

Гигантский пернатый динозавр из нижнего мела Китая

Xing Xu^{1,2}, Kebai Wang³, Ke Zhang⁴, Qingyu Ma¹, Lida Xing⁵, Corwin Sullivan¹, Dongyu Hu², Shuqing Cheng³ & Shuo Wang^{1,6}

¹ Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии, лаборатория эволюционной систематики позвоночных, китайской академии наук, ул. Ксивай 142, Пекин 100044, Китай. ² Ляонинский палеонтологический музей, шэньянский университет, ул. северная Хуанхе 253, Шэньян 110034, Китай. ³ Чжученский музей динозавров, Чжучен, Шандонг, 262200, Китай. ⁴ Школа наук о земле и ресурсах, китайский университет геологических наук, проезд Ксеюань 28, Пекин 100083. ⁵ Отделение биологических наук, университет Альберты, Саскачеван 11145, Эдмонтон, Альберта T6G 2E9, Канада. ⁶ Университет китайской академии наук, проезд Юкван 19, Пекин 100049, Китай.

Многочисленные экземпляры пернатых динозавров, недавно были извлечены из средне-верхнеюрских и нижнемеловых отложений северо-восточного Китая, но большинство из них представляют мелких животных ¹. Здесь мы сообщаем об открытии нового гигантского базального тираннозавроида, *Yutyranus huali* gen. et sp. nov., основанного на трёх, почти полных скелетах из нижнего мела формации Исьянь, провинции Ляонин, Китай, представляющих две разные онтогенетические стадии. *Y. huali* разделяет некоторые признаки, особенно черепные, с прогрессивными тираннозавроидами ^{2,3}, но является подобным другим базальным тираннозавроидам ⁴⁻¹², благодаря наличию трёхпалой кисти и типично тероподной стопы. Морфометрический анализ предполагает, что *Y. huali* отличался от тираннозавридов стратегией роста ^{13,14}. Особенно примечательно, что *Y. huali* обладает длинными волокнистыми перьями, которые обеспечивают прямое свидетельство существования обильно оперённых гигантских динозавров и предполагают новый взгляд на раннюю эволюцию пера.

Надсемейство Tyrannosauoidea было одной из самых долгоживущих подгрупп тероподов, с летописью окаменелостей, пролегающей от средней юры, до самых верхних меловых слоёв ². Базальные тираннозавроиды относительно небольшие, а гигантские (масса тела взрослой особи превышала 1000 кг), почти полностью ограничены поздним мелом ^{2,15}. Четыре таксона тираннозавроидов, недавно были обнаружены в нижнем мелу Китая ^{6,8,9,15,16}, хотя происхождение одного из них, *Raptorex kriegsteini*, было подвергнуто серьёзному сомнению ¹⁷. Длина тела этих таксонов колеблется от 1,4 м до 10 м ^{6,8} и демонстрирует значительное морфологическое несоответствие: некоторые таксоны очень напоминают узкоспециализированных представителей семейства Tyrannosauridae ^{9,16}, тогда как другие, более подобны обобщённым целурозаврам ^{6,8}. Объединённые с открытиями из-за пределов Китая, эти морфологически и таксономически различные экземпляры базальных тираннозавроидов, свидетельствуют о возникновении существенного разветвления в ранней истории группы. Здесь мы сообщаем об открытии нового пернатого тираннозавроида (Рис. 1,2 и дополнительные рис. 1-3) из нижнего мела Китая, который по размерам близок к некоторым взрослым тираннозавроидам из позднего мела (дополнительная информация). Филогенетические анализы, использующие две различные таблицы тероподов, разместили этот таксон среди базальных тираннозавроидов, но сравнительно близко к семейству Tyrannosauridae (Рис. 3 и дополнительная информация). В сочетании с другими недавними открытиями, такими как соразмерным *Sinotyrannus* из нижнего мела Ляониня ⁸, новая находка демонстрирует, что тираннозавроиды были доминирующими крупными хищниками в середине раннемеловых экосистем северо-восточного Китая, позволяя предположить, что экологическое доминирование группы было достигнуто на ранних этапах её эволюции, по крайней мере, в некоторых географических регионах.

Theropoda Marsh, 1881
Coelurosauria sensu Gauthier, 1986
Tyrannosauoidea Osborn, 1905
Yutyranus huali gen. et sp. nov.

Этимология. Родовое название происходит от ‘yu’ (‘перья’ на китайском) + ‘tyrannus’ (латинское ‘король’ или ‘тиран’). Видовое название ‘huali’, означает ‘красивый’ на китайском, ссылаясь на красоту оперения животного.

Голотип. ZCDM (Чжученский музей динозавров, Шандонг) V5000, наполовину сочленённый, почти полный скелет. Слепок экземпляра помещён в институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии, как IVPP FV1960.

Паратипы. ZCDM V5001, почти полный, сочленённый скелет; и ELDM (Музей динозавров в Эрлианхаоте, Внутренняя Монголия) V1001, сочленённый скелет без хвоста. Слепки этих экземпляров помещены в институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии, как IVPP FV1961 и IVPP FV1962, соответственно.

Ярус и местоположение. Батуйингзи, Беипиао, провинция Ляонин, Китай; нижний мел формации Исьянь ¹⁸.

Диагноз. Гигантский тираннозавроид, отличающийся от других тираннозавроидов уникальным присутствием складчатого срединного гребня с многочисленными отверстиями, сформированным предчелюстными и носовыми костями, антеровентрально выступающим глазничным отростком в области стыка между лобным и скуловым отростком заглазничной кости, большой вогнутостью на боковой поверхности основной части заглазничной кости и наружным нижнечелюстным окном, обычно расположенным в надугловой кости. Также отличается от *Sinotyrannus* тем, что морфологически латеральная поверхность верхнечелюстных отростков предчелюстной кости, обращена дорсально, на верхнечелюстной кости отсутствует передняя ветвь, верхнечелюстное отверстие расположено сзади, подглазничная ямка имеет постеровентрально наклоненный вентральный край, а подвздошная кость имеет прямой дорсальный край и завертлужный отросток, вентральный край которого имеет выступ в форме лепестка.

Описание и сравнение. ZCDMV5000, вероятно представляет взрослую особь, учитывая, что нейроцентральные швы на всех видимых позвонках, закрыты, а крестцовые позвонки слиты вместе. С длиной бедренной кости 85 см, ZCDM V5000

даже превышает размеры взрослых особей некоторых поздне меловых тираннозавроидов, таких как *Dryptosaurus* (77 см) и *Appalachiosaurus* (79 см). На основе эмпирического сравнения, прижизненная масса ZCDM V5000 оценивается около 1,414 кг¹⁹, а масса ZCDMV5001 и ELDMV1001 оценивается в 596 и 493 кг, соответственно. ZCDM V5001 и ELDM V1001 демонстрируют признаки слияния, такие как видимые нейроцентральные швы на всех предкрестцовых позвонках, предполагая значительно более раннюю онтогенетическую стадию, чем таковая, которая определяется у ZCDM V5000. На основе данных по росту других крупных тираннозавроидов¹³, ELDM V1001 оценивается, по крайней мере, на 8 лет моложе ZCDM V5000.

Самым необычным черепным признаком *Y. huali*, является высокопневматизированный срединный гребень, напоминающий таковой у *Guanlong*⁷ и кархародонтозавра *Concavenator*²⁰, однако у *Y. huali* гребень сформирован предчелюстной и носовой частью, которые свободно сочленяются только друг с другом. Дорсальный край гребня имеет серию низких выступов, которые вероятно гомологичны складчатости, наблюдаемой у поздне меловых тираннозавроидов⁹. Череп *Y. huali*, также демонстрирует некоторые признаки, которые соответствующим образом встречаются у базальных, но не прогрессивных тираннозавроидов^{2,3,15}. Эллиптические наружные ноздри крупные и расположены сзади; вдоль переднего края предчелюстной кости пролегает отчётливая борозда; верхнечелюстная кость имеет отчётливую борозду, параллельную вентральной опоре подглазничной ямке; скуловая кость имеет рельефную опору, ориентированную в переднезаднем направлении; а надугловая, имеет длинный передний выступ. Предыдущие исследования предполагали, что некоторые из этих признаков, являются синапоморфиями базальной группы семейства Proceratosauridae^{4,15}, но наш филогенетический анализ оптимизирует некоторые из этих признаков, как синапоморфии надсемейства Tyrannosauroidea.

Однако много других черепных признаков *Y. huali*, более подобны таковым у прогрессивных тираннозавроидов^{2,3,21,22}. Например: большой и широкий череп; предчелюстная кость имеет пропорционально широкую основную часть и верхнечелюстные отростки, чья морфологически латеральная поверхность обращена вниз у взрослых особей; верхнечелюстная кость имеет заметно выпуклый вентральный край и сужающуюся назад основную часть; слёзная кость имеет форму '7'; роговидный отросток слёзной кости имеет крупную коническую структуру; заглазничная кость имеет широкий скуловой отросток, а подглазничные отростки вытягиваются в орбиту; чешуйчатая кость имеет ориентированный в переднезаднем направлении квадратоскуловой отросток, который внедряется в подвисочное окно; квадратоскуловая кость имеет большой задний отросток, который налегает на заднюю поверхность квадратной кости; наружное нижнечелюстное окно маленькое; зубная кость имеет сильно вогнутый дорсальный край и расположенную сзади точку сгиба между передним и вентральным краем, с латерального вида; а надугловая кость имеет выступающий горизонтальный гребень.

Позвонки не пневматизированы до степени, наблюдаемой у представителей семейства Tyrannosauridae, но они демонстрируют начальное развитие некоторых признаков, которые характерны прогрессивным тираннозавроидам^{2,21}.

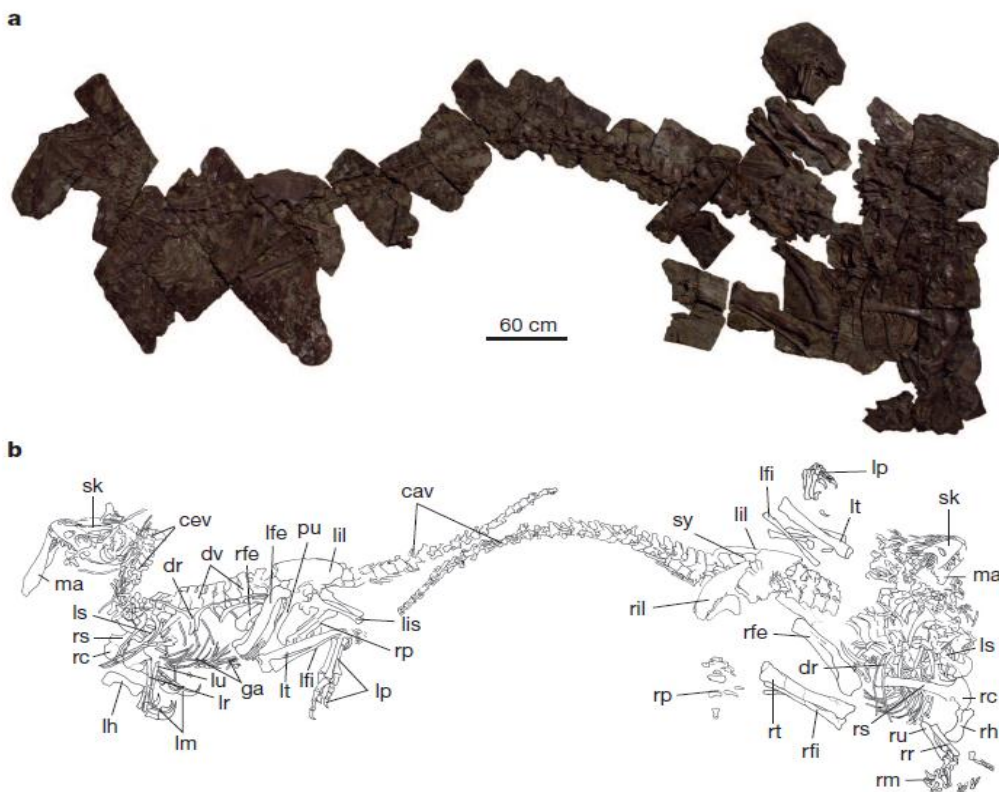


Рисунок 1 | *Yutyranus huali* (ZCDM V5000 и ZCDM V5001).

а, Фотография плиты с ZCDM V5000 и ZCDM V5001. **б**, Схематический рисунок плиты. Сокращения: cav, хвостовой позвонок; cev, шейный позвонок; dr, спинное ребро; dv, спинной позвонок; ga, гастралгия; lfe, левая бедренная кость; lfi, левая малоберцовая кость; lh, левая плечевая кость; lil, левая подвздошная кость; lis, левая седалищная кость; lm, левая кисть; lp, левая стопа; lr, левая лучевая кость; ls, левая лопатка; lt, левая голень; lu, левая локтевая кость; ma, нижняя челюсть; ru, лобковая кость; rc, клювовидный отросток правой лопатки; rfe, правая бедренная кость; rh, правая плечевая кость; ril, правая подвздошная кость; rm, правая кисть; rp, правая стопа; rr, правая лучевая кость; rs, правая лопатка; rt, правая голень; ru, правая локтевая кость; sk, череп; sy, сложный крестец.

Эти признаки включают выделяющиеся выступы, для крепления связок на переднем и заднем краю поперечных отростков шейных и спинных позвонков, высокие поперечные отростки задних шейных позвонков, латерально расположенные презигапофизы на середине шейных позвонков, и укороченные в переднезаднем направлении спинные позвонки, с расположенными сзади поперечными отростками.

Плечевой пояс, главным образом, является плезиоморфным, поскольку обозначен относительной крепостью края лопатки, слабо расширенным дистальным концом лопатки и большим отверстием в коракоиде. Передние конечности также подобны таковым у базальных тираннозавроидов, с типичной конструкцией, для базальных целурозавров, включающую трёхпалую кисть¹⁵.

Таз отображает несколько прогрессивных признаков¹⁵: дорсальный край подвздошной кости в основном прямой, вентральный край завертлужного отростка подвздошной кости, имеет выступ в форме лепестка, лобковой ботинок большой и формирует отчётливое переднее расширение, а седалищная кость гораздо более тонкая, чем лобковая. Задние конечности обычно напоминают таковые у базальных тираннозавроидов, а дистальные части пропорционально короткие, более похожи на таковые у аллозавроидов и базальных тираннозавроидов, чем у тираннозавроидов^{2,14}.

Волокнистые покровные структуры сохранены у всех трёх экземпляров. Те, которые присутствуют у ZCDM V5000, очевидно связаны с задними хвостовыми позвонками. Согласно отпечатку, они параллельны друг другу и формируют угол, около 30 градусов от продольной оси хвоста. Волокна, по крайней мере, 15 см в длину. Они слишком плотно скучены, чтобы было возможно определить, являются ли они удлинёнными широкими волокнистыми перьями (EBFFs), которые наблюдаются у терезинозавроида *Beipiaosaurus*, тонкими моноволокнами, или сложными волокнистыми структурами. Те, которые присутствуют у ZCDM V5001, располагаются около таза и стопы. Они представляют из себя волокнистые структуры, но морфологические детали не сохранены. У ELDM V1001 покровные волокна заметно тянутся от дорсальной поверхности шеи, и около кости конечности, которая предварительно определена как плечевая кость. Те, которые вытягиваются от шеи, имеют размеры более чем 20 см, а те, которые вдоль плечевой кости, по крайней мере, 16 см. Несмотря на это, сохранность перьев у этих экземпляров неоднородная, как это встречается даже у некоторых ископаемых птиц из джегольской группы, у которых оперение, покрывающее большую часть тела, несомненно присутствовало. Распространение сохранившихся волокнистых перьев в трёх экземплярах *Y. huali*, позволяет предположить, что этот таксон при жизни имел обильный перьевого покров. Подобное также предполагалось и для *Dilong* и некоторых других пернатых нептичьих динозавров¹.

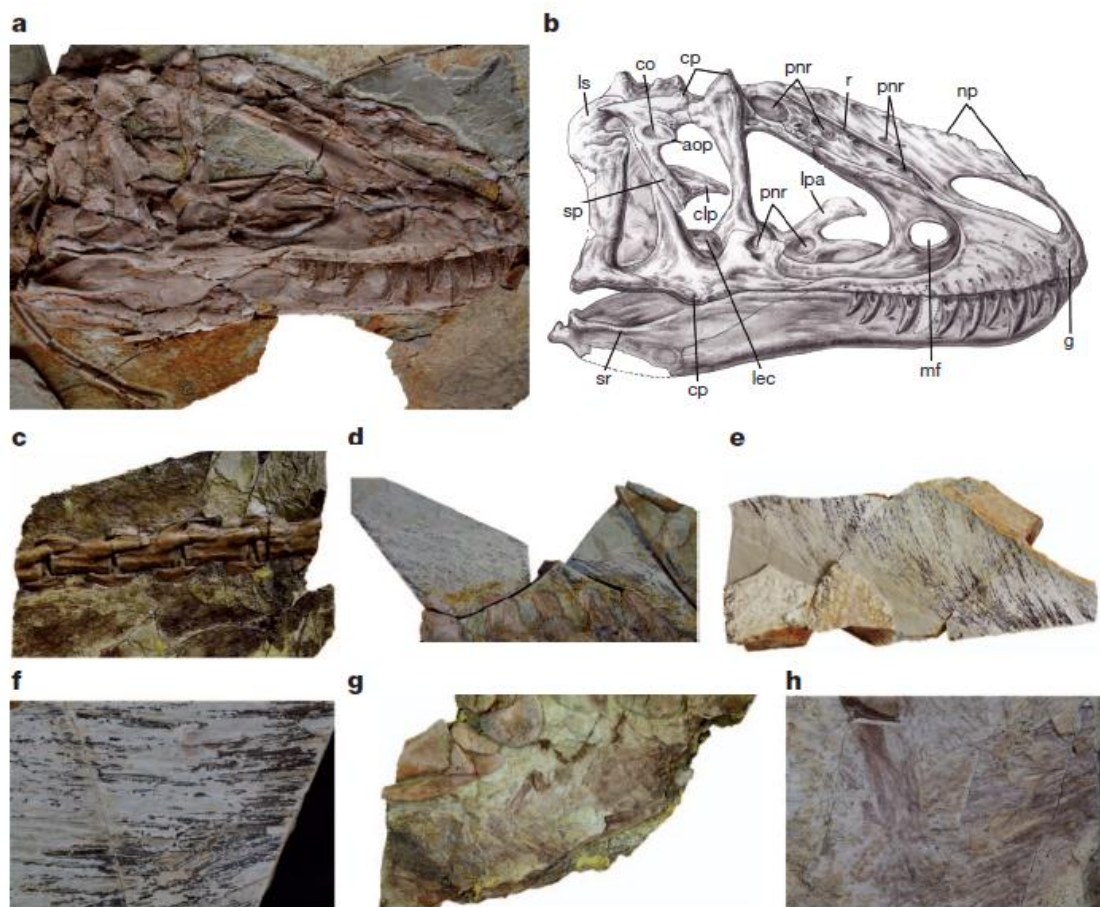


Рисунок 2 | Избранные элементы *Y. huali* (ZCDM V5000, ZCDM V5001 и ELDM V1001).

а, Фотография черепа и нижней челюсти ELDM V1001. б, Схематический рисунок черепа и нижней челюсти ELDM V1001. в-г, волокнистые покровные структуры, присутствующие у трёх экземпляров: в, вдоль задних хвостовых позвонков ZCDM V5000; г, вдоль шейных позвонков ELDM V1001; е, в, вдоль кости конечности ELDM V1001; г, в, около стопы ZCDM V5001 (в и г увеличенные в масштабе изображения). Сокращения: аор, дополнительный глазничный отросток; clp, ножеобразный отросток; со, впадина; ср, роговидный отросток; г, борозда; lec, левая наружная крыловидная кость; lpa, левая нёбная кость; ls, левая чешуйчатая кость; mf, верхнечелюстное отверстие; np, носовые выступы; pnr, воздушные углубления; r, гребень; sr, подглазничный отросток; sg, гребень надугловой кости.

Морфологические изменения. Некоторые морфологические различия между ZCDM V5000, ZCDM V5001 и ELDM V1001, могут представлять онтогенетические изменения. Например, по мере взросления череп становится шире и более крепким, предчелюстная кость становится уже и выше, передняя часть предчелюстной кости становится более медиально ориентированной, латеральная поверхность верхнечелюстного отростка предчелюстной кости, поворачивается дорсально к лицевой части, верхнечелюстное отверстие становится расположено в более переднем направлении. Некоторые другие морфологические изменения, такие как присутствие относительно прямого дорсального края подвздошной кости ZCDMV5000 и ELDMV1001, и выпуклого у ZCDM V5001, более затрудняют определение сроков онтогенетических состояний. Они могут отображать индивидуальные генетические изменения, или половой диморфизм.

Морфометрический анализ позволяет предположить, что *Y. huali* отличался от высокоспециализированных тираннозавридов по типу роста (дополнительная информация). Длина бедра использовалась как стандартная проксимальная величина для всех размеров, лопатка и седалищная кость *Y. huali*, отображает отрицательную аллометрию (в отличие от положительной аллометрии и почти изометрии у тираннозавридов¹⁴, соответственно). Лучевая кость, пясть и дистальные сегменты задней конечности, имеют отрицательную аллометрию у обоих экземпляров *Y. huali* и представителей семейства Tyrannosauridae, но отрицательная аллометрия пясти, большеберцовой кости и плюсны у *Y. huali*, значительно сильнее выражена, чем у тираннозавридов¹⁴.

Это открытие имеет значение для понимания ранней эволюции пера. Несмотря на то, что некоторые гигантские динозавры, вероятно, были оперёнными животными²³, ранее известным крупнейшим нептичьим динозавром, с прямым свидетельством перьевого покрова, был только *Beipiaosaurus*²⁴ (масса тела взрослой особи, около 1/40 от таковой у ZCDM V5000). Открытие *Y. huali*, обеспечивает убедительное доказательство существования гигантских пернатых динозавров, а в более широком смысле, гигантских экземпляров с обильным перьевым покровом.

Гигантизм влияет на многие аспекты в структуре и функции животного. Обильные волокнистые кожные покрытия, такие как перья и волосы, частично, или даже главным образом выполняют теплоизоляционную функцию, но некоторые крупные млекопитающие стали почти полностью безволосыми, поскольку их соотношение величины поверхности к объёму, позволяет им сохранять метаболическое тепло, даже без волосаного покрова (хотя крупные млекопитающие живущие в холодных средах обитания, такие как бовид *Bison bison*, сохраняют значительный мех). Обильный перьевого покров у гигантских тираннозавридов, предположительно отсутствовал по тем же причинам⁶. Подобная интерпретация

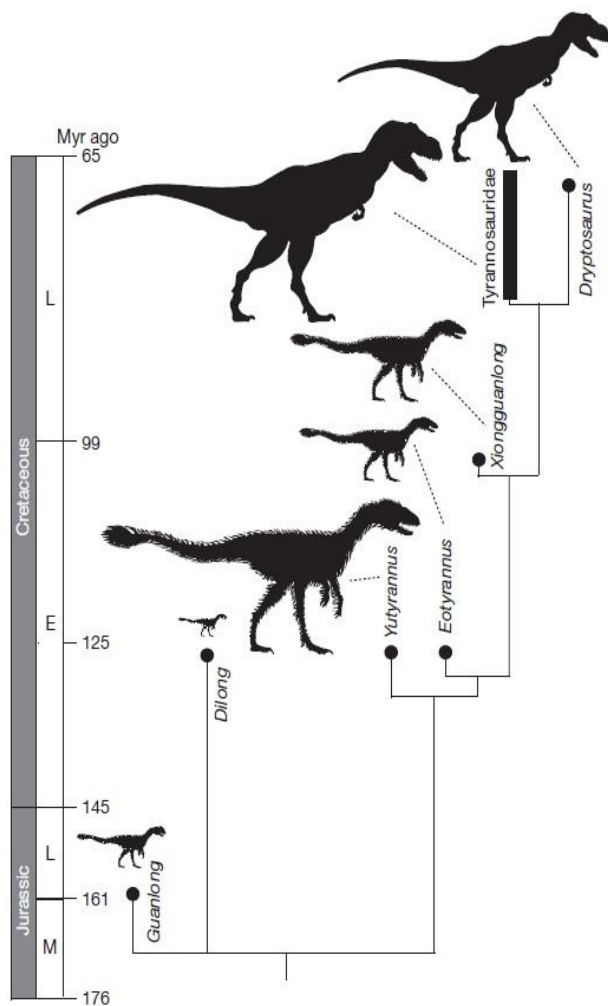


Рисунок 3 | Упрощенная кладограмма, показывающая систематическое положение *Y. huali* среди представителей надсемейства Tyrannosauoidea. Контурные изображения указывают на размер тела и возможную степень оперения. Вероятно, различные тираннозавриды достигли гигантских размеров тела независимо в раннем и позднем мелу, но только в раннем мелу присутствует прямое свидетельство гигантской формы с обильным перьевым покровом. Это может свидетельствовать об относительно холодном климате середины раннего мела. См. также дополнительную информацию.

получает некоторое подтверждение по отпечаткам маленьких участков чешуйчатой кожи^{25,26}, и конечно нет никаких прямых ископаемых свидетельств наличия перьев у гигантских поздне меловых тираннозавроидов. Однако открытие *Y. huali*, указывает, что по крайней мере один гигантский динозавр, имел обильный теплоизолирующий слой из перьев, тем самым демонстрируя, что интенсивная редукция перьевого покрова, не является неизбежным следствием очень крупных размеров тела. Если такие поздне меловые тираннозавриды, как *Tyrannosaurus rex*, в этом отношении были бы подобны *Y. huali*, то и базальные и прогрессивные тираннозавроидные динозавры, отличались от млекопитающих, отсутствием тенденции к утрате их кожного покрова в результате гигантизма.

В качестве альтернативы, если чешуя действительно была преобладающей кожной структурой у большинства поздне меловых тираннозавроидов, то присутствие длинных перьев у гигантского *Y. huali*, могло представлять адаптацию к необычно холодной окружающей среде. *Y. huali* жил в течение периода (баррема - раннего альба), который был определён, как значительно более холодный, чем остальная часть мелового периода (средняя годовая температура составляла около 10 градусов в западном Ляонине, по сравнению с приблизительно 18 градусами, в той же широте в поздне мелу)²⁷. В отличие от этого, большинство гигантских поздне меловых тираннозавроидов, жило в тёплом климате, который способствовал утрате обильного теплоизолирующего перьевого покрова, хотя популяции населяющие холодные среды обитания, такие как земля, которая теперь является Аляской, были бы заметным исключением^{28,29}. Возможно, что объём и характер кожного покрова в эволюционной истории тираннозавроидов, со временем изменялись, в ответ на изменения размеров тела и температуры окружающей среды, поскольку подобное явление отчётливо прослеживается у некоторых таксонов млекопитающих³⁰. Однако следует заметить, что оперение только частично сохранено у всех трёх известных экземпляров *Y. huali*, и не может быть исключена такая вероятность, что перьевого покров покрывал не всё тело. Если это так, то перья, прежде всего, могли быть демонстрационными структурами, как у некоторых других групп нептичьих тероподов¹.

Список литературы:

1. Xu, X. & Guo, Y. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vert. Palasiatica* 47, 311–329 (2009).
2. Holtz, T. R. in *The Dinosauria* 2nd edn (eds Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmolska, H.) 111–136 (Univ. California Press, Berkeley, 2004).
3. Currie, P. J. Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontol. Pol.* 48, 191–226 (2003).
4. Rauhut, O. W. M., Milner, A. C. & Moore-Fay, S. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. *Zool. J. Linn. Soc.* 158, 155–195 (2010).
5. Rauhut, O. W. M. A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology* 46, 903–910 (2003).
6. Xu, X. *et al.* Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* 431, 680–684 (2004).
7. Xu, X. *et al.* A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature* 439, 715–718 (2006).
8. Ji, Q., Ji, S. A. & Zhang, L. J. First known large tyrannosauroid theropod from the Early Cretaceous Jehol Biota in northeastern China. *Geol. Bull. China* 28, 1369–1374 (2009).
9. Li, D. Q., Norell, M. A., Gao, K.-Q., Smith, N. D. & Makovicky, P. J. A longirostrine tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. *Proc. R. Soc. Lond. B* 277, 183–190 (2010).
10. Averianov, A. O., Krasnolutskiy, S. A. & Ivantsov, S. V. A new basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia. *Proc. Zool. Inst. RAS* 314, 42–57 (2010).
11. Benson, R. B. J. New information on *Stokesosaurus*, a tyrannosauroid (Dinosauria: Theropoda) from North America and the United Kingdom. *J. Vertebr. Paleontol.* 28, 732–750 (2008).
12. Hutt, S., Naish, D., Martill, D. M., Barker, M. J. & Newbery, P. A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. *Cretac. Res.* 22, 227–242 (2001).
13. Erickson, G. M. *et al.* Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature* 430, 772–775 (2004).
14. Currie, P. J. Allometric growth in tyrannosaurids (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of North America and Asia. *Can. J. Earth Sci.* 40, 651–665 (2003).
15. Brusatte, S. *et al.* Tyrannosaur paleobiology: new research on ancient exemplar organisms. *Science* 329, 1481–1485 (2010).
16. Sereno, P. C. *et al.* Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. *Science* 326, 418–422 (2009).
17. Fowler, D. W., Woodward, H. N., Freedman, E. A., Larson, P. L. & Horner, J. R. Reanalysis of '*Raptorex kriegsteini*': a juvenile tyrannosaurid dinosaur from Mongolia. *PLoS ONE* 6, e21376 (2011).
18. Swisher, C. C. *et al.* Further Support for a Cretaceous age for the feathered dinosaur beds of Liaoning, China: New ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of the Yixian and Tuchengzi Formations. *Chin. Sci. Bull.* 47, 135–138 (2002).
19. Christiansen, P. & Farina, R. A. Mass prediction in theropod dinosaurs. *Hist. Biol.* 16, 85–92 (2004).
20. Ortega, F., Escaso, F. & Sanz, J. L. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 467, 203–206 (2010).
21. Brochu, C. A. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. *J. Vertebr. Paleontol. Mem.* 7, 1–138 (2003).
22. Brusatte, S. L., Carr, T. D., Erickson, B. R., Bever, G. S. & Norell, M. A. A long-snouted, multihorned tyrannosaurid from the late Cretaceous of Mongolia. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106, 17261–17266 (2009).

23. Xu, X., Tang, Q.-W., Wang, J.-M., Zhao, X.-J. & Tan, L. A gigantic bird-like dinosaur from the late Cretaceous of China. *Nature* 447, 844–847 (2007).
24. Xu, X., Tang, Z.-L. & Wang, X.-L. A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature* 399, 350–354 (1999).
25. Paul, G. S. in *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King* (eds Carpenter, K. & Larson, P.E.) 354–368 (Indiana Univ. Press, 2008).
26. Currie, P. J., Badamgarav, D. & Koppelhus, E. B. The first Late Cretaceous footprints from the Nemegt Locality in the Gobi of Mongolia. *Ichnos* 10, 1–13 (2003).
27. Amiot, R. *et al.* Oxygen isotopes of east Asian dinosaurs reveal exceptionally cold Early Cretaceous Climates. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 108, 5179–5183 (2011).
28. Fiorillo, A. R. & Gangloff, R. A. Theropod teeth from the Prince Creek Formation (Cretaceous) of northern Alaska, with speculations on Arctic dinosaur paleoecology. *J. Vertebr. Paleontol.* 20, 675–682 (2000).
29. Spicer, R. A. & Herman, A. B. The Late Cretaceous environment of the Arctic: a quantitative reassessment based on plant fossils. *Paleogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 295, 423–442 (2010).
30. Deng, T. *et al.* Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores. *Science* 333, 1285–1288 (2011).

Дополнительная информация прилагается к онлайн версии статьи на www.nature.com/nature.

Перевод на русский язык выполнил: Александр Елистратов

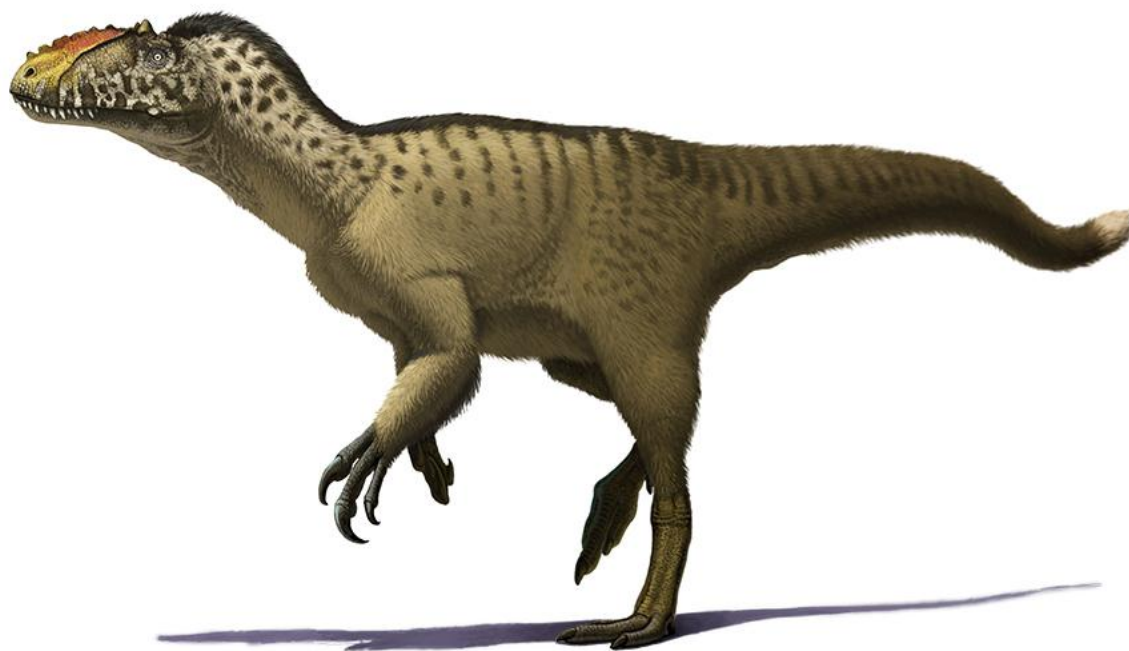


Иллюстрация Андрея Атучина