

УДК 568.18

РЕКОНСТРУКЦИЯ ШЕИ AZHDARCHO LANCICOLLIS И ОБРАЗ ЖИЗНИ АЖДАРХИД (PTEROSAURIA, AZHDARCHIDAE)

© 2013 г. А. О. Аверьянов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

e-mail: dzharakuduk@mail.ru

Поступила в редакцию 12.12.2011 г.

Принята к печати 28.10.2012 г.

Компьютерная реконструкция изолированных шейных позвонков *Azhdarcho lancicollis* из туона Узбекистана позволила создать трехмерную модель шейного отдела позвоночника этого животного. Относительная длина шейных позвонков ($I + II < III < IV < V > VI > VII > VIII > IX$) такая же, как у птеродактилоидов с неудлиненными шейными позвонками. Удлинение шеи происходит за счет средних шейных позвонков (IV–VI). В нейтральной позиции шея аждархид была не прямой, как ее обычно реконструируют, а слабо S-образно изогнутой, с максимальными углами между V–VI (20°), VI–VII (20°) и VIII–IX (17°) позвонками. Стратегия кормодобывания аждархид могла быть сходна с таковой пеликанов. В поисках добычи аждархиды летали над поверхностью крупных континентальных и прибрежных морских водоемов. Добыча (преимущественно, рыба) захватывалась широко раскрытым ртом и попадала в горловой мешок, о наличии которого свидетельствует винтовой челюстной сустав. Затем при резком запрокидывании головы за счет разгибания в задней части шейного отдела добыча проглатывалась. Питание аждархид на болотах, подобно аистам, маловероятно из-за уязвимости этих неуклюжих на земле животных для хищников.

DOI: 10.7868/S0031031X13020025

Летающие ящеры – первая группа позвоночных животных, освоившая активный полет и господствовавшая в мезозойском небе на протяжении 160 млн. лет. Это была необыкновенно успешная группа, давшая в результате широкой эволюционной радиации множество форм с различными адаптациями и образом жизни. Наиболее эволюционно продвинутыми птерозаврами и, пожалуй, самыми необычными, были аждархиды (семейство *Azhdarchidae*). Аждархиды господствовали в небе позднего мела, когда разнообразие других

птерозавров существенно сократилось. Это единственная группа летающих ящеров, дожившая до конца мелового периода. В их облике выделяются такие необычные признаки, как большая голова с маленькими глазами позади крупного нозанторбитального отверстия, длинные пинцетоподобные беззубые челюсти, длинная шея, короткие крылья, ходулеобразные конечности и гигантские размеры поздних представителей (рис. 1). Наиболее крупные аждархиды достигали в размахе крыльев 10, а может быть и 13 м при весе всего 70–85 кг (Witton,

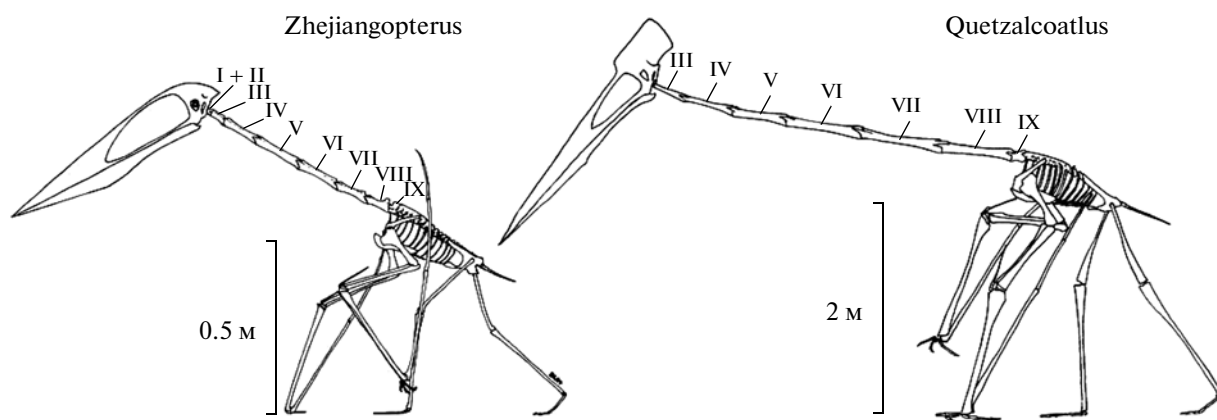


Рис. 1. Реконструкция скелетов двух птерозавров семейства *Azhdarchidae* (по Witton, 2007; Witton, Naish, 2008). Римскими цифрами обозначены шейные позвонки (I–IX).

2007). Они были крупнейшими известными науке летающими организмами.

Семейство Azhdarchidae включает более 10 родов, известных, большей частью, по очень фрагментарным остаткам; во многих местонахождениях аждархиды представлены не определимыми до рода остатками (см. обзор находок в Аверьянов и др., 2005; Barrett et al., 2008; Averianov, 2010). Среди аждархид более или менее полные сочлененные скелеты известны только для *Zhejiangopterus* из кампана Китая, однако, плохая сохранность костей препятствует их детальному изучению (Cai, Wei, 1994; Unwin, Lü, 1997). Наиболее полная коллекция трехмерно сохранившихся костей, включая несколько неполных скелетов, известна для *Quetzalcoatlus* из маастрихта США, однако только черепной материал из этой коллекции описан (Kellner, Langston, 1996). Фрагментарные скелеты известны также для *Montanazhdarcho* из кампана США и *Phosphatodraco* из маастрихта Марокко (McGowen et al., 2002; Pereda Suberbiola et al., 2003). Значительные коллекции изолированных костей аждархид известны из турона Узбекистана (Averianov, 2010) и кампана Канады (Godfrey, Currie, 2005).

Аждархиды были распространены в позднем мелу преимущественно на северных континентах: в Северной Америке, Европе, Азии, Северной Африке и на Ближнем Востоке, однако имеются находки из экваториальной Африки, Австралии и Новой Зеландии (Аверьянов и др., 2005). В ранних филогенетических анализах Azhdarchidae вместе с сестринской группой Tarejaridae объединялись в надсемейство Azhdarchoidea (Kellner, 2003, 2004; Wang et al., 2005, 2009). Д. Анвин (Unwin, 2003) выделил кладу *Neoazhdarchia* (*Turixuara* + Azhdarchidae), считая *Turixuara* более близкой к аждархидам, чем *Tarejara*. В последнее время беззубые длинношеие птерозавры из раннего мела Китая были выделены в кладу *Chaoyangopterygidae* (Lü et al., 2008). Пока не ясно, *Chaoyangopterygidae* или "*Thalassodromeidae*" (*Turixuara* + *Thalassodromeus*) являются сестринской группой для Azhdarchidae (Andres, Ji, 2008; Lü et al., 2008, 2010).

У аждархид большую часть черепа занимает гигантское назоанторбитальное окно. В этом окне помещались ноздри и воздушный мешок (Witmer, 1997). Глазница относительно очень маленькая, расположена ниже уровня половины высоты назоанторбитального окна. У *Quetzalcoatlus* был высокий сагиттальный гребень, начинавшийся довольно далеко сзади на черепе, на уровне задней половины назоанторбитального окна. У *Zhejiangopterus* гребень не описан, но известные черепа принадлежат молодым животным, и гребень мог развиваться у более взрослых особей. Челюстной сустав винтового типа, что свидетель-

ствует о возможном наличии горлового мешка (Kellner, Langston, 1996; Averianov, 2010). Средние шейные позвонки (особенно V и VI) длиннее, чем у любых других птеродактилоидов; особенно длинные они у маастрихтских гигантов (до 60 и более см). IV–VIII шейные позвонки без боковых отверстий пневматизации и с 2–3 каналами пневматизации вдоль очень небольшого по диаметру спинномозгового канала. Коракоидные фасетки на грудине не симметричны. Вторая и третья фаланги четвертого пальца крыла с гребнем на вентральной стороне, Т-образные в сечении.

Палеобиология аждархид трактовалась весьма противоречиво разными авторами, что объясняется необычностью их морфологии, отсутствием аналогичных форм среди современных животных и крайней скудостью фактических данных по аждархидам. Целью данной работы является критический обзор имеющихся гипотез о палеобиологии аждархид в свете новых материалов по типовому роду семейства, *Azhdarcho Nessov* (Averianov, 2010).

Изученный материал по *Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984 хранится в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева в Санкт-Петербурге и в Палеогерпетологической коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге. Автор благодарен В.М. Глинскому (СПбГУ) за помощь в работе с программой Autodesk 3ds Max 9.0. Я также благодарен А.А. Карху и Н.В. Зеленкову (ПИН РАН) за подробный разбор моей статьи и ценные критические замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-00222) и гранта Санкт-Петербургского университета НИР 3.39.148.2011.

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ШЕЙНОГО ОТДЕЛА ПОЗВОНОЧНИКА

Ключевым моментом для понимания образа жизни аждархид является изучение морфологии и функциональный анализ шейного отдела их позвоночника. Исключительно длинная шея является наиболее яркой особенностью аждархид, отличающей их от большинства других птерозавров (этот признак конвергентно развился также в семействе *Stenochasmatidae*; Andres, Ji, 2008). С различной интерпретацией подвижности шейных позвонков связываются взаимоисключающие представления о кормодобывающей стратегии аждархид. Строение шейных позвонков аждархид в общем сходно с таковым других птеродактилоидов. Аждархиды отличаются удлинением средних шейных позвонков (IV–VI), которые приобретают цилиндрическую форму в результате слияния тела позвонка и невральная дуги с редуцированными или полностью отсутствующими остистыми отростками. На постаксиальных шейных по-

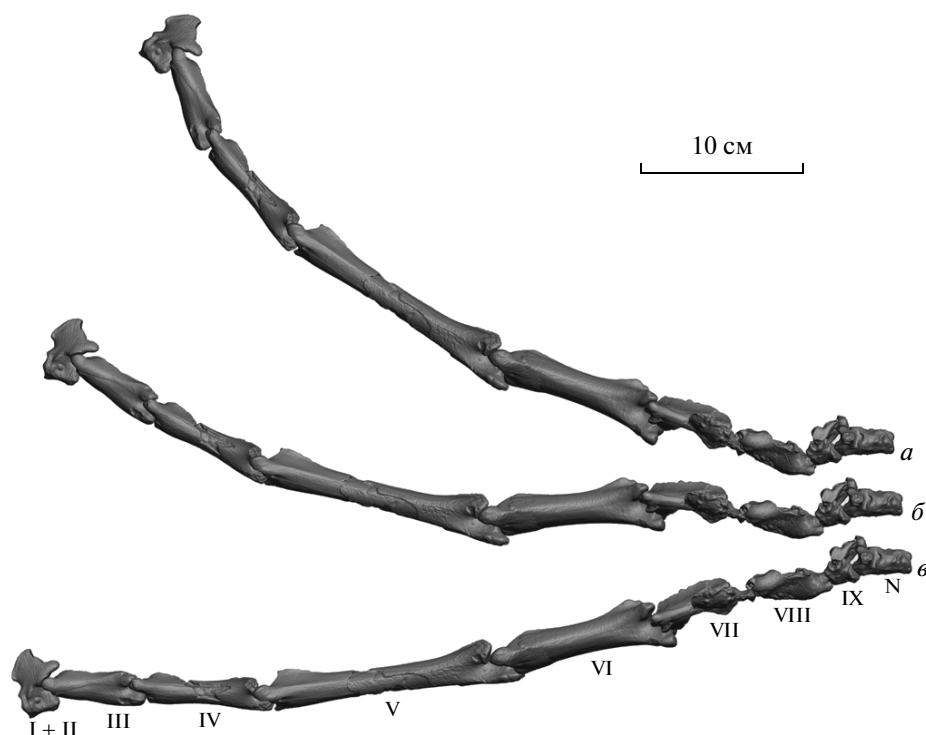


Рис. 2. Реконструкция шейного отдела *Azhdarcho lancicollis* в состоянии максимальной экстензии (а), флексии (в) и в нейтральном положении (б). I–IX – шейные позвонки; N – нотариум.

звонках отсутствуют боковые отверстия пневматизации.

В материале из Джаракудука представлены все 9 шейных позвонков *Azhdarcho lancicollis*. Наиболее полно известны слившиеся атлант и эпистрофей (I и II позвонки) и VI шейный позвонок. Для VI и VIII шейных позвонков неизвестно строение невральнй дуги, у VIII позвонка также не полностью известно строение тела позвонка. Все наиболее полные шейные позвонки и их фрагменты (всего 20 образцов) были оцифрованы методом неконтактного лазерного 3D-сканирования с предварительной обработкой оцифрованных экземпляров в программе Polygon Edition Tool с помощью сотрудников фирмы “Оптика-Сканер” (Санкт-Петербург). Шейные позвонки были реконструированы в программе Autodesk 3ds Max 9.0 и для каждого позвонка создана трехмерная модель. Поскольку исследованные позвонки принадлежат особям разного размера, трехмерные модели были масштабированы таким образом, чтобы они подходили по размеру особи, от которой известен наиболее полный комплекс атланта и эпистрофея. Это возможно, поскольку ширина передней сочленовной поверхности позвонка должна соответствовать ширине задней сочленовной поверхности предыдущего позвонка. В результате получена почти полная трехмерная модель шейного отдела позвоночника одной особи *A. lancicollis* (рис. 2).

Длина реконструированной шеи *A. lancicollis* составляет примерно 55 см (при расчете от наиболее полно сохранившегося VI позвонка длиной 102 мм). Относительная длина (в % от длины шейного отдела) для индивидуальных позвонков следующая: I + II – 4.6%; III – 10.4%; IV – 14.2%; V – 28.4%; VI – 18.6%; VII – 10.9%; VIII – 9.2%; IX – 3.8%. Таким образом, наиболее длинным является V шейный позвонок, вперед и назад от которого длина шейных позвонков уменьшается: I + II < III < IV < V > VI > VII > VIII > IX. Такая же формула шейных позвонков была у *Quetzalcoatlus* и *Phosphatodraco* (Steel et al., 1997; Pereda Suberbiola et al., 2003), а также у других птеродактилоидов, у которых постаксиальные шейные позвонки различались по длине (Bennett, 2001). Сходная формула сообщалась для *Turixuaqa*, возможно сестринского таксона для аждархид, имевшего короткие шейные позвонки: III < IV = V > VI > VII (Kellner, 1995). Этим данным противоречит опубликованная реконструкция *Quetzalcoatlus* (рис. 1; Witton, 2007, рис. 3) с формулой шейных позвонков III < IV < V < VI < VII > VIII > IX. Поскольку основания для такой реконструкции не были объяснены, ее приходится считать сомнительной.

Трехмерная модель шейного отдела *A. lancicollis* позволяет примерно реконструировать взаимное расположение шейных позвонков друг относительно друга в нейтральной позиции, при котором центры суставных поверхностей пре- и постзига-

пофизов находились друг против друга. Полученные углы (табл. 1) заметно отличаются от реконструкции Л.А. Несова (1991а), частично, видимо, из-за различного определения некоторых шейных позвонков.

IX шейный позвонок был отклонен вентрально примерно на 15° по отношению к нотариуму (соосен с нотариумом по Л.А. Несову). Данный наклон надежно реконструируется по взаиморасположению постзигапофиза IX шейного позвонка и презигапофиза I грудного позвонка. Поверхности этих зигапофизов расположены под углом $\sim 40^\circ$ к сагиттальной плоскости, овальной формы и небольшие по размерам. Такое положение и строение зигапофизов допускает небольшие движения в межпозвонковом суставе в вертикальной плоскости и почти полностью исключает движение в горизонтальной плоскости. Возможно, подвижность между последним шейным и первым грудным позвонками была также ограничена связкой между остистыми отростками этих позвонков.

Реконструкция соединения IX и VIII шейных позвонков достаточно условна, поскольку на единственном известном VIII позвонке отсутствуют постзигапофизы, и мышелок тела позвонка сохранился не полностью. Несов (1991а) реконструирует наклон VIII позвонка вентрально на 25° по сравнению с осью IX позвонка. По нашим данным, VIII шейный позвонок должен был быть развернут дорсально (примерно на 17°) по отношению к IX позвонку. Об этом свидетельствует довольно значительный угол между осью тела позвонка (реконструируемой) и направленной постеродорсально осью мышелка тела позвонка, а также суставная поверхность презигапофиза IX шейного позвонка, наклоненная примерно на 60° к сагиттальной плоскости. К сожалению, презигапофиз IX шейного позвонка сохранился не полностью, что не позволяет судить о размахе движений в этом суставе. Возможно, между VIII и IX шейными позвонками диапазон вертикальных движений был максимальный среди всех межпозвонковых суставов шейного отдела. Остистый отросток VIII шейного позвонка для *A. lancicollis* не известен, однако у других аждархид (*Pereda Suberbiola et al.*, 2003, рис. 3) он был высокий и смещен к заднему концу. На среднешейных позвонках остистый отросток практически редуцирован, поэтому подъем всей шеи мог происходить за счет сокращения мышц между остистыми отростками VIII и IX шейных позвонков и нотариума.

VII и VIII шейные позвонки были соосными по нашим данным (наклон на 3° по Несову). Остистый отросток VII шейного позвонка занимал всю длину невральную дугу, но, видимо, был невысоким.

Таблица 1. Угол наклона оси черепа и шейных позвонков *Azhdarcho lancicollis* относительно оси позадилежащего позвонка в нейтральной позиции (+ выше оси, – ниже оси)

	По Несову (1991а)	Наши данные
черепа	$+20^\circ$?
I+II	-10°	-17°
III	0°	$+7^\circ$
IV	-15°	$+17^\circ$
V	$+25^\circ$	$+20^\circ$
VI	-2°	-20°
VII	-3°	0°
VIII	-25°	$+17^\circ$
IX	0°	-15°

Следующий изгиб шеи приходился на сустав между VI и VII шейными позвонками. Первый был развернут вентрально примерно на 20° по сравнению со вторым (на 2° по Несову; в его распоряжении не было целого VI позвонка). Этот наклон определяется, прежде всего, тем, что задняя часть VI шейного позвонка расположена под углом к телу позвонка, тогда как у других шейных позвонков (III–V) передний и задний концы расположены на одной линии. Дальнейший наклон вниз стопорился мощными экзапофизами VI шейного позвонка. Подъем вверх и боковые движения в этом суставе могли быть значительными. Об этом, в частности, свидетельствует относительно высокий задний остистый отросток VI позвонка.

V шейный позвонок был развернут дорсально примерно на 20° относительно оси VI позвонка (на 25° по Несову). Сочленение было достаточно подвижным в вертикальной плоскости, судя по выпуклым поверхностям презигапофизов VI шейного позвонка.

IV шейный позвонок был также развернут вверх (на 17°) относительно позади лежащего позвонка (повернут вниз на 15° по Несову; однако единственный имеющийся IV шейный позвонок *A. lancicollis* был ему не известен, и за IV позвонок он принимал фрагменты III позвонка). Уникальной особенностью IV шейного позвонка является положение его постзигапофизов, чьи суставные поверхности почти перпендикулярны оси позвонка. Возможно, в этом суставе диапазон вертикальных движений был максимальным для всего шейного отдела.

III шейный позвонок также развернут дорсально примерно на 7° по отношению к оси IV позвонка (0° по Несову). Вертикальные движения были возможны, но, видимо, небольшие по амплитуде.

Комплекс атланта-эпистрофея, напротив, был развернут вниз по отношению к III шейному позвонку на 17° (10° по Несову). Длинные вогнуто-выпуклые суставные поверхности зигапофизов обеспечивали значительные вертикальные смещения в этом суставе.

Череп *A. lancicollis* неизвестен. У других аждархид затылочный мышцелок был ориентирован под углом 90° к продольной оси черепа (Kellner, Langston, 1996; Unwin, Lü, 1997). Если то же справедливо для аждархо, в нейтральной позиции его голова была направлена практически вертикально вниз.

В нейтральной позиции шея аждархо была не прямой, как штанга, как ее обычно реконструируют (рис. 1), а имела синусоидальный профиль, вогнута вентрально между V и VI и VIII и IX позвонками и выгнута дорсально между VI и VII позвонками. Затылочный мышцелок располагался выше уровня нотариума. Совместная подвижность всех шейных позвонков позволяла изменять вертикальное положение головы в широких пределах (рис. 2). Дальнейший поворот позвонков вниз был невозможен из-за ограничивающего действия постэзапофизов. Поворот позвонков вверх выше положения, показанного на рис. 2, а, ограничивался строением зигапофизов.

Полученные данные соответствуют выводу об ограниченной подвижности шейных позвонков аждархид в среднем и переднем отделах (Witton, Naish, 2008). Однако заметное сгибание шеи могло происходить в заднем отделе, особенно между IX шейным позвонком и нотариумом (рис. 2). Такое сгибание могло изменять положение головы от вертикального до почти горизонтального.

СТРАТЕГИЯ ПИТАНИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ АЖДАРХИД

По аналогии с современными длинношеими грифами (*Aegypiiinae*), предполагалось, что *Quetzalcoatlus* питались падалью, в частности трупами динозавров (Lawson, 1975). По У. Лангстону (Langston, 1981; Lehman, Langston, 1996), *Quetzalcoatlus* питались моллюсками и членистоногими, которых добывали кончиками своих пинцетообразных челюстей, зондируя грунт на речном или озерном мелководье. Их шея, однако, не была столь подвижной как у грифов, что практически полностью исключает зондирование грунта (Несов, 1991а, б; Wellnhofer, 1991; Witton, 2007). Падальядение для аждархид нельзя полностью исключить. Современные марабу (*Leptoptilos*, *Ciconiidae*) питаются преимущественно падалью (Н.В. Зеленков, личн. сообщ.), однако они имеют гораздо более короткую шею, состоящую из большего количества позвонков, и не подходят в качестве модели для питания аждархид.

По Несову (1991а-в; см. также Kellner, Langston, 1996; Ösi et al., 2005), *Azhdarcho* и другие аждархиды были рыбадными. Большая длина шеи позволяла им долго лететь над водой в стационарном по высоте охотничьем полете, касаясь воды концами сомкнутых челюстей и держа туловище довольно далеко от ее поверхности. По мнению Несова, прогрессивное увеличение длины шейных позвонков в эволюции аждархид связано с совершенствованием этой охотничьей стратегии. Для аждархида *Vakonydraco* с относительно короткой и высокой ростральной частью нижней челюсти предполагалось питание рыбой и, возможно, фруктами (Ösi et al., 2005). Для *Quetzalcoatlus* предполагалась стратегия кормодобывания, сходная с современными водорезами (*Rhynchops*) из ржанкообразных: животное летало над поверхностью воды, опустив кончик клюва в воду для зондирования и последующего выхватывания добычи (Prieto, 1998).

В последнее время распространилось представление, что аждархиды были сугубо наземными животными, кормившимися на суше или болоте подобно аистам (Witton, 2007; Witton, Naish, 2008). Такая реконструкция образа жизни аждархид согласуется со многими их анатомическими особенностями, труднообъяснимыми при других интерпретациях: длинные задние конечности, горизонтальное положение туловища во время наземной локомоции, длинная горизонтальная шея и почти вертикальная постановка черепа, при которой концы челюстей приближены к земле. Длинная жесткая шея помогала достигать добычу в местах, куда животное не могло попасть, например, в более глубоких частях водоема. О преимущественно наземном образе жизни свидетельствуют также пропорции их крыльев. У аждархид были сравнительно короткие передние конечности (в частности, за счет очень короткой четвертой фаланги четвертого пальца крыла) и длинные задние конечности, длиннее, чем у других крупных птеродактилоидов. Соответственно, крыло, образованное кожистой перепонкой между передними и задними конечностями, было коротким и широким. Такая форма крыла характерна для птиц, статически парящих с помощью восходящих потоков теплого воздуха над сушей (стервятники, кондоры). У других крупных птеродактилоидов (*Pteranodontidae*, *Ornithocheiridae*) передние конечности были длинные, а задние короткие, что обеспечивало узкую форму крыла, характерную для птиц, динамически парящих над морем (альбатрос). Также в пользу наземного образа жизни аждархид свидетельствует нахождение их остатков в преимущественно континентальных отложениях, тогда как других крупных птеродактилоидов находят в морских и прибрежных отложениях (Witton, Naish, 2008). Высказывалось даже мнение, что аждархиды могли быть

распространены в аридных обстановках или лесистых местностях, лишенных крупных водоемов (Witton, 2007).

Представления о преимущественно наземном образе жизни аждархид требуют некоторой корректировки. Действительно, большинство местонахождений аждархид приурочено к континентальным флювиальным отложениям (Witton, Naish, 2008). Эти обстановки трудно отнести к аридным. Практически в каждом местонахождении была крупная река, реже озеро. Развитая речная сеть была, в частности, на месте формирования формации Хавелина в Техасе, откуда известны фрагментарные скелеты *Quetzalcoatlus* (Lehman, Langston, 1996; Kellner, Langston, 1996). Это местонахождение находилось примерно в 400 км от ближайшего берега моря (Witton, Naish, 2008). Возможно, это место использовалось в качестве гнездовой колонии *Quetzalcoatlus*. Обилие молодежи *Azhdarcho* в флювиальных отложениях биссектинской свиты Узбекистана также может свидетельствовать о приуроченности мест размножения к крупной реке (Несов, 1991б; Averianov, 2010). Приуроченность остатков аждархид к крупным водоемам противоречит представлению о водно-болотном их образе жизни. Также при кормлении на болотах аждархиды должны быть очень уязвимы для хищников, поскольку их наземная локомоция, более совершенная, чем у других птеродактилоидов, была все же недостаточна для спасения от быстро бегающих хищных динозавров. Вряд ли гигантские аждархиды могли подниматься на крыло с места, а пробежка для набора скорости на болоте затруднительна. Кормодобывание должно было занимать существенное место в бюджете времени этих крупных животных с высоким уровнем метаболизма, возможно, теплокровных.

Слабое развитие жевательной мускулатуры и тонкие, пинцетоподобные челюсти аждархид свидетельствуют, что эти животные питались небольшими, мало или совсем неподвижными животными (Witton, Naish, 2008). При анализе особенностей черепа аждархид указанные авторы упустили из внимания наличие винтового сустава у аждархид, характерного также для птеранодонтид (Wellnhofer, 1980; Averianov, 2010; Buffetaut et al., 2011). По аналогии с пеликанами, винтовой сустав птерозавров может свидетельствовать о наличии у них горлового мешка. Возможно, аждархиды вообще не касались пищевых объектов концами челюстей, а ловили их “сачком”, образованным ветвями нижней челюсти и горловым мешком. В таком случае наиболее вероятным пищевым объектом будет рыба. В пользу такой кормодобывающей стратегии свидетельствует также строение шейного отдела (см. выше). Согласно предлагаемой здесь гипотезе, аждархиды медленно летали над водной поверхностью крупных

континентальных водоемов (река, озеро), возможно также над прибрежными участками морей, высматривая рыбу или небольшие стаи рыб на небольшой глубине. Увидев добычу, они раскрывали рот, раздвигая при этом горловой мешок благодаря винтовому челюстному суставу, и ловили рыбу в сачок, образованный ветвями челюстей и горловым мешком. После этого голова резко запрокидывалась за счет разгибания шеи в заднем отделе, и добыча проглатывалась.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Первушов Е.М., Иванов А.В.* Новая находка аждархида (Pterosauria: Azhdarchidae) в верхнем мелу Поволжья // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 91–97.
- Несов Л.А.* Гигантские летающие ящеры семейства Azhdarchidae. I. Морфология, систематика // Вестн. ЛГУ. Сер. 7. 1991а. Вып. 2 (№ 14). С. 14–23.
- Несов Л.А.* Гигантские летающие ящеры семейства Azhdarchidae. II. Среда обитания, седиментологическая обстановка захоронения остатков // Вестн. ЛГУ. Сер. 7. 1991б. Вып. 3 (№ 21). С. 16–24.
- Несов Л.А.* Крылатые ящеры над платановыми лесами и солоноватоводными заливами морей // Герпетол. иссл. 1991в. № 1. С. 147–163.
- Andres B.B., Ji Q.* A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae // Palaeontology. 2008. V. 51. № 2. P. 453–469.
- Averianov A.O.* The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // Proc. Zool. Inst. RAS. 2010. V. 314. № 3. P. 264–317.
- Barrett P.M., Butler R.J., Edwards N.P., Milner A.R.* Pterosaur distribution in time and space: an atlas // Zitteliana. 2008. V. B28. P. 61–107.
- Bennett S.C.* The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon. Part I. General description and osteology // Palaeontogr. Abt. A. 2001. Bd 260. Lfg. 1–6. P. 1–112.
- Buffetaut E., Ösi A., Prondvai E.* The pterosaurian remains from the Grünbach Formation (Campanian, Gosau Group) of Austria: a reappraisal of “*Ornithocheirus buenzei*” // Geol. Mag. 2011. V. 148. № 2. P. 334–339.
- Cai Z., Wei F.* On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China // Vertebr. Palasiat. 1994. V. 32. № 3. P. 181–194.
- Godfrey S.J., Currie P.J.* Pterosaurs // Dinosaur Provincial Park: A Spectacular Ancient Ecosystem Revealed / Eds. Currie P.J., Koppelhus E.B. Bloomington, Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2005. P. 292–311.
- Kellner A.W.A.* The relationships of the Tapejaridae (Pterodactyloidea) with comments on pterosaur phylogeny // Sixth Symp. on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Short Papers / Eds. Sun A., Wang Y.-Q. Beijing: China Ocean Press, 1995. P. 73–77.
- Kellner A.W.A.* Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group // Evolution and Palaeo-

- biology of Pterosaurs / Eds. Buffetaut E., Mazin J.-M.L., 2003. P. 105–137 (Geol. Soc. Spec. Publ. № 217).
- Kellner A.W.A.* New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade // *Ameghiniana*. 2004. V. 41. № 4. P. 521–534.
- Kellner A.W.A., Langston W.* Cranial remains of Quetzalcoatlus (Pterosauria, Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas // *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. V. 16. № 2. P. 222–231.
- Langston W.* Pterosaurs // *Sci. Amer.* 1981. V. 244. № 2. P. 122–136.
- Lawson D.A.* A pterosaur from the latest Cretaceous of West Texas: discovery of the largest flying creature // *Science*. 1975. V. 187. № 4180. P. 947–948.
- Lehman T.M., Langston W.* Habitat and behaviour of Quetzalcoatlus: paleoenvironmental reconstruction of the Javelina Formation (Upper Cretaceous), Big Bend National Park, Texas // *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. V. 16. Suppl. to № 3. 48A.
- Lü J., Unwin D.M., Jin X. et al.* Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* 2010. V. 277. № 1680. P. 383–389.
- Lü J., Unwin D.M., Zhang X.* A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution // *Naturwiss.* 2008. V. 95. № 9. P. 891–897.
- McGowen M.R., Padian K., De Sosa M.A., Harmon R.J.* Description of Montanazhdarcho minor, an azhdarchid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana // *PaleoBios*. 2002. V. 22. № 1. P. 1–9.
- Ösi A., Weishampel D.B., Jianu C.-M.* First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary // *Acta Palaeontol. Pol.* 2005. V. 50. № 4. P. 777–787.
- Pereda Suberbiola X., Bardet N., Jouve S. et al.* A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco // *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs* / Eds. Buffetaut E., Mazin J.-M.L., 2003. P. 79–90 (Geol. Soc. Spec. Publ. № 217).
- Prieto I.R.* Morfología funcional y hábitos alimentarios de Quetzalcoatlus (Pterosauria) // *Coloq. Paleontol.* 1998. V. 49. P. 129–144.
- Steel L., Martill D.M., Kirk J.R.J. et al.* Arambourgia philadelphiae: giant wings in small halls // *Geol. Curator*. 1997. V. 6. P. 305–313.
- Unwin D.M.* On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs // *Evolution and palaeobiology of pterosaurs* / Eds. Buffetaut E., Mazin J.-M.L., 2003. P. 139–190 (Geol. Soc. Spec. Publ. № 217).
- Unwin D.M., Lü L.* On Zhejiangopterus and the relationships of pterodactyloid pterosaurs // *Hist. Biol.* 1997. V. 12. P. 199–210.
- Wang X., Kellner A.W.A., Jiang S., Meng X.* An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China // *Anais Acad. Bras. Cienc.* 2009. V. 81. № 4. P. 793–812.
- Wang X.-L., Kellner A.W.A., Zhou Z., Campos D.d.A.* Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China // *Nature*. 2005. V. 437. № 7060. P. 875–879.
- Witmer L.M.* The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity // *Soc. Vertebr. Paleontol. Mem.* 1997. V. 3. P. 1–73.
- Witton M.P.* Titans of the skies: azhdarchid pterosaurs // *Geol. Today*. 2007. V. 23. № 1. P. 33–38.
- Witton M.P., Naish D.* A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology // *PLoS ONE*. 2008. V. 3. № 5. P. e2271.
- Wellnhofer P.* Flugsaurierreste aus der Gosau-Kreide von Muthmannsdorf (Niederösterreich) - ein Beitrag zur Kierfermechanik der Pterosaurier // *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol.* 1980. Bd 20. S. 95–112.
- Wellnhofer P.* The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. L.: Salamander Books, 1991. 192 p.

Reconstruction of the Neck of *Azhdarcho lancicollis* and Lifestyle of Azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae)

A. O. Averianov

A computer reconstruction of isolated cervical vertebrae of *Azhdarcho lancicollis* from the Turonian of Uzbekistan allows three-dimensional model of the cervical region of the vertebral column of this animal. The relative length of cervical vertebrae (I + II < III < IV < V > VI > VII > VIII > IX) is the same as in pterodactyloids with short cervical vertebrae. An increase in neck length is provided mostly by the middle cervical vertebrae (IV–VI). In a neutral posture, the neck of azhdarchids was not straight, as often reconstructed, but S-shaped, with the maximum angles between the V–VI (20°), VI–VII (20°), and VIII–IX (17°) vertebrae. The feeding strategy of azhdarchids was probably similar to that of pelicans. In a search for prey, azhdarchids were soaring above the water surface of large inland or nearshore marine water bodies. Their prey (predominantly fish) was captured by the widely open mouth and fell into the throat sac, the presence of which is suggested by the spiral jaw joint. Prey was swallowed during the abrupt neck flexion in the posterior segment, which brought the head in an almost horizontal position. A storklike wading ecology for azhdarchids is less probable, because these clumsy on land animals were vulnerable to terrestrial predators.

Keywords: azhdarchid pterosaurs, neck reconstruction, paleobiology