

# **«Исследование летных способностей птерозавров – аждархид»**

Выполнил: Меньшиков Петр Яковлевич

ученик 10 «Г» класса, МАОУ «СОШ №49».

Руководитель: Бадмаева Лариса Василевна, учитель химии и биологии

Республика Бурятия, Улан-Удэ, 2023 г.

## **ОГЛАВЛЕНИЕ**

ВВЕДЕНИЕ.....	3
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ДАННОЙ ТЕМЕ.....	5
ГЛАВА 2. ЛЕТНЫЕ СПОСОБНОСТИ ПТЕРОЗАВРОВ– АЖДАРХИД.....	8
ВЫВОДЫ .....	17
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	17
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	18

## ВВЕДЕНИЕ

Аждархиды являлись одними из последних птерозавров. В научных кругах давно ведутся споры о том, могли ли всё-таки гигантские аждархиды летать или нет. Споры ведутся также и о массе тела аждархид и выдвигаются разные теории.

### **Актуальность и новизна работы:**

При обзоре литературы, научных статей оказалось, что ещё не проводились расчёты метаболической мощности и FEM расчёты летных способностей птерозавров – аждархид. Таким образом, используя FEM и расчеты метаболической мощности мы впервые выявили некоторые особенности полёта, связанные с местом обитания и возрастом животного. Наши расчёты подтверждают и опровергают некоторые гипотезы.

### **Цели исследования:**

исследовать могли ли гигантские птерозавры аждархиды летать и с какими экологическими и эволюционными характеристиками это было связано.

### **Задачи:**

1. Рассчитать массу тела нескольких видов аждархид;
2. Рассчитать прочность плечевых костей этих видов аждархид.
3. При помощи наших расчетов выявить эволюционные и экологические взаимосвязи с полётом.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для расчётов были выбраны 8 видов аждархид, 3 “гигантских” 2 “средних” и 3 “небольших” в качестве контрольной группы. Выбор был сделан на основе сохранности плечевых костей и другого материала.

1. *Quetzalcoatlus northropi*, (TMM 42489)
2. *Thanatosdrakon amaru* (UNCUYO-LD 350)
3. *Hatzegopteryx thambema* (FGGUB R 1083A)
4. *Quetzalcoatlus lawsoni* (TMM 41450-3.1)
5. *Cryodrakon boreas* (TMP 1992.83)
6. *Riodactylus langstoni* (SMU 72547)
7. *Zhejiangopterus linhaiensis* (ZMNH M1323)
8. *Azhdarcho lancicollis* (ZIN PH 12/44)

### **Программы для расчётов.**

1. В программах Autodesk maya и Zbrush создавались 3d-модели.

2. Метод конечных элементов (Finite element method-FEM) в программе SimScale для расчёта прочности плечевых костей (Приложение 1).
3. Расчёты метаболической мощности проводились при помощи программы “flight”.

$M = \rho * V$ . Среднюю плотность тела птерозавров брали за  $0,711 \text{ г/см}^3$  [3].

Для расчёта массы тела я использовал метод, суть которого заключается в построение 3D модели объекта, вычисление её объёма и умножения его на плотность для получения массы объекта. 3D-модели я создавал в программах Autodesk maya и Zbrush, объёмы моделей считал с помощью сайта cubicprints.ru. После чего умножал полученный объём модели на среднюю плотность тела птерозавров, равной  $0.711 \text{ г/см}^3$  [3].

На основании расчетов по формулам я исследовал прочность плечевой кости на излом при определенной массе и углу наклона во время взлета и во время полета.

$F = (m * g) / 2$ , где  $m$ - масса тела животного.

Для того чтобы узнать прочность плечевых костей аждархид, я создавал 3D-модели их плечевых костей, ставил в положение, в котором они располагались во время взлёта - около 72 градусов наклона и считал нагрузку с помощью метода конечных элементов (Finite element method-FEM) в программе SimScale.

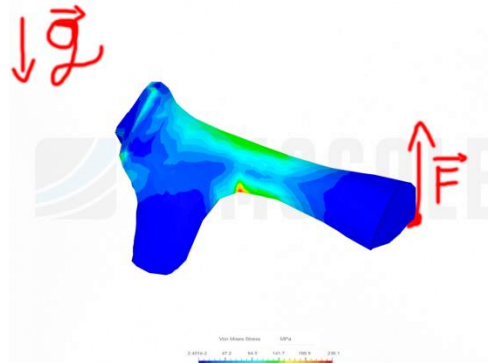


Рис. 1. Наглядная демонстрация прилагаемой в расчетах нагрузки.

Для расчёта метаболической мощности “летательных” мышц (flight muscle power) создавалась модель мышц крыла, вычислялся объём модели и подставлялся в формулу:

**Flight muscles mass \* Specific mechanical power = Flight muscle power (watt)**

**Specific mechanical power = Wingbeat f (hz) \* specific work (j/kg)**

**Wingbeat f (hz) =  $m^{3/8} * g^{1/2} * B^{-23/24} * S^{-1/3} * \rho^{-3/8}$** , где  $m$ - масса тела,  $g$ - ускорение свободного падения,  $B$ - размах крыльев,  $S$ - площадь крыльев и  $\rho$ - плотность атмосферы.

**specific work (j/kg) = (Muscle isometric stress (kN/m<sup>2</sup>)(=383,7) \* Muscle strain/1060)/1000**

**Muscle strain = (Muscle rest sarcomere length(=2,25) - Muscle contraction sarcomere length) / Muscle rest sarcomere length(=2,25)**

$\text{Muscle contraction sarcomere length} = \text{Muscle rest sarcomere length} (=2,25) - (\text{Muscle rest sarcomere length} (=2,25) * 0,26)$  [31]



Рис. 2. 3D модель мышц крыла *Q. northropi* для расчёта их объёма.

Также мною была написана статья по поводу точности моих расчётов (Menshikov 2022) [21 опубликована в группе во вконтакте].

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ДАННОЙ ТЕМЕ

Изучением вымерших животных я занимаюсь на протяжении трех лет. Над данной темой я работал в течение 3 месяцев. Изучал в основном зарубежную литературу в интернете. Для написания работы я изучил статьи по методике E. Rayfield, 2005, где FEM использовался для изучения черепных швов у *Allosaurus fragilis* [24], Victoria M. Arbour, 2009, Federicko J. про прочность булавки на конце хвоста у анкилозавров [23], Degrange, 2010 применение FEM для изучения черепа андалгалорниса (*Andalgalornis steulleti*) [22] и др.

### 1.1. Характеристика аждархид.

Аждархиды— это позднемеловые птерозавры, которые знамениты своими гигантскими размерами. Один из крупнейших - кетцалькоатль (*quetzalcoatlus northropi*) обладал размахом крыльев в 10 метров [1] и массой около 200–250 кг [2]. Аждархиды также являлись одними из последних птерозавров. В научных кругах давно ведутся споры о том, могли ли всё-таки гигантские аждархиды летать или нет. Споры ведутся также и о массе тела аждархид.

Гигантские размеры стали возможны для аждархид благодаря продвинутой дыхательной системе, конвергентной к практически такой же у динозавров [14]. Дыхательная система птерозавров представлена воздушными мешками, проникающими в кости, тем самым пневматизируя (облегчая) их. Также такая дыхательная система приводит к, так называемой, проточной вентиляции лёгких, то есть животное получает кислород и на вдохе, и на выдохе. Такая сложная дыхательная система из современных животных представлена только у

единственной из доживших до наших дней клад<sup>1</sup> динозавров - птиц и что-то очень близкое есть у варанов [15]. Помимо экологии, связанной с онтогенетическим сдвигом ниш, именно дыхательная система является одной из главных причин гигантизма динозавров и птерозавров в мезозое.



**Рис.3. Дыхательная система с воздушными мешками на примере ангангуэры (*Anhanguera blittersdorffi*)**

Аждархиды - уникальная клада внутри птерозавров. В первую очередь бросается в глаза их странная сюрреалистичная анатомия: длинная шея (но позвонков в ней было немного - 7, по сравнению с 60-70 у некоторых динозавров), длинные конечности, очень маленькое туловище и огромная голова с огромными клювом. Никто из других клад птерозавров не приближался к размерам аждархид. (рис.1).



**Рис. 4. Аист марабу.**

Марабу по сути являются «хищниками-собираателями», они собирают и съедают живьем любых животных, которые могут поместиться в их клюв, также марабу довольно часто питаются падалью [17].

Не надо забывать и об онтогенетическом сдвиге ниш (ОСН), распространенным в мезозойских экосистемах. При ОСН животное меняет свою нишу по мере взросления, например, птенец тираннозавра - метровый насекомоядный хищник, 9-18 летний подросток уже достаточно крупный (4-9 метров), но при этом всё ещё относительно лёгкий и длинноногий, ведь добыча подростков в основном страусоподобные орнитомимиды, тираннозавр же после 18

<sup>1</sup> Клада — группа организмов, содержащая общего предка и всех его прямых потомков.



лет начинал набирать вес, скорость бега с 36 км в час падала до 18 км в час, а основной добычей уже становились гигантские медлительные растительноядные [18,19].

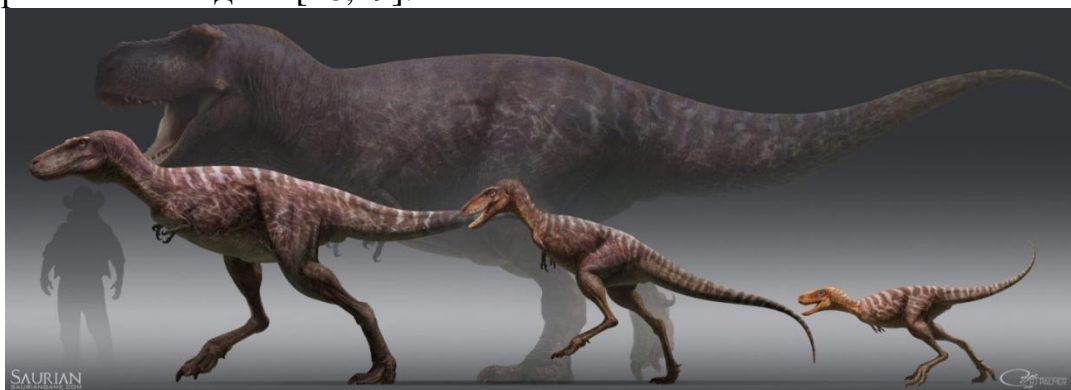


Рис.5.Онтогенез тираннозавра.

Это значит, что если взрослые аждархиды были аналогами марабу, то птенцы и подростки могли занимать другие ниши. Например, для многих птерозавров на очень ранних стадиях развития были характерны ниши современных лесных птиц [20], а после происходила специализация по экологическим нишам в зависимости от вида, аждархиды же покидая леса скорее всего находили степи, луга и т.п. кормовые места (Рис.3).

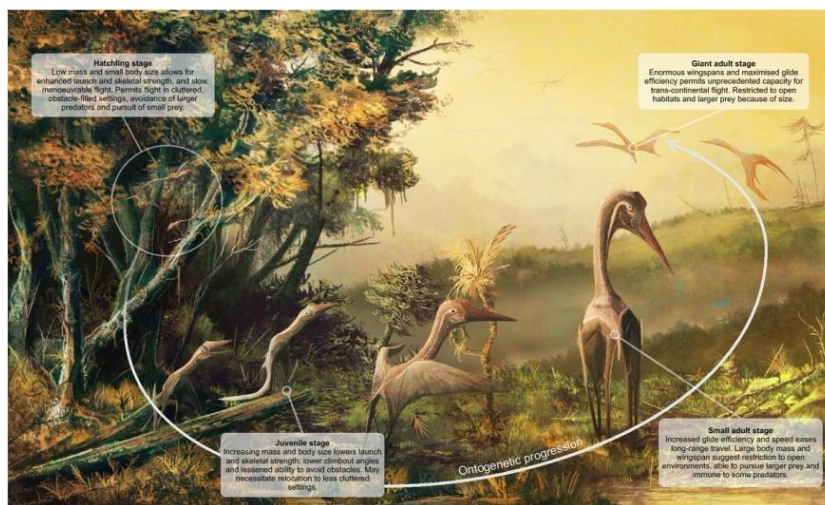


Рис. 6. Онтогенез кетцалькоатля (*Q. Northropi*).

### Механика взлёта и полёта птерозавров и аждархид в частности.

Птерозавры летали с помощью перепонки, натянутой между удлинённым летательным пальцем (4 палец передней конечности) и задними конечностями. Пропатагием управляла особая кость под названием птероид, что помогало лучше координировать и управлять высотой полёта.

Из-за квадропедальной походки (хождение на 4 конечностях) птерозавры не могли взлетать как птицы, просто отталкиваясь задними конечностями. Птерозаврам приходилось использовать все 4 конечности для взлёта. Сначала животное толкалось задними конечностями и переносило всю свою массу на крылья, затем следовал сильный толчок крыльями от земли, что помогало достаточно подпрыгнуть чтобы начать махать крыльями [2] [30].

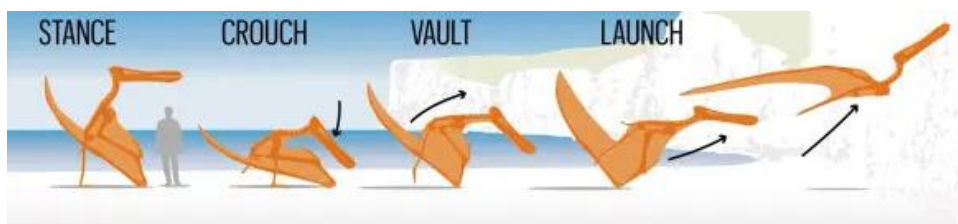


Рис. 7. Подробная схема взлёта птерозавра

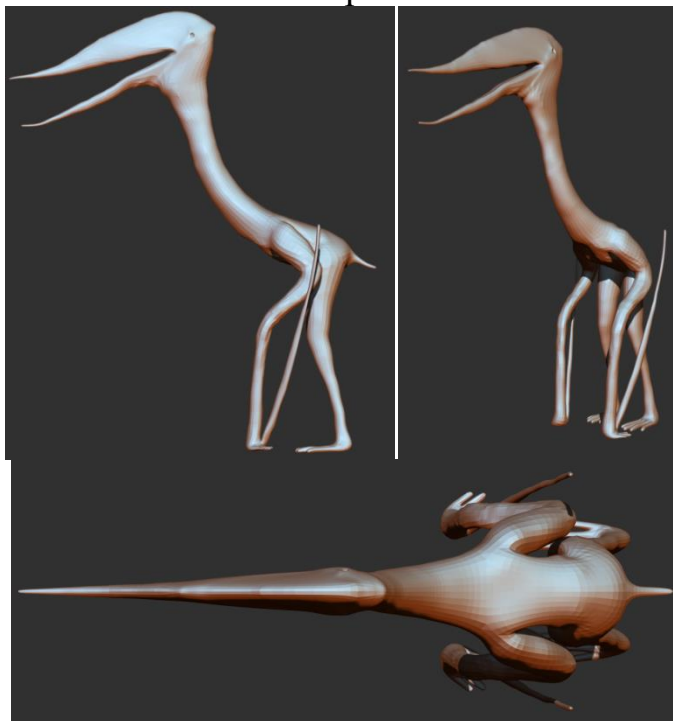
В исследовании Уиттона аждархиды оказались так называемыми Thermal soarers (как грифы и кондоры), т.е. животными, которые использовали термальные вихревые потоки для полёта [2].

## ГЛАВА 2. ЛЕТНЫЕ СПОСОБНОСТИ ПТЕРОЗАВРОВ – АЖДАРХИД

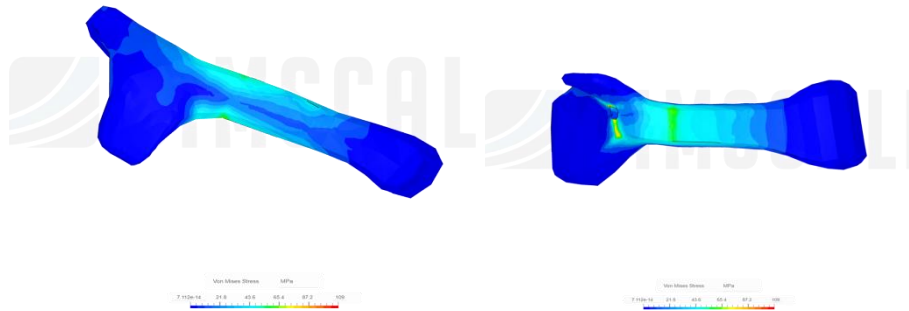
**Краткая сводка про каждый выбранный для расчётов вид:**

### *Azhdarcho lancicollis*.

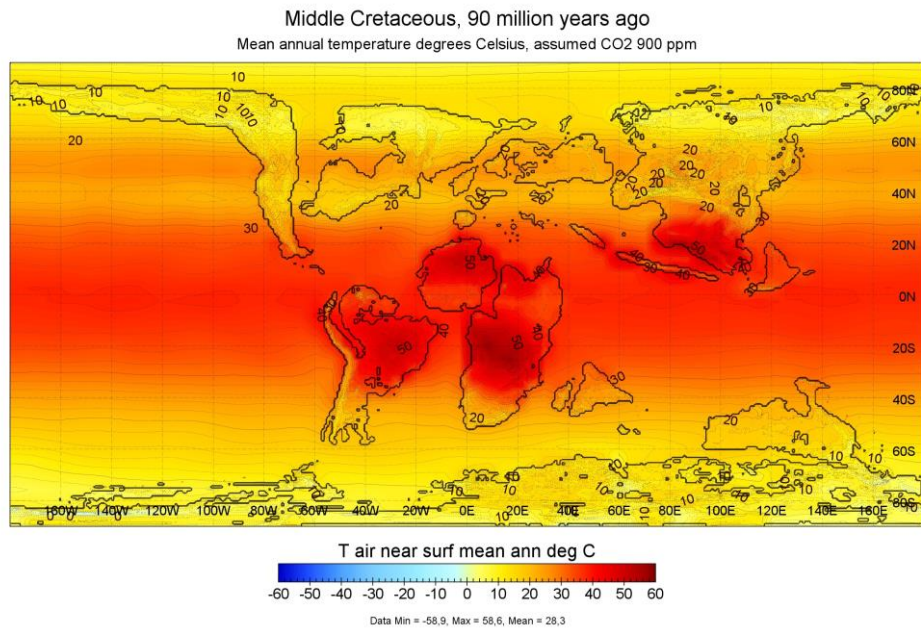
Остатки аждархо были найдены на территории современного Узбекистана в формации биссекта (Bissekty formation), датируемой 92 млн. Лет назад. И образовавшейся во время регрессии моря, на что указывают многочисленные остатки морских и полуводных организмов. Эта территория в то время изобиловала сетью разветвлённых широких рек. Также это время (Туронский ярус) известно как меловой термический максимум, это было время самого жаркого климата во всем мезозое, вызванное сильным повышением содержания углекислого газа в атмосфере до 900 ppm (для сравнения уровень CO<sub>2</sub> сейчас около 300 ppm) [26]. Аждархо достигал достигал роста в 101 см по моим расчетам.





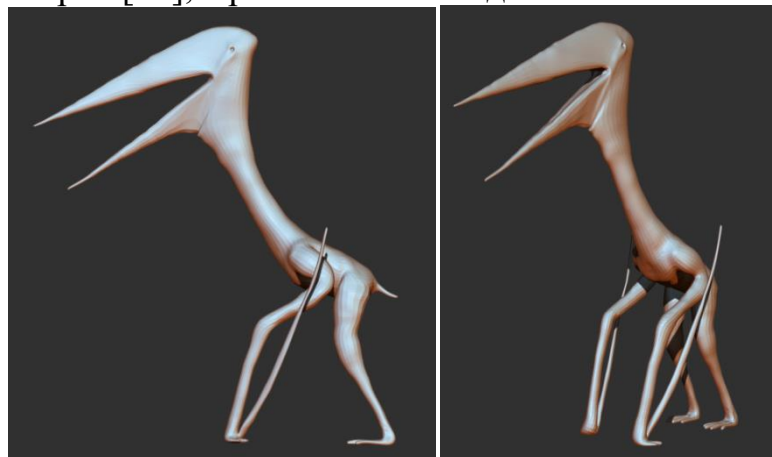


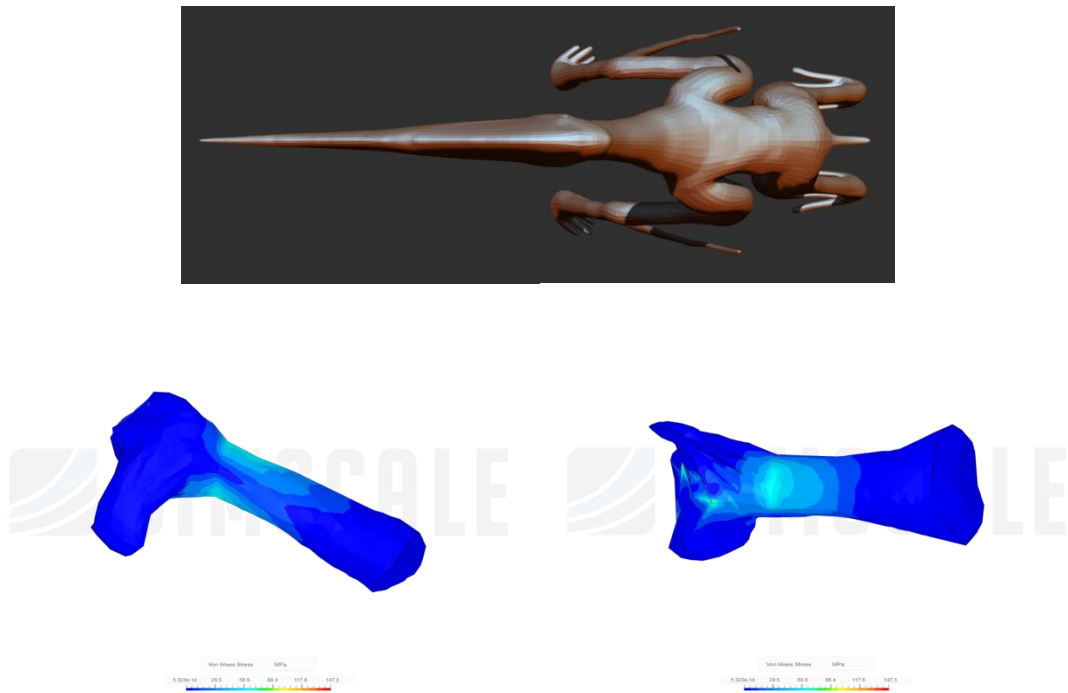
**Рис. 8. 3D-модель для расчёта массы тела *Azhdarcho lancicollis* и 3D-модель плечевой кости для FEA.**



**Рис. 9. Климат во время Туронского яруса 90 млн. лет назад. *Zhejiangopterus linhaiensis***

Жечжаноптер был найден на территории современного Китая, в формации Таньшань (Tangshang formation), датируемой 92-89 млн. Лет назад. Размах крыльев оценивается в 3.5 метров [28], а рост по моей модели 117 см.

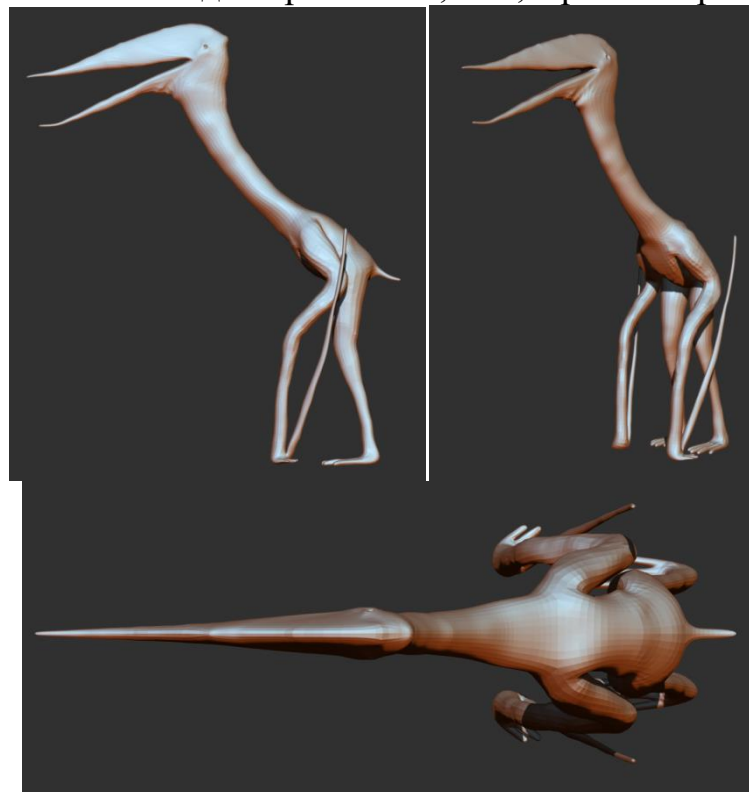




**Рис. 9. 3D-модель для расчёта массы тела *Zhejiangopterus linhaiensis* и 3D-модель плечевой кости для FEA.**

***Radiodactylus langstoni***

Найден в Техасе, в формации глен роуз (Glen Rose formation), датируемой 113-108 млн.лет назад. Рост по моей модели равен 128,8 см, а размах крыльев 1,5 м.



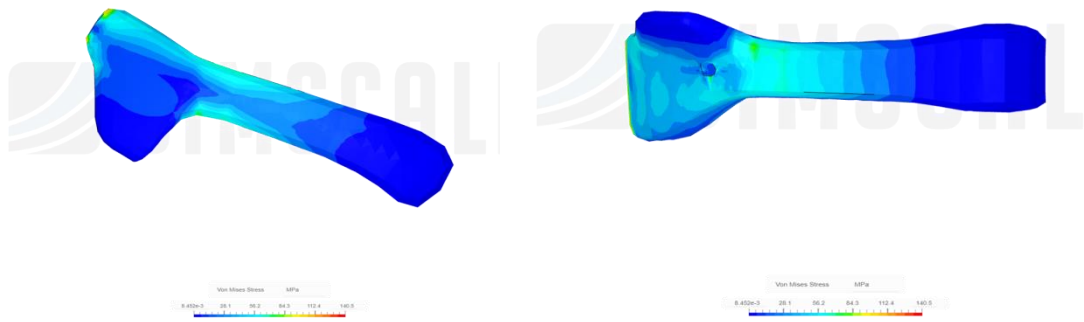


Рис. 10. 3D-модель для расчёта массы тела *Radiodactylus langstoni* и 3D-модель плечевой кости для FEA.

***Cryodrakon boreas.***

Найден на территории современной Канады, в формации парк динозавров (Dinosaur park formation), датируемой 76,5-75 млн.лет назад. Голотип криодракона принадлежит не полностью выросшей особи, около 2 метров роста и 5 метров в размахе крыльев. Взрослый криодракон скорее всего был сопоставим по размерам с кетцалькоатлем нортропа (*Q. northropi*)[6]. Т.к. плечевая кость известна только от подростковой особи я сравнивал получившиеся расчёты с соразмерными *Quetzalcoatlus lawsoni*.

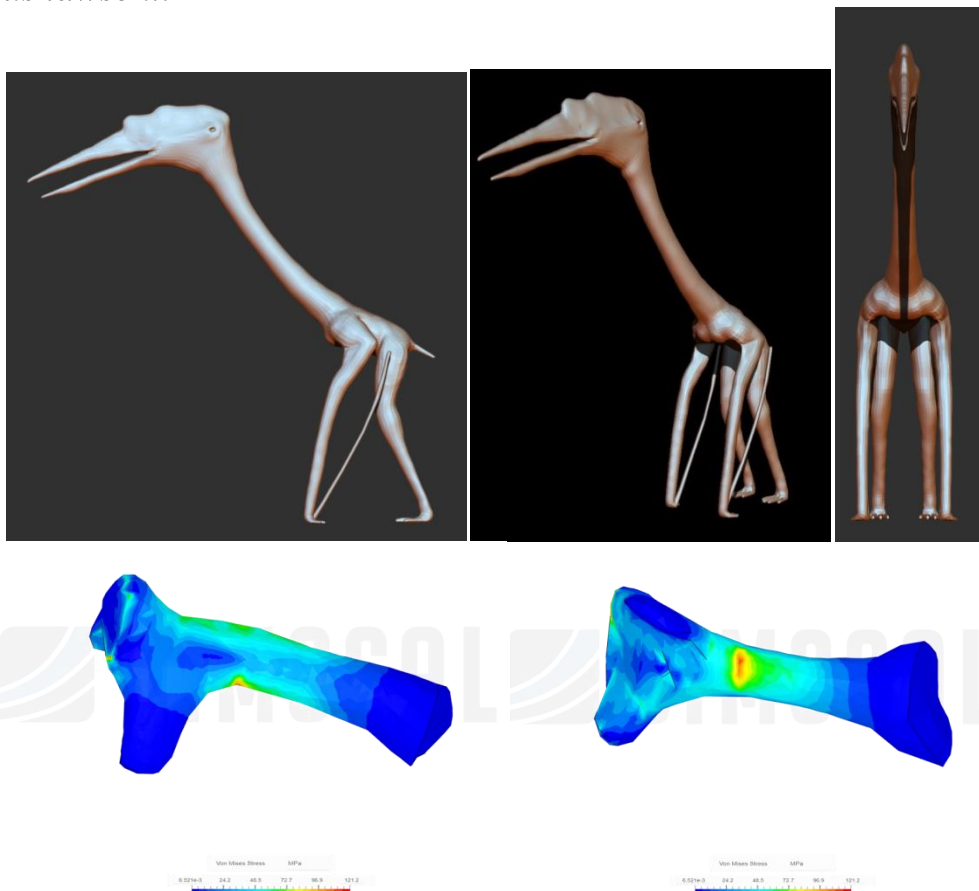


Рис. 11. 3D-модель для расчётов массы тела *Cryodrakon boreas* и 3D-модель плечевой кости для FEA.

### *Quetzalcoatlus lawsoni*.

Кетцалькоатль лаусона найден на территории современного Техаса в формации джавелина (Javelina formation), датируемой 70-66 млн.лет назад. В отличии от своего гигантского “брата” кетцалькоатля норттропа (*Q. northropi*) кетцалькоатль лаусона достигал 2 метров в высоту и имел размах крыльев в 5 метров. [29]

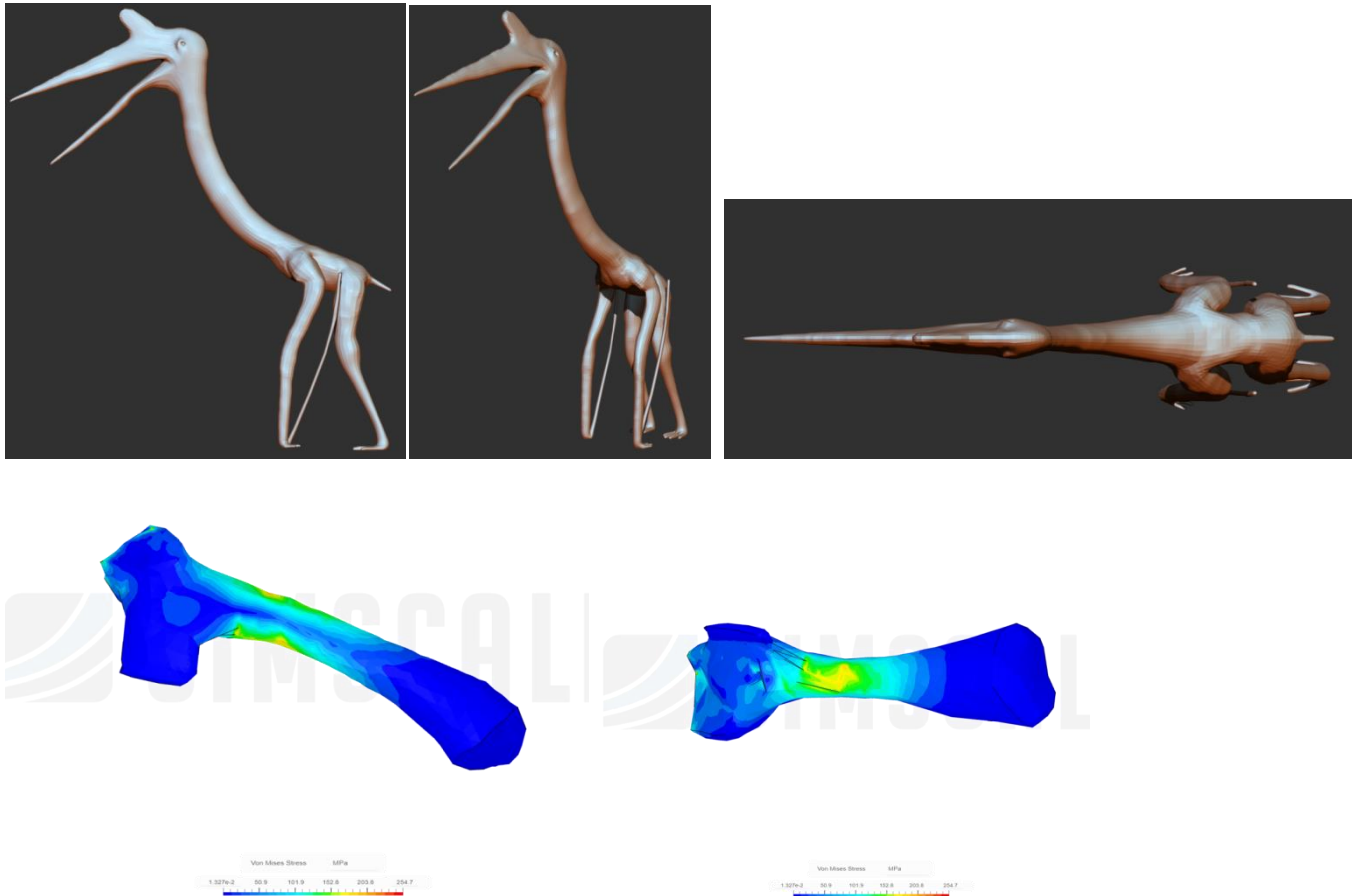
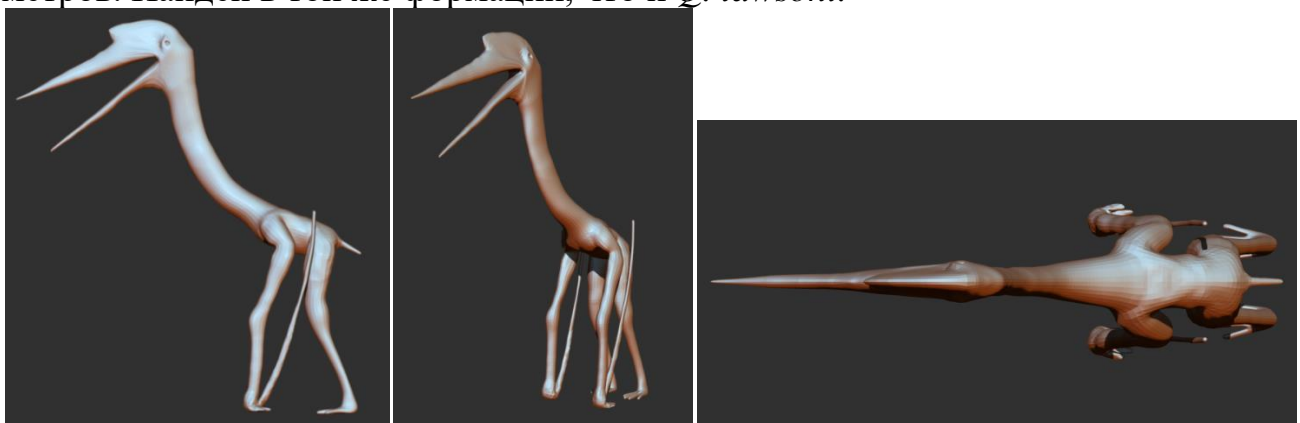


Рис. 12. 3D-модель для расчётов массы тела *Q.lawsoni* и 3D-модель плечевой кости для FEA. *Quetzalcoatlus northropi*

Кетцалькоатль норттропа один из самых хорошо сохранившихся гигантских аждархид, а также самых известных. Ростом в 5 метров и с размахом крыльев в 10 метров. Найден в той же формации, что и *Q. lawsoni*.



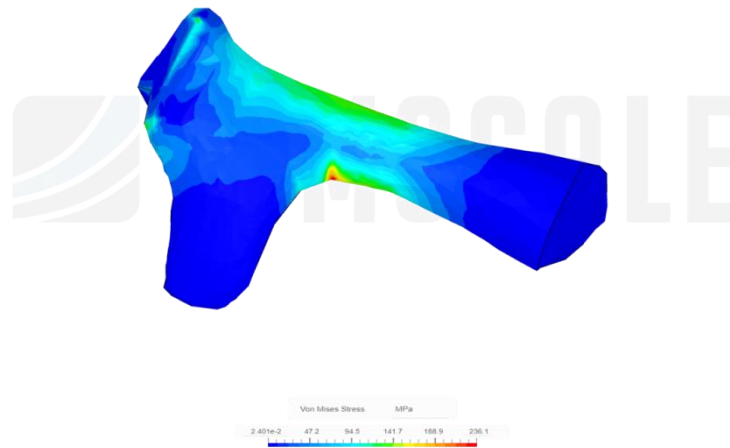


Рис. 13. 3D-модель *Quetzalcoatlus northropi* для расчета массы тела в программе ZBrush и 3D-модель плечевой кости для FEA.

***Thanatosdrakon amaru.***

Найден на территории современной Аргентины в формации плотьер (Plottier formation), датируемой 89-86 млн. Лет назад. Размах крыльев оценивается в 9 метров [7] и ростом 421 см по моей модели.

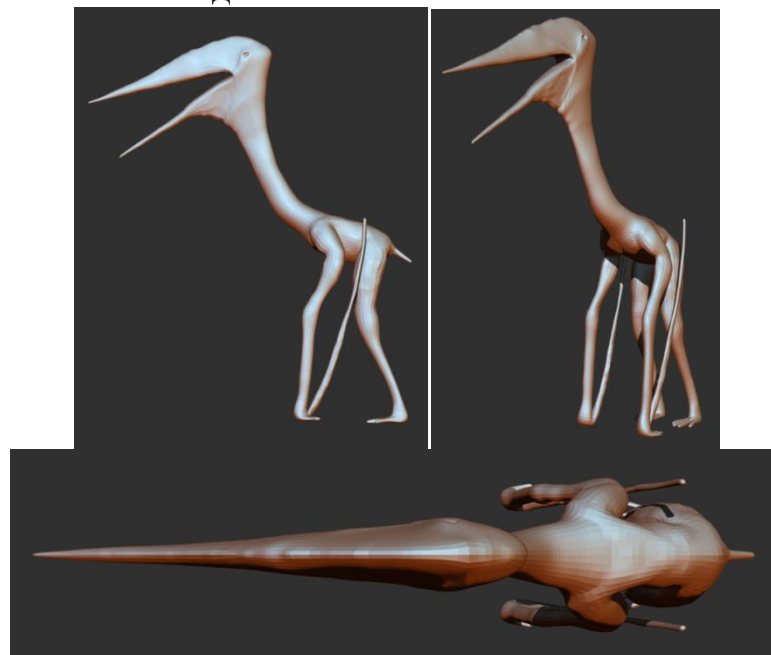




Рис. 14. 3D-модель для расчёта массы тела *Thanatosdrakon amaru* и 3D-модель плечевой кости для FEA.

***Hatzegopteryx tambema.***

Остатки хацегоптерикса найдены в трансильвании (Румыния), в Densuş-Ciula Formation, датируемой 66 млн.лет назад. В то время это место представляло из себя остров, остров- Хацег, в честь которого хацегоптерикс и получил свое название. На Хацеге жили в основном карликовые динозавры, такие как мадьарозавр (*Madyarosaurus dacus*) длиной 6 метров, залмоксес (*Zalmoxes robustus*, *Zalmoxes shquiperorum*) длиной 2,5 метра, телматозавр (*Telmatosaurus transsylvanicus*) длиной 5 метров и др. Рост хацегоптерикса составляет 405 см по моей модели, а размах крыльев 10 метров [8].

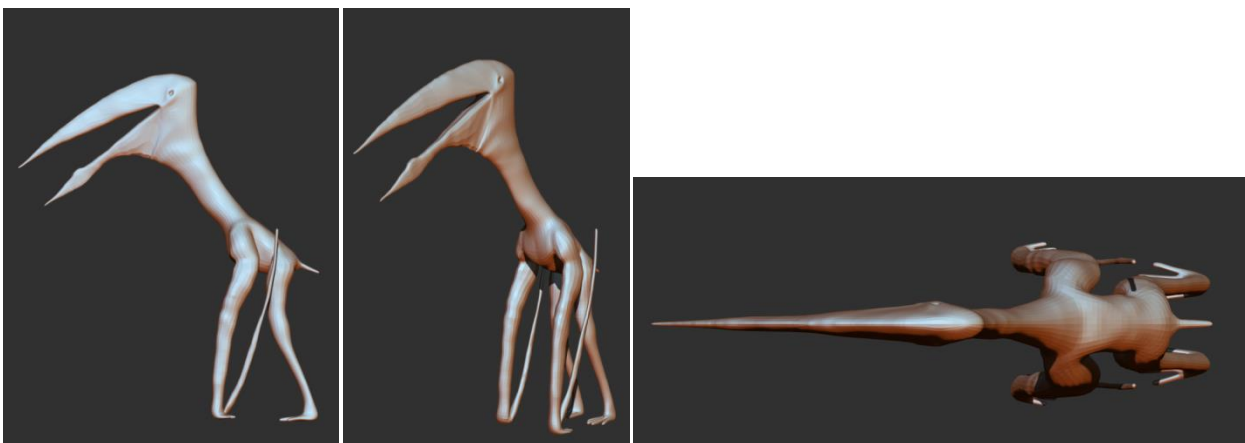






Рис. 15 3D-модель *Hatzegopteryx thambema* для расчета массы тела в программе ZBrush и 3D-модель плечевой кости для FEA.

## Результаты расчётов массы тела и прочности плечевых костей птерозавров – аждархид

Таблица 1.

№	Вид	Полученный объём моделей (г/см <sup>3</sup> )	Размах крыльев (м)	Масса тела V*P (kg)	Рост (см)	Длина плечевой кости (см)	Рассчитанный стресс (МПа)
1	<i>Quetzalcoatlus northropi</i>	769 685,504	10	547	497	48,8	248 Перелом
2	<i>Quetzalcoatlus lawsoni</i>	64 897,3	5	46	238	24,6	254 перелом
3	<i>Cryodrakon boreas</i>	63 050,672	5	44	212	25,9	121
4	<i>Thanatosdrakon amaru</i>	452 247,776	9	321	421	46,6	245 перелом
5	<i>Hatzegopteryx thambema</i>	550 161,792	10	322–388	405	46,1	188
6	<i>Radiodactylus langstoni</i>	15 414,405	1,5	11	128,8	20	140
7	<i>Zhejiangopterus linhaiensis</i>	12 465,017	3,5	8,8	117	14,1	147
8	<i>Azhdarcho lancicollis</i>	6 842,1655	4,5	4,8	101	16	109

### Результаты.

Как мы видим из наших расчетов у большинства из гигантских аждархид (*Q. Northropi*, *T. Amaru*) плечевые кости испытывают нагрузку выше 200 МПа, что означает перелом. Но FEM расчеты по *H. thambema* показывают, что его плечевые кости выдерживали нагрузку, оказываемую при взлёте. Кость хацегоптерикса

испытала нагрузку в 188 МПа. Также нагрузку выше 200 МПа показывает плечевая кость *Q. lawsoni*, который не является особо крупным по сравнению с другими аждархидами.

Расчёты метаболической мощности, проведённые для *Q. northropi* и *H. thambema*, показывают, что “летательные” мышцы *Q. northropi* не могли поддерживать достаточного усилия для взлёта: требовалось 8610 ватт, а максимум, на которые были способны мышцы крыла- 5750 ватт. Но расчёты по *H. thambema* показывают противоположную ситуацию: требовалось- 4230 ватт, а максимум “летательных” мышц- 6348 ватт.

### Расчёты по хацегоптериксу (*Hatzegopteryx thambema*).

Очень интересными оказались результаты по хацегоптериксу (*Hatzegopteryx thambema*). К расчётам по хацегоптериксу надо относиться с осторожностью, ведь от него известна только фрагментарная плечевая кость, остальная часть реконструировалась по известной плечевой кости *Q. northropi*. Хацегоптерикс жил в позднемеловой Европе, которая в то время представляла собой сеть островов [5]. Расчёт метаболической мощности хацегоптерикса также указывает на то, что он мог взлетать.

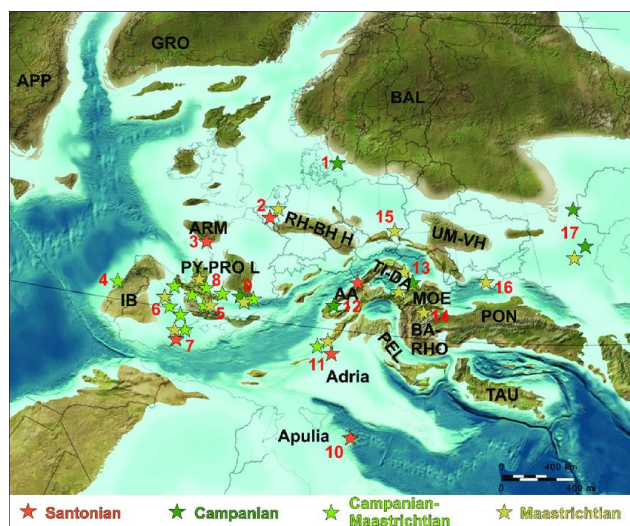


Рис.16. Европа в меловом периоде

На этих островах жили динозавры и другие животные, подвергшиеся островной карликовости вследствие малого количества пищевых ресурсов, тогда как хацегоптерикс не вписывался в карликовую фауну островов меловой Европы.

Кормовые ресурсы островов всегда ограничены, для того чтобы прокормиться, популяция хацегоптериксов должна была скорее всего постоянно перелетать с острова на остров в поиске пищи. Следовательно, судя из полученных данных возможно хацегоптерикс являлся крупнейшим из когда-либо летавших животных.

Таким образом, получается, что хацегоптерикс единственный из крупных аждархид, чья кость не ломается даже без амортизирующих мягких тканей это объясняет места его обитания описанных в статьях и в литературе.

Но также не надо забывать об онтогенетическом сдвиге ниш, т.е. если расчёты показывают не способность летать, это может распространяться только на исследованную возрастную стадию. Можно сделать предположение, что аждархиды

могли летать до определённой возрастной стадии, после которой переходили на полностью сухопутный образ жизни.

Ещё одни интересные результаты показали расчёты по *Q. lawsoni*, которые показывают, что он не мог взлетать, хотя он относительно не крупный, и расчёты по соразмерной молодой особи криодракона говорят о том, что он мог взлетать. Взрослые особи скорее всего были размером с *Q. northropi* [6], но пока размеры плечевых костей взрослого криодракона, к сожалению, неизвестны, поэтому расчёты делались по кости молодой особи. Судя по всему, род кетцалькоатль возможно потерял полёт почти полностью и сохранял его только на ранних возрастных стадиях.

Расчёты же по небольшим птерозаврам: *Radiodactylus langstoni*, *Zhejiangopterus linhaiensis* и *Azhdarcho lancicollis*, показывают, что они все могли взлетать и летать.

## ВЫВОДЫ

1. Проведены исследования и сделаны расчеты по костям 8 видов аждархид. На основе созданных 3D-модели, сделаны расчёта массы тела аждархид для сравнения и выявления летных способностей.
2. Сделаны расчёты прочности плечевых костей в положение взлёта. У 3 видов кость испытывает нагрузку выше 200 МПа, что означает перелом. У всех 3 видов из контрольной группы кости не ломаются, это свидетельствует, что наши расчеты верны.
3. Сделаны расчёты метаболической мощности для 2 видов: *Quetzalcoatlus northropi*, *Hatzegopteryx thambema*.

Большинство гигантских аждархид как *Quetzalcoatlus northropi*, *Quetzalcoatlus lawsoni*, *Cryodrakon boreas* во взрослой возрастной стадии летать не могли. Это напрямую было связано с экосистемами и занимаемыми в них нишами, тем самым взрослые гигантские аждархиды стали полностью сухопутными аналогами аистов марабу.

А хацегоптериксы напротив сохранили свои летные способности несмотря на гигантские размеры на что указывают расчёты прочности плечевой кости и расчёты метаболической мощности хацегоптерикса (*H. Tambema*), что было связано в первую очередь с ограниченностью пищевых ресурсов на островах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взрослые гигантские аждархиды (*Quetzalcoatlus Northropi*, *Tanathosdrakon amaru*) летать не могли, в отличии от *Hatzegopteryx thambema*, чьи лётные адаптации были связаны с жизнью на островах.

Современные технологии помогают по-новому взглянуть на современный мир и мир прошлого, благодаря ним мы теперь гораздо лучше понимаем эволюционную историю жизни на нашей планете, а это может помочь в изучение эволюции жизни современных экосистем и поможет прогнозировать пути их развития.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Witton, M.P.; Martill, D.M.; Loveridge, R.F. (2010).
2. Witton M. P., Habib M. B. On the size and flight diversity of giant pterosaurs, the use of birds as pterosaur analogues and comments on pterosaur flightlessness //PloS one. – 2010. – Т. 5. – №. 11. – С. e13982.
3. Henderson D. M. Pterosaur body mass estimates from three-dimensional mathematical slicing //Journal of Vertebrate Paleontology. – 2010. – Т. 30. – №. 3. – С. 768-785.
4. McHenry C. R. et al. Biomechanics of the rostrum in crocodylians: a comparative analysis using finite-element modeling //The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists. – 2006. – Т. 288. – №. 8. – С. 827-849.
5. Csiki-Sava Z. et al. Island life in the Cretaceous-faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago //ZooKeys. – 2015. – №. 469. – С. 1.
6. Hone D. W. E., Habib M. B., Therrien F. Cryodrakon boreas, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous Canadian azhdarchid pterosaur //Journal of Vertebrate Paleontology. – 2019. – Т. 39. – №. 3. – С. e1649681.
7. David L. D. O., Riga B. J. G., Kellner A. W. A. Thanatosdrakon amaru, gen. et sp. nov., a giant azhdarchid pterosaur from the Upper Cretaceous of Argentina //Cretaceous Research. – 2022. – Т. 137. – С. 105228.
8. Buffetaut E., Grigorescu D., Csiki Z. A new giant pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania //Naturwissenschaften. – 2002. – Т. 89. – №. 4. – С. 180-184.
9. Witton M. P., Naish D. Azhdarchid pterosaurs: water-trawling pelican mimics or “terrestrial stalkers”? //Acta Palaeontologica Polonica. – 2013. – Т. 60. – №. 3. – С. 651-660.
10. Vremir M. et al. A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous of the Transylvanian Basin, Romania: implications for azhdarchid diversity and distribution //PLoS One. – 2013. – Т. 8. – №. 1. – С. e54268.
11. Murry P. A., Winkler D. A., Jacobs L. L. An azhdarchid pterosaur humerus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation of Texas //Journal of Paleontology. – 1991. – Т. 65. – №. 1. – С. 167-170.
12. Cai Z. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhjiang, China //Vertebrata Palasiatica. – 1994. – Т. 32. – С. 181-194.
13. Averianov A. O. The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nesselov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the late Cretaceous of Uzbekistan //Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2010. – Т. 314. – №. 3. – С. 264-317.
14. Claessens L. P. A. M., O'Connor P. M., Unwin D. M. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism //PloS one. – 2009. – Т. 4. – №. 2. – С. e4497.
15. Schachner E. R. et al. Unidirectional pulmonary airflow patterns in the savannah monitor lizard //Nature. – 2014. – Т. 506. – №. 7488. – С. 367-370.

16. Averianov A. O. Reconstruction of the neck of *Azhdarcho lancicollis* and lifestyle of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae) //Paleontological Journal. – 2013. – Т. 47. – №. 2. – С. 203-209.
17. Datiko D., Bekele A. Population and feeding ecology of the Marabou stork (*Leptoptilos crumeniferus*) around Lake Ziway, Ethiopia //Ethiopian Journal of Biological Sciences. – 2012. – Т. 11. – №. 2. – С. 181-191.
18. Woodward H. N. et al. Growing up *Tyrannosaurus rex*: Osteohistology refutes the pygmy “*Nanotyrannus*” and supports ontogenetic niche partitioning in juvenile *Tyrannosaurus* //Science Advances. – 2020. – Т. 6. – №. 1. – С. eaax6250.
19. Brusatte S. L. et al. Tyrannosaur paleobiology: new research on ancient exemplar organisms //science. – 2010. – Т. 329. – №. 5998. – С. 1481-1485.
20. Bennett S. C. New smallest specimen of the pterosaur *Pteranodon* and ontogenetic niches in pterosaurs //Journal of Paleontology. – 2018. – Т. 92. – №. 2. – С. 254-271.
21. Меньшиков П. Я. [Проверка методов расчета силы укуса по PCSA и массы тела по GDI \(2022\)](#)
22. Degrange F. J. et al. Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct “terror bird” *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae) //PLoS one. – 2010. – Т. 5. – №. 8. – С. e11856.
23. Arbour V. M., Snively E. Finite element analyses of ankylosaurid dinosaur tail club impacts //The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology. – 2009. – Т. 292. – №. 9. – С. 1412-1426.
24. Rayfield E. J. Using finite-element analysis to investigate suture morphology: a case study using large carnivorous dinosaurs //The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists. – 2005. – Т. 283. – №. 2. – С. 349-365.
25. Barrett P. M. et al. Pterosaur distribution in time and space: an atlas //Zitteliana. – 2008. – С. 61-107.
26. Vandermark D. et al. New Late Cretaceous macrobaenid turtle with Asian affinities from the High Canadian Arctic: dispersal via ice-free polar routes //Geology. – 2009. – Т. 37. – №. 2. – С. 183-186.
27. Nesson L. A. Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia–Paleont //J. – 1984. – Т. 1. – С. 38-49.
28. Unwin D. M., Junchang L. On Zhejiangopterus and the relationships of pterodactyloid pterosaurs //Historical Biology. – 1997. – Т. 12. – №. 3-4. – С. 199-210.
29. Andres B., Langston Jr W. Morphology and taxonomy of *Quetzalcoatlus Lawson* 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) //Journal of Vertebrate Paleontology. – 2021. – Т. 41. – №. suppl. – С. 46-202.
30. Witton M. P. Pterosaurs //Pterosaurs. – Princeton University Press, 2013.
31. Pennycuik C. J. Modelling the flying bird. – Elsevier, 2008.
32. Меньшиков П. Я. ЮИОС “Открытия 2030”, данная работа уже принимала участие в различных конкурсах.