*.

Литература

Aberhan, M., R. Bussert, W.-D. Heinrich, E. Schrank, S. Schultka, B. Sames, J. Kriwet, and S. Kapilima., 2002. Palaeoecology and depositional environments of the Tendaguru Beds (Late Jurassic to Early Cretaceous, Tanzania). *Mitteilungen der Museum für Naturkunde Berlin Geowissenschaften* 5: 19–44.

Alexander, R. McN., 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 1–25.

Alifanov, V.R., Kurochkin, E.N., Zabelin, V.I. & Kudryavtsev, V.I., 2002. [First record of dinosaurs in Tuva]. *Priroda* 2: 84–85 [in Russian].

Alifanov, V.R., Tumanova, T.A. & Kurzanov, S.M., 2005. [First discovery of a stegosaur in Mongolia]. *Priroda* 12:61–63 [in Russian].

Apestegui, A. S. & Gallina, P.A., 2011. Tunasniyoy, a dinosaur tracksite from the Jurassic–Cretaceous boundary of Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 83, 267–277.

Averianov, A. O., Bakirov, A. A., and Martin, T., 2007. First definitive stegosaur from the Middle Jurassic Kyrgyzstan. *Paläontologische Zeitschrift*, v. 81, n. 4, p. 440–446.

Averianov, A. O., and Krasnolutskii, S. A., 2009. Stegosaur remains from the Middle Jurassic of West Siberia. *Proceedings of the Zoological Institute, RAS*, v. 313, n. 2, p. 153–167.

Averianov, A. O., Leshchinskiy, S. V., Kudryavtsev, V. I., and Zabelin, V. J., 2007. Braincase of a Late Jurassic stegosaurian dinosaur from Tuva, Russia (Central Asia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 27, n. 3, p. 727–733.

Averianov, A. O., Lopatin, A. V., Skutschas, P. P., Martynovich, N. V., Leshchinskiy, S. V., Rezvyi, A. S., Krasnolutskii, S. A., and Fayngertz, A. V., 2005. Discovery of Middle Jurassic mammals from Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 50, n. 4, p. 789–797.

Averianov, A. O., Lopatin, A. V., Skutschas, P. P., Martynovich, N. V., Leshchinskiy, S. V., Rezvyi, A. S., Krasnolutskii, S. A., and Fayngertz, A. V., 2005. Discovery of Middle Jurassic mammals from Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 50, n. 4, p. 789–797.

Azuma, Y., 1991. Early Cretaceous Dinosaur Fauna from the Tetori Group, Central Japan—Research of Dinosaurs from the Tetori Group. *Proc. S. Miura Mem. Volume*, p. 55–69.

Bakker, R. T., 1986. *The Dinosaur Heresies: New Theories Unlocking the Mystery of the Dinosaurs and Their Extinction*. New York: William Morrow.

Barrett, P.M. & Maidment, S.C.R., 2011. Armoured dinosaurs. In *English Wealden Fossils*. BATTEN, D.J., ed., Palaeontological Association, London, Field Guides to Fossils 14, 391–406.

Barrett, P. M., and Upchurch, P., 1995. *Regnosaurus northamptoni*, a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of southern England. *Geological Magazine*, v. 132, n. 2, p. 213–222.

Billon-Bruyat, J.-P., Mazin, J.-M., and Pouech, J., 2010. A stegosaur tooth (Dinosauria, Ornithischia) from the Early Cretaceous of southwestern France. *Swiss Journal of Geoscience*, v. 103, p. 143–153.

Blows, W. T., 2001. Possible stegosaur dermal armor from the Lower Cretaceous of southern England. In: *The Armored Dinosaurs*, edited by Carpenter, K., Indiana University Press, p. 130–140.

Bonaparte, J. F., 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A)*, v. 30, p. 73–130.

Broom, R., 1910. Observations on some specimens of South African Fossil Reptiles preserved in the British Museum. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, v. 2, part 1, p. 19–25.

Buffetaut, E., Suteethorn, V., and Tong, H., 2001. The first thyreophoran dinosaur from southeast Asia: a stegosaur vertebra from the Late Jurassic Phu Kradung Formation of Thailand. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 2001, n. 2, p. 95–102.

Carpenter, K., Miles, C., and Cloward, K. C., 2001. New primitive stegosaur from the Morrison Formation, Wyoming. In: *The Armored Dinosaurs*, edited by Carpenter, K., Indiana University Press, p. 55–75.

Carpenter, K., 1998. Vertebrate biostratigraphy of the Morrison Formation near Canon City, Colorado. In: *The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study, Denver Museum of Natural History, Denver USA*, May 26–28, 1994, edited by Carpenter, K., Chure, D. J., and Kirkland, J. I., *Modern Geology*, v. 23, part 2, p. 407–426.

Carpenter, K., 2010. Species concept in North American stegosaurs. *Swiss Journal of Geoscience*, v. 103, p. 155–162.

Colbert, E. H., 1981. A primitive Ornithischian Dinosaur from the Kayenta Formation of Arizona. *Museum of Northern Arizona Press, Bulletin Series*, n. 53, p. 1–61.

Cobos, A., R. Royo-Torres, L. Luque, L. Alcalá, and L. Mampel. 2010. An Iberian stegosaurs paradise: the Villar del Arzobispo Formation (Tithonian–Berriasian) in Teruel (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 223–236.

Company, J., X. Pereda-Suberbiola, and J. I. Ruiz-Omenaca. 2010. New stegosaurian (Ornithischia, Thyreophora) remains from Jurassic–Cretaceous transition beds of Valencia province (Southwestern Iberian Range, Spain). *Journal of Iberian Geology* 36: 243–252.

Cope, E. D., 1878. A new genus of Dinosauria from Colorado.: *American Naturalist*, v. 12, p. 188–189.

Cope, E. D., 1878. A new opisthocoelian dinosaur: *American Naturalist*, v. 12, p. 406.

Cope, E. D., 1879. New Jurassic Dinosauria. *American Naturalist*, v. 13, p. 401–404.

Dodson, P., A. K. Behrensmeyer, R. T. Bakker, and J. S. McIntosh., 1980. Taphonomy and paleoecology of the Upper Jurassic Morrison Formation. *Paleobiology* 6: 208–232.

Dong, Z.-M., 1973. Dinosaurs from Wuerho. Reports of Paleontological Expedition to Sinkiang (II), Pterosaurian Fauna from Wuerho, Sinkiang. *Memoris of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Science*, n. 11, p. 45–52.

Dong, Z.-M., 1990. Stegosaurs of Asia. In: *Dinosaur Systematics, approaches and perspectives*, edited by Carpenter, K., and Currie, P. J., Cambridge university Press, p. 255–268.

Dong, Z.-M., 1992. Dinosaurian Faunas of China. *China Ocean Press*, 188pp.

Dong, Z.-M., 1993. A new species of stegosaur (Dinosauria) from the Ordos Basin, Inner Mongolia, People's Republic of China. In: Results from the Sino-Canadian Dinosaur Project. *Canadian Journal of Earth Sciences*, v. 30, p. 2174-2176.

Dong, Z.-M., 2001. Primitive armored dinosaur from the Lufeng Basin, China. In: *Mesozoic Vertebrate Life*, edited by Tanke, D. H., and Carpenter, K., Indian University Press, p. 237-242.

Dong, Z.-M., Li, X., Zhou, S., and Zhang, Y., 1977. On the Stegosaurian remain from Zigong (Tzekung), Sechuan Province. *Vertebrata Palasiatica*, v. 15, n. 4, p. 307-302.

Dong, Z.-M., Zhou, S., and Zhang, Y., 1983. The Dinosaurian remains from Sichuan Basin, China. *Palaeontologica Sinica*, Whole Number 162, new series C, n. 23, p. 1-145.

Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N. L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J. L., Kullberg, J. C., Kullberg, M. C., and Barriga, F., 2007. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, v. 94, p. 367-374.

Farlow, J. O., C. V. Thompson, and D. E. Rosner., 1976. Plates of the dinosaur *Stegosaurus*: forced convection heat loss fins? *Science* 192: 1123–1125.

Galton, P. M., 1974. The Ornithischian Dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geological Series*, v. 25, n. 1, p. 3-152.

Galton, P. M., 1981. *Craterosaurus pottonensis* Seeley, A stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of England, and a review of Cretaceous stegosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v. 161, n. 1, p. 28-46.

Galton, P. M., 1982. The postcranial Anatomy of Stegosaurian Dinosaur *Kentrosaurus* from the Upper Jurassic of Tanzania, East Africa. *Geologica et Palaeontologica*, v. 15, p. 139-160.

Galton, P. M., 1985. British Plated Dinosaurs (Ornithischia, Stegosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 5, n. 3, p. 211-154.

Galton, P. M., 1990. A partial skeleton of the stegosaurian dinosaur *Lexovisaurus* from the Uppermost Lower Callovian (Middle Jurassic) of Normandy, France. *Geologica et Palaeontologica*, v. 24, p. 185-189.

Galton, P. M., 2005. Bones of large dinosaurs (Prosauropoda and Stegosauria) from the Rhaetic Bone Bed (Upper Triassic) of Aust Cliff, southwest England. *Revue de Paleobiologie*, v. 24, n. 1, p. 51-74.

Galton, P. M., and Powell, H. P., 1983. Stegosaurian Dinosaurs from the Bathonian (Middle Jurassic) of England, the Earliest record of the Family Stegosauridae. *Geobios*, n. 16, fasc. 2, p. 219-229.

Galton, P. M., and Upchurch, P., 2004. Stegosauria, Chapter Sixteen. In: *The Dinosauria, Second Edition*, edited by Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., California University Press, p. 343-362.

Gilmore, C. W., 1914. Osteology of the armored dinosauria in the U. S. National Museum with special reference to the genus *Stegosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum*, v. 89, p.1-140.

Haubold, H., 1990. Ein neuer dinosaurier (Ornithischia, Thyreophora) aus dem unteren Jura des Hordlichen Mitteleuropa. *Revue de Paleobiologie*, v. 9, n. 1, p. 149-177.

Heinrich, W.-D., 1999. The taphonomy of dinosaurs from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania) based on field sketches of the German Tendaguru Expedition (1909–1913). *Mitteilungen der Museum für Naturkunde Berlin Geowissenschaften* 2: 25–61.

Henning, E., 1915. Stegosauria. *Fossilium Catalogus I; Animalia* 9, p. 1-16.

Henning, E., 1925. *Kentruuosaurus aethiopicus*, die Stegosaurier Funde von Tendaguru, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontolographica* Supplement v. 7, n. 1.1, p. 101-254.

Hill, D., G. Playford, and J. T. Woods., 1966. *Jurassic Fossils of Queensland*. Brisbane, Australia: Queensland Palaeontographical Society.

Hoffstetter, R., 1957. Quelques observations sur les Stégosaurinés. *Bulletin de Museum National d'Histoire Naturelle de Paris* 29 (2): 537–547.

Hotton, N., III. 1963. *Dinosaurs*. New York: Pyramid Publications.

Huene, F. von, 1901. Notizen aus dem Woodwardian-Museum in Cambridge. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abetlung A* 1901, p. 715-719.

Huene, F. von, 1910. Über den ältesten Rest von *Omosaurus (Dacenturus)* im englischen Dogger. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, 1910, v. 1, p. 75-78.

Huene, F. von, 1956. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. *Veb Gustav Fischer Verlag*, Jen, 716pp.

Hulke, J. W., 1887. Note on some Dinosaurian Remains in the Collection of A. Leeds, Esa., of Eyebury, Northamptonshire, Part II. *Omosaurus*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, v. 43, p. 699-702.

Huxley, T. H. 1870. On the classification of the Dinosauria with observations on the Dinosauria of the Trias. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 26: 31–50.

Irmis, R. B., and Knoll, F., 2008. New ornithischian dinosaur material from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v. 247, n. 1, p. 117-128.

Jacobs, L. L., Winkler, D. A., Kaufulu, Z. M., and Downs, W. R., 1990. The Dinosaur Beds of Northern Malawi, Africa. *National Geographic Research*, v. 6, n. 2, Spring 1990, p. 196-204.

Jia, C., Foster, C. A., Xu, X., and Clark, M., 2007. The first stegosaur (dinosauria, ornithischia) from the Upper Jurassic Shishugou Formation of Xinjiang, China. *Acta Geologica Sinica*, v. 81, n. 3, p. 352-356.

Karbek, T. R., 2002. The case for *Stegosaurus* as an agile, cursorial biped. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (suppl. to 3): 73A.

Kurzanov, S. M., Efimov, M. B., and Gubin, Y. M., 2003. New archosaurs from the Jurassic of Siberia and Mongolia. *Paleontological Journal*, v. 37, n. 1, p. 3-57.

Lapparent, A. F. de, and R. Lavocat., 1955. Dinosauriens. In J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie* 5: 785–962.

Lapparent, A. F. de, and Zbyszewski, G., 1957. Les Dinosauriens du Portugal. *Services Geologiques du Portugal*, Memoire n. 2, new series, p 1-63.

Lucas, F. A., 1902. The generic name *Omosaurus*. *Science*, v. 16, p. 435.

Maidment, S. C. R., 2010. Stegosauria: a historical review of the body fossil record and phylogenetic relationships. *Swiss Journal of Geosciences* 103: 199–210.

Maidment, S. C. R., Norman, D. B., Barrett, P. M., and Upchurch, P., 2008. Systematics and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 367–407.

Mallison, H., 2010. CAD assessment of the posture and range of motion of *Kentrosaurus aethiopicus* Hennig 1915. *Swiss Journal of Geosciences* 103: 211–233.

Manabe, M., and Hasegawa, Y., 1991. The Cretaceous Dinosaur fauna of Japan. In: *Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Extended Abstracts-edited by Kielan-Jaworowska, Z., Heintz, N., and Nakrem, H. A., Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo, n. 364, 1991, p. 41-42.

Mantell, G. A., 1848. A brief notice of organic remains recently discovered in the Wealden Formation. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, v. 5, p. 37-43.

Marsh, O. C., 1877. A New Order of Extinct Reptilia (Stegosauria) from the Jurassic of the Rocky Mountains. *American Journal of Science*, 3rd series, v. 14., p. 34-35.

Marsh, O. C., 1880. Principal Characters of American Jurassic. *Dinosaurs. American Journal of Science*, 3rd series, v. 19, p. 253-259.

Marsh, O. C., 1881. Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. *American Journal of Science*, 3rd series, v. 21, p. 167-170.

Marsh, O. C., 1881. Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. *American Journal of Science*, 3rd series, v. 21, p. 417-423.

Marsh, O. C., 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part IV. Spinal cord, pelvis, and limbs of *Stegosaurus*. *American Journal of Science*, 3rd series, v. 21, p. 319-321.

Marsh, O. C., 1891. Restoration of *Stegosaurus*. *Geological Magazine*, new series, decade 3, n. 3, p. 385-387.

Mateus, O., Maidment, S. C. R., and Christiansen, N. A., 2009. A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society Series B*, published online, 7pp.

Mateus, O., Mila` N, J., Romano, M. & Whyte, M.A., 2011. New finds of stegosaur tracks from the Upper Jurassic Lourinha Formation, Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica* 56, 651–658.

Matsukawa, M., and Obata, I., 1994. Dinosaurs and sedimentary environments in the Japanese Cretaceous: a contribution to dinosaur facies in Asia based on molluscan palaeontology and stratigraphy.: *Cretaceous Research*, v. 15, p. 101-125.

Meyer, C. A., and Hunt, A. P., 1998. The first stegosaurian dinosaur (Ornithischia: Thyreophora) from the Upper Jurassic of Switzerland. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1998, Heft 3, p. 141-145.

Mohabey, D.M., 1986. Note on dinosaur foot print from Kheda District, Gujarat. *Journal of the Geological Society of India* 27, 456–459.

Nopcsa, F., 1911. *Omosaurus lennieri*, un nouveau Dinosaurien du Cap de la Heve. *Societe Geologique de Normandie*, Bulletin 30, p. 23-42.

Nopcsa, F., 1911. Notes on British dinosaurs. Part IV. *Stegosaurus priscus*, sp. nov. *Geological Magazine*, 5th series, v. 8, p. 145-153.

Nopcsa, F., 1912. Notes on British dinosaurs. Part V. *Craterosaurus* (SEELEY). *Geological Magazine*, 5th series, v. 9, p. 481-484.

Nopcsa, 1915. Die Dinosaurier der siebenburgischen Landesteile Ungarns. *Mittheilungen aus dem Jahrbuch der Ungarischen geologischen Reichsanst* 23: 1–26.

Nopcsa, 1928. The genera of reptiles. *Palaeobiologica* 1: 163–188.

Nopcsa, F., 1929. Dinosauriereste aus Siebenbenburgen, V. *Geologica Hungarica*, Series Palaeontologica, tomus, 4, p. 1-76.

Norman, D. B. 1984. A systematic reappraisal of the reptile order Ornithischia. In W.E. Reif, and F. Westphal (eds.), *Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*, 157–162.

Olshevsky, G., and Ford T. L., 1993. The origin and evolution of the stegosaurs. *Gakken Mook, Dinosaur Frontline*, v. 4, p. 65-103.

Ostrom, J. H., and McIntosh, J. S., 1999. Marsh's Dinosaurs the collections from Como Bluff. Second edition, Yale University Press, 388pp.

Quyang, H., 1992. Discovery of *Gigantospinosaurus sichuanensis* and its scapular spine orientation. *The Satellite Meeting of the First Youth Academic Annual Confereces by Chinese Science Association, Abstracts and Summaries for Youth Academic Symposium on New Discoveries and Ideas in Stratigraphic Paleontology*, Nanjing, Dec. 1992, 3pp

Owen, R., 1861. Monographs on the British Fossil Reptilia from the Oolitic Formations. Part first, *Scelidosaurus harrisonii* and *Pliosaurus grandis*. *Palaeontographical Society*, v. 13, p. 1-16.

Owen, R., 1862. On a dinosaurian reptile (*Scelidosaurus harrisoni*) from the Lower Lias of Charmouth. *Report of the Thirty-First Meeting of the British Association for the Advancement of Science; Held at Manchester in September, 1861*, p. 121-122.

Owen, R., 1862. Monograph on the British Fossil Reptilia from the Oolitic Formations, Part Second, containing *Scelidosaurus harrisonii* and *Pliosaurus grandis*. *Palaeontographical Society*, v. 14, p. 1-28.

Owen, R., 1875. A monograph on the Fossil Reptilia of the Mesozoic Formations. Part III. Monograph on the Genus *Omosaurus*. *Palaeontographical Society*, v. 28, p. 45-98.

Padian, 1989. Presence of the dinosaur *Scelidosaurus* indicates Jurassic age for the Kayenta Formation (Glen Canyon Group, northern Arizona). *Geology*, v. 17, p. 438-441.

Page, D. 1998. Stegosaur tracks and the persistence of facies: the Lower Cretaceous of Western Australia. *Geology Today* 14: 75–77.

Pereda-Suberbiola, X., Galton, P.M., Mallison, H. & Novas, F., 2013. A plated dinosaur (Ornithischia, Stegosauria) from the Early Cretaceous of Argentina, South America: an evaluation. *Alcheringa*, 1–14.

Pereda Suberbiola, X., P. M. Galton, F. Torcida, P. Huerta, L. A. Izzquierdo, D. Montero, G. Perez, and V. Urien. 2003. First stegosaurian dinosaur remains from the Early Cretaceous of Burgos (Spain), and a review of Cretaceous stegosaurs. *Revue de Espanola Paleontologie* 18: 143–150.

Pereda Suberbiola, X., Galton, P. M., Ruiz-Omenaca, J. I., and Canudo, J. I., 2005. Dermal spines of stegosaurian dinosaurs from the Lower Cretaceous (Hauterivian-Barremian) of Galve (Teruel, Aragon, Spain). *Geogaceta*, v. 38, p. 35-28.

Redelstorff, R., Sander, P.M., and Galton, P.M. 2014. Unique bone histology in partial large bone shafts from Upper Triassic of Aust Cliff, England: An early independent experiment in gigantism. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (3): 607–615.

Romer, A. S., 1927. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. *Acta Zoologica*, v. 8, p. 225–275.

Russell, D., P. Béland, and J. S. McIntosh., 1980. Paleoeology of the dinosaurs of Tendaguru (Tanzania). *Mémoires de la Société Géologiques de France* (n. s.) 1980 (139): 169–175.

Santa Luca, A. P., 1980. The postcranial Skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum*, v. 79, part 7, p. 159–211.

Seeley, H. G., 1874. On the base of a large lacertian cranium from the Potton Sands, presumably dinosaurian. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, v. 30, p. 690–692.

Seeley, H. G., 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 43: 165–171.

Seeley, H. G., 1901. (in Huene, F.): *Centralblatt für Mineralogie Geologie und Paläontologie* 1901, p.718.

Sereno, P. C., 1986. Phylogeny of the Bird-Hipped Dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, v. 2, n. 2, p. 234–256.

Sereno, P. C., 1991. *Lesothosaurus*, “Fabrosaurids,” and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 11, n. 2, p. 168–197.

Simmons, D. J., 1965. The non-therapsid reptiles. *Fieldiana; Geology*, v. 15, n. 1, p. 1–92.

Spassov, N. B. 1982. The bizarre dorsal plates of *Stegosaurus*: ethological approach. *Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences* 35: 367–370.

Thulborn, T., 1990. *Dinosaur Tracks*. London: Chapman and Hall.

Ulansky R. E., 2014. Dinosaurs Classification. Basal Thyreophora & Stegosauria. *Dinologia*, 8 pp.

Ulansky R. E., 2015 (In Prep.). Comparative Osteology of the Dinosaurs. *Dinologia Series*, xxx pp.

Whyte, M. A., and M. Romano., 1994. Probable sauropod footprints from the Middle Jurassic of Yorkshire, England. *Gaia* 10: 15–26.

Whyte, M. A., and M. Romano., 2001. Probable stegosaurian dinosaur tracks from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of Yorkshire, England. *Proceedings of the Geological Association* 112: 45–54.

Wiman, C., 1929. Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung. *Palaeontologica Sinica*, series C, v. 6, p. 1–67.

Wings, O., Pfretschner, H.-U., and Maisch, M. W., 2007. The first evidence of a stegosaur (Dinosauria, Ornithischia) from the Jurassic of Xinjiang/China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, v. 243, n. 1, p. 113–118.

Wings, Tutken, Fowler, Martin, Pfretschner, Sun, 2014. Dinosaur teeth from the Jurassic Qigu and Shishugou Formations of the Junggar Basin (Xinjiang/China) and their paleoecologic implications. *Palaeontol Z.*, 18 pp.

Xue & Zhang, 1996. Diptera: Muscidae. In: Wu SG, Feng ZJ, Editors. *The Biology and Human Physiology in the Hoh Xil Region*. pp. 203. Science Press.

Yadagiri, P., and Ayyasami, K., 1979. A new stegosaurian dinosaur from Upper Cretaceous sediments of South India. *Journal Geological Society of India*, v. 20, p. 521–530.

Young, C.-C., 1958. The Dinosaurian Remains of Laiyang, Shantung. *Palaeontologia Sinica*, Whole Number 142, new series C, n. 16, p. 1–138.

Young, C.-C., 1959. On a new stegosaurian remains from Szechuan, China. *Vertebrata Palasiatica*, v. 3, p. 73–78.

Zhao, X., 1983. Phylogeny and evolutionary stages of Dinosauria. *Acta Palaeontologica Polonica*, v. 28, n. 1–2, Second Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Jadwisin, 1981, p. 295–306.

Zhou, S., 1984. The middle Jurassic Dinosaurian fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Sichuan Scientific and Technological Publishing House*, p. 1–52.

Zhou, S., 1994. Record of a fossil stegosaur from Yingshan in the Sichuan Basin. *Sichuan Cultural Relics*, 1994(S1): 8–14 (In Chinese)

Приложение

Фигура 1.

Stegosaurus ungulatus (YPM 1853), спинной позвонок сбоку слева (A1) и спереди (A2) (по Marsh, 1896); *Stegosaurus* sp. (USNM 6531), передний спинной позвонок сбоку слева (B1) и спереди (B2) (по Gilmore, 1914); *Stegosaurus stenops* (YPM 1856), передний спинной позвонок сбоку слева (C2) и спереди (C1) (по Ostrom & McIntosh, 1999); *Stegosaurus duplex* (YPM 1858), передний спинной позвонок сбоку слева (D2) и спереди (D1) (по Ostrom & McIntosh, 1999); *Huayangosaurus taibaii* (ZDM 7001), передний спинной позвонок сбоку слева (E1) и спереди (E2) (по Zhou, 1984); *Chialingosaurus kuani* (IVPP AS V2300), спинной позвонок сбоку слева (F1) и спереди (F2) (по Dong, Zhou, and Zhang, 1983); *Tuojiangosaurus multispinus* (IVPP V 00209), спинной позвонок спереди (G1) и сбоку слева (G2) (по Dong, Zhou, and Zhang, 1983); *Chungkingosaurus jiangbeiensis* (ChM V 206), спинной позвонок спереди (H1) и сбоку справа (H2) (по Dong, Zhou, and Zhang, 1983); *Craterosaurus pottensis* (SMC B.28814), невральная дуга спинного позвонка спереди (I1) и сбоку справа (I2) (по Galton, 1981); *Eoplophysis vetustus* (OUM J.2.9770), передний спинной позвонок сбоку справа (J1) и спереди (J2) (по Galton, 1985); *Dacentrurus armatus* (BMNH 46013), спинной позвонок спереди (K1) и сбоку слева (K2) (по Owen, 1875); *Loricatosaurus priscus* (BMNH R3167), спинной позвонок сбоку слева (L1) и спереди (L2) (по Galton, 1985); *Stegosauridae* gen. et sp. nov. из итатской свиты (Россия) (SHRM 8/1), спинной позвонок сбоку справа (M1) и спереди (M2) (по Averianov, and Krasnolutskkii, 2009); *Hesperosaurus mjosi* (HMNH 001), спинной позвонок сбоку слева (N1) и спереди (N2) (по Carpenter, Miles, and Cloward, 2001); *Ferganastegos callovicus* (IGB 001), задний спинной позвонок спереди (O1) и сбоку слева (O2) (по Averianov, Bakirov, and Martin, 2007); *Hypsirhophus discurus* (AMNH 5731), спинной позвонок спереди (P1) и сбоку слева (P2) (по Carpenter, 1998); *Siamodracon altispinus* (KPS 2-1), задний спинной позвонок спереди (Q1) и сбоку слева (Q2) (по Buffetaut, Suteethorn, and Tong, 2001); *Stegosauridae* indet. из формации Qigu, Китай (SGP 2002/001), передний спинной позвонок спереди (R1) и сбоку слева (R2) (по Wings, Pfretschner & Maisch, 2007); *Lexovisaurus durobrivensis* (MHBR,0001), спинной позвонок сбоку слева (S1) и спереди (S2) (по Galton, 1990); *Kentrosaurus aephipicus* (HMN St694), спинной позвонок сбоку справа (T1) и спереди (T1) (по Galton, 1982); *Dacentrurus lennieri* (HMNH A), передний спинной позвонок спереди (U1) и сбоку слева (U2) (по Норца, 1911); *Wuerhosaurus hornheni* (IVPP V4006), спинной позвонок спереди (V) (по Maidment, Norman, Barrett, and Upchurch, 2008); *Wuerhosaurus ordosensis* (IVPP V6879), спинной позвонок спереди (W) (по Maidment, Norman, Barrett, and Upchurch, 2008). Фигуры показаны без масштаба.

