

Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).

Труды Мензбирова орнитологического общества, том 3. С. 29–39.

Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. P. 29–39.

Опыт морфо-экологической реконструкции локомоторного аппарата ископаемых птиц

А.В. Зиновьев

*Тверской государственный университет,
ул. Желябова, 33, Тверь, 170100, Россия
e-mail: zinoviev.av@tversu.ru*

В статье мы обращаем внимание на важность морфологических исследований для реконструкции эволюционного процесса. Сравнительная анатомия птиц не только позволяет выявлять ключевые адаптации и устанавливать родственные связи между группами, но и даёт возможность реконструировать мягкие ткани вымерших животных. Последний тезис проиллюстрирован на примере *Archaeopteryx lithographica*, *Hesperornis regalis* и двух видов отряда Dinornithiformes — *Dinornis robustus* и *Emeus crassus*. Детальная реконструкция мускулатуры и связок задних конечностей указанных видов позволяет судить об особенностях их локомоции.

To the morpho-ecological reconstruction of the locomotor apparatus of the extinct birds

A.V. Zinoviev

*Tver State University,
Zhelyabova Str., 33, Tver, 170100, Russia;
e-mail: zinoviev.av@tversu.ru*

Here we emphasize the importance of morphological studies for the reconstruction of the evolutionary process. Avian comparative anatomy allows identifying key adaptations as well as affinities of taxonomic groups. It also makes possible the detailed reconstruction of soft tissues of the long extinct species. We provide three examples of such a reconstruction, related to the hindlimb morphology of *Archaeopteryx lithographica*, *Hesperornis regalis*, and two species of the order Dinornithiformes — *Dinornis robustus* and *Emeus crassus*. The meticulous reconstruction reveals certain features of the locomotor specialization of the mentioned species.

Повышенное в последние десятилетия внимание к молекулярным основам реконструкции эволюционного процесса не снимает с повестки дня классические морфологи-

ческие исследования. Последние оказываются не только важным источником информации о родственных связях и эволюции групп живых организмов, но в союзе с экологией позволяют судить о ключевых адаптациях, в частности, птиц (Юдин, 1957; Держинский, Корзун, 2004; Корзун, 2006; Калякин, 2008). Разработанная на достаточном уровне сравнительная анатомия костно-мышечных аппаратов, как функциональных единиц живого, способна дать ключи к реконструкции морфологии и экологии вымерших организмов (Зиновьев, 2010). В настоящей статье мы приводим обзор оригинальных морфо-экологических реконструкций аппарата двуногой локомоции ископаемых птиц, проводимых нами на протяжении уже более 10 лет (Зиновьев, 2007).

Принципы реконструкции

В процессе реконструкции мягких тканей задних конечностей ископаемых птиц, а также при анализе их функционирования, мы придерживаемся ряда принципов (Zinoviev, 2011): (а) суставные поверхности определяют положение и размах движений сегментов конечности; для конгруэнтных суставов (тазобедренный, метатарзофаланговые, межфаланговые) размах и направление движений оценивается по форме костных суставных поверхностей и расположению фиксирующих связок; в случае неконгруэнтных суставов упомянутые параметры движения определяются только после реконструкции суставных хрящей; (б) рубцы, гребни, бугристости и шероховатости указывают на протяжённость и характер крепления мышц, сухожилий и связок; гладкий участок кости в районе сустава указывает на огибание его сухожилием с волокнистым хрящом (Alexander, Dimery, 1985; Benjamin, Ralphs, 1998); (в) положение и степень развития реконструированных мышц не должны противоречить характеру развития и дви-

жения костных элементов конечности; они должны соответствовать функциональным потребностям конкретного типа передвижения; (г) предположения о гомологии реконструируемых мягких структур должны делаться с осторожностью, особенно в отношении особо древних ископаемых птиц (Maug, Clarke, 2003); в этом случае должны браться во внимание мускулы возможных предков (дискуссию по поводу гомологии в реконструкциях см. у Hutchinson, 2001); (д) сходные результаты могут быть достигнуты разными путями; сходство в форме и пропорциях костей скелета задних конечностей не всегда указывает на близкое родство их обладателей; в случае сходства локомоторных адаптаций появление конвергентных или параллельных структур не является неожиданным событием.

Локомоторная адаптация археоптерикса *Archaeopteryx lithographica*

Попытки реконструировать особенности «наземной» локомоции археоптерикса предпринимались неоднократно (Dames, 1884; Heilmann, 1926; Ostrom, 1974, 1976; Martin, 1995; Elzanowski, 2001; Bühler, Bock, 2002 и др.). Большинство исследователей согласилось с тем, что археоптерикс мог бегать по земле и карабкаться по стволам и в кронах. Мартин (Martin, 1995), основываясь на утолщенном краниодорзальном крае ацетабулярной впадины, а также направленных каудовентрально лобковых костях предположил, что археоптерикс мог карабкаться с разведенными в сторону задними конечностями, прижимаясь брюхом к стволу (рис. 1). В противном случае направленные вентрально лобковые кости мешали бы подобному способу передвижения.

Наши исследования характера сочленения костей конечностей нескольких экземпляров археоптерикса, хранящихся в музеях Германии, показали, что разведение

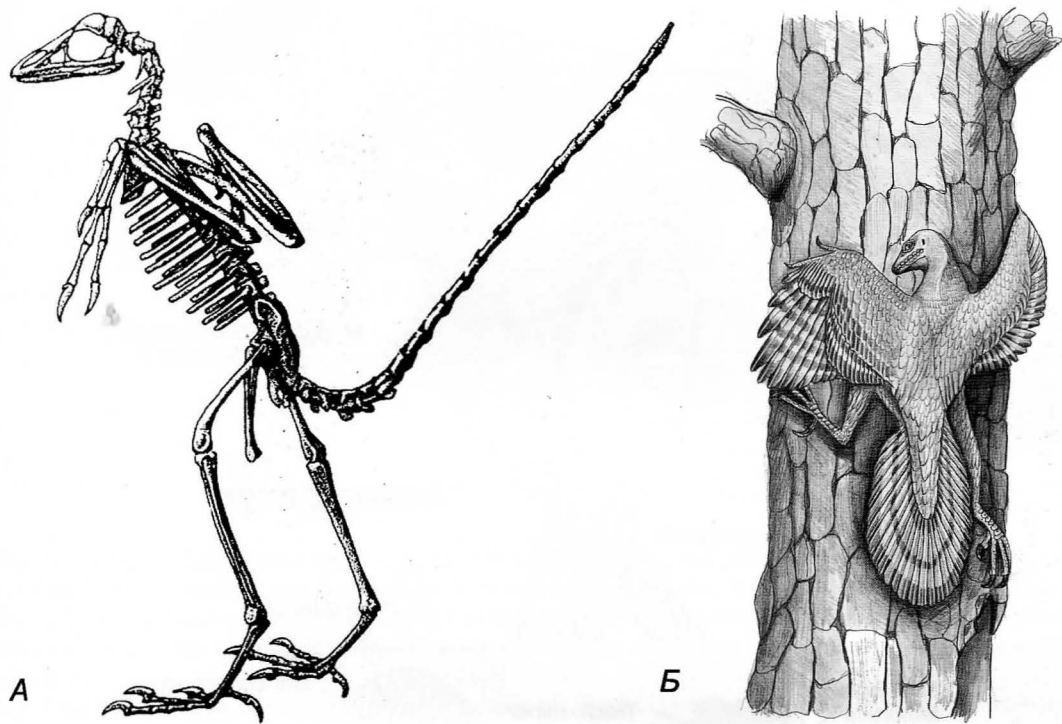


Рис. 1. Скелетная реконструкция археоптерикса по Л. Мартину (Martin, 1995) (А) и изображение карабкающегося по стволу археоптерикса согласно этой реконструкции (А.В. Зиновьев, карандаш, бумага, 1995) (Б).

Fig. 1. Skeletal reconstruction of *Archaeopteryx* according to Larry Martin (Martin, 1995) (A) and the life restoration of the climbing *Archaeopteryx* matching this reconstruction (A.V. Zinoviev, pencil, paper, 1995) (B).

в стороны бёдер у археоптерикса вряд ли было возможным; такое разведение ставит ретракторы бедра в невыгодное положение. Напротив, мускулатура тазобедренного отдела археоптерикса разительно напоминает таковую *Deinonychus*, отличного бегуна (рис. 2). Кроме того, лобковые кости археоптерикса в действительности не были столь отклонены каудально, как кажется на почти дизартрикулированном Лондонском экземпляре, с которым работал Мартин. Наилучшим образом сохранившиеся экземпляры из Зольнхофена и Айхштетта указывают на почти перпендикулярное по отношению к продольной оси подвздош-

ных костей направление лобковых костей (рис. 3). Такое их положение делает невозможным карабканье по стволу по «методу Мартина», но не запрещает карабканье по стволу вообще.

Удлиненные передние конечности с тремя свободными и снабженными загнутыми острыми когтями пальцами, второй палец задних конечностей, способный к гиперэкстензии, а также не усиленные стержни средних рулевых перьев указывают на иной способ карабканья археоптерикса по стволу. Археоптерикс карабкался наподобие монтера по телеграфному столбу или сборщика плодов по

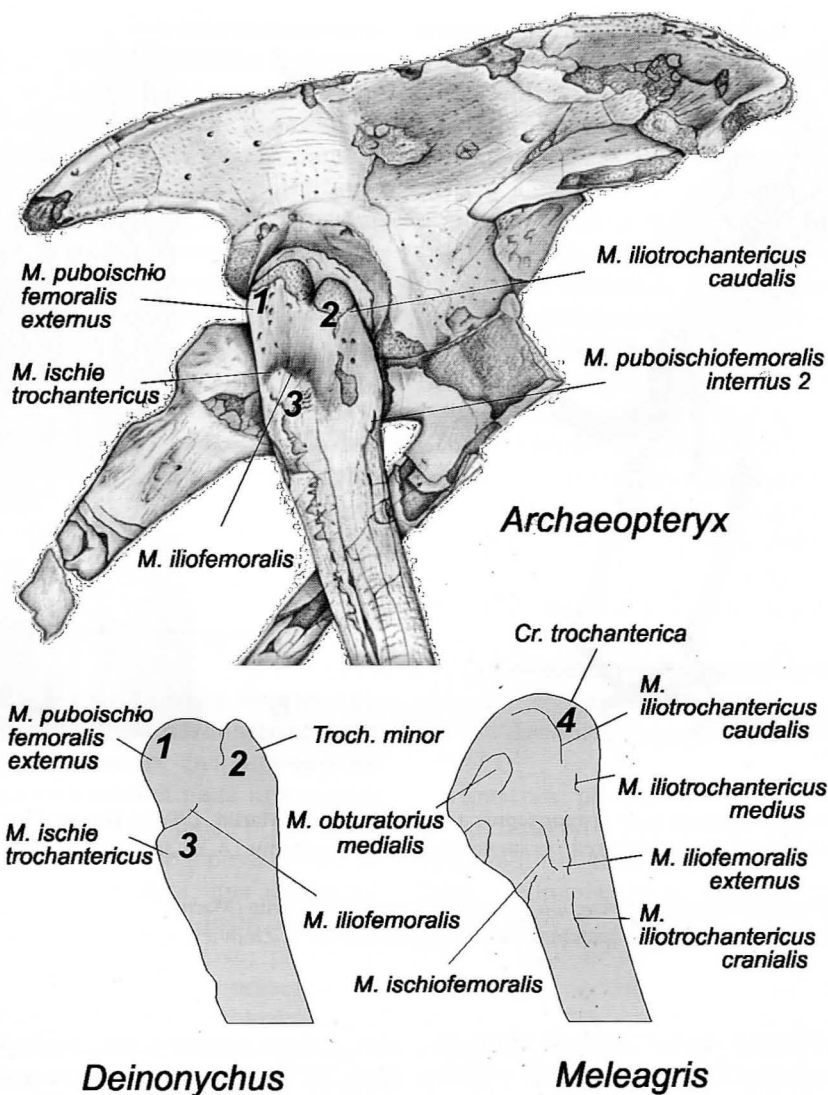


Рис. 2. Места крепления мышц тазобедерной области археоптерикса, дейнонихуса и индейки. 1 — *trochanter major*; 2 — *tr. minor*; 3 — *tr. posterior*; 4 — *crista trochanteris*. Обратите внимание на сходство между археоптериксом и дейнонихусом.

Fig. 2. Hip regions of *Archaeopteryx*, *Deinonychus* and turkey with insertions of some muscles. 1 — *trochanter major*; 2 — *tr. minor*; 3 — *tr. posterior*; 4 — *crista trochanteris*. Note the similarity between *Archaeopteryx* and *Deinonychus*.

стволу пальмы (рис. 4). Подведённые под тело конечности обеспечивали толчок, по окончании которого археоптерикс фиксировал свое положение на стволе при по-

мощи стоп и когтей пальцев удлинённых передних конечностей. Опора на задние и передние конечности снимала необходимость опоры на хвост, которая нужна

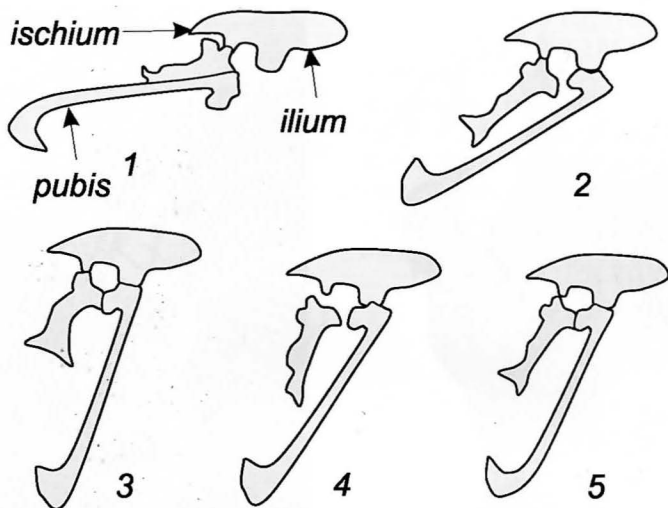


Рис. 3. Контуры подвздошной *ilium*, седалищной *ischium* и лобковой *pubis* костей Лондонского London (1), Берлинского Berlin (2), Зольнгофенского Актиен-Ферайн Solnhofen Aktien-Verein (3), Зольнгофенского Solnhofen (4) и Айхштеттского Eichstätt (5) экземпляров археоптерикса (по Zinoviev, 2008). Обратите внимание на то, что в близком к нормальному положению кости таза находятся только у 3-го и 5-го образцов.

Fig. 3. Contours of *ilium*, *ischium* and *pubis* of London (1), Berlin (2), Solnhofen Aktien-Verein (3), Solnhofen (4), and Eichstätt (5) specimens of *Archaeopteryx* (after Zinoviev, 2008). Only specimens 3th and 5th have *pubis* close to the original position.

карабкающимся по стволу птицам (дятлы, пищухи). Направленный медиально относительно короткий первый палец вряд ли играл роль в охватывании ветвей, как это происходит у современных арбореальных птиц. Археоптерикс, по-видимому, лазал в кронах с помощью передних конечностей, а также мог ходить и бегать вдоль достаточно толстых ветвей (Zinoviev, 2008).

Локомоторная адаптация гесперорниса *Hesperornis regalis*

Принадлежащий к ограниченной группе морских нелетающих зубатых птиц середины и конца мезозойской эры гесперорнис является объектом многочисленных исследований (список литературы см. в Zinoviev, 2011). Уже Марш, первым описавший гесперорниса (Marsh,

1872a,b), обратил внимание на сходство его пропорций и костей скелета с таковыми гагары. Он верно заключил, что гесперорнис был ныряющей птицей, передвигавшейся под водой с помощью задних конечностей и ловившей вёрткую рыбу длинным клювом, усаженным зубами (Marsh, 1880). Позднее Штольпе (Stolpe, 1932, 1935) обратил внимание на то, что межфаланговые суставы задних конечностей гесперорниса позволяли ротационные движения вдоль продольной оси фаланг, как это происходит у поганок. Из этого автор справедливо заключил, что пальцы гесперорниса, как и пальцы поганок, были оторочены лопастями, а не перепонками, как у гагар. Впоследствии некоторые авторы обратили внимание на хорошее развитие у гесперорниса ретракторов бедра и разгибателей интертарзаль-

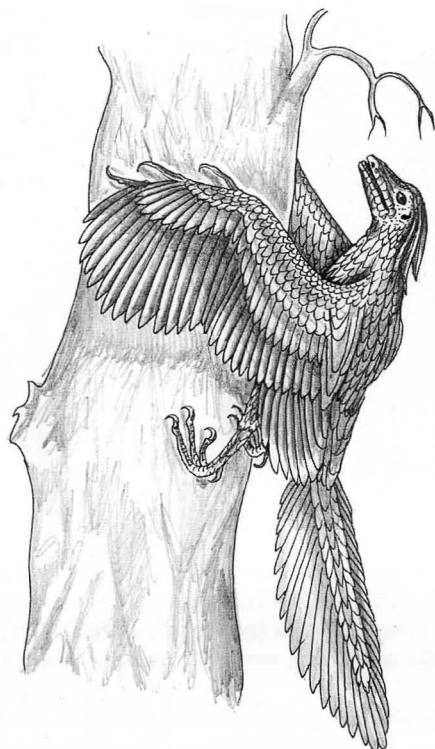


Рис. 4. Карбаканье по стволу археоптерикса и сборщика плодов финиковой пальмы. Обратите внимание на сходство положения карабкающихся и отсутствие в обоих случаях необходимости иметь дополнительную опору на хвост.

Fig. 4. *Archaeopteryx* climbing the tree trunk and a man climbing a palm to pick fruits. Note the similarity in the position of both climbers.

ного сустава (Dabelow, 1925; Богданович, 2003). Мартин и Тейт (Martin, Tate, 1976) даже попытались реконструировать несколько мышц задних конечностей близкого гесперорнису рода *Vaptornis*.

Принимая во внимание работы предшественников, мы в полной мере воспользовались возможностью реконструировать мышцы и связки задних конечностей гесперорниса, кости которых сохраняют чёткие следы крепления мягких тканей (Zinoviev, 2009–2011, 2015a,b). Оказалось, что мускульная и связочная система гесперорниса несёт в себе смесь черт, наблюдаемых у гагар и поганок. Бедренные кости гесперорниса были разведены в стороны шире, чем

у гагар и поганок (рис. 5), позволяя более эффективное вынесение дистальной части конечности над телом во время гребка. Мощное развитие ретракторов бедра указывает не столько на его движение в акте гребка, сколько на необходимость фиксации бедра в момент гребка. Интересно строение интертарзального сустава гесперорниса. Характер костных поверхностей, а также коллатеральных связок и связок, крепившихся к костям мениски, указывают на достаточную долю ротационной свободы (пронация-супинация) в этом суставе. Указанное свойство характерно для гагар. В то же время межфаланговые суставы указывают на движение пальцев, оторо-

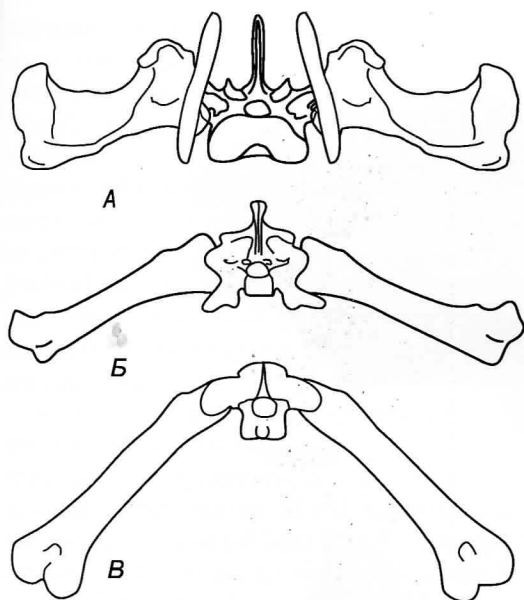


Рис. 5. Вид на таз и бёдра спереди (А) гесперорниса, краснозобой гагары (Б) и чомги (В). Обратите внимание на наивысшее разведение бёдер у гесперорниса (по Zinoviev, 2011, с изменениями).
 Fig. 5. Pelvis and femora of (A) *Hesperornis*, Red-throated Diver (Б) and Great Crested Grebe (В), cranial view. Note the highest degree of the femora spreading in *Hesperornis* (according to Zinoviev, 2011, with changes).

ченных лопастями, сходное с таковым у поганок. Будучи крайне специализированным ныряльщиком, превосходящим в этом гагар и поганок, гесперорнис избрал свой, третий путь движения конечностей под водой, сочетающий элементы подводной локомоции двух упомянутых современных групп.

Локомоторная адаптация некоторых видов *Dinornithiformes*

Dinornithiformes, или моа, привлекли внимание многочисленных исследователей практически с момента первого упоминания в литературе (Polack, 1838) и первого научного описания (Owen, 1839) благодаря своим размерам и относительно недавнему вымиранию с сохранением мумий и легенд туземцев. Кости тазового пояса и конечностей моа, как сохраняющиеся лучше всего, послужили основным материалом для классификационных построений внутри отряда. В процессе работы над классификациями ряд исследователей описали также мягкие ткани задних конечностей

моа, как по мумиям (Coughtrey, 1874a,b), так и по следам на костях (Kooyman, 1985, 1991), причём последний автор сделал также выводы морфо-экологического содержания. Наши исследования, в ходе которых мы детально реконструировали мышцы и связки задних конечностей *Dinornis robustus* и *Emeus crassus*, расширили представления о характере использования этими видами задних конечностей.

Как было отмечено другими авторами (Alexander, 1983a,b; Kooyman, 1985, 1991), *Dinornis* был более подвижным, нежели *Emeus*. Это выражается не в наборе мускулов, а скорее в степени развития таковых. В общем, мускулатура задних конечностей исследованных видов напоминает таковую похожего на исходных для древненёбных птиц отряда — тинаму (*Tinamiformes*). Мускулатура задних конечностей моа сходна также с мускулатурой географически близких к ним киви, эму и казуаров. Другие представители *Ratitae*, такие, как нанду и африканский страус, значительно отличаются по этому параметру.

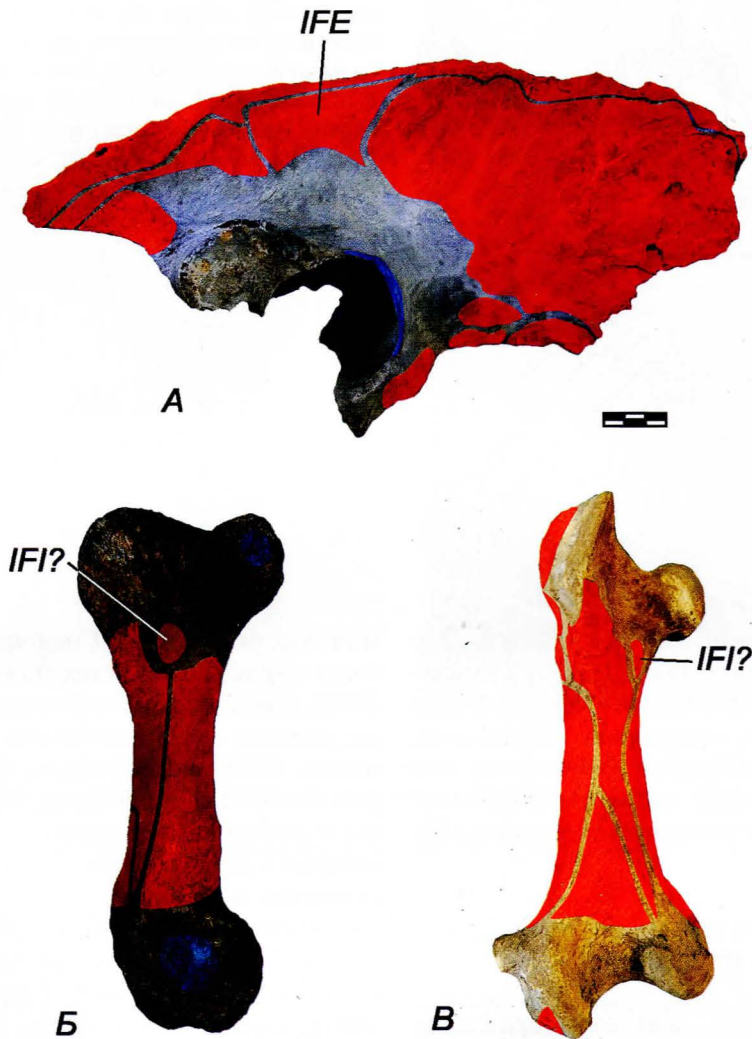


Рис. 6. Фрагмент таза *Emeus crassus* латерально (А). IFE — место отхождения хорошо развитого *m. iliofemoralis externus*. Правые бедренные кости *Dinornis robustus* медиально (Б) и *Emeus crassus* краниально (В). IFI? — место необычного крепления *m. iliofemoralis internus*. Красным показано начало мышц, голубым — связок.

Fig. 6. Fragment of the pelvis of *Emeus crassus*, lateral view (A). IFE — the place of the origin of a well-developed *m. iliofemoralis externus*. The right femora of *Dinornis robustus*, medial view (B) and *Emeus crassus*, cranial view (B). IFI? — the place of an unusual insertion of *m. iliofemoralis internus*. The red color shows muscle traces, the blue color — those of ligaments.

Существуют, однако, черты в морфологии задних конечностей, характерные только для моа. Во-первых, это велико-

лепное развитие у моа *m. iliofemoralis externus* (рис. 6А), что связано с необходимостью удержания туловища отно-

сительно бедра во время опоры на одну ногу. Поскольку таз у моа широк, а вес многих видов достигал приличных значений, значимость указанного мускула в данной группе не вызывает сомнений. Другой мускул, *m. iliofemoralis internus*, имеет необычное крепление. Из слабого пронатора бедра он превратился в его слабый ретрактор (рис. 6 Б, В). Причина подобного смещения непонятна и должна быть проверена на мумифицированных останках.

Брюшки мышц голени у моа распространялись почти по всей длине тибioтарзуса, что характерно для видов, не делающих ставку на бег. В связи с этим кнемиальные гребни развиты слабо. Интерес вызывает группировка конечных сухожилий сгибателей 2-го пальца под сухожильным чехлом, отдельным от такового для других сгибателей передних пальцев. Это указывает на приоритетное использование данного пальца в определённого рода

действиях. Возможно, этот палец принимал основное участие в выскребании ризомов папоротников, которыми питались моа (Owen, 1849; Kirk, 1875; White, 1925; Burrows et al., 1981).

Заключение

Детальная реконструкция мягких тканей задних конечностей ископаемых птиц имеет большие перспективы. Она способна не только дать информацию о возможных родственных связях вымерших организмов, но также вскрыть важные детали специализации и нюансы использования локомоторного аппарата. Дальнейшим шагом в этом направлении видится трёхмерная компьютерная реконструкция мягких тканей с последующей анимацией отдельных сегментов и всей конечности. Современная компьютерная техника и программное обеспечение позволяют это сделать.

Литература

- Богданович И.А. 2003. Морфологические аспекты филогении *Hesperornithidae* (Ornithurae, Aves) // Вестник зоологии. Т. 37. № 6. С. 65–71.
- Держинский Ф.Я., Корзун Л.П. 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. М.: ИПФ «Ника». С. 269–294.
- Зиновьев А.В. 2007. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. Т. 112. № 3. С. 20–26.
- Зиновьев А.В. 2007. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. Автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук. М.: МГУ. 53 с.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Калякин М.В. 2008. Формирование ключевых трофических адаптаций певчих воробьиных птиц тропических лесных экосистем Юго-Восточной Азии. Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. М.: МГУ. 52 с.
- Корзун Л.П. 2006. Ключевая трофическая адаптация голубей и рябков (*Columbiformes*, *Pteroclitiformes*): эволюционный сценарий // Е.Н. Курочкин (ред.). Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тезисы XII международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 272–273.

- Юдин К.А. 1957. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоологический журнал. Т. 36. № 1. С. 113–121.
- Alexander R.M. 1983a. Allometry of the leg bones of Moas (*Dinornithes*) and other birds // Journal of Zoology. Vol. 200. No. 2. P. 215–231.
- Alexander R.M. 1983b. On the massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, *Dinornithes*) // Journal of Zoology. Vol. 201. No. 3. P. 363–376.
- Alexander R.M., Dimery N.J. 1985. The significance of sesamoids and retro-articular processes for the mechanics of joints // Journal of Zoology. Vol. 205. P. 357–371.
- Benjamin M., Ralphs J.R. 1998. Fibrocartilage in tendons and ligaments — an adaptation to compressive loads // Journal of Anatomy. Vol. 193. No. 4. P. 481–494.
- Bühler P., Bock W.J. 2002. Zur Archaeopteryx // Journal of Ornithology. Vol. 143. No. 3. P. 269–286.
- Burrows C.J., McCulloch B., Trotter M.M. 1981. The diet of moas based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago // Records of the Canterbury Museum. Vol. 9. No. 6. P. 309–336.
- Coughtrey M. 1874a. Anatomical notes on the Moa's leg found at Knobby Ranges in the Province of Otago // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 7. P. 269–273.
- Coughtrey M. 1874b. Notes on the anatomy of the moa remains found at Earnsleugh Cave, Alexandria // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 7. P. 141–144.
- Dabelow A. 1925. Die Schwimmpassung der Vögel. Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung // Morphologisches Jahrbuch. Bd 54. S. 288–321.
- Dames W.B. 1884. Über Archaeopteryx // Paläontologische Abhandlungen. Bd 2. Hft. 3. S. 119–196.
- Elzanowski A. 2001. The life style of Archaeopteryx // Asociacion Paleontologica Argentina. Publicaciones Especiales. Vol. 7. P. 91–99.
- Heilmann G. 1926. The origin of birds. London: Witherby. 208 p.
- Hutchinson J.R. 2001. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line of extant birds (*Neornithes*) // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 131. No. 2. P. 123–168.
- Kirk T. 1875. Extracts from a letter from F.E. Maning, Esq., relative to the extinction of the Moa // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 8. P. 102–103.
- Kooyman B.P. 1985. Moa and moa hunting: An archaeological analysis of big game hunting in New Zealand. Doctor of Philosophy Thesis. Dunedin: University of Otago. 444 p.
- Kooyman B.P. 1991. Implications of bone morphology for moa taxonomy and behavior // Journal of Morphology. Vol. 209. No. 1. P. 53–81.
- Marsh O.C. 1872a. Discovery of a remarkable fossil bird // American Journal of Science. 3rd Series. Vol. 3. No. 13. P. 56–57.
- Marsh O.C. 1872b. Discovery of a remarkable fossil bird // Annals and Magazine of Natural History. 4th Series. Vol. 9. P. 326.
- Marsh O.C. 1880. *Odontornithes*, a monograph on the extinct toothed birds of North America // Report of the United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel. Vol. 7. P. 1–201.
- Martin L.D. 1995. A new skeletal model of Archaeopteryx // Archaeopteryx. Vol. 13. P. 33–40.
- Martin L.D., Tate J.Jr. 1976. The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes) // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol. 27. P. 35–66.
- Mayr G., Clarke J.A. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // Cladistics. Vol. 19. No. 6. P. 527–553.
- Ostrom J.H. 1974. Archaeopteryx and the origin of flight // Quarterly Review of Biology. Vol. 49. No. 1. P. 27–47.
- Ostrom J.H. 1976. Archaeopteryx and the origin of birds // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 8. No. 2. P. 91–182.
- Owen R. 1839. Notice of a fragment of the femur of a gigantic bird of New Zealand //

- Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 7. P. 169–171.
- Owen R. 1849. On *Dinornis*, an extinct genus of tridactyle struthious birds, with description of portions of the skeleton of five species which formerly existed in New Zealand (Part I) // Transactions of the Zoological Society of London. Vol. 3. No. 3. P. 235–276.
- Polack J.S. 1838. New Zealand: being a narrative of travels and adventures during a residence in that country between the years 1831 and 1837. London: Richard Bentley Publisher in Ordinary to Her Majesty. Vol. 1. 403 p.
- Stolpe M. 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // Journal of Ornithology. Vol. 80. No. 2. P. 161–247.
- Stolpe M. 1935. *Colymbus*, *Hesperornis*, *Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // Journal of Ornithology. Vol. 83. No. 1. P. 115–128.
- White J. 1925. The moa in the Maori tradition // Journal of the Polynesian Society. Vol. 34. No. 134. P. 170–174.
- Zinoviev A.V. 2008. How *Archaeopteryx* climbed trees // N. Prahl (ed.). Materialien zum wissenschaftlichen Seminar der Stipendiaten des «Michail Lomonosov» — Programms 2007/08. Vol. 4. Moscow: DAAD. P. 246–248.
- Zinoviev A.V. 2009. Notes on hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 29. No. 3 Suppl. P. 207A.
- Zinoviev A.V. 2010. Cretaceous foot-propelled bird *Hesperornis*: its own way // Materialien zum wissenschaftlichen Seminar der Stipendiaten der Programme «Michail Lomonosov II» und «Immanuel Kant II» 2009/2010. Vol. 6. Moscow: DAAD. P. 212–216.
- Zinoviev A.V. 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 9. No. 1. P. 65–84.
- Zinoviev A.V. 2015a. Comparative anatomy of the intertarsal joint and its bearing on the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // G. Martin, A. Marzal (eds). 10th Conference of the European Ornithologists' Union. Badajoz: EOU. P. 304.
- Zinoviev A.V. 2015b. Comparative anatomy of the intertarsal joint in extant and fossil birds: Inferences for the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // Journal of Ornithology. Vol. 156. P. 317–323.