

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/235806234>

[Superorder Pterosauria]

Chapter · January 2008

CITATION

1

READS

346

1 author:



[Alexander Averianov](#)

Russian Academy of Sciences

419 PUBLICATIONS 4,688 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Lagomorpha [View project](#)



Fossil chimaeriform fishes (Holocephali, Chimaeriformes): global diversity and evolution [View project](#)

Надотряд Pterosauria

А.О. Аверьянов

Принципы систематики и филогения. Птерозавры группа пресмыкающихся, приспособленных к полету, что наложило глубокий отпечаток на их морфологию. Плечевой пояс и передние конечности диспропорционально увеличены. Кости прочные и легкие, необычайно тонкостенные и пневматизированные, длинные кости конечностей полые внутри. Размеры варьируют от 0,3 до 12 м в размахе крыльев.

Активный полет птерозавров был возможен только при наличии у них достаточно высокого уровня метаболизма. Скорее всего, птерозавры, как современные птицы и летучие мыши, были теплокровными. Это подтверждается вероятным развитием у некоторых из них «волосообразного» покрова на теле. Такой покров предотвращал потерю метаболического тепла, что было актуально для птерозавров, имевших при сравнительно небольшой массе большую поверхность тела за счет летательной перепонки.

Птерозавры были способны как к активному машущему, так и к планирующему полету. Важнейшие морфологические адаптации птерозавров к полету включают облегчение скелета за счет редукции губчатой костной ткани и пневматизации костей; преобразование пояса передних конечностей в V-образный скапулокораконд, жестко сочлененный снизу с грудиной, а у меловых птеродактилоидов плотное приращение лопатки к нотаариуму; латеральный разворот гленоидной впадины, окостеневающую грудину с расширенной пластинкой и килем; резкое удлинение пясти и фаланг IV пальца кисти и формирование механизма складывания крыла при сгибании предплечья в локтевом суставе. Остальные фаланги «крылового» пальца были соединены суставами, допускавшими лишь очень незначительные сгибательно-разгибательные движения.

Находки последнего времени полных яиц с эмбрионами птерозавров в барреме Китая [Ji et al., 2004; Wang, Zhou, 2004] и альбе Аргентины [Chiappe et al., 2004] неопровержимо доказывают, что летающие ящеры были яйцекладущими животными, как другие рептилии и птицы. Яйца птерозавров, в отличие от яиц динозавров и птиц, были покрыты только кожистой оболочкой и потому

сохраняются в ископаемом состоянии лишь в исключительных условиях.

Первое упоминание о находке птерозавра в России принадлежит Э.Эйхвальду [Eichwald, 1868], указавшему *Pterodactylus cuvieri* из сеномана Курской губернии. Как показано Н.Н. Боголюбовым [1914], это ошибочное определение основано на надугловой кости ихтиозавра. Первой достоверной находкой птерозавра в Российской империи был фрагмент шейного позвонка крупного птеродактилоида, описанного как *Ornithostoma orientalis* [Боголюбов, 1914]. Лишь много позднее была определена принадлежность этого вида длинношеим беззубым аждархидам, и он был отнесен к роду *Bogolubovia* Nessov, 1989 [Несов, Ярков, 1989].

Важной была находка в 1933 году неполного скелета *Batrachognathus volans* в верхнеюрских «бумажных» сланцах хр. Каратау в Казахстане [Рябинин, 1948; Бахурина, 1988]. Скелеты другой формы, описанной как *Sordes pilosus*, обнаружены в этом же местонахождении в 1960-х годах [Шаров, 1966, 1971; Bakhurina, Unwin, 1995c]. Исключительная сохранность отпечатков *Sordes* позволила достоверно предположить наличие волосоподобного покрова у птерозавров и выяснить детали строения их летательной перепонки [Alexander, 1994; Unwin, Bakhurina, 1994, 1995; Bakhurina, Unwin, 1995a, b].

В конце 1940-х первые находки остатков птерозавров были сделаны в сеномане Саратовского Поволжья [Гликман, 1953; Хозацкий, 1995; Аверьянов, 2004, 2007a]. Сейчас фрагменты костей птерозавров известны также из альба – сеномана Белгородской, Воронежской и Тамбовской обл., сеномана и кампана Волгоградской обл., кампана Саратовской и Пензенской обл. [Бажанов, Еремин, 1977; Несов и др., 1988; Несов, 1990; Аверьянов, 2004; 2007а, б; Аверьянов, Ярков, 2004; Аверьянов и др., 2005; Averianov et al., 2005]. В 1960–1980-х большая коллекция остатков птерозавров была собрана из раннемелового местонахождения Татал в Западной Монголии [Меркулова, 1980; Бахурина, 1982, 1983, 1986, 1989]. По материалам из верхнего мела Узбекистана было установлено новое семейство гигантских беззубых птерозавров *Azhdarchidae* [Несов, 1984, 1989, 1991а–в, 1997;

Padian, 1986; Несов, Ярков, 1989]. В последнее время зубы птерозавров обнаружены в средней юре Киргизии и Красноярского края, в нижнем мелу Бурятии, Красноярского края и Кемеровской обл., в альбе – сеномане Узбекистана [Аверьянов и др., 2003а; Лещинский и др., 2003; Averianov et al., 2004; Аверьянов, 2007а].

Птерозавры относятся к инфраклассу архозавров (Archosauria), рядом исследователей (см. [Sereno, 1991]) разделенного на две группы: Crurotarsi (Thecodontia и Crocodilia) и Ornithodira. Ornithodira включают Pterosauromorpha (*Scleromochlus* Woodward, 1907 и надотряд Pterosauria) и Dinosauromorpha (Lagosuchidae и динозавры). *Scleromochlus* – небольшое животное с длиной черепа ~3 см из верхнего триаса Шотландии, долгое время рассматривавшееся в качестве одного из возможных предков птерозавров [von Huene, 1914; Хозацкий, Юрьев, 1964; Gauthier, 1986; Padian, 1984а, 1997]. Однако переизучение старых и открытие новых экземпляров *Scleromochlus* показало, что этот род занимает внешнее филогенетическое положение по отношению к Ornithodira [Benton, 1999]. По мнению С. Беннетта [Bennett, 1996а], гипотеза о сестринских отношениях Pterosauria и Dinosauria основана большей частью на признаках строения задних конечностей, связанных с бипедальной локомоцией. Если исключить эти признаки из анализа, птерозавры окажутся одной из далеких внешних групп архозавров: сестринской группой для таксона Erythrosuchidae + Proterochampsidae + *Euparkeria* + Archosauria.

До последнего времени в систематике птерозавров преобладал типологический подход. Традиционно они делились на два отряда (или подотряда) Rhamphorhynchoidei (или Rhamphorhynchoidea) и Pterodactyloidei (или Pterodactyloidea), каждый из которых подразделялся на несколько семейств. В наиболее разработанном виде такая классификация представлена в сводке П. Велнхофера [Wellnhofer, 1978]. За последнее десятилетие, однако, появились работы с попыткой филогенетического (кладистического) анализа птерозавров [Howse, 1986; Unwin, 1995а, 2003; Kellner, 1995, 2003; Unwin, Lü, 1997; Unwin et al., 1997, 2000]. Предложенная схема (рис. 1) основана на обобщении этих данных.

Филогенетический анализ отряда Rhamphorhynchoidea показывает его парафилетический статус. Наиболее примитивные из известных птерозавров объединяются в семейство Eudimorphodontidae Wellnhofer, 1978, которое включает *Eudimorphodon* Zambelli, 1973 из позднего триаса (норий) Италии и Гренландии и *Austriadactylus* Dalla Vecchia, Wild, Nore et Reitner, 2002 из нория Австрии. Следующую кладу «рамфоринхоидов» образует семейство Dimorphodontidae Seeley, 1870, объединяющее два

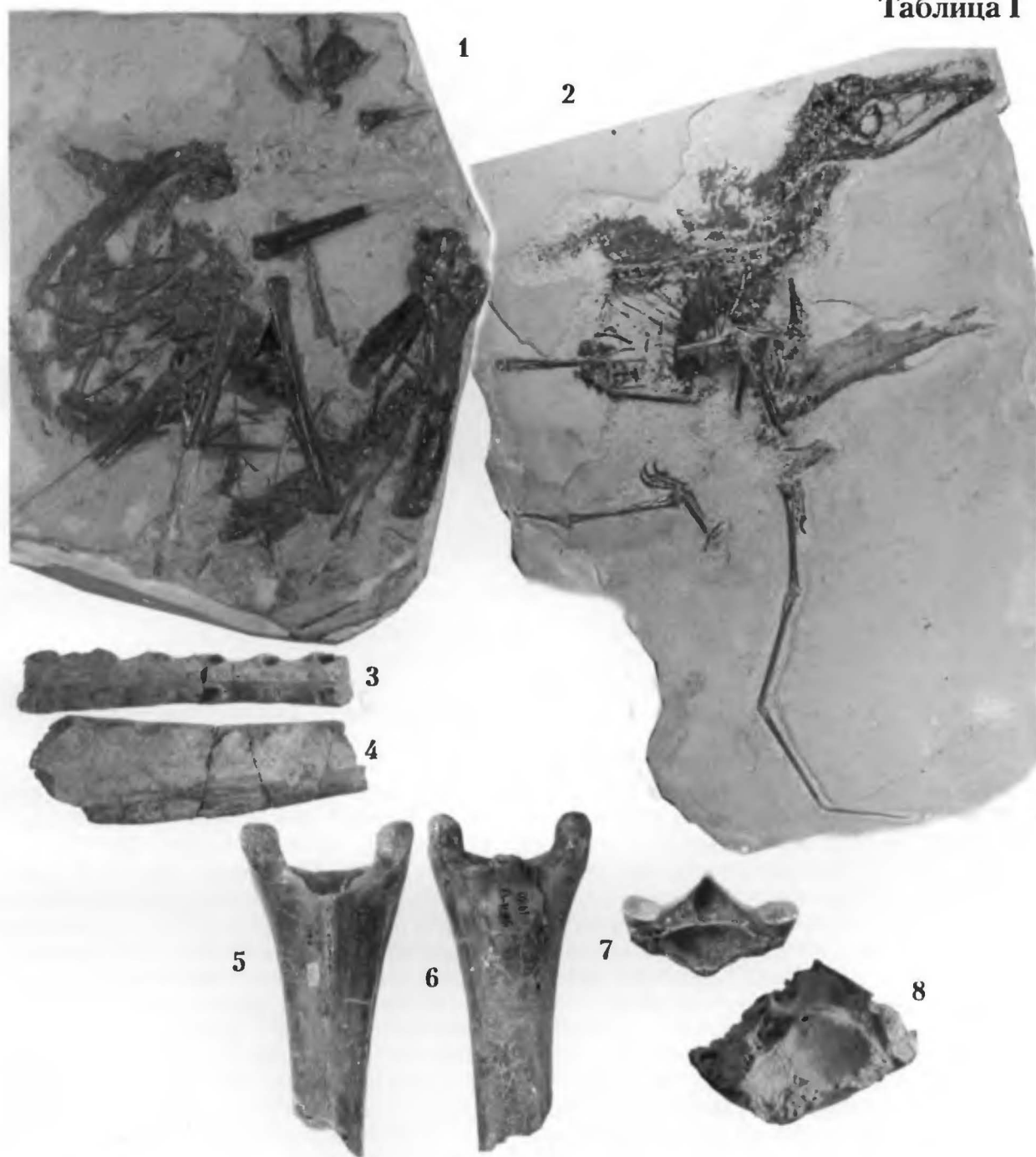
рода: *Dimorphodon* Owen, 1858 из нижней юры (геттанг) Великобритании и нижней – средней юры Мексики и *Peteinosaurus* Wild, 1978 из верхнего триаса (норий) Италии. К диморфодонтидам может быть близок *Preondactylus* Wild, 1984 из нория Италии. Это сравнительно крупный «рамфоринхоид» с размахом крыльев 1,5 м и гетеродонтной зубной системой, но с одновершинными коронками зубов. В верхней челюсти под ноздрей и анторбитальным окном расположены три увеличенных зуба.

Одной из наиболее ранних филогенетических ветвей птерозавров были Anurognathidae F. von Nopcsa, 1928. Они обособились от примитивных птерозавров еще, видимо, в триасе и быстро специализировались в направлении питания насекомыми в воздухе.

Семейство Campylognathoididae Wellnhofer, 1978 включает единственный род *Campylognathoides* Strand, 1928 из ранней юры (тоар) Германии [Quenstedt, 1858; Plieninger, 1895; Wellnhofer, 1974; Wild, 1975; Wellnhofer, Vahldiek, 1986]. В него входят птерозавры с размахом крыльев от 1,0 до 1,8 м, с довольно коротким черепом и очень крупными глазами.

Ветвь Rhamphorhynchidae Seeley, 1870, по-видимому, представляет монофилетическую группу. Rhamphorhynchinae Seeley, 1870 и Scaphognathinae Hooley, 1913, возможно, несколько отличались по стратегии питания. Представители рода *Harpactognathus* Carpenter, Unwin, Cloward, Miles et Miles, 2003 из титона Вайоминга, США, видимо, были одними из крупнейших рамфоринхов, достигавших 2,5 м в размахе крыльев. Для *Sordes* Sharov, 1971 и *Pterorhynchus* Czerkas et Ji, 2002 известны отпечатки мягких тканей, летательной перепонки и волосоподобного покрова, покрывавшего тело. К рамфоринхидам может относиться *Comodactylus* Galton, 1981 из верхней юры (титон) Вайоминга, США, известный только по изолированной очень крупной IV пястной кости. Он является одним из крупнейших птерозавров юрского периода, его реконструируемый размах крыльев составляет 2,5 м.

Отряд Pterodactylida – крупная группа, объединяющая меловых и некоторых юрских птерозавров (рис. 1). Он включает монофилетических Ornithocheiroidea Seeley, 1870; Ctenochasmatoidea F. von Nopcsa, 1928; Dsungaripteroidea Young, 1964 и Azhdarchoidea Nessov, 1984. К этому отряду принадлежит род *Pterodactylus* Cuvier, 1809 – старейший по времени описания птерозавр. Род традиционно включал несколько видов мелких и средних по размерам примитивных птеродактилоидов из титона Германии (Зольнгофен). Статистический анализ этой выборки показал, что к роду относили молодых особей шести родов трех семейств [Unwin, 1995b; Benett, 1996b]. В роде *Pterodactylus* Cuvier,



Фиг. 1. *Batrachognathus volans* Riabinin, 1948; голотип ПИН, № 52-2, неполный скелет на породе (x0,8); местонахождение Аулиэ, Чимкентская обл., Казахстан; карабастауская свита, оксфорд киммеридж, верхняя юра.

Фиг. 2. *Sordes pilosus* Sharov, 1971; голотип ПИН, № 2585/3, скелет с отпечатками покровов тела и летательной перепонки (x0,45); местонахождение Аулиэ, Чимкентская обл., Казахстан; карабастауская свита, оксфорд киммеридж, верхняя юра.

Фиг. 3–4. *Coloborhynchus* sp. 2; экз. ZIN PH, № S50-1, фрагмент нижней челюсти в области мандибулярного симфиза: 3 – вид сверху, 4 – вид сбоку; местонахождение Саратов-I, г. Саратов, Саратовская обл., Россия; верхний сеноман, верхний мел.

Фиг. 5–7. *Azhdarcho lancicollis* Nesson, 1984; голотип ЦНИГРмузей, № 1/11915, передняя часть 5-го шейного позвонка: 5 – вид сверху, 6 – вид снизу, 7 – вид спереди (x0,7); местонахождение Джаракудук, Навоийский вило-ят, Узбекистан; биссектинская свита, средний верхний турон, верхний мел.

Фиг. 8. *Aralazhdarcho bostobensis* Averianov, 2007; голотип ZIN PH, № 9/43, передний фрагмент 5-го или 6-го шейного позвонка, вид спереди (x0,5); местонахождение Шах-Шах, Кзыл-Ординская обл., Казахстан; бостобинская свита, сантон нижний кампан, верхний мел.

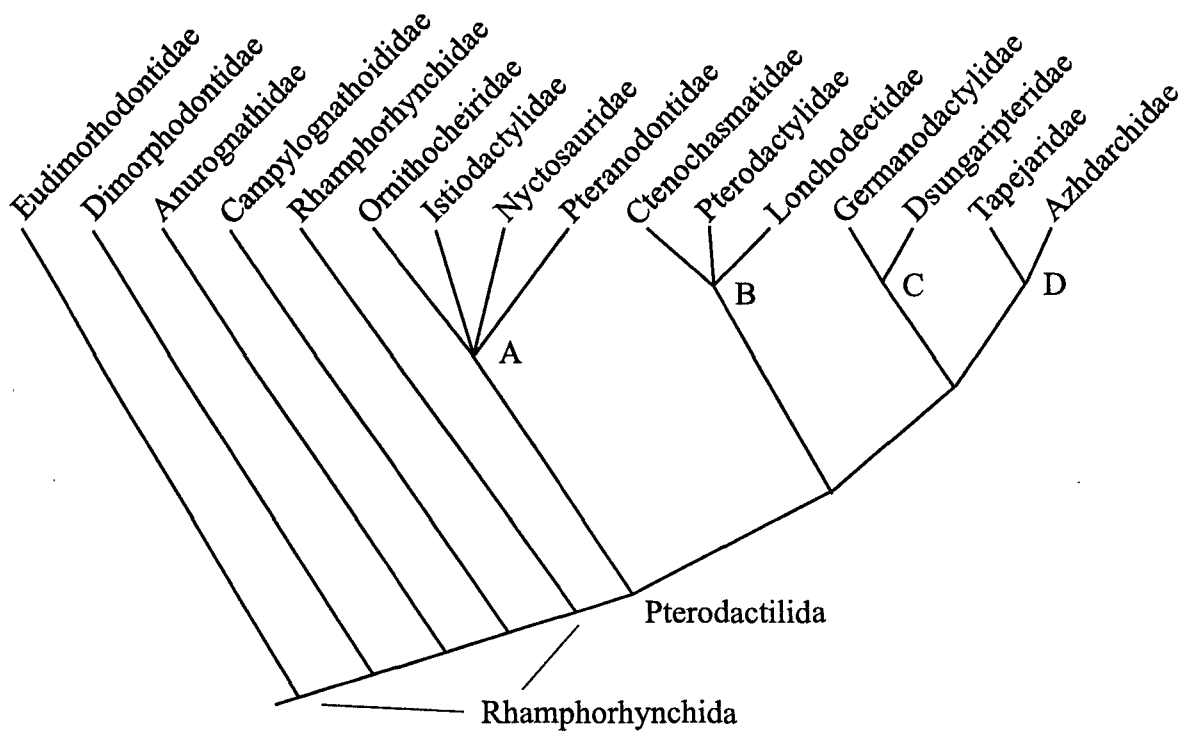


Рис. 1. Филогения птерозавров. Обозначения: А – Ornithocheiroidea; В – Ctenochasmatoidea; С – Dsungaripteroidea; D – Azhdarchoidea

1809 остаются только типовой вид *P. antiquus* Sömmerring, 1812 (= *P. kochi* H. von Meyer, 1859) и «*Pterodactylus*» *longicollum* H. von Meyer, 1854. В семействе Pterodactylidae остается род *Cycnorhamphus* Seeley, 1870. Роды *Ctenochasma* H. von Meyer, 1852 (включает «*Pterodactylus*» *elegans* Wagner, 1861) и *Gnathosaurus* H. von Meyer, 1834 (включает «*Pterodactylus*» *micronyx* H. von Meyer, 1856) переходят в семейство Ctenochasmidae F. von Nopcsa, 1928, а род *Germanodactylus* Young, 1964 – в семейство Germanodactylidae Young, 1964. Соответственно, зольнгофенские птеродактилиды не являются мелкими примитивными птеродактилоидами, во многом переходными от рамфоринхов, как думали раньше. Их «примитивные» особенности это ювенильные черты, исчезающие на поздних стадиях онтогенеза. Иной вариант ревизии титонских птеродактилоидов был предложен С. Жови [Jouve, 2004].

Диагноз. Скелет пневматизирован, трубчатые кости полые, тонкостенные. Длина черепа не менее 50% длины предкрестцового отдела позвоночника. Наружные ноздри расположены позади последнего премаксиллярного зуба (реверсировано у Anurognathidae). Задний отросток предчелюстных костей длинный, простирается назад дальше наружных ноздрей и контактирует с лобной костью.

Квадратно-скуловая кость не контактирует с чешуйчатой. Отверстия хоан расположены в задней части небных костей. Верхнечелюстная кость не участвует в образовании края хоан. Нижняя челюсть без наружных отверстий. Шейные позвонки процельные. В крестцовом отделе не менее четырех позвонков. Коракоид удлинённый, не менее 3/4 длины лопатки. Коракоид сочленяется вентрально с грудиной. Коракоидное отверстие отсутствует. Гленоидная впадина плечевой кости ориентирована латерально. Передние конечности не менее чем вдвое длиннее задних. В запястье развит медиальный карпально-птероидный комплекс. В запястье не более двух проксимальных запястных костей. Первая пястная кость равна по длине 2-й и 3-й пястным костям. 4-я пястная кость гипертрофированная. IV палец кисти сильно удлинён. Предпоследние фаланги кисти и стопы удлинённые. Преацетабулярный отросток подвздошной кости длинный и тонкий, длиннее постацетабулярного отростка. Препубис имеется. Головка бедренной кости шарообразной формы, отделена от диафиза более тонкой шейкой. Четвёртый трохантер бедренной кости отсутствует. Длина первой плюсневой кости не менее 85% длины III плюсневой кости.

Состав. Отряды Rhamphorhynchida и Pterodactylida.

Классификация надотряда противоречащая, но и не полностью изоморфная филогенетической гипотезе, представляется следующей:

Надотряд Pterosauria

Отряд Rhamphorhynchida

Семейство Eudimorphodontidae Wellnhofer, 1978

Семейство Dimorphodontidae Seeley, 1870

Семейство Anurognathidae F. von Nopcsa, 1928

Семейство Campylognathoididae Wellnhofer, 1978

Семейство Rhamphorhynchidae Seeley, 1870

Подсемейство Rhamphorhynchinae Seeley, 1870

Подсемейство Scaphognathinae Hooley, 1913

Отряд Pterodactylida

Надсемейство Ornithocheiroidea Seeley, 1870

Семейство Istiodactylidae Howse et al., 2001

Семейство Ornithocheiridae Seeley, 1870

Семейство Nyctosauridae Nicholson et Lydekker, 1889

Семейство Pteranodontidae Marsh, 1876

Надсемейство Ctenochasmatoidea F. von Nopcsa, 1928

Семейство Pterodactylidae Bonaparte, 1838

Семейство Lonchodectidae Unwin, 2001

Семейство Ctenochasmatidae F. von Nopcsa, 1928

Надсемейство Dsungaripteroidea Young, 1964

Семейство Germanodactylidae Young, 1964

Семейство Dsungaripteridae Young, 1964

Надсемейство Azhdarchoidea Nessov, 1984

Семейство Tapejaridae Kellner, 1989

Семейство Azhdarchidae Nessov, 1984

Отряд Rhamphorhynchida

Pterodermata: [Seeley, 1891, p. 255; von Zittel, 1932, p. 416; Kuhn, 1967, S. 24].

Rhamphorhynchoidea: [Plieninger, 1901, S. 90; Hooley, 1913, p. 412, 416, 417; von Nopcsa, 1928, p. 188; Kuhn, 1937, S. 117; de Saint-Seine, 1955, p. 967; Romer, 1956, p. 641; Kuhn, 1967, S. 24; Müller, 1968, S. 356; Wellnhofer, 1978, S. 32; 1980, S. 64].

Scaphognathoidea: [Hooley, 1913, p. 412, 415, 417].

Rhamphorhynchoidei: [Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 594].

Диагноз. Носовое и преорбитальное отверстия разделены. Шея короткая, не более восьми коротких позвонков. Атлант и эпистрофей не срастаются. Шейные позвонки с хорошо развитыми парапофизами, диапофизами и шейными ребрами. В крестце не более четырех позвонков. Хвост длинный, до 40 позвонков (кроме Anurognathidae). Гленоидная впадина для плечевой кости образована большей частью или исключительно лопаткой. IV пястная кость короткая, по длине менее половины

предплечья. Предлобковая кость тонкая, палочковидная. Малая берцовая кость не редуцирована. V палец стопы поддерживал уropатагиум, длинный, отставлен в сторону, с короткой плюсневой костью и длинными 1-й и 2-й фалангами.

‡ **Состав.** Семейства Eudimorphodontidae Wellnhofer, 1978; поздний триас Европы; Dimorphodontidae Seeley, 1870; поздний триас – ранняя (возможно, и средняя) юра Европы и Северной Америки; Anurognathidae F. von Nopcsa, 1928; средняя юра – ранний мел Европы и Азии; Campylognathoididae Wellnhofer, 1978; ранняя юра Европы; Rhamphorhynchidae Seeley, 1870; ранняя – поздняя юра Европы, Азии и Северной Америки (возможно, и ранний мел Азии).

Семейство Anurognathidae F. von Nopcsa, 1928

Anurognathidae: [von Nopcsa, 1928, p. 188; Kuhn, 1937, S. 117; 1967, S. 30; Young, 1964, p. 252; Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 597; Wellnhofer, 1978, S. 42; 1980, S. 86; Unwin et al., 2000, p. 184; Dalla Vecchia, 2002, p. 12; Wang et al., 2002, p. 226; Unwin, 2003, p. 176.

Asiaticognathidae: Kellner, 2003, p. 111].

Типовой род – *Anurognathus* Döderlein, 1923.

Диагноз. Мелкие рамфоринхи с длинными крыльями, 0,5–0,9 м в размахе. Череп короткий, высокий, широкий, легко построенный, с большими краниальными отверстиями. Предчелюстные кости сросшиеся, Т-образной формы, с тремя зубами в каждой ветви. Верхнечелюстная кость L-образной формы, с очень коротким премаксиллярным отростком. В верхнечелюстной кости не более восьми зубов. Небные кости сильно редуцированы, тонкие, V-образной формы. Зубные кости не сращены в симфизе. Зубы короткие, конические, с заостренными и загнутыми назад вершинками. Зубы в челюстях разделены большими диастемами и почти не варьируют по размерам. Шея укорочена по сравнению с другими рамфоринхоидами. Шейные ребра отсутствуют. Грудной и крестцовый отделы позвоночника укороченные, их длина не превышает длину предплечья. 12 грудных позвонков. Хвост резко укорочен, хвостовых позвонков не более 11. В III пальце кисти только три фаланги. Первая фаланга крыла (IV-1) длиннее предплечья. Вторая фаланга крыла (IV-2) длиннее или примерно равна по длине предплечью. Когтевые фаланги на пальцах I–III кисти крупные, серповидно изогнутые, примерно в 1,5 раза длиннее когтевых фаланг стопы. 4-я пястная кость короткая, ~33% длины плечевой кости.

Состав. Роды *Anurognathus* Döderlein, 1923; титон Германии; *Batrachognathus* Riabinin, 1948; оксфорд – киммеридж Казахстана; *Dendrorhynchoides*

Ji et al., 1999 (= *Dendrorhynchus* Ji et Ji, 1998, nom. praecur.), баррем пров. Ляонин, Китай; *Jeholopterus* Wang et al., 2002; баррем Автономного района Внутренняя Монголия, Китай.

Род *Batrachognathus* Riabinin, 1948

Batrachognathus: [Рябинин, 1948, с. 86; Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 598; Wellnhofer, 1978, S. 43; 1980, S. 88; Bakhurina, Unwin, 1995c, p. 19; Unwin, Bakhurina, 2000, p. 423].

Типовой вид – *Batrachognathus volans* Riabinin, 1948.

Диагноз. На верхнечелюстной кости не менее восьми зубов. Вершины коронок зубов загнуты назад. Задние конечности сравнительно короткие, всего в 1,5–1,6 раза длиннее плеча.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Ранее предложенные диагнозы батрахогната [Рябинин, 1948; Хозацкий, Юрьев, 1964] составлены из признаков, общих для всех анурогнатид или даже всех рамфоринхов [Бахурина, 1988; Bakhurina, Unwin, 1995a; Unwin, Bakhurina, 2000]. Род, видимо, наиболее близок к *Anurognathus* из титона Германии. Оба таксона известны по очень неполным скелетам, из-за чего характер их отличий не ясен. На голотипе *B. volans* видны восемь зубов в верхнечелюстной кости, еще несколько зубов могут быть закрыты зубной костью; у анурогната всего пять максиллярных зубов. Однако число зубов у птерозавров может меняться в онтогенезе.

Batrachognathus volans Riabinin, 1948

Табл. I, фиг. 1

Batrachognathus volans: [Рябинин, 1948, с. 86, табл. 1; Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 598, рис. 658; Wellnhofer, 1978, S. 43, Abb. 26; 1980, S. 88, Abb. 71; 1991, p. 101; Бахурина, 1988, с. 132; Несов, 1990, с. 7; Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 215, fig. 5; Unwin et al., 1997, p. 87; Unwin, Bakhurina, 2000, p. 423, fig. 21.3; Dalla Vecchia, 2002, p. 12, fig. 4, 6 B, 7 B].

Голотип – ПИН, №52-2, фрагментарный скелет с хорошо сохранившимся черепом; местонахождение Аулиэ, близ дер. Михайловка (= Кочкарата), хр. Каратау, 100 км северо-восточнее г. Чимкента, Чимкентская обл., Казахстан; карабастауская свита, оксфорд – киммеридж, верхняя юра.

Материал. Голотип; экз. ПИН, №2585/4а, фрагментарный скелет с разрушенным черепом и отпечатками мягких тканей.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Anurognathidae gen. indet.

Рамфоринх: [Бахурина, 1989, с. 18].

?Anurognathid: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 206, fig. 2; Unwin, 1996, p. 298; Unwin et al., 1997, p. 80].

Bakhar anurognathid: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 424].

Pterosaur: [Watabe et al., 2003, p. 108A].

Экз. без № (коллекция обозначена как «JSMP (PIN)»: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 424]), кости крыла не крупного птерозавра с размахом крыла 0,3–0,4 м; местонахождение Бахар, аймак Баянхонгол (= Баянхонгор), Монголия; верхняя часть свиты Бахар [Bakhurina, Unwin, 1995a; Unwin, 1996] или слой Орцар [Watabe et al., 2003]; средняя [Bakhurina, Unwin, 1995a; Unwin, 1996] или средняя – верхняя юра [Watabe et al., 2003].

Семейство Rhamphorhynchidae Seeley, 1870

Rhamphorhynchoe: [Seeley, 1870, p. 110].

Rhamphorhynchidae: [Lydekker, 1888, p. 27; Seeley, 1891, p. 255; Hooley, 1913, p. 416, 417; von Nopcsa, 1928, p. 188; von Zittel, 1932, p. 418; Kuhn, 1937, S. 117; de Saint-Seine, 1955, p. 970; Romer, 1956, p. 642; Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 596; Young, 1964, p. 252; Kuhn, 1967, S. 26; Müller, 1968, S. 360; Wellnhofer, 1975, S. 133; 1978, S. 33; 1980, S. 68; Unwin, 2003, p. 156].

Диагноз. Предглазничная часть черепа длинная. Глазница превышает по размерам другие черепные отверстия. Носовое и предглазничное отверстия примерно равны по размерам. Зубы крупные, немногочисленные и редко посаженные. Менее 11 пар роstralных зубов. В крестце три-четыре позвонка. Дельтовидный гребень плечевой кости со сжатым основанием и дистальным расширением. Локтевая кость длиннее любого другого элемента конечностей. Лобковая и седалищная кости сращены в лобково-седалищную пластинку. V палец стопы с короткой плюсневой костью и длинными фалангами V-1 и V-2.

Состав. Подсемейства Rhamphorhynchinae Seeley, 1870; ранняя – поздняя юра Европы, Азии и Северной Америки; Scaphognathinae Hooley, 1913; поздняя юра Европы, Азии и Северной Америки (возможно, также ранний мел Азии).

Подсемейство Rhamphorhynchinae Seeley, 1870

Rhamphorhynchoe: [Seeley, 1870, p. 110].

Rhamphorhynchinae: [von Nopcsa, 1928, p. 188; Kuhn, 1967, S. 28; Wellnhofer, 1975, S. 133; 1978, S. 34; 1980, S. 69; Unwin, 2003, p. 177].

Pteromonodactylidae: [Теряев, 1967, с. 41].

Parapsicephalinae: [Kuhn, 1967, S. 26].

Angustinarapterinae: [He et al., 1983, p. 27].

Типовой род – *Rhamphorhynchus* H. von Meyer, 1847.

Диагноз. Дорсальный край анторбитального окна расположен на уровне вентрального края ноздри. Ширина анторбитального окна вдвое превышает его высоту. Передние концы зубных костей сращены в короткий ковшеобразный симфиз с длинными передними зубами. Передний конец, по крайней мере нижней челюсти, без зубов. Передние зубы наклонены вперед. Фаланги IV пальца кисти составляют по длине 63% или более общей длины крыла. На задней стороне фаланг IV («крылового») пальца кисти имеется продольная борозда.

Состав. *Rhamphorhynchus* H. von Meyer, 1847; титон Германии; *Dorygnathus* Wagner, 1860 (= *Parapsicephalus* Arthaber, 1919); тоар Германии и Великобритании; *Rhamphocephalus* Seeley, 1880 (= *Dolichorhamphus* Seeley, 1885; = *Pteromonodactylus* Тегуаев, 1967); бат Великобритании; *Nesodactylus* Colbert, 1969; оксфорд Кубы; *Angustinaripterus* He et al., 1983; средняя юра (?келловей) пров. Сычуань, Китай; ?*Casiburpteryx* Gasparini et al., 2004; оксфорд Кубы.

Замечания. В роде *Rhamphorhynchus* раньше выделялось от 5 до 17 видов, известных из зольнгофенских литографских сланцев. В последнее время показано, что эти номинальные «виды» представляют собой разные возрастные стадии одного биологического вида, *R. muensteri*, взрослые экземпляры которого достигали 1,8 м в размахе крыльев [Bennett, 1995; Unwin, 1995b].

Rhamphorhynchinae gen. indet.

Птерозавр: [Несов, 1984, с. 50; Несов и др., 1987, с. 46].

Небольшой птерозавр: [Несов, 1990, с. 7].

Rhamphorhynchidae: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 217].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 428].

Rhamphorhynchinae indet.: [Averianov et al., 2004, p. 138, fig. 2].

Экз. ZIN PH, №1–3, 23–25, 37–42, изолированные зубы; местонахождение Сарыкамышсай, правый берег руч. Сарыкамышсай, левого притока р. Нарын, Джалал-Абадская обл., Киргизия; балабансайская свита, келловей, средняя юра.

Замечания. Л.А. Несов [1990, с. 7] указал для данного местонахождения симфизную часть челюсти небольшого птерозавра с мелкими, относительно близко расположенными зубами, наклоненными вперед и наружу, и отнес эту находку к ?Anurognathidae. Н.Н. Бахурина и Д. Анвин [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 217] отметили, что фрагмент не может принадлежать анурогнатиду, поскольку зубные кости не срастаются в симфизе; по их мнению, он может принадлежать Rhamphorhynchidae. Этот образец был утерян, но, судя по зарисовке в полевом дневнике Л.А. Несова за 1985 год, это была

маленькая челюсть, длина симфиза ~5 мм, передняя часть ложкообразной формы с пятью тесно расположенными зубами вдоль каждого края. Челюсть напоминает таковую у *Rhamphocephalus*, отличаясь более тесно посаженными зубами с очень маленькими диастемами, что, впрочем, может быть ювенильным признаком.

Подсемейство Scaphognathinae Hooley, 1913

Scaphognathidae: [Hooley, 1913, p. 415, 417; Young, 1964, p. 252; von Nopcsa, 1928, p. 188; Kuhn, 1967, S. 26; Wellnhofer, 1978, S. 38; 1980, S. 78; Carpenter et al., 2003, p. 46; Unwin, 2003, p. 177].

Типовой род – *Scaphognathus* Wagner, 1861.

Диагноз. Озубление редуцировано: девять или менее пар зубов в верхней челюсти и шесть или менее пар в нижней челюсти. Зубы широко расставлены и вертикально посажены. Нижние зубы наклонены назад, кроме 1-й пары. Крыло сравнительно короткое, каждая из фаланг крыла не длиннее предплечья. Фаланга IV-1 крыла короче фаланг IV-2 и IV-3. Фаланга V-2 стопы в форме бумеранга.

Состав. *Scaphognathus* Wagner, 1861; титон Германии; *Sordes* Sharov, 1971; оксфорд – киммеридж Казахстана; *Harpactognathus* Carpenter et al., 2003; титон Вайоминга, США; ?*Pterorhynchus* Czerkas et Ji, 2002; баррем пров. Ляонин, Китай.

Замечания. *Harpactognathus* описан по фрагменту ростра со срединным костным гребнем. Это был один из крупнейших рамфоринхов, достигавший 2,5 м в размахе крыльев. *Scaphognathus* (размах крыльев 0,9 м) известен всего по двум отпечаткам из зольнгофенского известняка, один из которых вообще первая находка птерозавра. Возможно, к скафогнатидам относится *Pterorhynchus* из баррема Китая, для которого характерен необычный для «рамфоринхоидов» высокий костный гребень на черепе [Czerkas, Ji, 2002].

Род *Sordes* Sharov, 1971

Sordes: [Шаров, 1971, с. 104; Wellnhofer, 1978, S. 39; 1980, S. 82; Bakhurina, Unwin, 1995c, p. 19; Unwin, Bakhurina, 2000, p. 424].

Типовой вид – *Sordes pilosus* Sharov, 1971.

Диагноз. В верхней челюсти семь зубов. Хвост без ромбовидной кожной складки (балансира) на конце. I–III пальцы кисти равны по длине. Имеется рудиментарная когтевидная фаланга V-5 крыла. Фаланга IV-4 стопы по длине превышает суммарную длину фаланг IV-1, IV-2 и IV-3.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Для *Sordes* обычно указывают три фаланги в V пальце кисти [Шаров, 1971; Welln-

hofer, 1978, 1980], что резко отличает этот таксон от остальных птерозавров, имевших не более двух фаланг на этом пальце. Скорее всего, у сордеса, как и у скафогната [Wellnhöfer, 1975, Abb. 36d], была длинная, изогнутая бумерангом фаланга V-2, трещина на месте излома которой была принята за границу между фалангами V-2 и V-3. Отсутствие балансира на хвосте может быть признаком Scaphognathinae (для *Scaphognathus* отпечатки кожной перепонки неизвестны).

Sordes pilosus Sharov, 1971

Рис. 2; табл. I, фиг. 2

Sordes pilosus: [Шаров, 1971, с. 105, рис. 1, табл. 4, 5; Wellnhöfer, 1978, S. 39, Abb. 23; 1979, S. 23, Bild 12; 1980, S. 83, Abb. 37, 66; 1991, p. 101, 102, 104, 164; Langston, 1981, p. 99; Бахурина, 1986, с. 33, 34; Несов, 1990, с. 7; Alexander, 1994, p. 12, fig. 1; Unwin, Bakhurina, 1994, p. 62, fig. 1–3; 2000, p. 424, fig. 21.4; Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 211, fig. 6, 7; Peters, 1995, p. 315, fig. a, b; Unwin et al., 1997, p. 46, fig. 3].

Голотип – ПИН, №2585/3, почти полный скелет с сохранившимися отпечатками покровов тела и летательной перепонки; местонахождение Аулиэ, близ д. Михайловка (=Кочкарата), хр. Каратау, в 100 км северо-восточнее г. Чимкента, Чимкентская обл., Казахстан; карабастауская свита, оксфорд – киммеридж, верхняя юра.

Материал. Голотип; экз. ПИН, №2470/1, неполный скелет; экз. ПИН, №104/73, №2585/3, 25, 36, 37, неполные скелеты разной степени сохранности.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Rhamphorhynchida fam. indet.

Pterodactylus: [Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 600; Несов, 1990, с. 7].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 217].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 428].

Экз. ПИН, №5244/1, фрагмент плечевой кости; бассейн р. Кама, Россия; морские верхнеюрские отложения.

Отряд Pterodactylida

Pteranodontia: [Marsh, 1876, p. 507; Lydekker, 1888, p. 3].

Ornithocheiroidea: [Seeley, 1891, p. 255; von Zittel, 1932, p. 419].

Pterodactyloidea: [Plieninger, 1901, S. 90; Hooley, 1913, p. 412, 416, 417; von Nopcsa, 1928, p. 188; Kuhn, 1937, S. 116; de Saint-Seine, 1955, p. 972; Romer, 1956, p. 642; Kuhn, 1967, S. 32; Müller, 1968, S. 364; Wellnhöfer, 1978, S. 44; 1980, S. 88; Bennett, 1994, p. 18, 51; Unwin, 1995a, p. 72; 2003, p. 158; Unwin, Lü, 1997, p. 203].

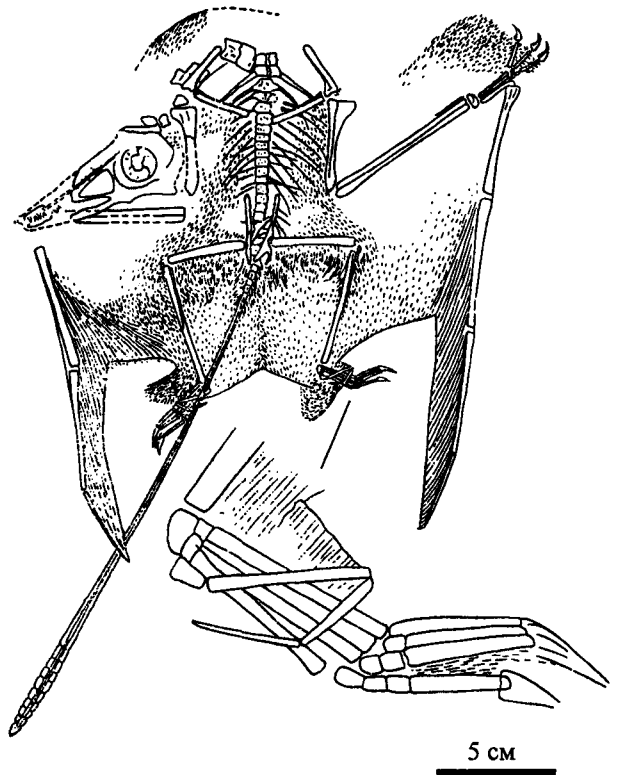


Рис. 2. *Sordes pilosus* Sharov, 1971. Скелет (голотип ПИН, №2585/3), положение на породе (по [Шаров, 1971, рис. 1]); местонахождение Аулиэ, близ д. Михайловка (=Кочкарата), Чимкентская обл., Казахстан; карабастауская свита, оксфорд – киммеридж, верхняя юра

Pterodactyloidei: [Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 599].

Ornithocheira: [Kuhn, 1967, S. 32].

Eupterodactyloidea: [Bennett, 1994, p. 18, 52].

Диагноз. Носовое и предглазничное отверстия соединены в назоанторбитальное окно. Квадратная кость отклоняется на 135° – 165° от горизонтальной плоскости черепа. Базиптеригонидные отростки сращены медиально. В шейном отделе 7–9 шейных позвонков, увеличение числа позвонков происходит путем «цервикализации» первых двух спинных позвонков. Парапофизы и диапофизы редуцированы, шейные ребра утрачены у I–VII шейных позвонков («шейные ребра» 8-го и 9-го шейных позвонков видоизмененные грудные ребра этих «цервикализированных» первых спинных позвонков). Атлант и эпистрофей срастаются, по крайней мере у взрослых особей. У крупных форм четыре–шесть передних спинных позвонков срастаются в нотаариум. В крестцовом отделе шесть–десять позвонков, у продвинутых форм образуется синсакрум за счет «сакрализации» последних трех спинных и первых хвостовых позвонков. Хвост укорочен, содержит не более 15 позвонков. Гленоидная впадина для плечевой кости в равной степени

образована лопаткой и коракоидом. В запястье сохраняются один проксимальный и два дистальных элемента. IV пястная кость удлинена, не менее 80% длины плечевой кости. Птероид удлинённый, тонкий. V палец стопы редуцирован, включает плюсневую кость и одну короткую фалангу или только плюсневую кость.

Состав. Надсемейства Ornithocheiroidea Seeley, 1870; Ctenochasmatoidea F. von Nopcsa, 1928; Dsungaropteroidea Young, 1964; Azhdarchoidea Nessov, 1984.

Надсемейство Ornithocheiroidea Seeley, 1870

Ornithocheiroidea: [Seeley, 1891, p. 255; Bennett, 1994, p. 18, 55; Unwin, 1995a, p. 72; 2003, p. 159; Unwin, Lü, 1997, p. 203].

Типовой род – *Ornithocheirus* Seeley, 1870.

Диагноз. Задний край назоанторбитального окна вогнутый. Нотариум имеется. Коракоид заметно превышает лопатку по длине. Дельтовидный гребень плечевой кости «перекрученный» (кроме Nyctosauridae). Имеется пневматическое отверстие на вентральной стороне проксимального конца плечевой кости (кроме Nyctosauridae). Дистальный конец плечевой кости треугольной формы (кроме Nyctosauridae). «Орнитохейроидное» строение запястья. Редукция проксимальных концов I–III пястных костей. Бедренная кость с мощными шейкой и головкой, которые отклонены от длинной оси кости под углом <math>< 30^\circ</math>. Дистальный конец бедренной кости развернут медиально.

Состав. Семейства Istiodactylidae Howse et al., 2001; ранний мел Европы и Азии; Ornithocheiridae Seeley, 1870; ранний – поздний мел Европы, Азии, Северной и Южной Америки; Nyctosauridae Nicholson et Lydekker, 1889; поздний мел Северной и Южной Америки; Pteranodontidae Marsh, 1876; поздний мел Северной Америки (возможно, также ранний мел Европы, Азии и Австралии).

Семейство Ornithocheiridae Seeley, 1870

Ornithocheiridae: [Seeley, 1870, p. 110].

Ornithocheiridae: [Seeley, 1891, p. 255; Williston, 1903, p. 158; Hooley, 1913, p. 412, 416, 417; 1914, p. 557; von Zittel, 1932, p. 420; Kuhn, 1937, S. 117; de Saint-Seine, 1955, p. 974; Romer, 1956, p. 644; Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 601; Young, 1964, p. 252; Kuhn, 1967, S. 42; Müller, 1968, S. 368; Wellnhofer, 1978, S. 55; 1980, S. 106; Buffetaut, Wellnhofer, 1983, p. 113; Buffetaut et al., 1989, p. 4; Lee, 1994, p. 756; Howse, Milner, 1995, p. 83; Fastnacht, 2001, S. 24; Unwin, 2001, p. 204; 2003, p. 178].

Ornithocheirinae: [Hooley, 1913, p. 412, 416, 417; von Nopcsa, 1928, p. 188].

Criorhynchinae: [Hooley, 1914, p. 557].

Criorhynchidae: [Young, 1964, p. 252; Kuhn, 1967, S. 38; Wellnhofer, 1978, S. 59; 1980, S. 110; 1987, p. 178].

Anhangueridae: [Campos, Kellner, 1985, p. 459; Mader, Kellner, 1999, p. 2; Kellner, Tomida, 2000, p. 7; Wang, Zhou, 2003, p. 38].

Типовой род *Ornithocheirus* Seeley, 1869.

Диагноз. Чешуйчатая кость практически исключена из края посттемпорального отверстия. Скуловая кость достигает переднего конца назоанторбитального окна. Челюстной сустав спирального типа. Рострум расширен в передней части, где расположена розетка из увеличенных передних зубов. Наименьшая ширина рострума расположена в районе 4–5-й пар зубов, затем рострум постепенно расширяется кзади. Симфиз зубных костей не менее 30% длины нижней челюсти. Первые три пары зубов в челюстях сравнительно крупные, образуют концевую розетку, существенно уменьшаются в размерах от 1-й к 3-й паре. 4-я пара зубов сильно редуцирована в размерах и меньше 1-й пары зубов. Начиная с 5-й пары зубы постепенно увеличиваются назад, достигая максимального размера примерно у 9-й пары, сравнимой по длине основания с самым крупным передним зубом; далее назад размеры зубов постепенно уменьшаются. Крестовина грудины сужена позади коракоидной фасетки.

Состав. *Ornithocheirus* Seeley, 1869 (= *Criorhynchus* Owen, 1874; = *Tropeognathus* Wellnhofer, 1987), альб Великобритании и Бразилии, сеноман Узбекистана; *Coloborhynchus* Owen, 1874 (= *Amblydectes* Hooley, 1914; = *Anhanguera* Campos et Kellner, 1985; = *Siroccoptynx* Mader et Kellner, 1999; = *Liaonigopterus* Wang et Zhou, 2003), валанжин – турон Великобритании, апт Китая, альб Монголии, Австралии, США (Техас) и Бразилии и сеноман России и Марокко.

Замечания. Систематика семейства Ornithocheiridae крайне запутанна. Род «*Ornithocheirus*» сделался настоящей «мусорной корзиной», куда помещались виды, основанные на фрагментарных и малодиагностичных остатках крупных меловых птеродактилоидов. Только из Великобритании в составе этого рода описано 30 видов [Unwin, 2001]. Фактически семейство Ornithocheiridae трактовалось раньше очень широко, к нему часто относили всех меловых птеродактилоидов [von Zittel, 1932; Хозацкий, Юрьев, 1964; Müller, 1968]. Другой проблемой является путаница с типовым видом рода *Ornithocheirus* Seeley, 1869, в качестве которого обычно ошибочно указывают *Pterodactylus compressirostris* Owen, 1851 [Хозацкий, Юрьев, 1964; Wellnhofer, 1978]. В действительности для рода типовым является вид *Pterodactylus simus* Owen, 1861 (см. [Unwin, 2001]), на основе которого позднее был установлен также род *Criorhynchus* Owen, 1874 (младший объективный синоним *Ornithocheirus* Seeley, 1869).

В данной работе принимается консервативный вариант системы семейства Ornithocheiridae с двумя родами: *Ornithocheirus* (= *Criorhynchus*, = *Tropeognathus*) с крупным выпуклым роstralным гребнем и относительно небольшими передними верхними зубами и *Coloborhynchus* (= *Amblydectes*, = *Anhanguera*, = *Liaonigopterus* и др.) с вогнутым спереди верхним роstralным гребнем и крупными зубами, расположенными на переднем, отогнутом вверх конце роста. Орнитохейриды были крупными рыбаодными птерозаврами, с размахом крыльев 5–6 м и мощными зубами, особенно крупными на передних концах челюстей.

Род *Ornithocheirus* Seeley, 1869

Ornithocheirus: [Seeley, 1869, p. 16].

Criorhynchus: [Owen, 1874, p. 7].

Tropeognathus: [Wellnhofer, 1987, p. 178].

Типовой вид – *Pterodactylus simus* Owen, 1861.

Диагноз. Роstralный и мандибулярный гребни расположены у конца челюстей, очень высокие, полукруглой формы. Переднедорсальная поверхность роstralного гребня выпукла. Мандибулярный гребень выражен в виде сильно выпуклого возвышения под симфизом. На переднем конце роста небная поверхность загибается наружу (под углом $\sim 45^\circ$ – 90°), где образует треугольную скошенную поверхность (*facies rostralis anterior*), на которой расположена первая пара зубов. 1–4-я пары верхних зубов направлены вертикально вниз и сравнительно небольшие.

Видовой состав. *Ornithocheirus simus* [Owen, 1861] (= *Ornithocheirus carteri* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus platyrhinus* Seeley, 1870), альб Великобритании; *O. mesembrinus* [Wellnhofer, 1987], альб Бразилии.

Ornithocheirus sp.

Ornithocheirus sp.: [Аверьянов, 2007а, с. 78, рис. 2, а–е].

Экз. ЗИН, №РН 50/44, фрагмент передней части роста; местонахождение Ходжакуль, обрывы к северу от высохшего оз. Ходжакуль, Юго-Западный Кызылкум, Каракалпакстан, Узбекистан; нижняя или средняя часть ходжакульской свиты, верхний альб или нижний сеноман, нижний или верхний мел.

Род *Coloborhynchus* Owen, 1874

Coloborhynchus: [Owen, 1874, p. 6; Lee, 1994, p. 756; Fastnacht, 2001, S. 24; Veldmeijer, 2003, p. 42].

Amblydectes: [Hooley, 1914, p. 536].

Anhanguera: [Campos, Kellner, 1985, p. 459].

Siroccopteryx: [Mader, Kellner, 1999, p. 2].

Liaonigopterus: [Wang, Zhou, 2003, p. 38].

Типовой вид – *Coloborhynchus clavirostris* Owen, 1874.

Диагноз. Роstralный и мандибулярный гребни расположены у конца челюстей, сравнительно низкие. Переднедорсальная поверхность роstralного гребня вогнута. Мандибулярный гребень выражен в виде пологого возвышения под симфизом. На переднем конце роста небная поверхность загибается наружу (под углом ~ 45 – 90°), где образует треугольную скошенную поверхность (*facies rostralis anterior*), на которой расположена 1-я пара зубов. 2-я и 3-я пары зубов отклоняются несколько вперед и наружу от вертикального направления, очень крупные.

Видовой состав. *C. clavirostris* Owen, 1874, берриас – валанжин Великобритани; *C. cuvieri* (Bowerbank, 1851) (= *Ornithocheirus xyphorhynchus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus scaphorhynchus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus enchorhynchus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus denticulatus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus dentatus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus colorhynchus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus brachyrhynchus* Seeley, 1870), альб – сеноман Великобритании; *C. sedgwickii* (Owen, 1859) (= *Pterodactylus woodwardi* Owen, 1861; = *Ornithocheirus reedi* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus eurygnathus* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus crassidens* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus capito* Seeley, 1870), альб Великобритании; *C. fittoni* (Owen, 1859) (= *Ornithocheirus polyodon* Seeley, 1870; = *Ornithocheirus nasutus* Seeley, 1870), альб Великобритании; *C. wadleighi* Lee, 1994, альб Техаса, США; *C. blittersdorfi* (Campos et Kellner, 1985), альб Бразилии; *C. santanae* (Wellnhofer, 1985), альб Бразилии; *C. araripensis* (Wellnhofer, 1985), альб Бразилии; *C. robustus* (Wellnhofer, 1987), альб Бразилии; *C. moroccensis* (Mader et Kellner, 1999), альб – сеноман Марокко; *C. piscator* (Kellner et Tomida, 2000), альб Бразилии; *C. gui* Wang et Zhou, 2003, апт пров. Ляонин, Китай; *C. spielbergi* Veldmeijer, 2003, альб Бразилии.

Coloborhynchus sp. 1

Птеродактиль: [Бахурина, 1989, с. 18].

Ornithocheiridae: [Bakhurina, Unwin, 1995а, p. 222, fig. 12; Unwin et al., 1997, p. 50].

Coloborhynchus: [Unwin et al., 2000, p. 189; Unwin, 2001, p. 190].

Hüren Duh ornithocheirid: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 425, fig. 21.6].

Экз. IGM, №100/30, фрагменты черепа и большая часть посткраниального скелета; местонахождение Хурен-Дух, 150 км южнее ст. Чойр, Средне-гобийский аймак, Монголия; дзунбаинская свита, средний верхний альб, нижний мел.

Замечания. Скелет принадлежит крупному орнитохейриду с размахом крыльев $\sim 5,5$ м. Ранее возраст местонахождения определяли как апт – альб [Шувалов, 1974; Бахурина, 1989]. Последние палео-

магнитные и палинологические данные позволяют уточнить возраст как средний – верхний альб [Hicks et al., 1999].

Coloborhynchus sp. 2

Табл. I, фиг. 3, 4

Pterosauria: [Гликман, 1953, с. 54].

?*Ornithocheirus* sp.: [Хозацкий, 1995, с. 115, рис. а–д].

?*Anhanguera cuvieri*: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 232].

«?*Ornithocheirus* sp.», cf. *Anhanguera*: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 424, 425, fig. 21.5].

Anhanguera: [Unwin, 2001, p. 190].

Экз. ZIN PH, №S50-1, симфизный фрагмент нижней челюсти; местонахождение Саратов-I, песчаный карьер близ Лысой Горы, г. Саратов, Саратовская обл., Россия; верхний сеноман, верхний мел.

Замечания. Экземпляр был первоначально определен как часть верхней челюсти орнитохейрида ?*Ornithocheirus* sp. [Хозацкий, 1995]. Позднее показано, что фрагмент в действительности представляет собой часть нижней челюсти в области мандибулярного симфиза и по строению близок к роду *Anhanguera* (= *Coloborhynchus* в принятой в данной работе таксономии) [Bakhurina, Unwin, 1995a; Unwin, Bakhurina, 2000] того же семейства, что позволяет его отнести к *Coloborhynchus*, возможно к *C. cuvieri*. Образец близок к *C. cuvieri* из альба – сеномана Англии по сравнительно постоянной ширине зубной кости в области симфиза, хотя ее наиболее передняя часть, которая может быть слегка расширена у других видов колоборинхов, отсутствует. К этому таксону могут относиться также менее диагностичные остатки орнитохейрид из альба – сеномана Европейской России.

Л.А. Несов [1990, с. 8] упоминал о находке челюсти птерозавра в пос. Увек, на правом берегу р. Волга, в 13 км ниже г. Саратов. Скорее всего, имелся ввиду тот же фрагмент, что был найден Л.С. Гликманом. По Л.А. Несову [1990, 1997], эта находка сделана в пос. Пролетарский в черте г. Саратов.

Ornithocheiridae gen. indet. 1

Pterodactyloidea indet.: [Лещинский и др., 2003, с. 426; Аверьянов и др., 2003б, с. 108].

Ornithocheiridae indet.: Аверьянов, 2007а, с. 75].

Экз. ПМ ТГУ, без №, изолированные зубы; местонахождение Большой Кемчуг-3, правый берег р. Большой Кемчуг, Красноярский край, Россия; илекская (= шестаковская) свита, ?готерив – баррем, нижний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 2

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов и др., 2003а, с. 7, рис. 1, 1а–д; Аверьянов, 2007а, с. 75, рис. 1, а–в].

Экз. ZIN PH, №1/41, 2/4, 15/43, изолированные зубы; местонахождение Могойто (= Гусиное озеро), Бурятия, Россия; муртойская свита, поздний баррем – средний апт, нижний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 3

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2007а, с. 76].

Экз. ZIN PH, без №, изолированный зуб; местонахождение Красный Яр, правый берег р. Хилок, дер. Усть-Заган (Дзержинское), Бурятия, Россия; хилокская свита, апт, нижний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 4

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов и др., 2003а, с. 7, рис. 1, 1е–h; Аверьянов, 2007а, с. 77].

Экз. ПМ ТГУ, №16/4–50 и без №, изолированные зубы; местонахождение Шестаково-1, обрыв на левом берегу р. Кия, близ д. Шестаково, Кемеровская обл., Россия; илекская (= шестаковская) свита, апт – альб, нижний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 5

Крупный птерозавр: [Гликман и др., 1987, с. 259].
Гигантский летающий ящер: [Несов и др., 1988, с. 130].

Довольно крупный птерозавр: [Несов, 1990, с. 8].
Quite large pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 232].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 429].

Pterosauria: [Unwin et al., 2000, p. 190].

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2004, с. 75, рис. 3; 2007а, с. 77, рис. 1, г–л].

Экз. ZIN PH, №41/43 и 42/43, изолированные зубы; ZIN PH, №36/43, фрагмент костной крыши назоанторбитального окна, образованный сросшимися предчелюстными костями, в месте контакта предчелюстных и носовых костей; ZIN PH, №3/43, дистальный фрагмент пястной кости IV («крылового») пальца; ZIN PH, №35/43, фрагмент 2-й или 3-й фаланги крылового пальца; местонахождения Лебединский (близ г. Губкин) и Стойленский (у г. Старый Оскол) железорудные карьеры, Белгородская обл., Россия; секменовская свита [Несов, 1990] или парамоновская и полпинская свиты [Габдуллин, 2000], альб сеноман, мел.

Для Лебединского карьера также указана [Несов и др., 1988, с. 130] находка «фрагмента фаланги крыла [птерозавра] длиной 18 см и диаметром 1,8 см». Место хранения этой находки неизвестно.

Ornithocheiridae gen. indet. 6

Экз. колл. ПИН, №3334 и без №, многочисленные изолированные зубы; местонахождение Хобур,

правый берег р. Аргуй, 8 км к востоку от колодца Хобурин-Худук, 18 км юго-восточнее сомона Гучин-Ус, Убур-Хангайский аймак, Монголия; дзунбаинская, хулсынгольская или душиулинская свита, апт – альб, нижний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 7

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов и др., 2003а, с. 7; рис. 1, Па–d; Аверьянов, 2007а, с. 77, рис. 1, п–с, рис. 2, ж–л].

Экз. ZIN PH, №46/44, фрагмент челюсти с альвеолами; ZIN PH, №47/44, фрагмент челюсти с не прорезавшимся зубом; ZIN PH, №2-7/41, 49/44 и без №, изолированные зубы; ZIN PH, №4/44, фрагмент дистального конца лопатки; местонахождение Ходжакуль, обрывы к северу от высохшего оз. Ходжакуль, Юго-Западный Кызылкум, Каракалпакстан, Узбекистан; нижняя или средняя часть ходжакульской свиты, верхний альб или нижний сеноман, нижний или верхний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 8

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов и др., 2003а, с. 7, рис. 1, Пе–h; Аверьянов, 2007а, с. 79, рис. 1, м–o].

Экз. ZIN PH, №8-20/41, 2/44, 3/44, 45/44 и без №, изолированные зубы; местонахождения Шейхджейли, Ходжакульсай и Челпык, северная оконечность гряды Шейхджейли, Юго-Западный Кызылкум, Каракалпакстан, Узбекистан; верхняя часть ходжакульской свиты, нижний сеноман, верхний мел.

Замечания. Орнитохейридам или аждархидам (см. ниже) могут принадлежать фрагменты ребер, обломки тонкостенных трубчатых костей (экз. без № в коллекции ZIN PH) и дистальный конец коракоида (экз. ZIN PH, №54/44) из этих местонахождений.

Н.Н. Бахурина и Д.Анвин [Bakhurina, Unwin, 1995а, р. 225] упомянули небольшой фрагмент фаланги крыла птерозавра из Шейхджейли, лишенный продольного гребня на вентральной стороне, то есть не принадлежащий представителю семейства Azhdarchidae. Этот экземпляр, место хранения которого неизвестно, также может принадлежать орнитохейриду.

Ornithocheiridae gen. indet. 9

Pterosauria indet.: [Несов, 1997, с. 141].

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2007а, с. 79].

Экз. колл. ZIN PH, №44 и без №, изолированные зубы, фрагменты трубчатых костей; местонахождение Карачадалысай, крупный овраг на восточной окраине хр. Султануиздаг, Юго-Западный Кызылкум, Каракалпакстан, Узбекистан; ходжакульская свита, сеноман, верхний мел.

Замечания. Л.А. Несов [1997] ошибочно относит местонахождение Карачадалысай к нижней части бештюбинской свиты (нижний турон). Комплекс позвоночных из Карачадалысай практически идентичен другим комплексам ходжакульской свиты, но отличается присутствием скатов *Myledaphus* sp. и может иметь более молодой возраст (?верхний сеноман).

Ornithocheiridae gen. indet. 10

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2007а, с. 79].

Экз. ZIN PH, №56–58/44, изолированные зубы; местонахождение Итемир, обрывы близ колодца Итемир, 35 км юго-западнее пос. Мынбулак, Центральный Кызылкум, Навоийский вилоят, Узбекистан; джаракудукская свита, сеноман, верхний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 11

?Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2004, с. 76, рис. 4].

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2007а, с. 79].

Экз. ZIN PH, №6/43, фрагмент верхнечелюстной кости; ZIN PH, №18/43, зуб; местонахождение Синенькие, песчаный карьер близ с. Синенькие на правом берегу р. Волги, 40 км юго-западнее г. Саратов, Саратовская обл., Россия; фосфоритовый горизонт, нижний сеноман, верхний мел.

Орнитохейридам также могут принадлежать фрагменты тонкостенных трубчатых костей птерозавров из этого местонахождения (экз. без номеров в коллекции ZIN PH, №43).

Ornithocheiridae gen. indet. 12

Pterosauria: [Гликман, 1953, с. 54].

?Ornithocheirus: [Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 601].

Птеродактиль: [Несов, 1990, с. 8].

Мелкий птерозавр: [Хозацкий, 1995, с. 115; Несов, 1997, с. 127].

Small pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995а, р. 232].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, р. 429].

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2004, с. 76, рис. 5, 6; 2007а, с. 79].

Экз. ZIN PH, №8/43, части скелета молодой особи: фрагменты подвздошной, лобковой и бедренной костей и три тела крестцовых позвонков, длинная трубчатая кость (возможно, фаланга крыла или проксимальный конец тибиятарзуса); местонахождение Саратов-I, песчаный карьер близ Лысой Горы в окрестностях г. Саратов, Саратовская обл., Россия: верхний сеноман, верхний мел.

Е.М. Первушов и др. [1999] отмечают также другие находки фрагментов костей птерозавров на Лысой Горе.

Ornithocheiridae gen. indet. 13

?Орнитохейрид: [Аверьянов, 2004, с. 73].

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, 2007а, с. 79].

Экз. колл. ВГИ, без №, зуб; местонахождение Солодча, обнажение близ с. Солодча, Волгоградская обл., Россия; верхний сеноман, верхний мел.

Ornithocheiridae gen. indet. 14

Птерозавр: [Несов, 1990, с. 9].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995а, р. 234].

Ornithocheiridae indet.: [Аверьянов, Ярков, 2004, с. 78, рис. 1; Аверьянов, 2007а, с. 79].

Экз. ВГИ, №231/4, фрагмент проксимального эпифиза плечевой кости; местонахождение Полунино-II (= Гора Лысая), 3 км северо-восточнее хут. Полунино, близ правого берега р. Волга, ~95 км северо-западнее г. Волгоград, Волгоградская обл., Россия; кампан, верхний мел.

Обломки крупных трубчатых костей птерозавров (экз. без номеров в коллекции ВГИ) из этого местонахождения также могут принадлежать орнитохейриду.

Ornithocheiroidea fam. indet.

Ornithocheiroidea indet.: [Averianov et al., 2005, р. 290, fig. 2, 3; Аверьянов, 2007а, с. 79].

Экз. ПИН, №5028/1, дистальный конец плечевой кости; ПИН, №5028/3, дистальный конец бедренной кости; местонахождение Меловатка, правый берег р. Медведица, близ с. Меловатка, Волгоградская обл., Россия; фосфоритовый горизонт нижней части меловатской свиты, нижний сеноман, верхний мел.

По крайней мере, плечевая кость может принадлежать представителю семейства Istiodactylidae [Averianov et al., 2005].

Надсемейство Ctenochasmatoidea F. von Nopcsa, 1928

Ctenochasmatoidea: [Unwin, 1995а, р. 72; 2003, р. 165; Unwin, Lü, 1997, р. 203].

Диагноз. Чешуйчатая кость расположена на уровне или ниже вентрального края глазницы. Квадратная кость субгоризонтальная. Затылочный мышцелок ориентирован постероventрально.

Состав. Семейства Pterodactylidae Bonaparte, 1838; поздняя юра Европы; Ctenochasmatidae F. von Nopcsa, 1928; поздняя юра – ранний мел Европы, Азии и Южной Америки; Lonchodectidae Unwin, 2001; ранний – поздний мел Европы.

Семейство Ctenochasmatidae F. von Nopcsa, 1928

Ptenodraconinae: [Hooley, 1913, р. 416, 417].

Ctenochasminae: [von Nopcsa, 1928, р. 188].

Ctenochasmatidae: [Young, 1964, р. 252; Kuhn, 1967, S. 36; Wellnhofer, 1970, S. 71; 1978, S. 50; 1980, S. 98; de Buisonjé, 1981, S. 414; Howse, Milner, 1995, р. 74; Lü, 2003, р. 153; Unwin, 2003, р. 180].

Pterodaustriidae: [Bonaparte, 1971, р. 264].

Pterodaustriidae: [Wellnhofer, 1978, S. 52; 1980, S. 101].

Типовой род – *Ctenochasma* H. von Meyer, 1852.

Диагноз. Длина роострума до назоанторбитального окна составляет более половины общей длины черепа. Передний конец роострума уплощен дорсовентрально и закруглен. Зубы многочисленные, не менее 25 в каждой половине челюсти, очень тонкие, игловидные, направлены наружу и образуют фильтрующую систему, по крайней мере в передней части роострума. В предчелюстной кости не менее семи пар зубов. Длина зубного ряда равна примерно половине длины черепа. Шейные позвонки удлинены, длина средних шейных позвонков не менее чем в 2,5 раза превосходит их ширину. На средних шейных позвонках невральная дуга и остистый отросток низкие, менее половины высоты позвонка. Длина III плюсневой кости превышает треть длины большой берцовой кости.

Состав. Роды *Ctenochasma* H. von Meyer, 1852; титон Германии и Франции; *Pterodaustro* Bonaparte, 1970; альб Аргентины; *Eosipterus* Ji et Ji, 1997; баррем пров. Ляонин, Китай; *Gnathosaurus* H. von Meyer, 1834 (= *Doratorhynchus* Seeley, 1875; = *Ptenodracon* Lydekker, 1888), титон Германии и берриас Великобритании; *Huanhepterus* Dong, 1982; поздняя юра или ранний мела пров. Ганьсу, Китай; *Cearadactylus* Leopardi et Borgomanero, 1985; альб Бразилии; *Plataleorhynchus* Howse et Milner, 1995; берриас Великобритании; *Beipiaopterus* Lü, 2003; баррем пров. Ляонин, Китай; *Liaoxipterus* Dong et Lü, 2005; апт пров. Ляонин, Китай.

Замечания. Семейство Ctenochasmatidae распадается на две группы: «гнатоавры» с расширенными, как у колпицы, на конце челюстями и «ктенохазмы» с более узким передним концом черепа. У них сформировался фильтрующий механизм в челюстях, составленный из многочисленных тонких игловидных зубов. Вероятнее всего, эти птерозавры кормились на мелководьях, где они отцеживали из воды водных беспозвоночных, подобно современному фламинго или утиным. Крайнего развития эта адаптация, аналогичная китовому уссу беззубых китов, достигла у *Pterodaustro*, у которого челюсти изогнуты и несут густую бахрому из высоких щетинковидных зубов в нижней челюсти (по 500 в каждой половине) и ряд заметно более коротких зубов в верхней челюсти. Для ктенохазматид характерно также резкое удлинение шеи за счет увеличения длины шейных позвонков, что,

возможно, помогало им обыскивать большую площадь на мелководье при кормежке.

?Ctenochasmatidae gen. indet.

?Ctenochasmatidae indet.: [Лещинский и др., 2003, с. 426; Аверьянов и др., 2003б, с. 108].

Экз. колл. ПМ ТГУ, без №, изолированные зубы; местонахождение Большой Кемчуг-3, обнажение на правом берегу р. Большой Кемчуг, Красноярский край, Россия; илекская (= шестаковская) свита, ?готерив – баррем, нижний мел.

Надсемейство *Dsungaripteroidea* Young, 1964

Dsungaripteroidea: [Young, 1964, p. 221, 239; Kuhn, 1967, S. 36; Bennett, 1989, p. 674; Unwin, 1995a, p. 72; 2003, p. 168; Unwin, Lü, 1997, p. 203].

Типовой род – *Dsungaripterus* Young, 1964.

Диагноз. Ростральный гребень длинный и невысокий. Дистальные концы парокципитальных отростков сильно расширены. Концы челюстей беззубые. Верхнечелюстные зубы невысокие и широкие, высота зуба не превышает его ширину. Зубы увеличиваются в размерах к заднему концу челюстей. Трубочатые кости конечностей со сравнительно толстыми стенками. Лопатка крупнее коракоида. Дистальная запястная кость прямоугольной формы. На дистальной запястной кости дорсальная фасетка для IV пястной кости существенно меньше вентральной фасетки. Фаланга IV-1 крылового пальца сильно изогнута вперед. Бедренная кость сильно изогнута в переднезадней плоскости.

Состав. Семейства *Germanodactylidae* Young, 1964; поздняя юра Европы, Африки и Северной Америки; *Dsungaripteridae* Young, 1964; ранний мел Азии и Южной Америки.

Семейство *Dsungaripteridae* Young, 1964

Dsungaripteridae: [Young, 1964, p. 221, 239; Kuhn, 1967, S. 36; Wellnhofer, 1978, S. 53; 1980, S. 103; Bennett, 1994, p. 56; Unwin, 2003, p. 180].

Типовой род – *Dsungaripterus* Young, 1964.

Диагноз. Назоанторбитальное окно крупное, треугольной формы. Глазница небольшая, по высоте меньше половины высоты назоанторбитального окна. Имеются короткий сагиттальный и небольшой верхнезатылочный гребни. Имеется небольшое щелевидное суборбитальное отверстие.

Состав. Роды *Dsungaripterus* Young, 1964; баррем – апт Монголии и Синцзян-Уйгурского автономного района Китая; *Noripterus* Young, 1973; баррем Синцзян-Уйгурского автономного района Китая; *Domeykodactylus* Martill et al., 2000; ранний мел Чили; *Lonchognathosaurus* Maisch et al., 2004; ?апт –

альб Синцзян-Уйгурского автономного района Китая.

Род *Dsungaripterus* Young, 1964

Dsungaripterus: [Young, 1964, p. 221, 239; Wellnhofer, 1978, S. 53; 1980, S. 103].

Phobator: [Бахурина, 1986, с. 32; 1989, с. 17; Wellnhofer, 1991, p. 119, 160; Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 220; Kellner, 1995, p. 75; Unwin et al., 1997, p. 49; Unwin, 2003, p. 144, 180].

Phobopter: [Frey et al., 2003, p. 69].

Типовой вид – *Dsungaripterus weii* Young, 1964.

Диагноз. Зубы мощные, дробящие. В крестце 7 позвонков. Бедро длиннее половины длины IV пястной кости.

Видовой состав. *Dsungaripterus weii* Young, 1964; баррем Синцзян-Уйгурского автономного района Китая; *D. parvus* Bakhurina, 1982; баррем – апт Монголии.

Dsungaripterus parvus Bakhurina, 1982

Рис. 3

?*Dsungaripterus*: [Меркулова, 1980, с. 103].

Dsungaripterus parvus: [Бахурина, 1982, с. 105, рис. 1; 1983, с. 126].

Dsungaripterus weii: [Бахурина, 1983, с. 126].

Phobator parvus: [Бахурина, 1986, с. 32; 1989, с. 17; Wellnhofer, 1991, p. 120; Unwin, 2003, p. 180].

Fabeter parvus: [Ивахненко, Корабельников, 1987, с. 202, рис. 264].

Tatal dsungaripterid: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 220, fig. 9, 10; Unwin et al., 1997, p. 49].

«*Dsungaripterus parvus*»: [Unwin, Heinrich, 1999, p. 133; Unwin, Bakhurina, 2000, p. 426, fig. 21.7].

Dsungaripteridae: [Unwin et al., 2000, p. 187].

«*Phobator*» *parvus*: [Andres, Norell, 2005, p. 1].

Голотип – ПИН, №3953/1, фрагменты скелета крыльев и нижних конечностей; местонахождение Татал, Сангиндалайнурская впадина, 16 км к северу от г. Баян-Обо-Ула, 70 км северо-северо-восточнее от оз. Хара-Ус-Нур, аймак Кобдо (=Ховд), Монголия; цаганцабский горизонт, баррем – апт, нижний мел.

Материал. Голотип; IGM, №100/31, череп и экз. без №, многочисленные остатки хорошей сохранности не менее 45 разновозрастных особей.

Диагноз. Подглазничное отверстие крупное, треугольной формы. Верхнезатылочный гребень сравнительно длинный.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Н.Н. Бахурина [1986] отнесла этот вид к новому роду «*Phobator*» [nom. nud.], отличающемуся от *Dsungaripterus* меньшими размерами черепа, его более легким строением, с большими краниальными отверстиями, прямым, не загнутым

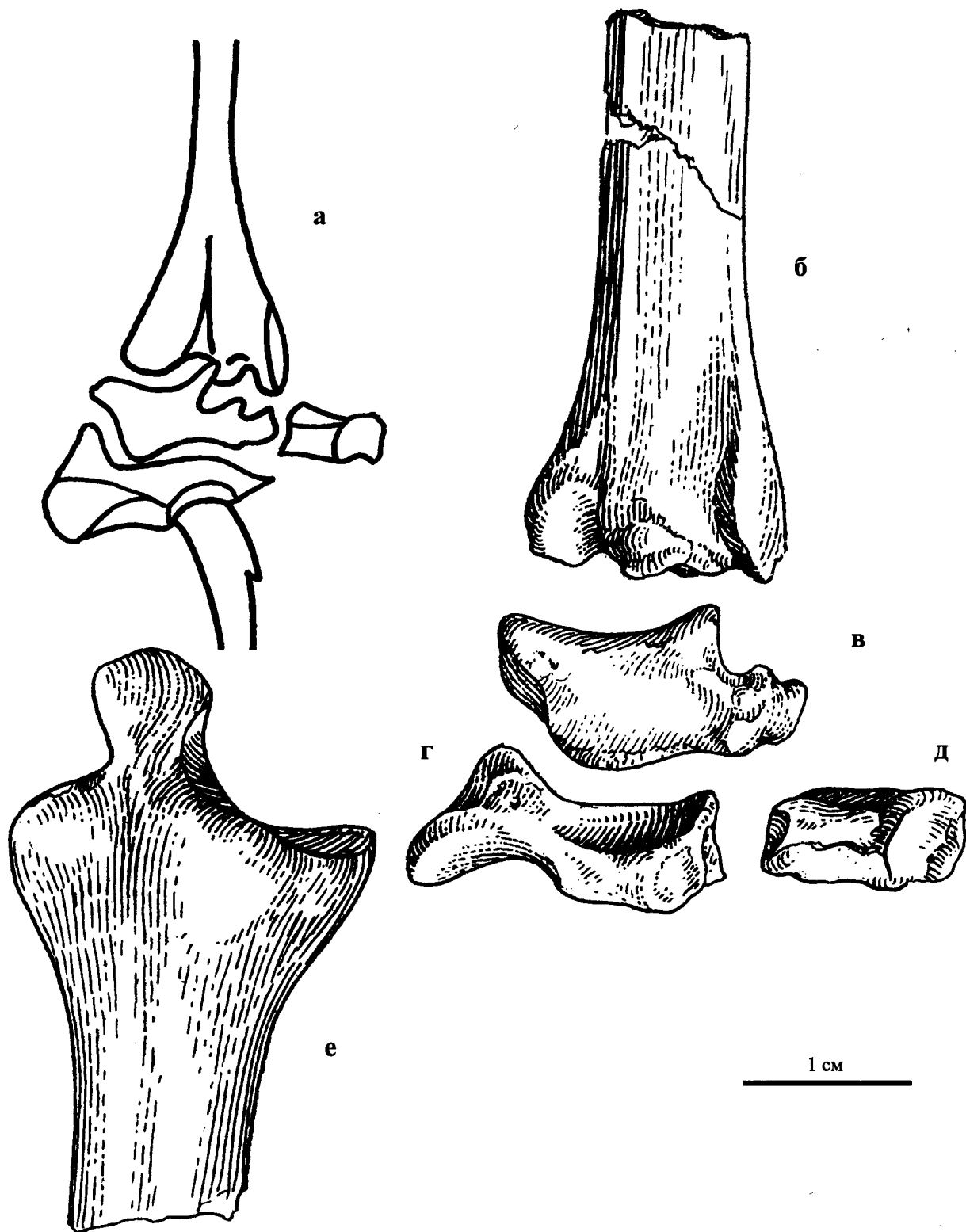


Рис. 3. *Dsungaripterus parvus* Bakhurina, 1982. Отдельные кости скелета левого крыла с дорсальной стороны (голотип ПИН, №3953/1): а – схема расположения костей в кисти; б – metacarpale IV; в – carpale distale; г – carpale proximale; д – carpale laterale; е – фаланга летательного пальца, проксимальный конец; местонахождение Тагал, аймак Кобдо (=Ховд), Монголия; цаганцабский горизонт, баррем – апт, нижний мел (по [Бахурина, 1982, рис. 1])

вверх ростром, и большим количеством зубов [Bakhurina, Unwin, 1995a; Unwin et al., 1997; Unwin, Bakhurina, 2000]. Она также ссылалась на более древний возраст западномонгольского вида. На самом деле возраст обоих видов очень близок. Джунгарский вид происходит из формации Хутубихе, которая датируется барремом [Dong, 1992]. Западномонгольский вид датируется баррем – аптом [Shuvalov, 2000]; в любом случае, однако, данные о геологическом возрасте не имеют значения для решения таксономических проблем. Отмеченные Н.Н. Бахуриной признаки могут быть связаны с онтогенетической или половой изменчивостью, изгиб ростра, в частности, и уменьшение количества зубов могут быть характерны для более крупных особей (взрослых самцов?). Как позднее установлено, название «*Phobator*» преокупировано: *Phobator* Krøyer, 1844.

Dsungaripteridae gen. indet.

Tapejaroidea incertae sedis: [Andres, Norell, 2005, p. 3, fig. 2].

Экз. IGM, №100/1321, среднешейный позвонок; местонахождение Оши-Нуру, басс. Арц-Богдо, аймак Оворхангай, Монголия; формация Оши, цаганцабский горизонт, баррем – апт, нижний мел.

Надсемейство Azhdarchoidea Nesso, 1984

Azhdarchoidea: [Unwin, 1995a, p. 72; 2003, p. 169; Unwin, Lü, 1997, p. 203; Martill, Naish, 2006, p. 926].

Типовой род – *Azhdarcho* Nesso, 1984.

Диагноз. Лобные кости простираются далеко вперед от слезно-скуловой перегородки. Назоанторбитальное окно относительно крупное. Дорсальный край назоанторбитального окна расположен намного выше дорсального края глазницы. Зубов нет. Лопатка крупнее коракоида. Коракоид с расширенным брахиальным флангом, занимающим более половины длины коракоида. На плечевой кости вентральное отверстие пневматизации расположено в основании дельтовидного гребня. Дистальная карпalia прямоугольной формы.

Состав. Семейства Tapejaridae Kellner, 1989; ранний мел Азии и Южной Америки (возможно, также поздний мел Северной Америки); Azhdarchidae Nesso, 1984; ранний – поздний мел Европы, Азии, Африки, Австралии, Северной и Южной Америки.

Семейство Azhdarchidae Nesso, 1984

Azhdarchinae: [Nesso, 1984, с. 48].

Titanopterygiidae: [Padian, 1984b, p. 522].

Azhdarchidae: [Padian, 1986, p. 289; Bennett, 1989, p. 675; 1994, p. 57; Nesso, 1991a, с. 20; Buffetaut, 1999, p. 290; Ikegami et al., 2000, p. 166; Buffetaut et al.,

2002, p. 180; McGowen et al., 2002, p. 1; Unwin, 2003, p. 181].

Типовой род – *Azhdarcho* Nesso, 1984.

Диагноз. Размеры от средних до гигантских, с размахом крыльев 12 м и более. Орбита округлой формы, маленькая, по высоте не превышает 1/3 высоты очень крупного назоанторбитального окна, помещена ниже уровня середины высоты последнего. Скуловая кость с мощными слезным и глазничным отростками. Квадратная кость мощная и относительно короткая, субгоризонтальная. Затылочный мышцелок ориентирован вентрально. Челюсти длинные. Челюстной сустав спирального типа. Длина средних шейных позвонков в ~5 раз превышает их ширину. На средних шейных позвонках невральная дуга и остистый отросток очень низкие, последний практически отсутствует. 4-й–8-й шейные позвонки без боковых отверстий пневматизации и с двумя-тремя каналами пневматизации вдоль очень небольшого по диаметру спинномозгового канала. Коракоидные фасетки на груди не несимметричны. Фланг на коракоиде расширен и занимает более половины длины коракоида. Дельтовидный гребень плечевой кости сдвинут дистально, удлинён, без дистального расширения. Фаланги IV-2 и IV-3 крыла с продольным гребнем на вентральной стороне, придающим им Т-образное сечение. Бедренная кость длинная, более чем в 1,6 раза превышает длину плечевой кости. Проксимальное отверстие пневматизации на бедренной кости щелевидной формы.

Состав. *Azhdarcho* Nesso, 1984; турон Узбекистана (возможно, также турон Армении); *Quetzalcoatlus* Lawson, 1975; кампан Монтаны, США и пров. Альберта, Канада и маастрихт Техаса, США; *Arambourgiania* Nesso, 1987 (= *Titanopteryx* Arambourg, 1959, nom. praecur.); маастрихт Иордании; *Bogolubovia* Nesso, 1989; кампан России; *Bennettazhia* Nesso, 1991; альб Орегона, США; *Zhejiangopterus* Cai et Wei, 1994; кампан пров. Чжэнцзян, Китай; *Montanazhdarcho* Padian et al., 1995; кампан Монтаны, США; *Hatzegopteryx* Buffetaut et al., 2002; маастрихт Румынии; *Phosphatodraco* Pereda Suberbiola et al., 2003; маастрихт Марокко; *Jidapterus* Dong et al., 2003; апт пров. Ляонин, Китай; *Eoazhdarcho* Lu et Ji, 2005; апт пров. Ляонин, Китай; *Bako-nydraco* Ősi et al., 2005; сантон Венгрии; *Aralazhdarcho* Averianov, 2007; сантон – кампан Казахстана.

Замечания. Семейство Azhdarchidae объединяет беззубых длинношеих летающих ящеров, включая самых крупных летающих существ в истории Земли. Размеры представителей семейства сильно варьировали, от 1,6 м в размахе крыльев у аптского *Eoazhdarcho*, до 3–4 м у турон-кампанских форм (*Azhdarcho*, *Zhejiangopterus*) и до 12 м и более

у маастрихтских гигантов *Quetzalcoatlus*, *Hatzegopteryx* и *Arambourgiania*. У аждархид челюсти намного длиннее, чем у тапехарид, и, как и у тапехарид, большую часть черепа занимает гигантское назоанторбитальное окно. У *Quetzalcoatlus* был высокий сагиттальный гребень, начинающийся довольно каудально на черепе, на уровне задней половины назоанторбитального окна. У *Zhejiangopterus* гребня нет, но известные черепа принадлежат молодым животным, и гребень мог развиваться у более взрослых особей. Челюстной сустав спирального типа, что свидетельствует о наличии горлового мешка [Kellner, Langston, 1996].

Род *Azhdarcho* Nesso, 1984

Azhdarcho: [Несов, 1984, с. 48; 1991а, с. 21; Unwin, Bakhurina, 2000, р. 427].

Типовой вид – *Azhdarcho lancicollis* Nesso, 1984.

Диагноз. Боковые гребни на дорсальной стороне среднешейных позвонков не приближены к остистым отросткам.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Оригинальный диагноз рода [Несов, 1984] основывался только на строении шейных позвонков. Позднее Л.А. Несов [1991а] опубликовал заметно расширенный диагноз рода. Однако некоторые из указанных им признаков характеризуют все семейство *Azhdarchidae*, а другие в настоящее время не подтверждаются. В материале нет каких-либо черепных фрагментов, позволяющих судить о наличии у аждархо сагиттального гребня. Л.А. Несов [1991а, с. 21] указывает, что «в крестце 4-го позвонка, основание хвоста довольно мощное». Крестец *Azhdarcho* пока неизвестен и, скорее всего, у этого рода, как у всех других крупных птеродактилоидов, было до 10 крестцовых позвонков. Л.А. Несов [там же] указывает в диагнозе детали строения тибиотарзуса, который в действительности не имеет «надсухожильный мостик» (экз. ZIN PH, №84/44), отсутствующий и у других птерозавров (вероятно, за тибиотарзус *Azhdarcho* Л.А. Несов принял дистальные концы его 4-й пястной кости).

Azhdarcho lancicollis Nesso, 1984

Табл. I, фиг. 5–7

Azhdarcho imparidens: [Несов, 1981, с. 92].

cf. *Nyctosaurus*: [Несов, 1981, с. 92].

Azhdarcho lancicollis: [Несов, 1984, с. 49, табл. 7, фиг. 1–11; 1986, рис. 2, фиг. 1; 1990, с. 8; 1991а, с. 17; 1995, табл. 1, фиг. 18; 1997, табл. 14, фиг. 1–13, 15, табл. 15, фиг. 1–5, 7–12, 14–17, табл. 16, фиг. 1, 2; Несов, Ярков, 1989, рис. 2, фиг. 2–8; Wellnhofer, 1991, р. 120, 121; Bakhurina, Unwin, 1995а, р. 228, фиг. 13; Unwin et al., 1997, р. 48; Unwin, Bakhurina,

2000, р. 427, fig. 21.8; Аверьянов, Атабекян, 2005, рис. 2, е–к].

Голотип – ЦНИГР музей, №1/11915, передняя часть 5-го шейного позвонка; местонахождение Джаракудук, в 25 км юго-западнее пос. Мынбулак, Центральный Кызылкум, Навоийский вилоят, Узбекистан; биссектинская свита, средний верхний турон, верхний мел.

Материал. Голотип; колл. ЦНИГР музей, №11915, 12484; ZIN PH, №PH 44, без №, многочисленные изолированные и большей частью фрагментарные кости черепа и посткраниального скелета.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Вид, возможно, представлен также в верхнем туроне Армении (местонахождение Хидзурот) [Аверьянов, Атабекян, 2005].

Род *Aralazhdarcho* Averianov, 2007

Aralazhdarcho: [Аверьянов, 2007б, с. 76].

Типовой вид – *Aralazhdarcho bostobensis* Averianov, 2007.

Диагноз. Отверстия пневматизации по бокам от спинномозгового канала на средних шейных позвонках редуцированы до маленьких неглубоких ямок на передней стороне. Вентральная сторона атланта – эпистрофея выпуклая. Проксимальная суставная поверхность 2-й фаланги IV («крылового») пальца кисти сравнительно высокая.

Видовой состав. Типовой вид.

Aralazhdarcho bostobensis Averianov, 2007

Табл. I, фиг. 8

Pterosauria gen. indet.: [Несов, 1984, с. 50, табл. 7, фиг. 13].

Pterosauria indet.: [Несов, 1997, с. 110, табл. 15, фиг. 13].

Azhdarchidae gen. et sp. indet.: [Аверьянов, 2004, с. 79–82, рис. 7, в–д, 8].

Aralazhdarcho bostobensis: [Аверьянов, 2007б, с. 76, табл. 2, фиг. 1–5].

Голотип – ZIN PH, №9/43, передний фрагмент 5-го или 6-го шейного позвонка; местонахождение Шах-Шах, в 90 км к северо-востоку от станции Джусалы, Северо-Восточное Приаралье, Кызыл-Ординская обл., Казахстан; бостобинская свита, сантон – нижний кампан, верхний мел.

Материал. Голотип; ЦНИГР музей, №41/11915, скуловая кость; ZIN PH, №37/43, фрагмент беззубой челюсти; ZIN PH, №44/43, тела атланта – эпистрофея; ZIN PH, №46/43, тело заднего спинного позвонка; ZIN PH, №45/43, дистальный конец лопатки; ZIN PH, №16/43, проксимальный конец левой 2-й фаланги IV («крылового») пальца кисти и ZIN PH, №43/43, проксимальный конец левой

бедренной кости с обломанными шейкой и головкой бедра.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Bogolubovia* Nesson, 1989

Bogolubovia: Несов в [Несов, Ярков, 1989, с. 85; Несов, 1990, с. 9; 1991а, с. 21; 1997, с. 128; Bennett, 1994, р. 16].

Типовой вид – *Ornithostoma orientalis* Bogolubov, 1914.

Диагноз. Спинномозговой канал на средних шейных позвонках расположен сравнительно высоко над мышелком. Мышелки средних шейных позвонков небольшой высоты, с сильно развитыми постэкзапофизами.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Н.Н. Бахурина и Д. Анвин [Bakhurina, Unwin, 1995a; Unwin, Bakhurina, 2000] считают таксон *Bogolubovia* nomen dubium, поскольку типовой материал *B. orientalis*, по их мнению, не диагностичен. В кампане Пензенской и Саратовской обл. (местонахождения Малая Сердоба, Саратов-II, Широкий Карамыш, Белое Озеро) обнаружены кости Azhdarchidae indet., которые могут принадлежать боголюбовии [Аверьянов и др., 2005; Аверьянов, 20076 и неопубликованные данные].

Bogolubovia orientalis (Bogolubov, 1914)

Ornithostoma orientalis: [Боголюбов, 1914, с. 1, рис. 1–2; Хозацкий, Юрьев, 1964, с. 603; Wellnhofner, 1991, р. 120; Ярков, 2001, с. 56].

«*Ornithostoma*» (*Pteranodon*) *orientalis*: [Wellnhofner, 1978, S. 64; 1980, S. 117].

Pteranodon [Bramwell, Whitfield, 1974, р. 562; Гликман и др., 1987, с. 259].

Bogolubovia orientalis: [Несов, Ярков, 1989, с. 85; Несов, 1997, с. 128].

«*Ornithostoma orientalis*»: [Bakhurina, Unwin, 1995a, р. 232, fig. 14].

Azhdarchidae genus and sp. indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, р. 427].

?Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 20076, с. 75, табл. 8, фиг. 3, 4].

Голотип – задняя часть среднего шейного позвонка; без №, место хранения голотипа при первоописании не указано; местонахождение Малая Сердоба (Дружинин овраг), близ с. Малая Сердоба, Пензенская обл., Россия; рыбушкинская свита, нижний кампан, верхний мел.

Диагноз. Вид монотипичного рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. К этому виду могут принадлежать фрагмент беззубой челюсти (ЗИН, №РН 48/43) и дистальный конец IV пястной кости (ЗИН, №РН

49/43) из типового местонахождения [Аверьянов, 20076].

Azhdarchidae gen. indet. 1

Pteranodontidae: [Гликман и др., 1987, с. 259].

Pterosauridae indet. (мелкая беззубая форма): [Несов, 1997, с. 135].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, р. 225; Unwin et al., 1997, р. 48].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, р. 428].

Pterosauria: [Unwin et al., 2000, р. 189].

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 20076, с. 73, табл. 8, фиг. 1].

Экз. ZIN РН, №61/44, фрагмент небольшой беззубой челюсти; ZIN РН, №80/44, фрагмент проксимальной части коракоида молодой особи; ZIN РН, №55/44, фрагмент 2-й или 3-й фаланги «крылового» пальца; ZIN РН, №44/44, проксимальный конец проксимальной фаланги стопы; местонахождение Ходжакуль, обрывы к северу от высохшего оз. Ходжакуль, Юго-Западный Кызылкум, Каракалпакстан, Узбекистан; нижняя или средняя часть ходжакульской свиты, верхний альб или нижний сеноман, нижний или верхний мел.

Л.А. Несов [1990, с. 8] упоминает «фрагмент небольшой беззубой челюсти» птерозавра из Ходжакуля, который также может принадлежать Azhdarchidae. Это экземпляр, отличающийся от ZIN РН, №61/44, и место его хранения неизвестно.

Azhdarchidae gen. indet. 2

Птерозавр: [Несов, 1990, с. 8].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, р. 225; Unwin et al., 1997, р. 48].

Cf. Azhdarchidae: [Несов, 1997, с. 139, табл. 20, фиг. 3].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, р. 428].

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 20076, с. 74].

Экз. ZIN РН, №40/44, беззубый фрагмент роста или симфиза зубных костей; ZIN РН, №81/44, проксимальный конец ребра; ZIN РН, №51/44, дистальный конец изогнутой фаланги стопы; местонахождение Шейхджейли, северная оконечность гряды Шейхджейли, Юго-Западные Кызылкум, Каракалпакстан, Узбекистан; верхняя часть ходжакульской свиты, верхний мел (нижний сеноман).

Azhdarchidae gen. indet. 3

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 20076, с. 74].

Экз. ZIN РН, №81/44, фрагмент беззубой челюсти; ZIN РН, №82/44, фрагмент диафиза бедренной кости; местонахождение Зенге-Курган-3, обнажение на правом берегу р. Амударья, между пос. Безерген и Кулатау, Хорезмский вилоят, Уз-

бекистан; ?биссектинская свита, верхний турон, верхний мел.

Azhdarchidae gen. indet. 4

Azhdarchidae (или Ornithocheiridae?): [Несов, 1990, с. 8].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 231; Unwin et al., 1997, p. 49].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 429].

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, Атабекян, 2005, с. 99, рис. 2, а–д; Аверьянов, 2007б, с. 74].

Экз. ЦНИГР музей, №1/12671, дистальный конец лучевой кости; местонахождение Хидзорут, верхняя часть безымянного ущелья у села Хидзорут, Южная Армения; морские отложения с остатками аммонита *Reesidites minimus*, характерного вида зоны *Subprionocyclus neptuni* верхней зоны верхнего турона, верхний мел.

Azhdarchidae gen. indet. 5

Cf. Azhdarchidae: [Несов, 1997, с. 106].

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 2007б, с. 74, рис. 1].

Экз. ZIN PH, №54/43, грудной позвонок; ZIN PH, №38/43, плохо сохранившийся фрагмент дистальной части лучевой кости; местонахождение Тюлькели, ур. Канказган, участок к западу от холма Тюлькели, в 80–85 км к северу от станции Джусалы, Северо-Восточное Приаралье, Кызыл-Ординская обл., Казахстан; средняя часть жиркиндекской свиты, верхний турон – коньяк, верхний мел.

Azhdarchidae gen. indet. 6

Птерозавр: [Несов, 1984, с. 50; Гликман и др., 1987, с. 259; Несов и др., 1987, с. 46; Несов, 1990, с. 8].

Azhdarcho sp. nov.: [Несов, 1997, с. 131].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 231; Unwin et al., 1997, p. 49].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 429].

Azhdarchidae gen. et sp. indet.: [Аверьянов, 2004, с. 82].

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 2007б, с. 74, табл. 8, фиг. 2].

Экз. ZIN PH, №10/43, фрагмент 2-й или 3-й фаланги крыла; местонахождение Кансай, останцы меловых отложений близ род. Кызылбулак у пос. Кансай, северо-запад Ферганы, Ходжентская обл., Таджикистан; верхняя часть яловачской свиты, нижний сантон, верхний мел.

Экз. ZIN PH, №50/43, проксимальный конец плечевой кости аждархида, также может происходить из этого же местонахождения [Аверьянов, 2007б, с. 77–78].

Azhdarchidae gen. indet. 7

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 2007б, с. 75, табл. 8, фиг. 5].

Экз. ZIN PH, №14/43, фрагмент беззубого роста; ZIN PH, №52 и 53/43, фрагменты коракоида; ZIN PH, №47/43, проксимальный конец 1-й фаланги IV («крылового») пальца; ZIN PH, №51/43, дистальный фрагмент 1-й фаланги ?IV («крылового») пальца; местонахождение Белое Озеро, овраг близ с. Белое Озеро, ~77 км юго-западнее г. Саратов, Саратовская обл., Россия; рыбушкинская свита, нижний кампан, верхний мел.

Azhdarchidae gen. indet. 8

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов, 2007б, с. 76].

Экз. СГУ, №46/104а, беззубый симфиз зубных костей; СГУ, №47 и 48/104а, 7-й и 9-й шейные позвонки; СГУ, №49/104а, задняя часть нотариума, состоящая из четырех позвонков; СГУ, №50/104а, фрагмент бедренной кости; местонахождение Широкий Карамыш, Лисий овраг близ с. Широкий Карамыш, Саратовская обл., Россия; рыбушкинская свита, нижний кампан, верхний мел.

Azhdarchidae gen. indet. 9

Azhdarchidae indet.: [Аверьянов и др., 2005, с. 95, рис. 2; Аверьянов, 2007б, с. 76].

Экз. СГУ, №104а/35, дистальный фрагмент лучевой кости; местонахождение Саратов-II, траншея трубопровода в западной части г. Саратов, Саратовская обл., Россия; пудовкинская свита, верхний кампан, верхний мел.

Pterodactylida fam. indet. 1

Экз. ПМ ТГУ, №200/BR-1-3, изолированные зубы; ПМ ТГУ, №200/BR-4, дистальный фрагмент 4-й пястной кости; местонахождение Березовский карьер, Березовский угольный карьер, 5 км юго-восточнее дер. Никольское, Красноярский край, Россия; верхняя часть итатской свиты, бат, средняя юра.

Pterodactylida fam. indet. 2

Крупный птерозавр: [Несов, 1990, с. 8].

Птерозавр (?Ornithocheiridae): [Несов, 1997, с. 117].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 225; Unwin et al., 1997, p. 48; Unwin et al., 2000, p. 189; Unwin, Bakhurina, 2000, p. 428].

Pterodactyloidea indet.: [Аверьянов, 2004, с. 73, рис. 1].

Экз. ZIN PH, №1/43, дистальный конец бедренной кости; местонахождение Кылоджун, урочище

на левом берегу руч. Сарыкунгой, близ поселка Сарыбулак, юго-восток Ферганы, Ошская обл., Кыргызстан; верхняя часть аламышикской (=клаудзинской) свиты, нижний средний альб, нижний мел.

Pterodactylida fam. indet. 3

Pterodactyloidea indet.: [Аверьянов, 2004, с. 74, рис. 2].

Экз. ZIN РН, №2/43, дистальный фрагмент 2-й ? фаланги IV («крылового») пальца гигантского птерозавра; Шкурлатовский гранитный карьер, близ г. Павловск, Воронежская обл., Россия; сеноман, верхний мел.

Pterodactylida fam. indet. 4

Мелкая птица: [Несов, 1988, с. 121, рис. 1(5)].

Небольшая птица: [Несов, 1992, с. 27].

Small bird: [Nessov, 1992, p. 471, fig. 4K].

?Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 231].

Экз. ZIN РО, №3475, когтевая фаланга стопы; местонахождение Байбише, урочище Байбише, близ одноименных колодцев, Северо-Восточное Приаралье, Кызыл-Ординская обл., Казахстан; средняя часть бостобинской свиты, сантон – нижний кампан, верхний мел.

Замечание. По мнению Н.Н. Бахуриной и Д. Анвина [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 231], эта фаланга поразительно сходна с фалангами *Dsungaripterus* и может принадлежать птерозавру. Другие остатки птерозавров из Байбише определяли как крупные ?Azhdarchidae [Несов, 1997, с. 111]. Обнаружить эти материалы в коллекции не удалось.

Pterosauria ordo indet. 1

Птерозавр: [Несов, 1990, с. 7].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 217].

Экз. без №, место хранения неизвестно, фрагмент челюсти птерозавра; местонахождение Джидасай, сухое русло Джидасай, впадающее в р. Иргысай, правый приток р. Нарын, в 7 км северо-западнее г. Ташкумыр, север Ферганы, Джалал-Абадская обл., Кыргызстан; балабансайская свита, келловей, средняя юра.

Pterosauria ordo indet. 2

Крупный птерозавр: [Аверьянов, 2004, с. 73].

Экз. ZIN РН, №11/43, дистальный конец ?бедренной кости; местонахождение Стрелица, карьер Белый Колодец, близ с. Стрелица, Воронежская обл., Россия; альб – сеноман, нижний – верхний мел.

Pterosauria ordo indet. 3

?Птерозавр: [Бажанов, Еремин, 1977, с. 20; Несов, 1990, с. 8].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 232].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 429].

?Pterosauria: [Unwin et al., 2000, p. 190].

Экз. без №, место хранения неизвестно, полая кость, длиной ~135 мм, возможно, задняя часть нижней челюсти; местонахождение Кобяки, обнажение близ с. Кобяки, Тамбовская обл., Россия; нижний сеноман, верхний мел. Принадлежность кости именно птерозавру недостоверна.

Pterosauria ordo indet. 4

Птерозавр: [Гликман и др., 1987, с. 259; Несов, 1990, с. 9].

Pterosauria indet. (крупные): [Несов, 1997, с. 111].

Pterosaur: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 231; Unwin et al., 1997, p. 49].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 429].

Экз. колл. ZIN РН, без №, трубчатая кость, возможно, от проксимальной части крыла; местонахождение Боройнак (= Буройнак), урочище Боройнак, Северо-Западное Приаралье, Кызыл-Ординская обл., Казахстан; средняя часть бостобинской свиты, верхний мел (сантон – нижний кампан).

Pterosauria ordo indet. 5

?Azhdarchidae: [Несов, Ярков, 1989, с. 85].

Птерозавр с чертами сходства с Azhdarchidae: [Несов, 1990, с. 9].

?Bird: [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 234].

Pterosauria indet.: [Unwin, Bakhurina, 2000, p. 429].

Экз. без №, место хранения неизвестно, проксимальная часть диафиза плечевой кости; местонахождение Полунино-I (= Лучискина балка), овраг в 7 км юго-западнее хут. Полунино, близ правого берега р. Волга, в ~90 км северо-западнее г. Волгоград, Волгоградская обл., Россия; камышинская свита, палеоцен (кость переотложена из базального горизонта маастрихта).

Замечание. Данный экземпляр указывался также как «фрагмент дистальной части плечевой кости» [Несов, Ярков, 1989, с. 85]. По мнению Н.Н. Бахуриной и Д. Анвина [Bakhurina, Unwin, 1995a, p. 234], он может принадлежать птице. По неопубликованным записям Л.А. Несова, кость имеет в сечении 26,5 x 18,8 мм. Сам экземпляр обнаружить не удалось.

Литература

- Аверьянов А.О. Новые данные о меловых летающих ящерах (Pterosauria) России, Казахстана и Киргизии // Палеонтол. журн. 2004. №4. С. 73–83.
- Аверьянов А.О. Орнитохейриды (Pterosauria, Ornithocheiridae) середины мела России и Узбекистана // Палеонтол. журн. 2007а. №1. С. 75–82.
- Аверьянов А.О. Новые находки аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) в позднем мелу России, Казахстана и Средней Азии // Палеонтол. журн. 2007б. №2. С. 73–79.
- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Иванов А.В., Первушов Е.М. Новая находка аждархида (Pterosauria: Azhdarchidae) в позднем мелу Поволжья // Палеонтол. журн. 2005. №4. С. 91–97.
- Аверьянов А.О., Атабекян А.А. Первая находка летающего ящера (Pterosauria) в Армении // Палеонтол. журн. 2005. №2. С. 98–100.
- Аверьянов А.О., Лецинский С.В., Скучас П.П., Резвый А.С. Зубы птерозавров из нижнего мела России и Узбекистана // Современная герпетол. 2003а. Т. 2. С. 5–11.
- Аверьянов А.О., Лецинский С.В., Файнгерц А.В., Скучас П.П., Резвый А.С. Новый комплекс раннемеловых позвоночных Западной Сибири (Красноярский край) // Состояние и проблемы геологического изучения недр и развития минерально-сырьевой базы Красноярского края. Материалы докл. научн.-практ. конф. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС, 2003б. С. 106–108.
- Аверьянов А.О., Ярков А.А. О существовании гигантского летающего ящера (Pterosauria) в конце позднего мела в Нижнем Поволжье // Палеонтол. журн. 2004. №6. С. 78–80.
- Бажанов В.С., Еремин А.В. Первые находки остатков ящеров в меловых отложениях Тамбовской области // Вопросы герпетологии. IV Всес. герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 20–21.
- Бахурина Н.Н. Птеродактиль из нижнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1982. №4. С. 104–108.
- Бахурина Н.Н. Раннемеловое местонахождение птерозавров Западной Монголии // Труды Совместной советско-монгольской палеонтол. экспедиции. 1983. Вып. 24. С. 126–129.
- Бахурина Н.Н. Летающие ящеры // Природа. 1986. №7. С. 27–36.
- Бахурина Н.Н. О первом рамфоринхе Азии *Batrachognathus volans* Riabinin, 1948 из верхнеюрских сланцев Каратау // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1988. Т. 63. Вып. 5. С. 132.
- Бахурина Н.Н. Летающие ящеры Монголии: новое в морфологии, систематике и палеогеографии птерозавров // Основные результаты исследований совместной советско-монгольской палеонтол. экспедиции за 1969–1988 годы. М.: ПИН АН СССР, 1989. С. 17–18.
- Боголюбов Н.Н. О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии // Ежегодник по геол. и минерал. России. 1914. Т. 16. Вып. 1. С. 1–7.
- Габдуллин Р.Р. Ритмичность верхнемеловых отложений Русской плиты, СЗ Кавказа и ЮЗ Крыма (строение, классификация, модели формирования) // Автореф. дисс. канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 2000. 23 с.
- Гликман Л.С. Верхнемеловые позвоночные окрестностей Саратова. Предварительные данные // Уч. записки СГУ. 1953. Т. 38. С. 51–54.
- Гликман Л.С., Мертинене Р.А., Несов Л.А., Рождественский А.К., Хозацкий Л.И., Яковлев В.Н. Позвоночные / В кн.: Стратиграфия СССР. Меловая система / Ред. М.М. Москвин. Т. 2. М.: Недра, 1987. С. 255–262.
- Ивахненко М.Ф., Корабельников В.А. Живое прошлое Земли. Книга для учащихся. М.: Просвещение, 1987. 225 с.
- Лецинский С.В., Аверьянов А.О., Файнгерц А.В., Скучас П.П., Резвый А.С. Новое местонахождение раннемеловых млекопитающих в Западной Сибири // Докл. Российской академии наук. 2003. Т. 391. №3. С. 426.
- Меркулова Н.Н. Новая находка птерозавра в Монголии // Материалы научных заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977–1978 годы. М.: Наука, 1980. С. 103–104.
- Несов Л.А. Амфибии и рептилии в экосистемах мела Средней Азии // Вопросы герпетологии. V Всес. герпетол. конф. Л.: Наука, 1981. С. 91–92.
- Несов Л.А. Птерозавры и птицы позднего мела Средней Азии // Палеонтол. журн. 1984. №1. С. 47–57.
- Несов Л.А. Первая находка поздне меловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // Труды Зоолог. ин-та АН СССР. 1986. Т. 147. С. 31–38.
- Несов Л.А. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания // Труды Зоолог. ин-та АН СССР, 1988. Т. 182. С. 116–123.
- Несов Л.А. Новые находки остатков динозавров, крокодилов и летающих ящеров позднего мезозоя СССР // Вопросы герпетологии. VII Всес. герпетол. конф. Киев: Наукова думка, 1989. С. 173–174.
- Несов Л.А. Летающие ящеры юры и мела СССР и значение их остатков для реконструкции палеогеографической обстановки // Вестн. ЛГУ. Сер. 7. 1990. Вып. 4 (№28). С. 3–10.
- 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. исслед. 1991в. №1. С. 147–163.
- Несов Л.А.* Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описание новых находок // Русск. орнитол. журн. 1992. Т. 1. №1. С. 7–50.
- Несов Л.А.* Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1995. 156 с.
- Несов Л.А.* Неморские позвоночные мела Северной Евразии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997. 218 с.
- Несов Л.А., Казнышкіна Л.Ф., Черепанов Г.О.* Динозавры, крокодилы и другие архозавры позднего мезозоя Средней Азии и их место в экосистемах // Тез. докл. XXXIII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л., 1987. С. 46–47.
- Несов Л.А., Мертинене Р.А., Головнева Л.Б., Потапова О.Р., Саблин М.В., Абрамов А.В., Бугаенко Д.В., Налбандян Л.А., Назаркин М.В.* Новые находки остатков древних организмов в Белгородской и Курской областях // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, (1986) 1988. С. 124–131.
- Несов Л.А., Ярков А.А.* Новые птицы мела – палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // Труды Зоол. ин-та РАН. 1989. Т. 197. С. 78–97.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во ГосУНЦ Колледж, 1999. 230 с.
- Рябинин А.Н.* Заметка о летающем ящере из юры Каратау // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 15. Вып. 1. С. 86–93.
- Теряев В.А.* Из забытых палеонтологических находок прошлого столетия // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1967. №9. С. 36–41.
- Хозацкий Л.И.* Птерозавр сеномана (поздний мел) Саратова // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 2 (№10). С. 115–117.
- Хозацкий Л.И., Юрьев К.Б.* Надотряд Pterosauria. Летающие ящеры // В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов, М.: Наука, 1964. С. 589–603.
- Шаров А.Г.* Уникальные находки рептилий из мезозойских отложений Средней Азии // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1966. Т. 61. №2. С. 145–146.
- Шаров А.Г.* Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 130. С. 104–113.
- Шувалов В.Ф.* О геологическом строении и возрасте местонахождений Хобур и Хурэн-Дух // Труды совместной советско-монгольской палеонтол. экспедиции. 1974. Вып. 1. С. 296–213.
- Ярков А.А.* Новые данные по стратиграфии и фауне верхнемеловых отложений в районе с. Малая Сердоба (Пензенская область) // Труды Научно-исслед. ин-та геол. СГУ. Нов. сер. 2001. Т. 8. С. 55–61.
- Alexander R.M.* The flight of the pterosaur // Nature. 1994. Vol. 371. №6492. P. 12–13.
- Andres B.B., Norell M.A.* The first record of a pterosaur from the Early Cretaceous Strata of Oosh (Ovorkhangai, Mongolia) // Amer. Mus. Novitates. 2005. №3472. P. 1–6.
- Averianov A.O., Kurochkin E.N., Pervushov E.M., Ivanov A.V.* Two bone fragments of ornithocheiroid pterosaurs from the Cenomanian of Volgograd Region, southern Russia // Acta Palaeontol. Polonica. 2005. Vol. 50. №2. P. 289–294.
- Averianov A.O., Martin T., Bakirov A.* Pterosaur and dinosaur teeth from the Middle Jurassic Balabansai Svita in northern Fergana Depression, Kyrgyzstan // Palaeontology. 2004. Vol. 48. №1. P. 135–155.
- Bakhurina N.N., Unwin D.M.* A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia // Histor. Biol. 1995a. Vol. 10. №1. P. 197–245.
- Bakhurina N.N., Unwin D.M.* A preliminary report on the evidence for 'hair' in *Sordes pilosus*, an Upper Jurassic pterosaur from Middle Asia / In: Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota / Eds. A. Sun, Y.-Q. Wang, Beijing: China Ocean Press, 1995b. P. 79–82.
- Bakhurina N.N., Unwin D.M.* Taphonomy of pterosaurs from the Upper Jurassic lacustrine lithographic limestones of Karatau, Kazakhstan / In: II International Symposium on Lithographic Limestones, Lleida-Cuenca. Madrid: Ed. Univ. Autonoma de Madrid, 1995c. P. 19–21.
- Bennett S.C.* A pteranodontid pterosaur from the Early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of Cretaceous pterosaurs // J. Paleontol. 1989. Vol. 63. №5. P. 669–677.
- Bennett S.C.* Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea) // Occasional Papers Mus. Natural History. Univ. Kansas. 1994. №169. P. 1–70.
- Bennett S.C.* A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the southern limestone of Germany: year classes of a single large species // J. Paleontol. 1995. Vol. 69. №3. P. 569–580.
- Bennett S.C.* The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha // Zool. J. Linnean Soc. 1996a. Vol. 118. №3. P. 261–308.
- Bennett S.C.* Year-classes of pterosaurs from the Solnhofen Limestone of Germany: taxonomic and systematic implications // J. Vertebr. Paleontol. 1996b. Vol. 16. №3. P. 432–444.
- Benton M.J.* *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs // Philosoph. Transact. Royal

Soc. London. Ser. B. 1999. Vol. 354. №1388. P. 1423–1446.

Bonaparte J.F. Descripción del cráneo y mandíbulas de *Pterodaustro guinazui* (Pterodactyloidea, Pterodaustriidae nov.) de la Formación Lagarcito. San Luis, Argentina / Publ. Mus. Munic. Ciencias Natur. Mar del Plata. 1971. T. 1. №9. P. 263–272.

Bramwell C.D., Whitfield G.R. Biomechanics of *Pteranodon* // Philosoph. Transact. Royal Soc. London. Ser. B. 1974. Vol. 267. №890. P. 503–581.

Buffetaut E. Pterosauria from the Upper Cretaceous of Laco (Iberian Peninsula): a preliminary comparative study // Estudios Mus. Ciencias Natur. de Alava. 1999. T. 14. Num. Espec. 1. P. 289–294.

Buffetaut E., Duus B., Mazin J.-M. Une vertèbre de ptérosaure (Reptilia: Archosauria) dans l'albien de l'Aube (France) // Bull. Ann. Assoc. Geol. Aube. 1989. №11. P. 3–8.

Buffetaut E., Grigorescu D., Csiki Z. A new giant pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania // Naturwissenschaften. 2002. Bd 89. H. 4. S. 180–184.

Buffetaut E., Wellnhofer P. Un reste de Ptérosaure dans l'Hauteriviens (Cretace inférieur) de la Haute-Marne // Bull. Soc. Geol. France. Ser. 7. 1983. T. 25. №1. P. 111–115.

Buissonjé P.H. de. *Ctenochasma porocristata* nov. sp. from the Solnhofen Limestone, with some remarks on other Ctenochasmatidae // Proc. Koninklijke Nederlandse Akad. van Wetenschappen. Ser. B. 1981. Bd 84. H. 4. S. 411–436.

Campos D.A., Kellner A.W.A. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America // Anais Acad. Brasileira de Ciências. 1985. T. 57. №4. P. 453–466.

Carpenter K., Unwin D.M., Cloward K., Miles C., Miles C. A new scaphognathine pterosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming, USA / In: Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs / Eds. E. Buffetaut, J.-M. Mazin. Geol. Soc. Spec. Publ. 2003. №217. P. 45–54.

Chiappe L.M., Codorniu L., Grellet-Tinner G., Rivarola D. Argentinian unhatched pterosaur fossil // Nature. 2004. Vol. 432. №7017. P. 571–572.

Czerkas S.A., Ji Q. A new rhamphorhynchoid with a headcrest and complex integumentary structures // Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight / Ed. S.J. Czerkas. The Dinosaur Mus. Journal. 2002. Vol. 1. P. 15–41.

Dalla Vecchia F.M. Observations on the non-pterodactyloid pterosaur *Jeholopterus ningchengensis* from the Early Cretaceous of northeastern China // Natura Nascosta. 2002. №24. P. 8–28.

Dong Z.-M. Dinosaurian Faunas of China. Beijing, Berlin: China Ocean Press & Springer-Verlag, 1992. 188 p.

Eichwald E. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Second Volume. Seconde Section de la Période moyenne. Stuttgart: Librairie de E. Schweizerbart, 1868. P. 1195–1285.

Fastnacht M. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous)

of the Chapada do Araripe, Brazil // Paleontol. Zeitschrift. 2001. Bd 75. Hf. 1. S. 23–36.

Frey E., Martill D.M., Buchy M.-C. A new species of tapejarid pterosaur with soft tissue head crest // Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs / Eds. E. Buffetaut, J.-M. Mazin. Geol. Soc. Special Publ. 2003. №217. P. 65–72.

Gauthier J.A. Saurischian monophyly and the origin of birds // Mem. California Acad. Sci. 1986. Vol. 8. P. 1–55.

He X., Yan D., Su C. A new pterosaur from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan // J. Chengdu College Geol. 1983. Vol. suppl. 1. P. 27–33.

Hicks J.F., Brinkman D.L., Nichols D.L., Watabe M. Paleomagnetic and palynologic analyses of Albian to Santonian strata at Bayn Shireh, Burkhan, and Khuren Dukh, eastern Gobi Desert, Mongolia // Cretaceous Res. 1999. Vol. 20. №6. P. 829–850.

Hooley R.W. On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*; an ornithosaur from the Wealden shales of Atherfield (Isle of White) // Quarterly J. Geol. Soc. London. 1913. Vol. 69. №2. P. 372–421.

Hooley R.W. On the ornithosaurian genus *Ornithocheirus*, with a review of the specimens of the Cambridge Greensand in the Sedgwick Museum // Ann. and Mag. Natural History. Ser. 8. 1914. Vol. 13. №78. P. 529–557.

Howse S.C.B. On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia: Archosauria) // Zool. J. Linnean Soc. 1986. Vol. 88. №4. P. 307–328.

Howse S.C.B., Milner A.R. The pterodactyloids from the Purbeck Limestone Formation of Dorset // Bull. Natural History Mus. London. Geology. 1995. Vol. 51. №1. P. 73–88.

Huene F. von. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier // Geol. und Paleontol. Abhandl. Neue Folge. 1914. Bd 13. S. 1–53.

Ikegami N., Kellner A.W.A., Tomida Y. The presence of an azhdarchid pterosaur in the Cretaceous of Japan // Paleontol. Res. 2000. Vol. 4. №3. P. 165–170.

Ji Q., Ji S.-A., Cheng Y.-N., You H.-L., Lü J.-C., Liu Y.-Q., Yuan C.-X. Pterosaur egg with a leathery shell // Nature. 2004. Vol. 432. №7017. P. 572.

Jouve S. Description of the skull of a *Ctenochasma* (Pterosauria) from the latest Jurassic of eastern France, with a taxonomic revision of European Tithonian Pterodactyloidea // J. Vertebr. Paleontol. 2004. Vol. 24. №3. P. 542–554.

Kellner A.W.A. The relationships of the Tapejaridae (Pterodactyloidea) with comments on pterosaur phylogeny / In: Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Short Papers / Eds. A. Sun, Y.-Q. Wang. 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 Palaeobiology of Pterosaurs / Eds. E. Buffetaut, J.-M. Mazin. Geol. Soc. Spec. Publ. 2003. №217. P. 105–137.

Kellner A.W.A., Langston W. Jr. Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas // J. Vertebr. Paleontol. 1996. Vol. 16. №2. P. 222–231.

- Kellner A.W.A., Tomida Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Albian – Albian), northeastern Brazil // Nat. Sci. Mus. Monographs. 2000. №17. P. 1–135.
- Kuhn O. Die fossilen Reptilien. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1937. 121 S.
- Kuhn O. Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria. Krailling, München: Oeben Verlag, 1967. 52 S.
- Langston W. Jr. Pterosaurs // Sci. Amer. 1981. Vol. 244. №2. P. 92–102.
- Lee Y.-N. The early Cretaceous pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus* from North America // Palaeontology. 1994. Vol. 37. №4. P. 755–763.
- LüJ.-C. A new pterosaur: *Beipiaopterus chenianus*, gen. et sp. nov. (Reptilia: Pterosauria) from western Liaoning Province of China // Mem. Fukui Prefect. Dinosaur Mus. 2003. Vol. 2. P. 153–160.
- Lydekker R. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part I. Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria. London: Taylor and Francis, 1888. 309 p.
- Mader B.J., Kellner A.W.A. A new anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco // Bol. Mus. Nacional. Nova Sér. Geologia. 1999. №45. P. 1–11.
- Marsh O.C. Notice of a new sub-order of Pterosauria // Amer. J. Sci. Ser. 3. 1876. Vol. 11. №66. P. 507–509.
- Martill D.M., Naish, D. Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly // Palaeontology. 2006. Vol. 49. №4. P. 925–941.
- McGowen M.R., Padian K., De Sosa M.A., Harmon R.J. Description of *Montanazhdarcho minor*, an azhdarchoid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana // PaleoBios. 2002. Vol. 22. №1. P. 1–9.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd III. Vertebraten. Teil 2. Reptilien und Vögel. Jena: G. Fischer Verlag, 1968. 657 S.
- Nessov L.A. Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments / In: Papers in Avian Paleontology honoring Pierce Brodkorb / Ed. K.E. Campbell. 1992. P. 465–478.
- Nopcsa F. von. The genera of reptiles // Palaeobiologica. 1928. Vol. 1. P. 163–188.
- Owen R. Monograph on the Fossil Reptilia of the Mesozoic Formations. Monograph on the Order Pterosauria // Monogr. Palaeontol. Soc. London. 1874. P. 1–14.
- Padian K. The origin of pterosaurs / In: Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Short Papers / Eds. W.-E. Reif, F. Westphal. Tübingen: Attempto Verlag, 1984a. P. 163–168.
- Padian K. A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana // J. Vertebr. Paleontol. 1984b. Vol. 4. №4. P. 516–524.
- Padian K. A taxonomic note on two pterodactyloid families // J. Vertebr. Paleontol. 1986. Vol. 6. №3. P. 289.
- Padian K. Pterosauroomorpha / In: Encyclopedia of Dinosaurs / Eds. P.J. Currie, K. Padian. San-Diego, London, Boston: Acad. Press, 1997. P. 617–618.
- Peters D. Wing shape in pterosaurs (reply to Unwin & Bakhurina 1994) // Nature. 1995. Vol. 372. №6520. P. 315–316.
- Plieninger F. *Campylognathus Zitteli*, ein neuer Flugsaurier aus dem obersten Lias Schwabens // Palaeontographica. 1895. Bd 41. S. 193–222.
- Plieninger F. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier // Palaeontographica. 1901. Bd 48. S. 65–90.
- Quenstedt F.A. Über *Pterodactylus hisicus* Qu. // Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 1858. Bd 14. S. 299–336.
- Romer A.S. Osteology of the Reptiles. Chicago: Univ. Press, 1956. 772 p.
- Saint-Seine P. de. Pterosauria / In: Traite de Paléontologie. T. 5 / Ed. J. Pivetaut. Paris: G. Masson, 1955. P. 963–990.
- Seeley H.G. Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia in the Woodwardian Museum Cambridge // Proc. Cambr. Philosoph. Soc. 1869. Vol. 3. P. 1–169.
- Seeley H.G. The Ornithosauria: An elementary study of the bones of Pterodactyles, made from fossil remains found in the Cambridge Upper Greensand. Cambridge: Deighton, Bell and Co., 1870. 135 p.
- Seeley H.G. The ornithosaurian pelvis // Ann. and Mag. Natural History. Ser. 6. 1891. Vol. 7. №39. P. 237–255.
- Sereno P.C. Basal archosaurs: Phylogenetic relationships and functional implications // J. Vertebr. Paleontol. 1991. Vol. 11. Suppl. №4. P. 1–53.
- Shuwalov V.F. The Cretaceous stratigraphy and palaeobiogeography of Mongolia / In: The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 256–278.
- Unwin D.M. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria) / In: Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota / Eds. A. Sun, Y.-Q. Wang. Beijing: China Ocean Press, 1995a. P. 69–72.
- Unwin D.M. A reassessment, using ontogenetic data, of the systematic status of pterosaurs (Reptilia: Diapsida) from the Upper Jurassic lithographic limestones of southern Germany / In: II International Symposium on Lithographic Limestones, Lleida-Cuenca. Madrid: Edic. Univer. Autonoma de Madrid, 1995b. P. 151–154.
- Unwin D.M. The fossil record of Middle Jurassic pterosaurs / In: The Continental Jurassic / Ed. M. Morales. Mus. Northern Arizona Bull. 1996. Vol. 60. P. 291–304.
- Unwin D.M. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England // Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaft. Reihe. 2001. Bd 4. S. 189–221.

- Unwin D.M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs / In: Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs / Eds. E. Buffetaut, J.-M. Mazin. Geol. Soc. Spec. Publ. 2003. №217. P. 139–190.
- Unwin D.M., Bakhurina N.N. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus // Nature. 1994. Vol. 371. №6492. P. 62–64.
- Unwin D.M., Bakhurina N.N. Wing shape in pterosaurs (reply to Peters 1995) // Nature. 1995. Vol. 374. №6520. P. 316.
- Unwin D.M., Bakhurina N.N. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia / In: The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 420–433.
- Unwin D.M., Bakhurina N.N., Lockley M.G., Manabe M., Lü J.-C. Pterosaurs from Asia // Paleontol. Soc. Korea Spec. Publ. 1997. Vol. 2. P. 43–65.
- Unwin D.M., Heinrich W.-D. On a pterosaur jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania) / In: Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaft. Reihe. 1999. Vol. 2. P. 121–134.
- Unwin D.M., Lü J.-C. On *Zhejiangopterus* and the relationships of pterodactyloid pterosaurs // Histor. Biol. 1997. Vol. 12. P. 199–210.
- Unwin D.M., Lü J.-C., Bakhurina N.N. On the systematic and stratigraphic significance of pterosaurs from the Lower Cretaceous Yixian Formation (Jehol Group) of Liaoning, China / In: Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaft. Reihe. 2000. Bd 3. P. 181–206.
- Veldmeijer A.J. *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil // Scripta Geol. 2003. Vol. 125. P. 35–139.
- Wang X., Zhou Z. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China // Vertebr. Palasiatica. 2003. Vol. 41. №1. P. 34–41.
- Wang X.-L., Zhou Z. Pterosaur embryo from the Early Cretaceous // Nature. 2004. Vol. 429. P. 621.
- Wang X., Zhou Z., Zhang F., Xu X. A nearly complete articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and «hairs» from Inner Mongolia, northeast China // Chinese Sci. Bull. 2002. Vol. 47. №3. P. 226–230.
- Watabe M., Tsogtbaatar K., Tsuihiji T., Barsbold R. The first discovery of diverse Jurassic dinosaur faunas in Mongolia. J. Vertebr. Paleontol. 2003. Vol. 23. Suppl. №3. P. 108A.
- Wellnhofer P. Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands // Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaft. Klasse. Neue Folge. 1970. H. 141. S. 1–135.
- Wellnhofer P. *Campylognathoides liasicus* (Quenstedt), an Upper Liassic pterosaur from Holzmaden – The Pittsburgh specimen // Ann. Carnegie Mus. 1974. Vol. 45. №2. P. 169–216.
- Wellnhofer P. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. II. Systematische Beschreibung // Palaeontographica, Abteil. A: Paleozool., Stratigraph. 1975. Bd 148. Lfg. 4-6. S. 132–186.
- Wellnhofer P. Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 19. Pterosauria. Stuttgart, New York: G. Fisher Verlag, 1978. 82 S.
- Wellnhofer P. Die fliegenden Saurier // Spektr. der Wissenschaft. 1979. №4. S. 13–27.
- Wellnhofer P. Flugsaurier. Neue Brehm-Bucherei 534. Wittenburg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1980. 135 S.
- Wellnhofer P. New crested pterosaurs from the lower Cretaceous of Brazil // Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie. 1987. Bd 27. S. 175–186.
- Wellnhofer P. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. London: Salamander Books, 1991. 192 p.
- Wellnhofer P., Vahldiek B.-W. Ein Flugsaurier-Rest aus dem Posidonienschiefer (Unter-Toarcium) von Schandelah bei Braunschweig // Paläontol. Z. 1986. Bd 60. S. 329–340.
- Wild R. Ein Flugsaurier-Rest aus dem Lias Epsilon (Toarcium) von Erzingen (Schwäbischer Jura) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Ser. B: Geol. und Paleontol. 1975. Bd 17. S. 1–16.
- Williston S.W. On the osteology of *Nyctosaurus* (*Nyctodactylus*), with notes on American pterosaurs // Field Columbian Mus., Geol. Ser. 1903. Vol. 2. №3. P. 125–163.
- Young C.C. On a new pterosaurian from Sinkiang, China // Vertebr. Palasiatica. 1964. Vol. 8. №3. P. 221–255.
- Zittel K.A. von. Text-book of Palaeontology. Volume II. London: Macmillan and Co, 1932. 464 p.