

Министерство образования и науки Республики Бурятия
Комитет по образованию администрации г. Улан-Удэ
МАОУ «Средняя общеобразовательная школа №49 г. Улан-Удэ»

Тема: **"Взаимосвязи между силой укуса маргиноцефал и их палеоэкологией"**

Автор: Меньшиков Петр

ученик 9 «ж» класса

Руководитель: Бадмаева Лариса

Васильевна, учитель биологии и химии

МАОУ СОШ №49

2022 г

г. Улан-удэ

Аннотация.

У одной группы птицетазовых динозавров, маргиноцефал есть много намёков на возможную всеядность, при том, что традиционно они считаются полностью растительноядными животными, например у пахицефалозавра имеются премаксилярные зубы, схожие с таковыми у хищных теропод, поэтому некоторые палеонтологи считают, что он мог быть всеядными, тогда как по различным другим маргиноцефалам исследований нет. Мне предстояло выяснить были ли некоторые маргиноцефалы всеядными и если да, то какие и под влиянием каких факторов отбора они стали такими. Гипотеза моего исследования заключается в том, что некоторые маргиноцефалы были всеядными. Для данного исследования мне нужно было сделать расчёт силы укуса в 2 точках челюстей (проксимальный моляриформный зуб и дистальный каниниформный зуб/кончик клюва) у нескольких видов маргиноцефал, а также найти корреляции с филогенетической группой/окружающей средой/возрастом и размерами.

Маргиноцефалы (*Marginocephalia*, буквально: краеголовые, каёмчатоголовые) — это одна из основных групп птицетазовых динозавров, которая существовала в юрском и меловом периодах. Всех маргиноцефал подразделяют на две группы: на купологоловых пахицефалозавров (*Pachycephalosauria*) и цератопсов (*Ceratopsia*), выделяющихся своими «воротниками» и рогами. Хотя эти ящеры известны прежде всего благодаря уникальным черепным украшениям, часто незамеченным остаётся ещё один интересный аспект их анатомии – мощные челюсти. Мы предприняли попытку оценить силу укуса различных маргиноцефал, а также установить, существуют ли какие-либо взаимосвязи между силой укуса этих животных и их палеоэкологией.

Методы. Я делаю расчёты с помощью PCSA (*Physiological cross-sectional area* или физиологическая площадь поперечного сечения), которая пропорциональна силе мышцы. Создаётся 3D-модель черепа со всеми челюстными мышцами, ответственными за закрытие нижней челюсти. Модели созданы в программе Zbrush. Мышцы смоделированы на основе данных Nabavizadeh (2018).

О верности моих расчётов можно судить по недавно вышедшей статье, где я рассчитал силу укуса различных современных животных и сравнил их с реальными силами. Все расчёты оказались сравнительно точны.

Для этой статьи была рассчитана сила укуса 21 вида маргиноцефал. Работа длилась почти полгода.

Начнём с **пахицефалозавров (*Pachycephalosauria*)**. Представители этой группы знамениты своими куполообразными или плоскими черепами, которые украшались различными костяными наростами с краёв и по бокам. Куполообразные черепа могли использоваться во внутривидовых схватках за противоположный пол, пищу или территорию. Все пахицефалозавриды сохраняли бипедальную локомоцию.

Я рассчитал силу укуса трёх пахицефалозавров (пахицефалозаврид). Начнём с наиболее базальных.

Stegoceras validum

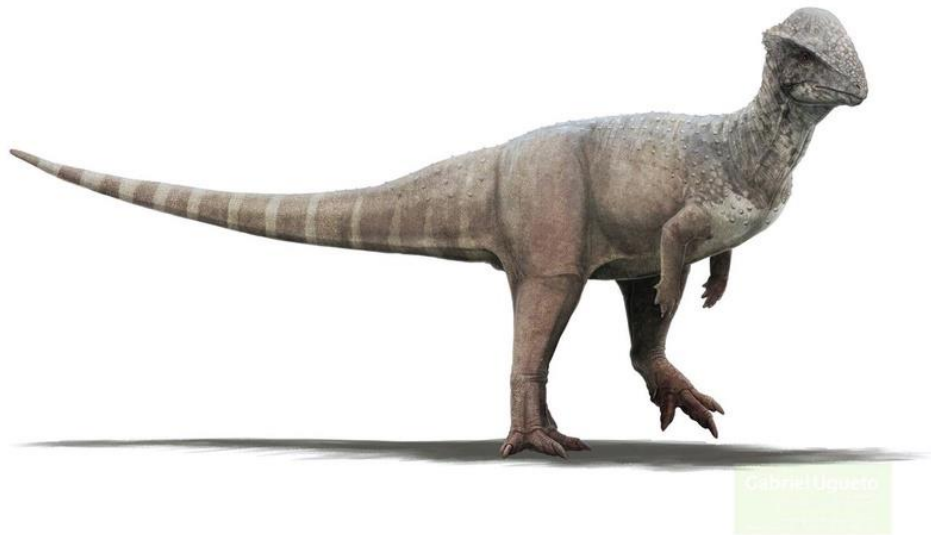
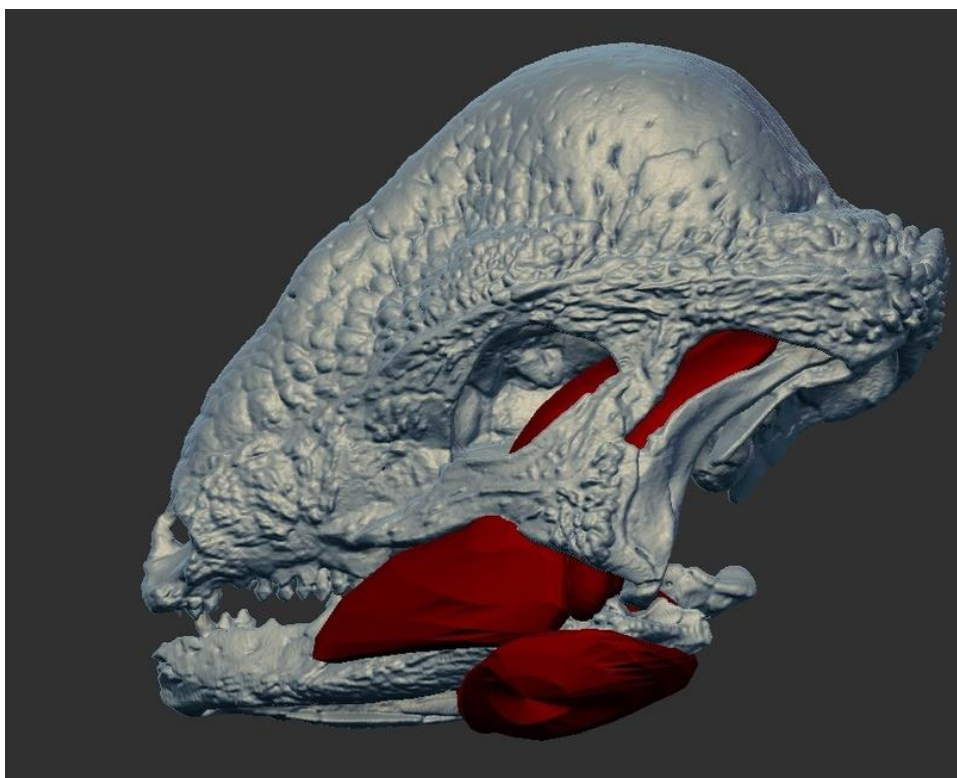


Рисунок от Gabriel Ugueto



Модель для расчётов

Stegoceras validum										
ML (cm)										
20										
Muscle	v (cm ³)	l (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)	
mPTV	51,8674	2,6667	0,76	15	32,4	479	958	0,028	13	
mAMEs	25,4047	3,2	1	8	32,4	257	514	0,036	9	
mAMEp	8,9613	3,3	1	3	32,4	88	176	0,032	3	
mPST	2,42	1,06	0,84	2	32,4	67	135	0,024	2	
mAMEm	12,9101	2,67	0,8	6	32,4	125	251	0,016	2	
mPTD	27,4493	3,06	0,84	8	32,4	244	488	0,04	10	
mAMP	2,9431	1,06	0,76	2	32,4	68	137	0,008	1	
Total				41			1329	2858		39
Teeth position										
Distance to teeth (m)	0,112	351,95	703,89	71,83						
Caniniform										
Molariform	0,052	758,04	1516,07	154,70						

Таблица с расчётами

Стегоцер — один из самых примитивных пахицефалозавридов — жил на территории современной Северной Америки около 77,5—74 миллионов лет назад. Род *Stegoceras* представлен типовым видом *S. validum* (Альберта: формации Дайносор-Парк и Олдман), а также его близким родственником или синонимом *S. novomexicanum* (Нью-Мексико: формации Фрутленд и Киртленд).

По оценкам, этот ящер достигал около 2,2 м в длину при массе до 40 кг [Peczki, 1995; Paul, 2016]. Позвоночник стегоцера был довольно жёстким, что препятствовало боковым движениям [Sues & Galton, 1987]. Как и другие пахицефалозавриды, стегоцер обладал очень острым обонянием и сложными носовыми ходами, которые при жизни помогали охлаждать артериальную кровь, шедшую в мозг [Giffin, 1989]. Это будет характерно и для преноцефала с пахицефалозавром.

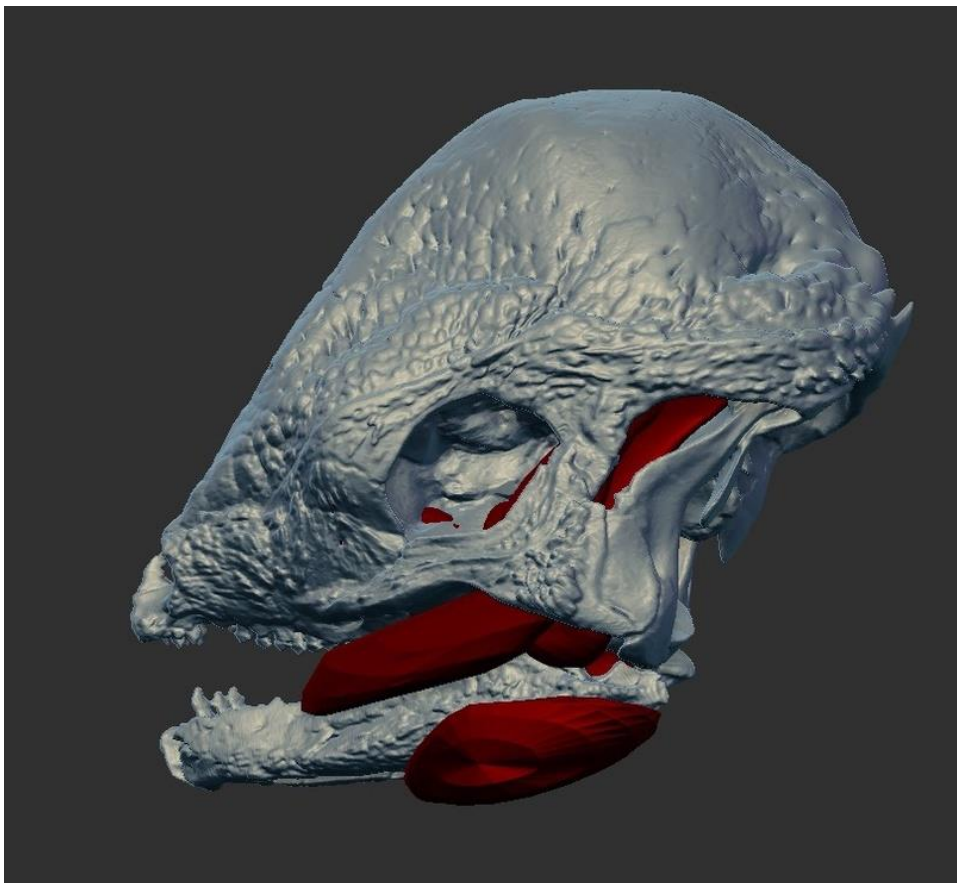
В породах формации Дайносор-Парк запечатлено огромное биоразнообразие прошлого: особенно здесь многочисленны остатки растительоядных динозавров. Сама формация представляла собой равнину с реками, впадавшими в Западное внутреннее море, которое в меловом периоде делило Северную Америку на две части: Ларамидию и Аппалачию.

Согласно моим расчётам, сила укуса стегоцера равняется 154 кг на молярiformный зуб и 71 кг на конец челюстей.

Prenocerphale prenes



Рисунок от Judoliveira



Модель для расчётов

Prenocephale prenes									
ML (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	43,9385	2,346	0,76	14	32,4	461	922	0,03872	18
mAMEs	19,0905	2,933	1	6	32,4	210	420	0,04576	10
mAMEp	4,9601	2,41	1	2	32,4	67	133	0,03872	3
mPST	1,5987	0,821	0,84	2	32,4	53	106	0,03168	2
mAMEm	12,6412	2,346	0,8	4	32,4	140	279	0,02112	3
mPTD	18,1181	2,816	0,84	5	32,4	175	350	0,04224	7
mAMP	1,971	0,936	0,76	2	32,4	52	104	0,02112	1
Total				36			1158	2315	43
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,11616	371,68	743,36	75,85					
Molariform	0,04576	943,49	1886,98	192,55					

Таблица с расчётами.

Преноцефал — это небольшой пахицефалозаврид, известный из верхнемеловой формации Нэмэгт в Монголии. Возраст отложений, где были обнаружены остатки, составляет приблизительно 71—68 млн лет. В длину преноцефал достигал примерно около 2,2 метра [Paul, 2016]; его масса, согласно разным источникам, составляла 70—100 кг [Peczki, 1995], либо около 40 кг [Paul, 2016].

Формация Нэмэгт представляла собой лесистую местность с различными водоёмами. Климат в Нэмэгт был влажным [Owoski *et al.*, 2021], что давало много ресурсов для развития большого биоразнообразия в том числе для появления таких крупных животных как нэмэгтзавр (*Nemegtosaurus mongoliensis*), опистоцеликаудия (*Opisthocoelicaudia skarzynskii*), дейнохейр (*Deinocheirus mirificus*), теризинозавр (*Therizinosaurus cheloniformes*), тарбозавр (*Tarbosaurus bataar*) и др.



Фауна формации Нэмэгт от Андрея Атучина

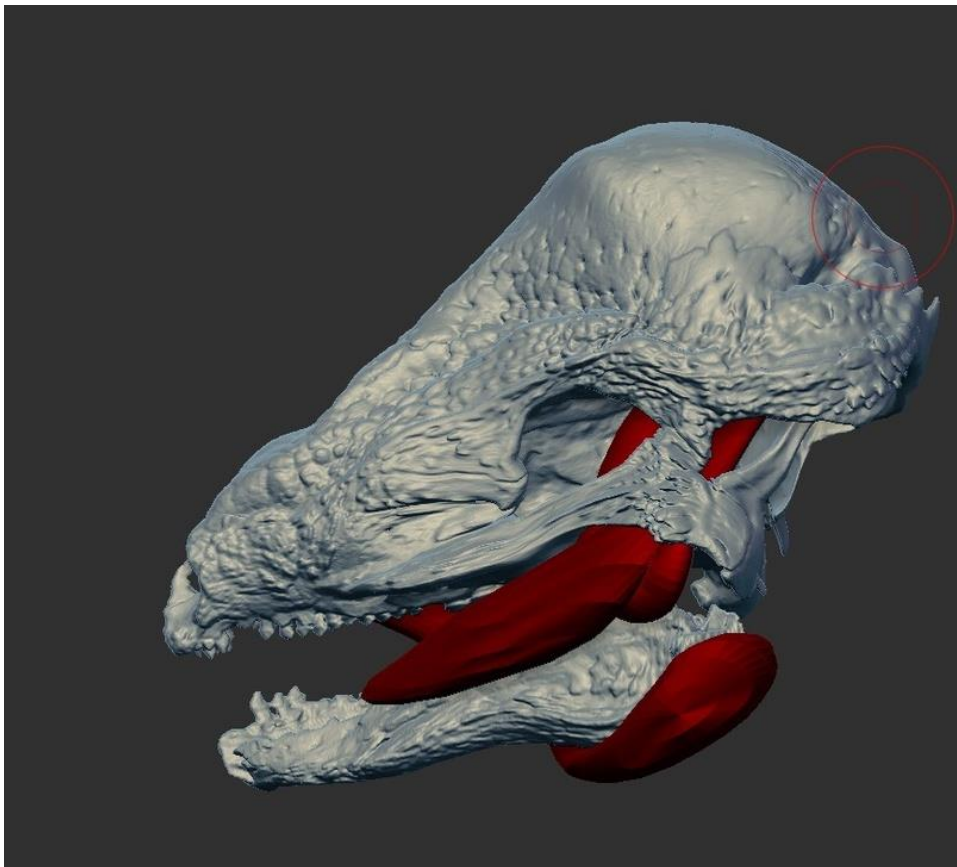
Существенное экологическое давление со стороны других растительноядных вполне могло привести преноцефала к специализации на питании определёнными типами пищи. С другой стороны, нельзя забывать и о том, что экосистемы мезозоя сильно отличались от кайнозойских: как и многие другие мезозойские динозавры, преноцефал вполне мог менять свои пищевые предпочтения в ходе онтогенеза.

Расчёты показали 190 кг на моляриформный зуб и 75 кг на конец челюстей, что примерно равно силе укуса стегоцера с учётом разницы размеров черепов.

Pachycephalosaurus wyomingensis



Рисунок от Fred the dinosaurman



Модель для расчётов

Пахицефалозавр — крупнейший и наиболее известный представитель пахицефалозаврид. Предполагается, что взрослые особи этого «купологолового ящера» достигали около 4,5 м в длину при массе 450 кг [Paul, 2016] (по другим оценкам, 0,7—1 т). Окаменелости пахицефалозавра были обнаружены в североамериканских формациях Ланс (Lance Formation), Хелл-Крик (Hell Creek Formation) и, возможно,

Сколлард (Scollard Formation), которые примечательны остатками многих других общеизвестных динозавров, таких как тираннозавр и трицератопс [Stein, 2020; Evans, Vavrek & Larsson, 2015].

Судя по довольно острым передним зубам, пахицефалозавр был склонен к всеядности (5). В Хелл-Крик было мало крупных хищников: уверенно можно назвать только тираннозавра, который на разных стадиях онтогенеза занимал разные экологические ниши [Schroeder, Lyons & Smith, 2021]. Ещё один возможный крупный хищник экосистемы Хелл-Крик — дакотараптор (*Dakotaraptor steini*) — описан по весьма фрагментарному материалу; не исключено, что это химера, включающая остатки ахерораптора (*Acheroraptor temertyorum*), либо уенлагин-рыболов (или и то, и другое).

Остатки покрытосеменных растений составляют около 90% всей ископаемой растительности формации Хелл-Крик [Johnson, 2002]. В конце мелового периода на этой территории располагалась обширная пойма. Климат был мягким, субтропическим [Fastovsky & Bercovici, 2015].

Сила укуса на моляриформный зуб при длине черепа в 60 см получилась равной 1,4 тонны, на каниниформный зуб — 717 кг.

Pachycephalosaurius wyomingensis									
ML (cm)									
Muscle	v (cm ³)	l (muscle fiber, cm)	CO5 pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mFTV	1327,978546	5	0,76	112	32,4	3633	7267	0,132	480
mAMEs	768,4136123	10,395	1	74	32,4	2395	4790	0,132	316
mAMEp	163,403348	7,5976	1	22	32,4	697	1394	0,108	75
mPST	44,29330396	3	0,84	12	32,4	402	804	0,1176	47
mAMEm	670,5045	6,6	0,8	81	32,4	2633	5267	0,0604	164
mPTD	776,9294714	12	0,84	54	32,4	1792	3584	0,204	359
mAMP	63,98502203	2,797	0,76	17	32,4	563	1127	0,06	34
Total				373			12086	24171	
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Canineform	0,42	3513,90	7027,81	717,12					
Molariform	0,216	6832,59	13665,18	1394,41					

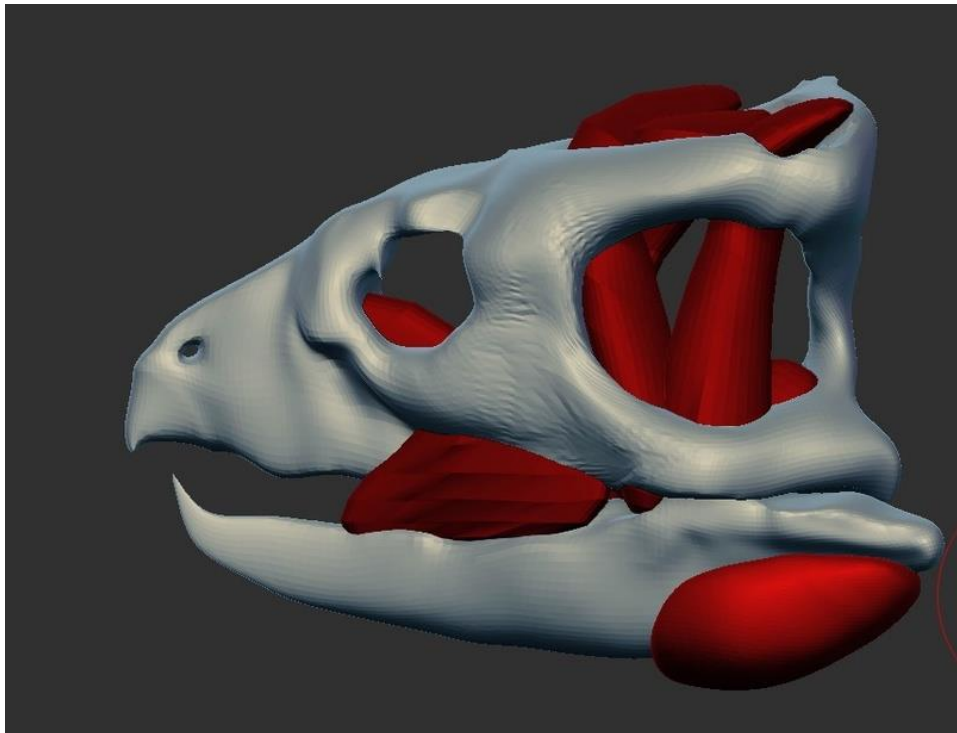
Таблица с расчётами

Теперь перейдём к базальным родам неоцератопсий (**Neoceratopsia**).

Yinlong downsi



Рисунок от cheungchungtat



Модель для расчётов

Yixiang downs									
Mx (cm)									
18.3									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPJV	55,6796	3,5	0,76	17	32,4	548	1097	0,0419	24
mAMEs	48,9892	3,904	1	12	32,4	401	803	0,0814	38
mAMEp	21,119	3,294	1	6	32,4	208	415	0,04941	10
mPST	7,8376	2,318	0,84	3	32,4	92	184	0,05124	5
mAMEm	23,9125	3,172	0,8	6	32,4	196	392	0,0366	7
mPTD	33,4342	4,28	0,84	9	32,4	296	596	0,073	22
mAMP	5,6765	1,403	0,76	3	32,4	100	199	0,04026	4
Total				57		1843	3686		105
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,17568	595,82	1191,64	121,60					
Molariform	0,0916	1142,79	2285,46	233,21					

Таблица с расчётами

Как и другие чаоянозавриды — одни из самых примитивных неoceratopsий — иньлун был небольшим растительноядным динозавром, передвигавшимся на двух конечностях. «Скрытый дракон» — так с китайского переводится научное название ящера — известен по остаткам из отложений китайской формации Шишугоу (Shishugou Formation), которые датируются возрастом около 158 млн лет. По оценке Грегори Пола, иньлун достигал около 1,2 метра в длину при массе 10 кг [Paul, 2016]. В области желудка голотипа были обнаружены гастролиты [Xu et al., 2006] — камушки, которые животные со слабой зубной системой проглатывают для того, чтобы те помогли перемалывать им грубую растительность.

Формация Шишугоу довольно разнообразна на хищных теропод, таких как монолофозавр (*Monolophosaurus*), синраптор (*Sinraptor*), цзолун (*Zuolong*), гуаньлун (*Guanlong*) и др. В формации найдено много так называемых ловушек для динозавров, в которых найдено много различных нептичьих теропод, увязших в болоте и быстро fossilizirovavshixsya, благодаря чему сохранились они довольно хорошо. 160 млн лет назад эта формация представляла собой болотистую местность, располагавшуюся рядом с вулканами.

Сила укуса на моляриформный зуб получилась равной 233 кг, а на каниниформный 123 кг.

Archaeoceratops oshimai

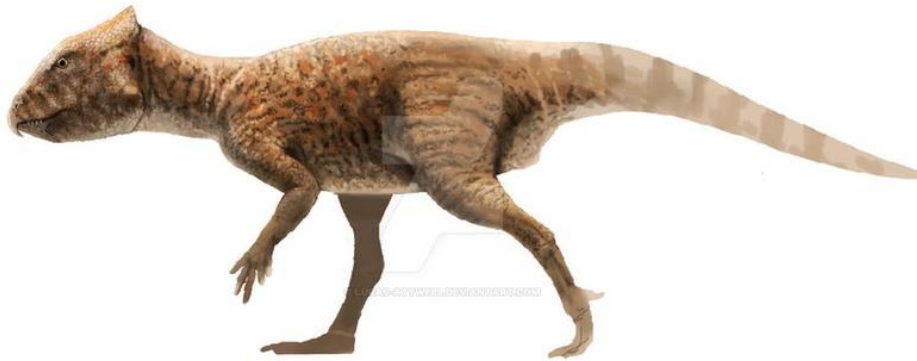


Рисунок от Lucas Attwell



Модель для расчётов

Archaeoceratops oshimai									
Mt (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	22,4488	1,824	0,76	9	32,4	303	606	0,01959	6
mAMES	13,3984	2,8732	1	5	32,4	151	302	0,049028	7
mAMEp	5,9079	2,176	1	9	32,4	88	176	0,03	3
mPST	2,945	1,74	0,84	1	32,4	46	92	0,03144	2
mAMEm	4,5363	2,263	0,8	2	32,4	52	104	0,016978	1
mPTD	14,077	9,9256	0,84	1	32,4	39	77	0,04832	2
mAMP	1,5854	0,87	0,76	1	32,4	45	90	0,01959	1
Total				22		724	1447		21
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,1149	184,75	369,49	37,70					
Molariform	0,04044	524,91	1049,81	107,12					

Таблица с расчётами

Окаменелости археоцератопса были обнаружены в отложениях группы Синьминьбао (Xinminbao Group) в Китае, датируемых нижним мелом (~125 млн лет). В длину достигал примерно 0,9 метра при оценочной массе 10 кг [Paul, 2016]. Среда обитания ящера характеризовалась субтропическим, полусухим климатом.

Согласно расчётам, сила укуса археоцератопса на каниниформный зуб равна 37,7 кг, на моляриформный — около 107 кг.

Auroraceratops rugosus

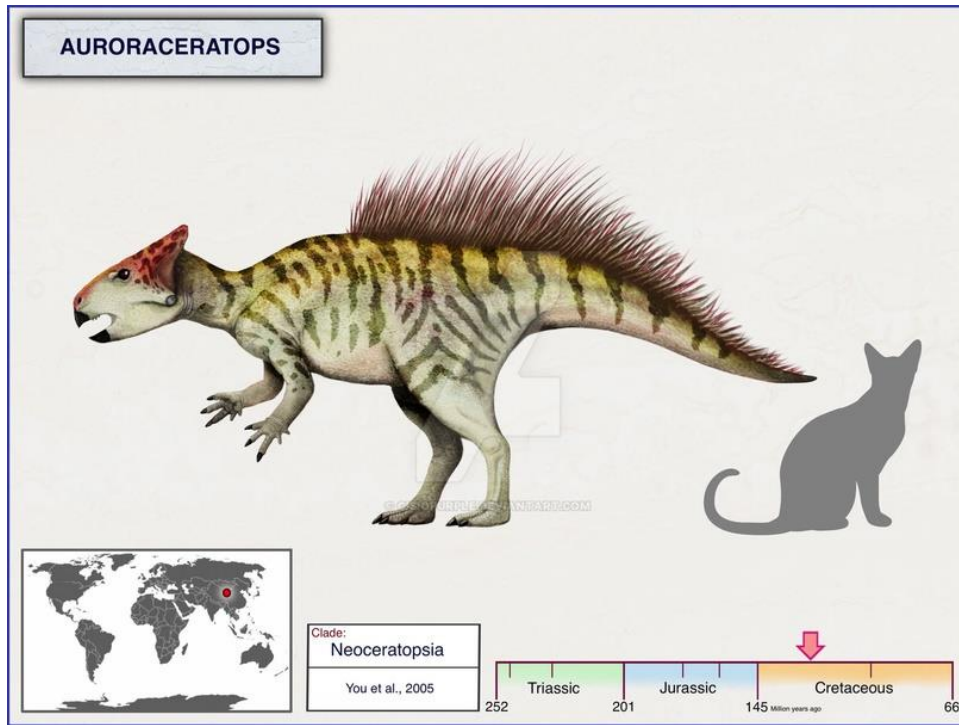
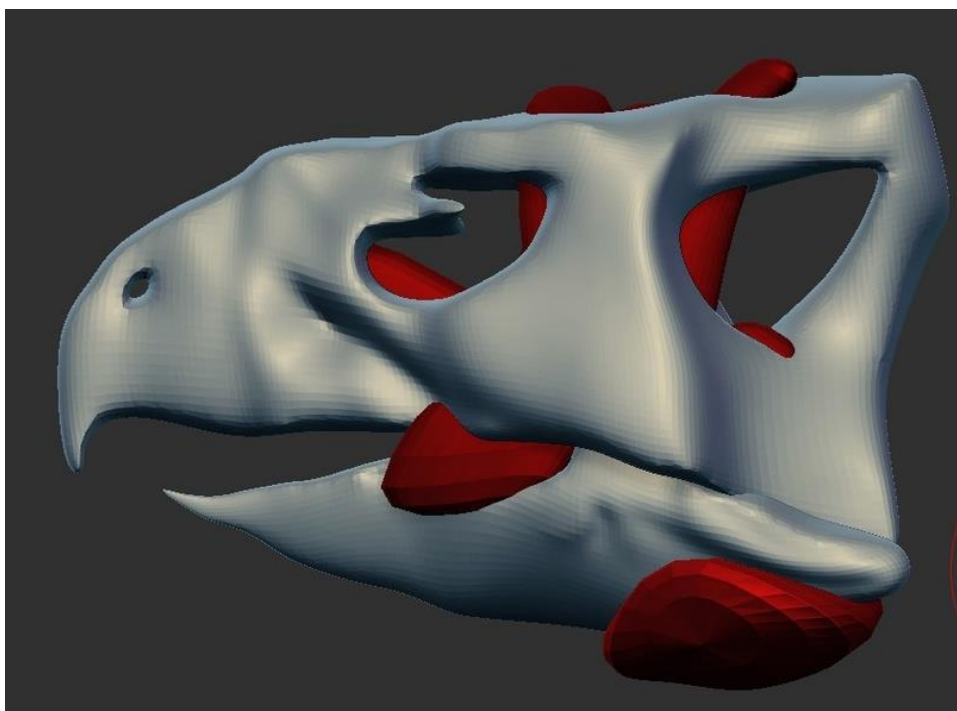


Рисунок от Cisopurple



Модель для расчётов

Auroraceratops rugosus									
M _L (cm)									
20									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production [N/cm ²]	Unilateral strength [N]	Bilateral strength [N]	Length of the arm [m]	Torque [N/m]
mPTV	68,262	2,733	0,76	19	32,4	615	1230	0,04	25
mAMEs	29,4738	3,3	1	9	32,4	289	579	0,084	24
mAMEp	16,7522	2,8	1	6	32,4	194	388	0,056	11
mPT	9,038	2,4	0,84	3	32,4	102	205	0,056	6
mAMEm	13,5146	3,2	0,8	3	32,4	109	219	0,052	6
mPTD	43,2498	4,933	0,84	7	32,4	239	477	0,056	13
mAMP	5,0374	1,33	0,76	3	32,4	93	187	0,052	5
Total				53		1642	3284		89
Teeth position									
Distance to teeth [m]	Unilateral bite force [N]	Bilateral bite force [N]	Bilateral bite force [kg]						
Caniniform	0,176	508,01	1016,03	103,68					
Molariform	0,076	1176,45	2352,90	240,09					

Таблица с расчётами

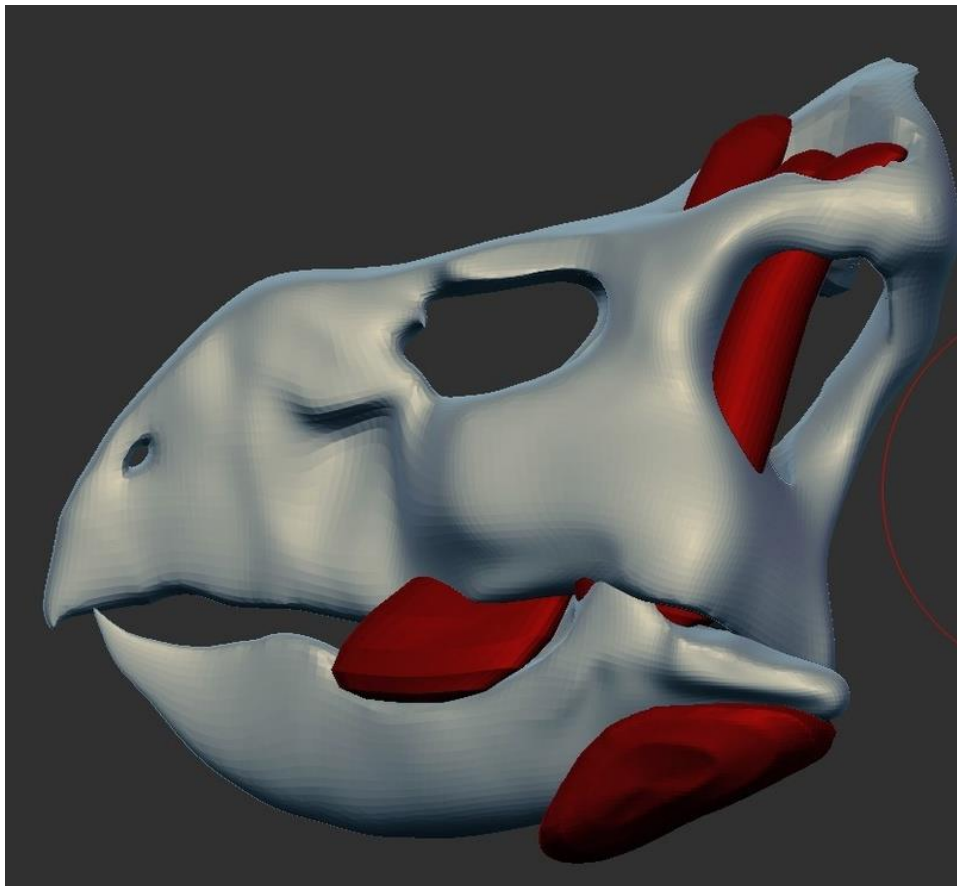
Аврорацератопс жил вместе с археоцератопсом, но был чуть крупнее, около 1,25 метра и весил около 15,5 кг [Morschhauser, E.M.; You, H.; Li, D.; Dodson, P., July 2019]. Сила укуса на молярiform равна 240 кг, а на каниниформ 103 кг.

Лептоцератопсиды (Leptoceratopsidae) — клада неоцератопсий, живших 84—66 млн лет назад. Представители этой группы обладали небольшими выростами на голове.

Leptoceratops gracilis



Рисунок от Chris Mاسna



Модель для расчётов

Leptoceratops gracilis									
ML (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	433,5173	4,08	0,76	77	32,4	2484	4967	0,08	199
mAMEs	376,248	9,86	1	38	32,4	1236	2473	0,192	237
mAMEp	118,1646	7,2	1	16	32,4	532	1063	0,104	55
mPST	60,3794	4,26	0,84	12	32,4	388	771	0,096	37
mAMEm	134,0494	7,2	0,8	15	32,4	483	965	0,072	35
mPTD	307,2842	8	0,84	32	32,4	1045	2091	0,112	117
mASP	31,9651	2,186	0,76	11	32,4	360	720	0,08	29
Total				203		6525	13051		709
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,328	2161,69	4323,37	441,16					
Molariform	0,16	4431,45	8862,91	904,38					

Таблица с расчётами

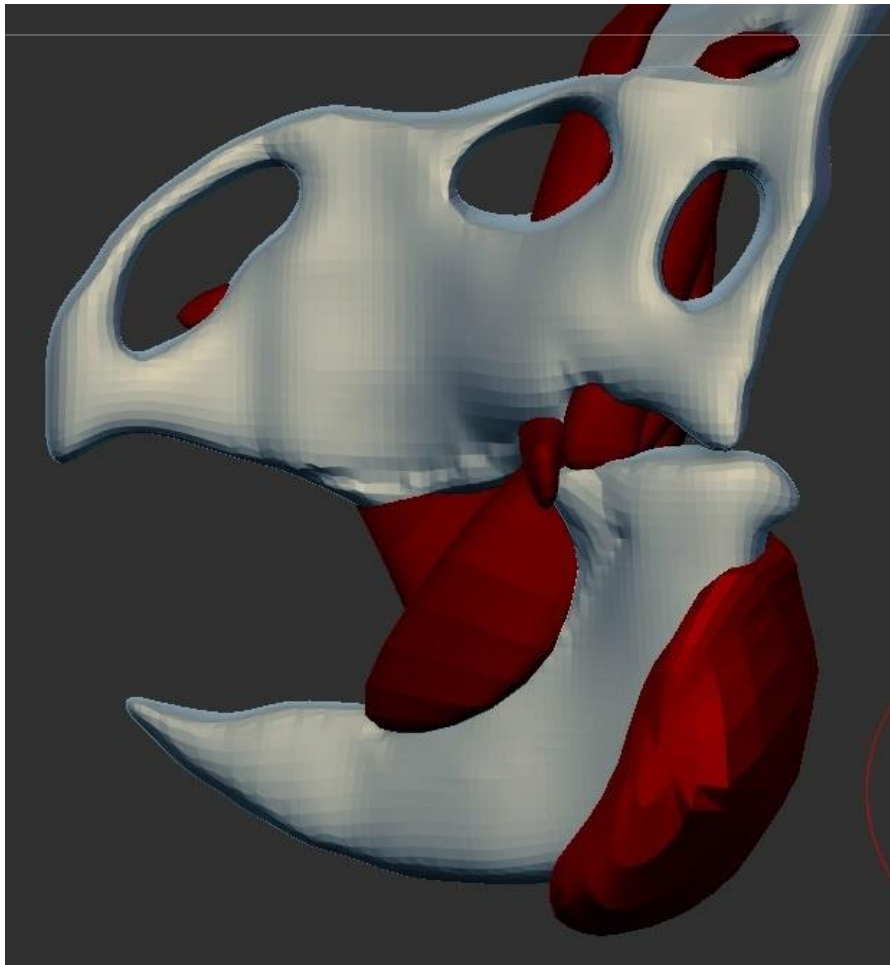
Лептоцератопсы известны из отложений формации Хелл-Крик. Очевидно, что на них, как и на пахицефалозавров, охотились представители определённых возрастных стадий тираннозавров. Лептоцератопс достигал в длину около 2 метров и весил около 70-200 кг [Holtz, Thomas R. Jr., 2012]. Из-за необычного микроизноса зубов лептоцератопс жевал почти как млекопитающие [Tanoue *et al.*, 2009]. Предположительно, иногда мог передвигаться, опираясь только на задние конечности.

Сила укуса лептоцератопса на моляриформный зуб равна 900 кг, а на кончике клюва 441 кг.

Udanoceratops tschizhovi



Рисунок Андрея Атучина



Модель для расчётов

Udanoceratops tshizhovii									
M ₀ (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	10579,158	15,7	0,76	512	32,4	16592	33185	0,1344	2230
mAMES	3169,3565	18,7	1	189	32,4	5491	10983	0,1024	562
mAMEp	1186,9531	19,2	1	62	32,4	2002	4005	0,1408	282
mPST	413,4772	10,6	0,84	33	32,4	1062	2123	0,1152	122
mAMEm	1033,8842	13,44	0,8	62	32,4	1994	3988	0,1024	204
mPTD	4833,1795	24,75	0,84	164	32,4	5315	10629	0,2752	1463
mASpP	163,3095	4,266	0,76	29	32,4	943	1885	0,0835	79
Total				1031			33398		4942
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,576	8579,96	17159,92	1751,01					
Molariform	0,192	25739,89	51479,77	5251,04					

Таблица с расчетами

Остатки уданоцератопса описаны из отложений формации Джадохта (Djadochta Formation) в Монголии. Достигал около четырёх метров в длину при массе 700 кг [Paul, G. S., 2016]. Способы жевания сходны с таковыми у лептоцератопса. Дуги хвостовых позвонков у уданоцератопса увеличены, как и у протоцератопсид. Около 75 млн лет назад будущая формация Джадохта представляла собой засушливую местность с небольшим количеством растительности и пресной воды. Видимо, многочисленные остатки животных из отложений Джадохты принадлежат животным, погибшим от схода песка с дюн. Наиболее распространены в формации окаменелости протоцератопса, к которому мы ещё вернёмся позже. Среди фауны Джадохты много млекопитающих и ящеров, из хищников известны двухметровые велоцирапторы *Velociraptor mongoliensis* и цаган (*Tsaagan mangas*). Отсюда же происходят фрагментарные остатки неопределённого тираннозавриды. Суровые условия Джадохты не давали развиваться крупным животным, как например в очень богатой Нэмэгт,

поэтому сравнительно небольшой уданоцератопс был одним из крупнейших животных Джадохты.

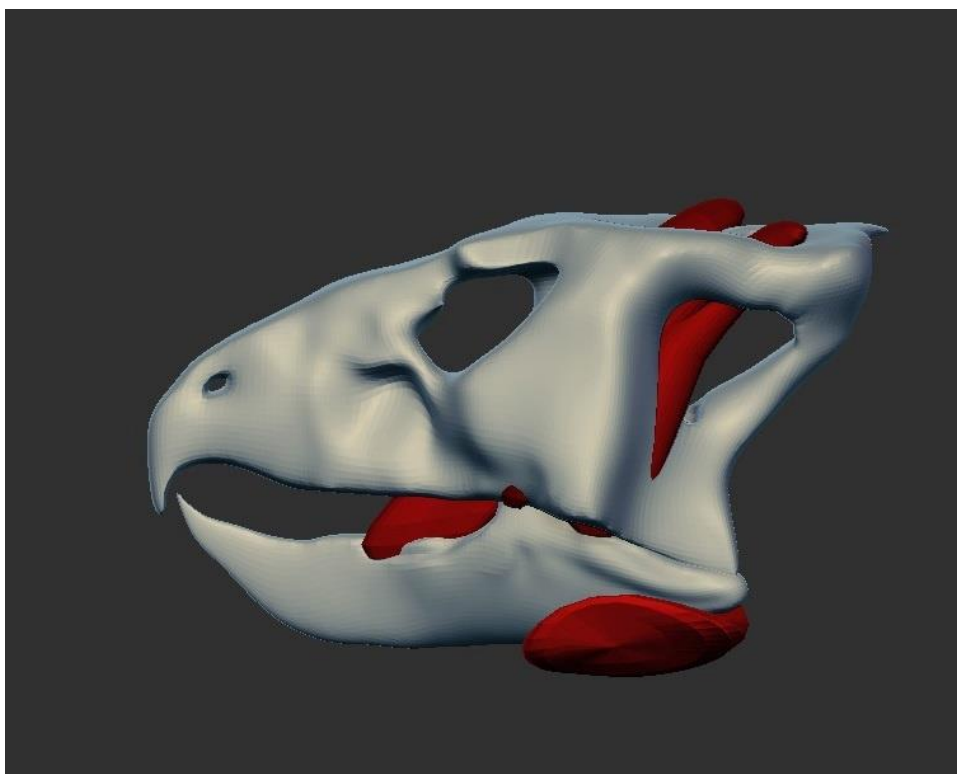
Сила укуса уданоцератопса ошеломляющая: 5,2 тонн на моляриформный зуб и 1,75 тонн на кончике клюва.

Протоцератопсиды (Protoceratopsidae) были небольшими цератопсами, жившими на территории Азии около 75—71 млн лет назад, населяя в основном засушливые места обитания. Невральные дуги и шевроны хвостовых позвонков были необычайно длинными. Не совсем ясно, для чего нужен был такой хвост. Возможно, он использовался для запасания питательных веществ, как горбы у верблюда, либо же мог применяться как демонстрационная структура. В целом, обе функции могли совмещаться. С другой стороны, у современных животных, таких как верблюды, гориллы и носороги, нет специальных костных структур для поддержания жировых горбов. Это даёт повод усомниться в том, что хвост протоцератопсид имел роль в запасании питательных веществ. Высказывались и более экстраординарные гипотезы: так, палеонтолог В. С. Терещенко предполагает, что протоцератопсиды могли быть (полу)водными животными, использовавшими свои хвосты как своего рода плавник [Tereschenko, 2008].

Bagaceratos rozhdestvenskyi



Рисунок Андрея Атучина



Модель для расчётов

Bagaceratops rozhdestvenskyi									
ML (cm)									
	17								
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	20,4414	2,04	0,76	8	32,4	247	493	0,0272	7
mAMEs	14,8013	3,626	1	4	32,4	132	265	0,0646	9
maMFG	9,2474	2,946	1	3	32,4	102	203	0,051	5
mPT	3,8329	1,926	0,84	2	32,4	54	108	0,0425	2
mAMem	6,8632	2,946	0,8	2	32,4	60	121	0,0306	2
mPTD	16,7713	3,833	0,84	4	32,4	118	237	0,0408	5
maAMP	2,1252	1,13	0,76	1	32,4	46	93	0,034	2
Total				23		760	1519		31
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,1428	217,00	434,00	44,29					
Molariform	0,0544	569,62	1139,25	116,25					

Таблица с расчётами

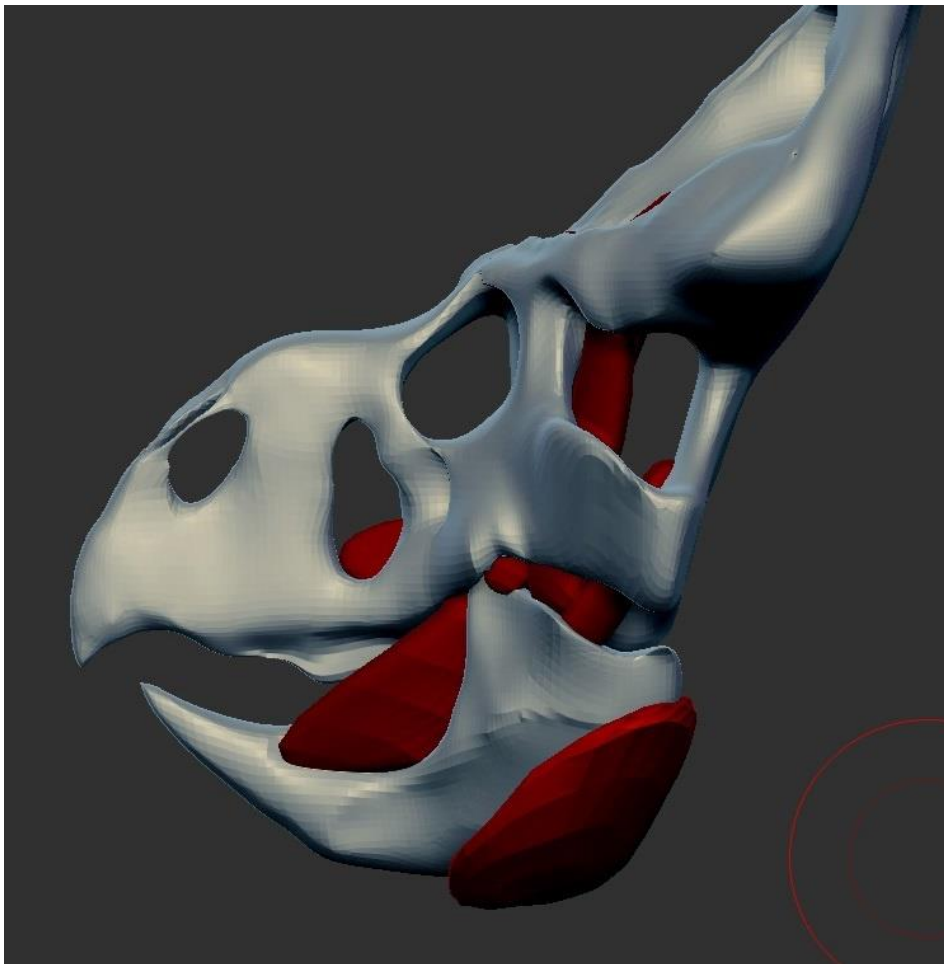
Багацератопс представлен остатками из формаций Джадохта и Барун-Гойот (Barun Goyot Formation) возрастом около 72—71 млн. лет. В длину достигал около одного метра и весил около 20 кг. Формация Барун-Гойот схожа с Джадохтой как по условиям формирования, так и по географическому положению. Хищники Барун-Гойот не выделялись своими размерами.

Сила укуса на молярiformный зуб получилась равной 116 кг, а на кончике клюва 44 кг.

Protoceratops andrewsi



Рендер от Joanna Kobiereska



Модель для расчётов

Protoceratops										
M ₀ (cm)										
50										
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)	
mPJV	834,4402	7	0,76	91	32,4	2935	5871	0,08	235	
mAMEg	511,4599	12,6	1	43	32,4	1315	2630	0,05	66	
mAMEp	231,9194	6	1	39	32,4	1252	2505	0,02	25	
mPST	117,61	6	0,84	16	32,4	533	1067	0,05	27	
mAMEm	256,1598	7	0,8	30	32,4	956	1912	0,03	29	
mPTD	265,7606	9	0,84	25	32,4	816	1632	0,09	73	
mAMP	97,9985	5	0,76	15	32,4	483	965	0,02	10	
Total				256			8291	16581		464
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)						
Caniniform	0,3	1546,87	3093,73	315,69						
Molariform	0,11	4218,79	8437,45	860,96						

Таблица с расчётами

Протоцератопс — самое распространённое животное формации Джадохта. Достигал длины примерно 2 метра [Holtz, T. R.; Rey, L. V., 2007] и массы около 170 кг [Campioni, N. E.; Evans, D. C., 2020]. Известно много окаменелостей протоцератопса. Один из таких образцов сохранился сцепившимся со скелетом велоцираптора; вполне вероятно, что это застывшая схватка двух ящеров, из которой ни один из них не смог выйти победителем. Протоцератопсы могли держаться группами или, по крайней мере, устраивать общие гнездовья.

Сила укуса на моляриформный зуб равна 860 кг, а на кончике клюва 315 кг.

Вот мы и подходим к **цератопсоидам (Ceratopsoidea)** — группе продвинутых цератопсов, включающих и самую успешную их группу — **цератопсид (Ceratopsidae)**.

Zuniceratops christopheri

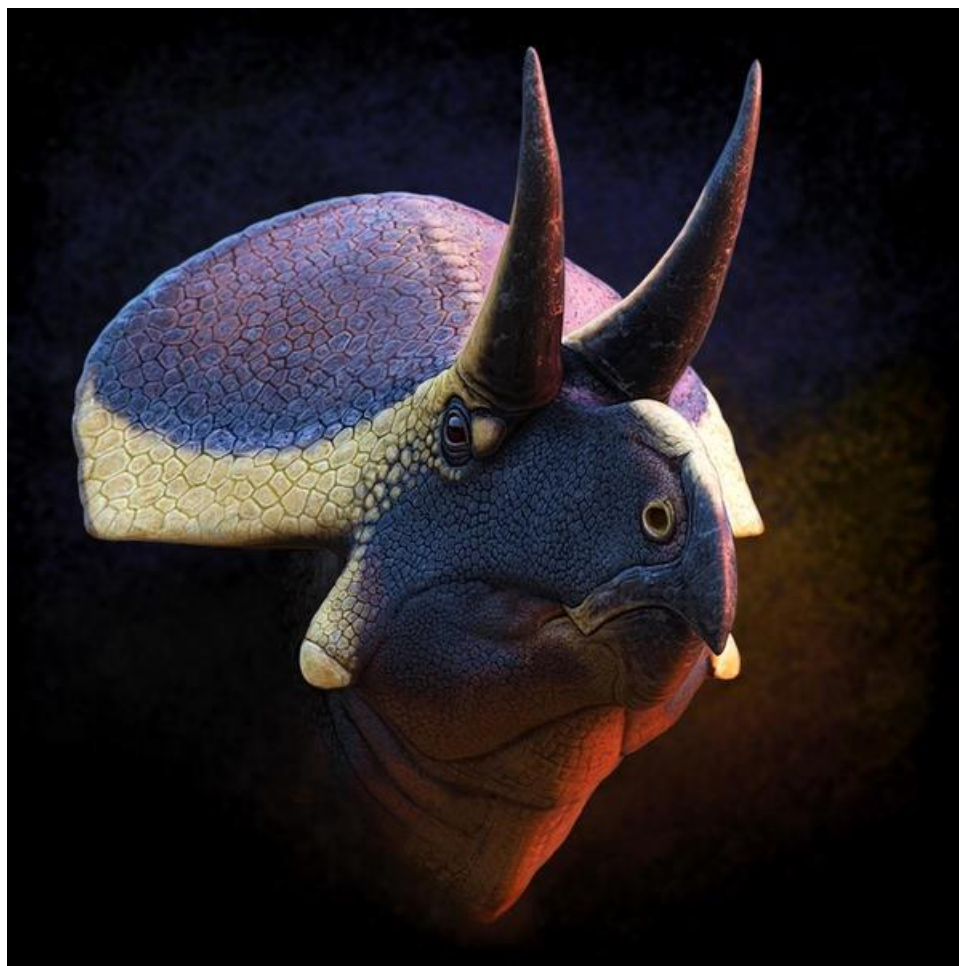


Рисунок Андрея Атучина



Модель для расчётов



Морено-Хилл от Андрея Атучина

Zuniceratops christopheri									
ML (cm)									
57.5									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	242,9218	5,366	0,76	34	32,4	1115	2229	0,0322	36
mAMes	230,0467	7,7	1	30	32,4	968	1936	0,1288	125
mAMEp	129,6164	7,89	1	20	32,4	656	1311	0,0575	38
mPST	50,4345	4,216	0,84	10	32,4	326	651	0,06325	21
mAMEm	143,3526	8,03	0,8	14	32,4	463	925	0,0345	16
mPTD	158,9831	9,2	0,84	15	32,4	470	941	0,09775	46
mAMP	166,6997	6,82	0,76	19	32,4	602	1204	0,02875	17
Total				142		4599	9198		298
Teeth position									
	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,299	996,99	1993,97	203,47					
Molariform	0,092	3240,21	6480,42	661,27					

Таблица с расчётами

Базальный цератопсоид зунцератопс известен из отложений формации Морено-Хилл (Moreno Hill Formation) в Нью-Мексико, сформировавшихся около 93—91 млн лет

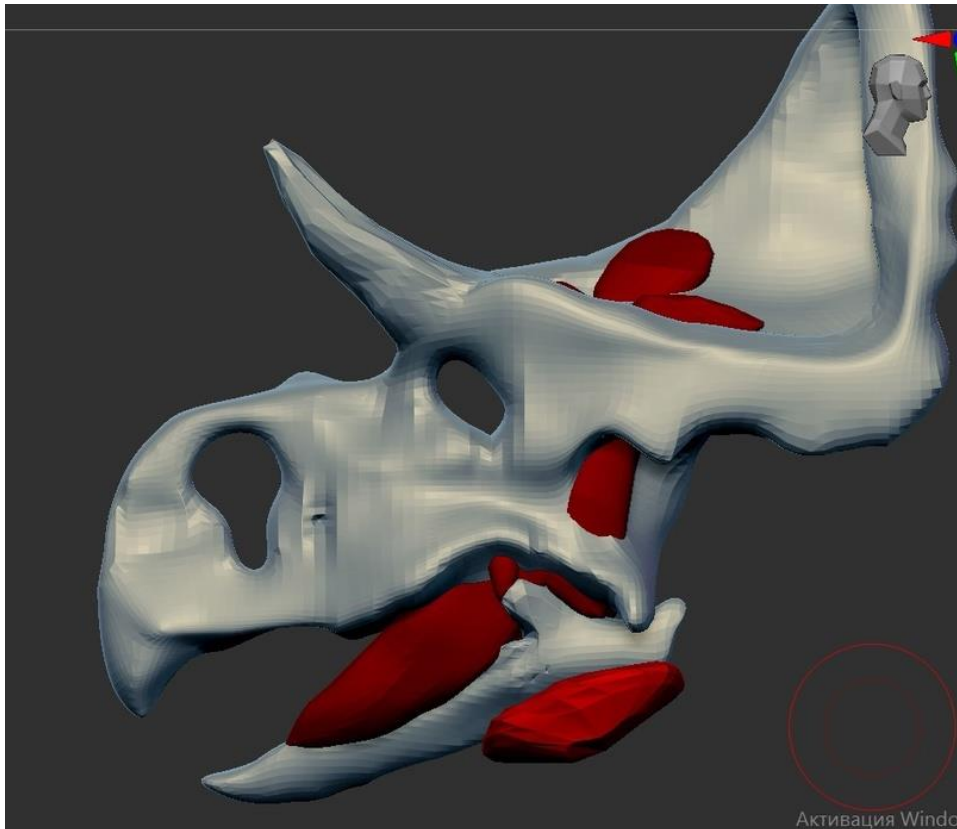
назад. Достигал длины около 2,2 метра и весил около 175 кг [Paul, 2016]. Из Морено-Хилл известно не очень много животных, причём все они сравнительно небольшие. Единственный известный хищник — ранний тираннозавроид сускитиранн (*Suskityrannus hazelae*), который достигал чуть больше 3 метров (хотя известные экземпляры принадлежат не полностью выросшим особям, поэтому взрослые были чуть больше).

Сила укуса на моляриформ равна 660 кг, а на кончике клюва 203 кг.

Diabloceratops eatoni



Рисунок от Raphtor



Модель для расчётов

Diabloceratops									
ML (cm)									
	137								
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COs pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	5587,682	33,7	0,76	310	32,4	10042	20084	0,109	1095
mAMEs	4342,847	25,5	1	170	32,4	5518	11036	0,18	993
mAMEp	1542,0746	19,2	1	101	32,4	3277	6555	0,06	197
mPST	873,8914	10,9	0,84	67	32,4	2182	4364	0,056	122
mAMEm	2254,0895	17,4	0,8	104	32,4	3358	6716	0,027	91
mPTD	2993,6802	18,76	0,84	138	32,4	4462	8924	0,175	1673
mAMP	1086,9345	10,46	0,76	75	32,4	2442	4884	0,219	535
Total				965		31281	62562		4705
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,7298	6360,31	12720,63	1296,02					
Molariform	0,274	17172,85	34345,70	3504,66					

Таблица с расчётами

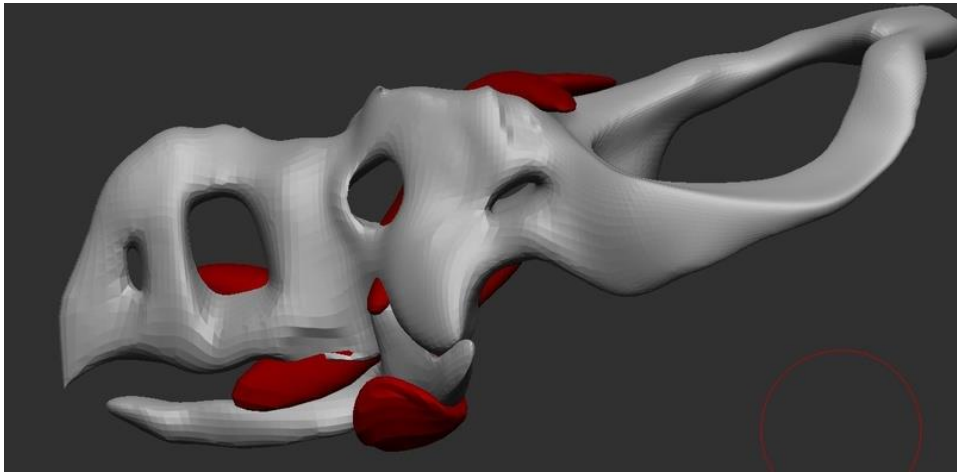
Диаблоцератопс представлен окаменелостями из отложений формации Вахвиц (Wahweap Formation) в Юте возрастом около 80 млн лет. Достигал примерно 5,5 метра длины [Glut, D. F., 2012]. Из формации Вахвиц известно много рыб и несколько амфибий, что говорит о том, что в этой местности могли располагаться многочисленные пресноводные водоёмы. Известно также довольно много растительноядных динозавров. Главным хищником являлся тираннозаврид литронакс (*Lytronax argestes*), достигавший 5—8 метров в длину.

Сила укуса на моляриформ равна 3,5 тоннам, а на кончике клюва 1,3 тонны.

Nasutoceratops titusi



Рисунок Андрея Атучина



Модель для расчётов

Nasutoceratops titusi									
ML (cm)									
125									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	1841,8224	8,41	0,76	156	32,4	5393	10796	0,05	270
mAMEs	2732,7132	17,5	1	156	32,4	5059	10119	0,1705	863
mAMEp	1014,8546	14,6	1	70	32,4	2252	4504	0,125	282
mPST	330,6506	8,3	0,84	33	32,4	1084	2168	0,125	136
mAAMem	1179,8971	11,75	0,8	80	32,4	2601	5202	0,075	195
mPTD	1150,3779	11,83	0,84	96	32,4	3107	6213	0,1625	505
mAMP	291,5758	6,66	0,76	33	32,4	1078	2156	0,095	102
Total				635			20574	41149	2352
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,55	4275,73	8551,47	872,60					
Molariform	0,2	11758,27	23516,54	2399,65					

Таблица с расчётами

Насутоцератопс известен из формации Кайпаровиц (Kaiparowits Formation) в Юте, где он жил 76—75,5 млн лет назад. Достигал около 4,5 метра в длину при массе 1,5 тонны [Paul, G.S., 2016]. Территория, на которой формировались отложения формации Кайпаровиц, была покрыта торфяными болотами и джунглями, граничившими с Западным внутренним морем. Возможно, эта формация представляла собой изолированную экосистему, где многим животным не приходилось мигрировать. Из формации известно много животных, большинство из которых представители цератопсид и гадрозаврид. Из теропод несколько дромеозаврид, троодонтид, птиц,

тираннозаврид тератофоней (*Teratophoneus*), достигавший 6,5 метра в длину, а также один неопределённый тираннозаврид.

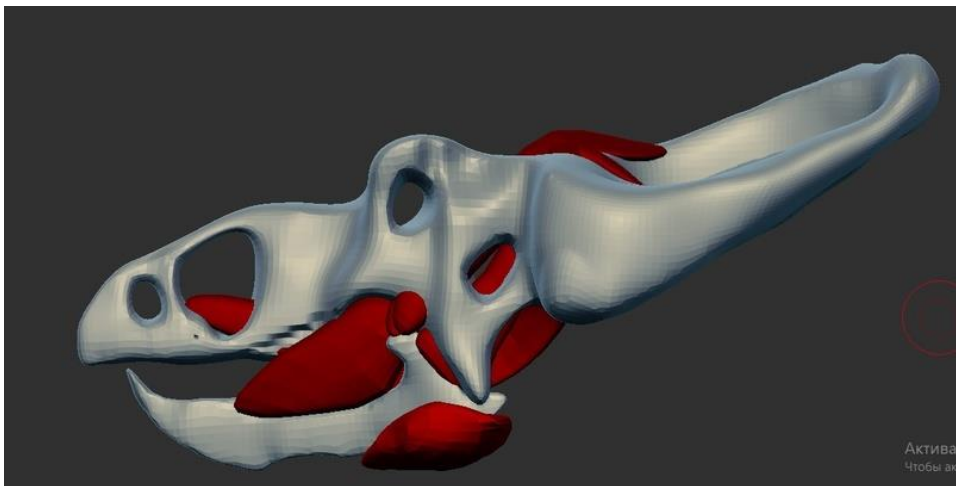
Насутоцератопс принадлежит кладе насутоцератопсин (*Nasutoceratopsini*), которая, в свою очередь, относится к центрозавринам (*Centrosaurinae*).

Сила укуса на молярiformный зуб равна 2,4 тоннам, а на кончике клюва 872 кг.

Utahceratops gettyi



Рендер от Zachrobinson



Модель для расчётов

Utahceratops gettyi									
Mt. (cm)									
210									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	796,8269	15,4	0,76	393	32,4	12739	25477	0,0504	642
mAMES	8642,47	25,2	1	343	32,4	11113	22226	0,252	2880
mAMEp	4976,7645	21,7	1	229	32,4	7413	14826	0,21	1560
mPST	1746,9334	14	0,84	105	32,4	3396	6792	0,189	642
mAMEm	5004,2045	22,4	0,8	179	32,4	5791	11581	0,042	243
mPTD	4411,3175	24,92	0,84	349	32,4	4818	9636	0,2046	1227
mASP	1994,9004	13,44	0,76	111	32,4	3561	7121	0,02	72
Total				1508		48868	97737		7186
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,84	8555,06	17110,13	1745,93					
Molariform	0,252	28316,88	57033,76	5819,77					

Таблица с расчётами

Как и насутоцератопс, ютацератопс описан из отложений Кайпаровиц, хотя его древнейшие остатки были обнаружены из чуть более древних отложениях этого

геологического образования (что может как отражать большую древность вида, так и являться следствием неполноты палеонтологической летописи). Достигал длины 5-7 метров и массы 2 тонны [Holtz, T.R., 2011].

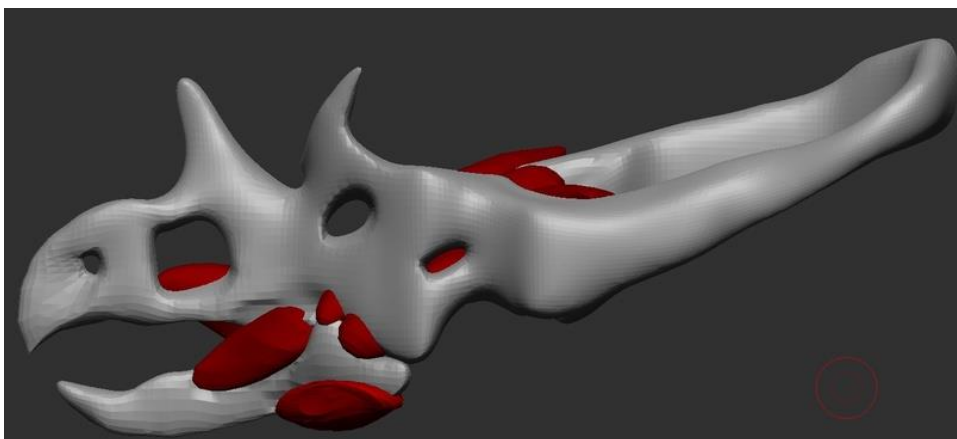
Ютацератопс принадлежит кладе хасмозаврин.

Сила укуса равна 5,8 тоннам, а на кончике клюва 1,75 тонн.

Chasmosaurus russelli



Рисунок Андрея Атучина



Модель для расчётов

Chasmosaurus russelli									
M ₀ (cm)									
Muscle	180								
	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	3298,5155	9,6	0,76	261	32,4	8461	16921	0,11	931
mAMES	6509,7705	26,4	1	247	32,4	7989	15979	0,252	2013
mAMEp	2342,9505	19,2	1	122	32,4	3953	7906	0,18	712
mPST	506,6187	9,6	0,84	44	32,4	1436	2873	0,144	207
mAMEm	2506,396	18	0,8	111	32,4	3609	7218	0,054	195
mPTD	2629,1512	13,2	0,84	167	32,4	5421	10842	0,18	976
mAMP	454,459	7,2	0,76	48	32,4	1554	3108	0,036	56
Total						32423	64847		5089
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,72	7067,91	14135,82	1442,43					
Molariform	0,234	21747,41	43494,82	4438,25					

Таблица с расчётами

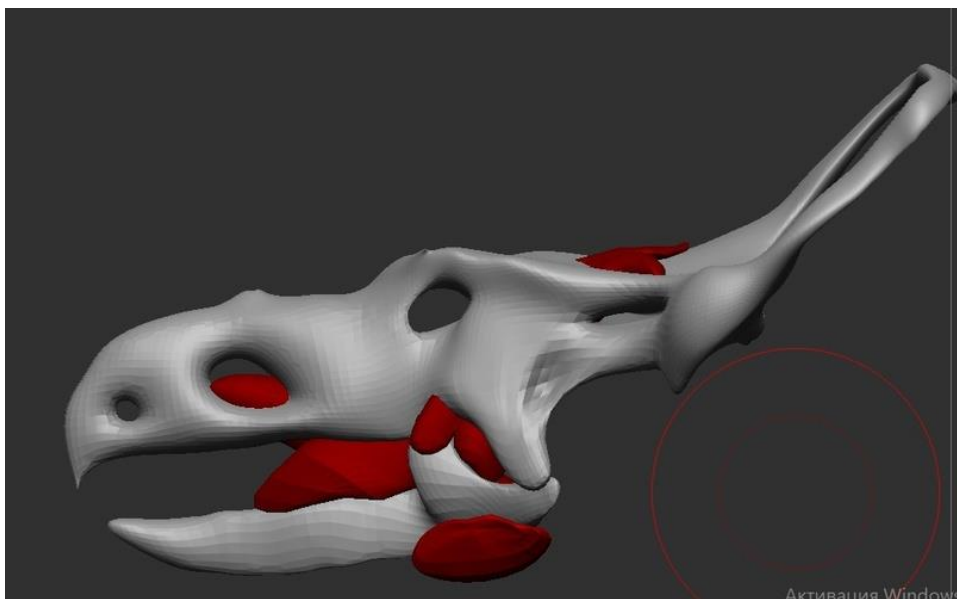
Хасмозавр — типовой род клады хасмозаврин, все известные остатки которого происходят из формации Дайносор-Парк (77—66 млн лет). Рассматриваемый нами вид *C. russelli* (иногда считается синонимом *C. belli*) достигал около 4,3 м в длину при оценочной массе 1,5 т [Paul, 2016].

Сила укуса равна 4,4 тоннам, а на кончике клюва 1,4 тонн.

Vagaceratops irvinensis



Рисунок от Кана Неби



Модель для расчётов

Vagaceratops irvinensis									
ML (cm)									
Muscle	140								
	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	2566,7835	10,733	0,76	182	32,4	5889	11778	0,126	742
mAMES	3228,9428	19,6	1	165	32,4	5338	10675	0,28	1495
mAMEp	872,2332	14,933	1	58	32,4	1892	3785	0,196	371
mPST	531,8339	8,667	0,84	52	32,4	1670	3340	0,168	281
mAMEm	1323,5354	14	0,8	76	32,4	2450	4901	0,098	240
mPTD	2195,9823	15,86	0,84	116	32,4	3768	7537	0,196	739
mAMP	512,3926	7,933	0,76	49	32,4	1590	3181	0,112	178
Total				697		22598	45196		4045
Teeth position									
Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)						
Caniniform	0,7	5778,42	11556,83	1179,27					
Molariform	0,28	14446,04	28892,08	2948,17					

Таблица с расчётами

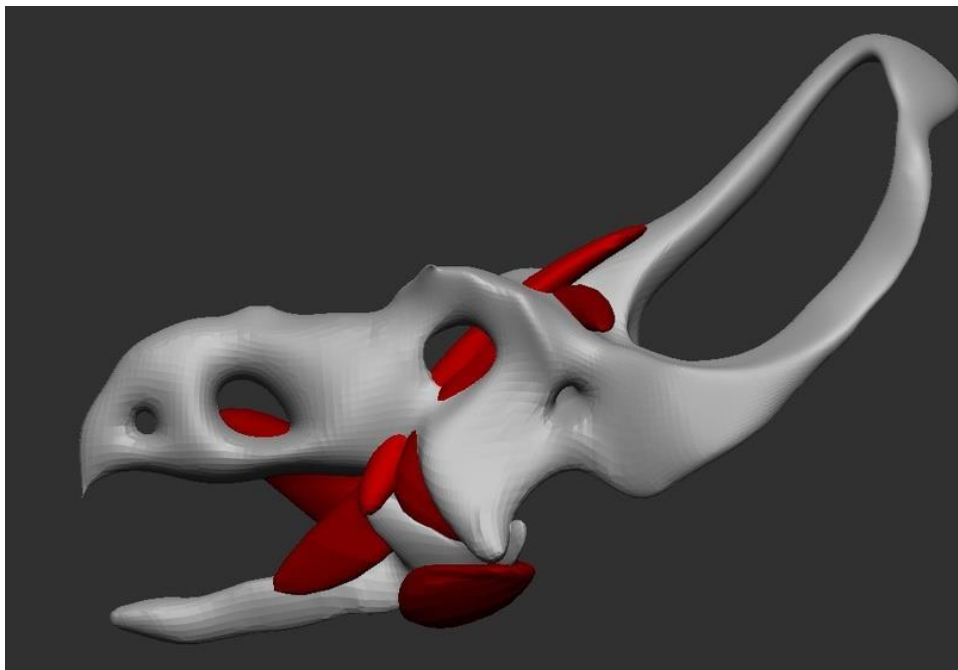
Окаменелости хасмозаврина вагацератопса происходят из отложений формации Дайносор-Парк возрастом около 76,2 млн лет. Длина животного оценивается в 4,5 м, масса — в 1,2 т [Paul, 2016].

Сила укуса составляет 2,9 тонны, а на кончике клюва 1,179 тонн.

Styracosaurus albertensis



Рисунок от Anthon500



Модель для расчётов

Styracosaurus albertensis									
ML (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	2163,1825	8,933	0,76	184	32,4	5963	11926	0,067	400
mAMEs	24900,0098	18,3	1	1361	32,4	44085	88171	0,1608	7089
mAMEp	1243,1991	18,58	1	67	32,4	2168	4336	0,1876	407
mPST	456,8007	8,93	0,84	43	32,4	1392	2784	0,1742	243
mAMEm	1656,0676	14,29	0,8	93	32,4	3004	6008	0,0938	292
mPTD	1776,4959	16,08	0,84	93	32,4	3002	6003	0,1742	533
mAMP	484,6285	7,593	0,76	49	32,4	1572	3143	0,0804	126
Total				1888		61185	122371		1580
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,6164	2563,64	5127,28	523,19					
Molariform	0,225	7023,23	14046,47	1433,33					

Таблица с расчётами

Остатки стиракозавра найдены в формации Ту-Медисин (Two Medicine Formation; около 75 млн лет). Животное достигало длины 5,5 метров и массы 2,7 тонны [Lambert, D., 1993]. Вполне вероятно, что стиракозавр вида *S. albertensis* является примером редкого в палеонтологии явления хроновида. Это означает, что можно проследить постепенный переход от стиракозавра к другим, более продвинутым видам [Wilson, Ryan & Evans, 2020], о котором мы поговорим далее. Некоторые авторы относят рассматриваемый нами вид *S. ovatus* к роду *Rubeosaurus*; такая точка зрения была оспорена некоторыми недавними исследованиями. Иногда *S. ovatus* считается младшим синонимом типового *S. albertensis* [Holmes *et al.*, 2020; Brown, Holmes & Currie, 2020].

Формация Ту-Медисин имела сезонно засушливый климат.

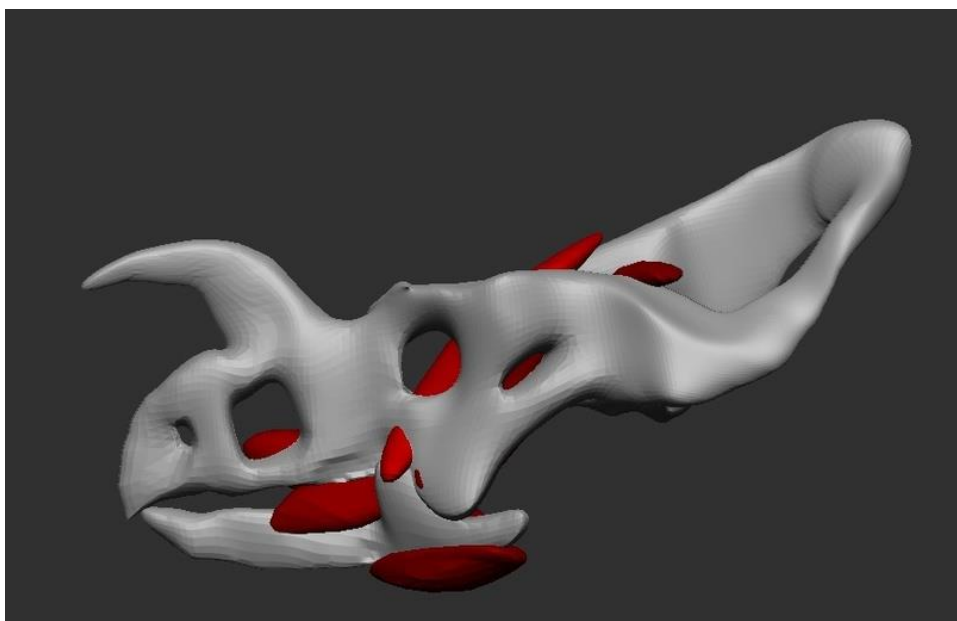
Центрозаврин.

Сила укуса 2,4 тонны на моляриформный зуб, а на кончике клюва 890 кг.

Einiosaurus procurvicornis



Рисунок от Anthon500



Модель для расчётов

Elniaurast procurvicornis									
Ml (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mpTV	2092,0941	9,1	0,76	175	32,4	5661	11322	0,026	147
mAMEs	2844,1928	21,66	1	131	32,4	4254	8509	0,182	774
mAMEp	1278,1221	18,2	1	70	32,4	2275	4551	0,141	325
mpST	334,3647	8,6	0,84	33	32,4	1058	2116	0,0988	105
mAMMm	1676,8556	18	0,8	75	32,4	2415	4829	0,052	126
mpTD	1409,6453	14,79	0,84	84	32,4	2715	5431	0,13	353
mAMP	313,055	6,933	0,76	34	32,4	1112	2224	0,0442	49
Total				602			19491	38982	1879
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,546	3441,63	6883,25	702,37					
Molariform	0,208	9034,27	18068,53	1841,73					

Таблица с расчётами

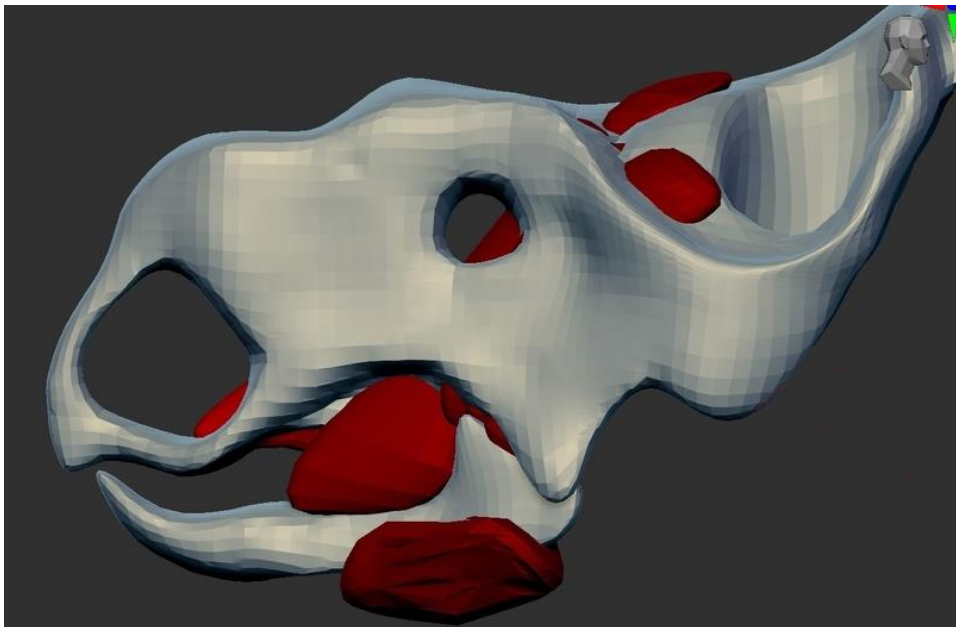
Эйниозавр — предполагаемый потомок стиракозавра. Сторонники данной точки зрения называют связывающим звеном между стиракозавром и эйниозавром недавно открытого стеллазавра (*Stellasaurus*) [Wilson, Ryan & Evans, 2020], которого я не стал брать в расчёты из-за фрагментарности черепного материала. Эйниозавр жил чуть позже стиракозавра (74,5–74 млн. лет назад) и известен из той же формации. Вместе с ним сосуществовали несколько видов гадрозаврид и тираннозаврид дасплетозавр (*Daspletosaurus horneri*), который, возможно, был специалистом по охоте на цератопсид [Russell, Dale A 1970] и достигал длины 8—9 метров. Длина эйниозавра составляла 4,5 метра при массе 1,3 тонны [Paul, G.S., 2010].

Сила укуса- 1,8 тонны на моляриформный зуб, а на кончике клюва 702 кг.

Pachyrhinosaurus canadensis



Рисунок Fred the dinosaurman



Модель для расчётов

Pachyrhinosaurus canadensis									
M ₀ (cm)									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	4187,6107	32,5	0,76	255	32,4	8249	16499	0,125	1031
mAMES	3500,5945	20	1	175	32,4	5671	11342	0,22	1248
mAMEp	1786,994	16,4	1	108	32,4	3488	6976	0,15	523
mPST	552,5644	10,8	0,84	43	32,4	1392	2785	0,2	278
mAMEm	1841,4098	15,8	0,8	93	32,4	3024	6048	0,07	212
mPTD	2385,7278	13,3	0,84	153	32,4	4882	9764	0,225	1098
mAMP	791,9973	10	0,76	60	32,4	1950	3900	0,08	156
Total				884		28637	57113		4547
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	0,65	6994,69	13989,38	1427,49					
Molariform	0,25	18186,19	36372,38	3711,47					

Таблица с расчётами

Пахиринозавр оценивается в 6-8 метров и 3,3 тонны массы [Holtz, T.R., 2011]. Тоже считается одной из цепей анагенеза стиракозавр→пахиринозавр. Между эйниозавром и пахиринозавром ещё есть ахелозавр, который ещё встречается в формации Ту-Медисин, но его я тоже не стал брать в расчеты из-за неполноты остатков.

Жил 71,5-70 млн. лет назад в St. Mary river formation. Пахиринозавры очень быстро росли, в 1 год пахиринозаврёнок достигал 28% от взрослой особи, но после 2 лет

скорость роста замедлялась, а половая зрелость наступала примерно в 9 лет, при том что они росли примерно до 20 лет. Здесь описывается самый ранний вид-*canadensis*. Более поздний *perotomum* жил севернее и в более суровых условиях из формации *prince-creek*.

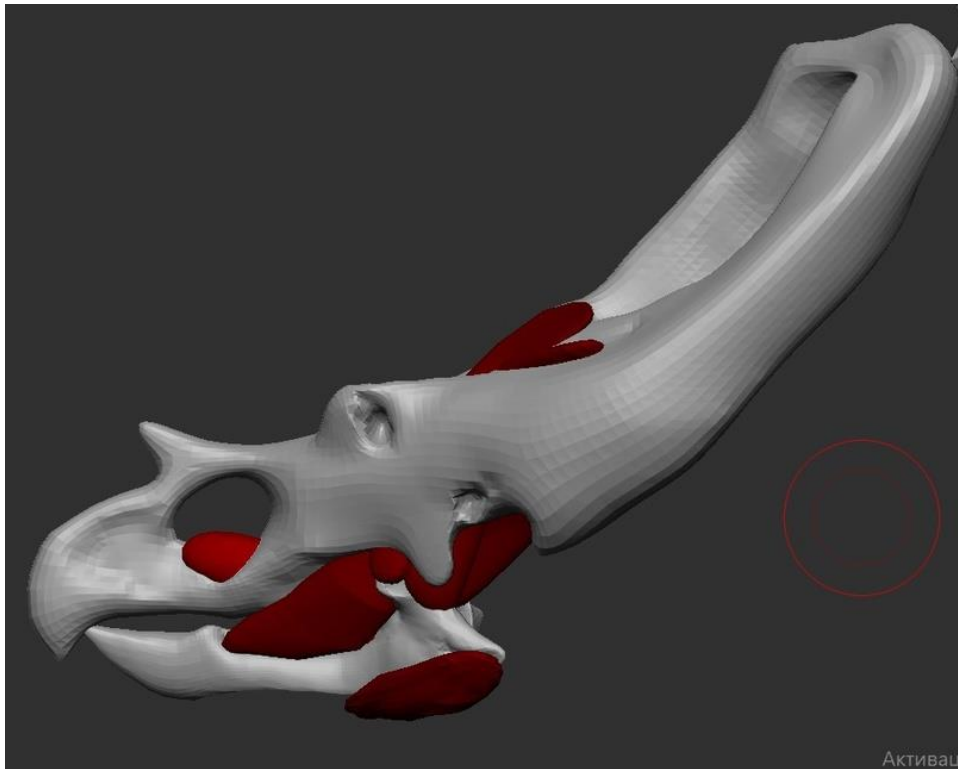
Животные, известные из формации реки Святой Марии были ограничены горами на западе и западным внутренним морем с востока, в формации были речные поймы, озера. Единственный крупный хищник это тираннозаврид-альбертозавр (*Albertosaurus sarcophagus*), длиной 8-10 м.

Сила укуса 3,7 тонны на моляриформный зуб, а на кончике клюва 1,4 тонны.

Pentaceratops sternbergi



Рисунок Андрея Атучина



Модель для расчётов

Pentaceratops sternbergii									
M ₀ (cm)									
230									
Muscle	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mPTV	2903,8335	13,34	0,76	450	32,4	14590	29179	0,092	1342
mAMES	10190,289	32,2	1	316	32,4	10254	20507	0,322	3302
mAMEp	4717,517	26,1	1	181	32,4	5856	11712	0,276	1616
mPST	1969,5632	15,3	0,84	108	32,4	3504	7007	0,2438	854
mAMEm	7376,705	23	0,8	257	32,4	8313	16626	0,092	765
mPTD	6340,1815	24,53	0,84	217	32,4	7034	14069	0,23	1618
mAMP	2917,3765	13,8	0,76	161	32,4	5206	10411	0,138	718
Total				1690		54756	109512		10215
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Caniniform	1,012	10094,27	20188,54	2060,06					
Molariform	0,322	31724,85	63449,70	6478,46					

Таблица с расчётами

Пентацератопс примечателен своим довольно длинным воротником. Жил 76-73 млн. лет назад, остатки происходят из формации Kirtland. Достигал длины 6 метров и весил 5 тонн [Paul, Gregory S., 2016].

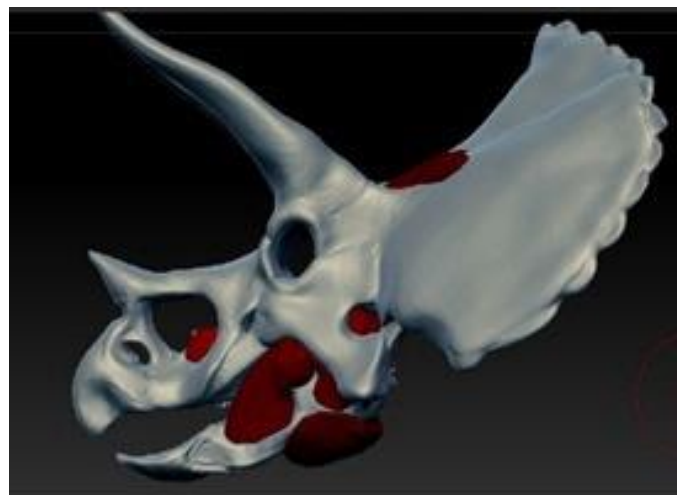
Формация Киртленд формировалась на берегу западного внутреннего моря. Преобладают гадрозавриды. Из крупных хищников бистахиэверсор (*Bistahieversor sealeyi*), неопределенный вид дасплетозавра и ещё один неопределённый тираннозаврид, представляющий из себя частичный скелет и зубы.

Сила укуса 6,4 тонн на моляриформный зуб, а на кончике клюва 2 тонны.

Triceratops horridus



Рисунок от Lucas Attwell



Модель для расчётов

Triceratops(HMNS VP1506 "Lane")									
Mt. (cm)									
250	v (cm ³)	L (muscle fiber, cm)	COS pennation angle	PCSA	Maximum possible force production (N/cm ²)	Unilateral strength (N)	Bilateral strength (N)	Length of the arm (m)	Torque (N/m)
mFTV	12250,733	13,3	0,76	706	32,4	22866	45732	0,15	3430
mAMEs	18179,504	41,6	1	437	32,4	14159	28318	0,35	4956
mAMEp	7026,088	37,5	1	187	32,4	6071	12141	0,225	1366
mPST	392,9783	21,6	0,84	153	32,4	4956	9911	0,375	1858
mAMEm	7563,05	38	0,8	159	32,4	5159	10318	0,15	774
mPTD	6335,4425	26,6	0,84	200	32,4	6482	12964	0,375	2431
mAMP	1841,9732	15	0,76	93	32,4	3024	6048	0,1	302
Total				1936		62716	125433		15117
Teeth position	Distance to teeth (m)	Unilateral bite force (N)	Bilateral bite force (N)	Bilateral bite force (kg)					
Carnioform	1,1	137462,59	274925,18	28046,61					
Molariform	0,275	54976,36	109952,72	11216,44					

Таблица с расчётами

Трицератопс — не только самый известный маргиноцефал, но и один из самых известных динозавров в целом. Его остатки найдены в формации Хелл-Крик (и в нескольких других формациях), вместе с лептоцератопсом, пахицефалозавром и тираннозавром, в качестве главного хищника. Длину оценивают в 9 метров, а массу до 12 тонн [Alexander, R.M., 1985]. Доказательства стадного образа жизни, как у некоторых других цератопсид, отсутствуют.

Сила укуса для трицератопса получилась самой мощной, целых 11,2 тонн на моляриформный зуб и 2,8 тонн на кончике клюва.

Сравнение расчётов

Вот мы и закончили с кратким описанием каждого вида, для которого были произведены расчёты. Теперь предстоит сравнить полученные расчёты между собой и рассмотреть, как они могут соотноситься с различными экологическими факторами. И тут возникает вопрос: а как сравнить между собой расчёты для разногабаритных видов? Наверное, вы можете подумать что можно ведь сравнить силу укуса относительно массы тела. Однако на этом моменте следует вспомнить закон квадрата — куба, который гласит, что объёмы увеличиваются в кубе, а площади в квадрате, то есть масса тела будет меняться в кубе (т. к. масса = плотность × объём). С укусом будет сложнее, ведь сила укуса зависит и от объёмов каждой мышцы, и от длины мышечного волокна, и от расстояний до челюстного сустава и ещё кучи других параметров. Так вот, как же нам быть? А вот как: мы будем сравнивать между собой не просто схожих по размеру животных, а в первую очередь схожих по длине черепа и, что ещё более важно, схожих по длине от челюстного сустава до моляриформного зуба и кончика клюва.

Начнём с пахицефалозаврид: преноцефала и стегоцера, а также сравним их с соразмерными по длинам другими маргиноцефалами.

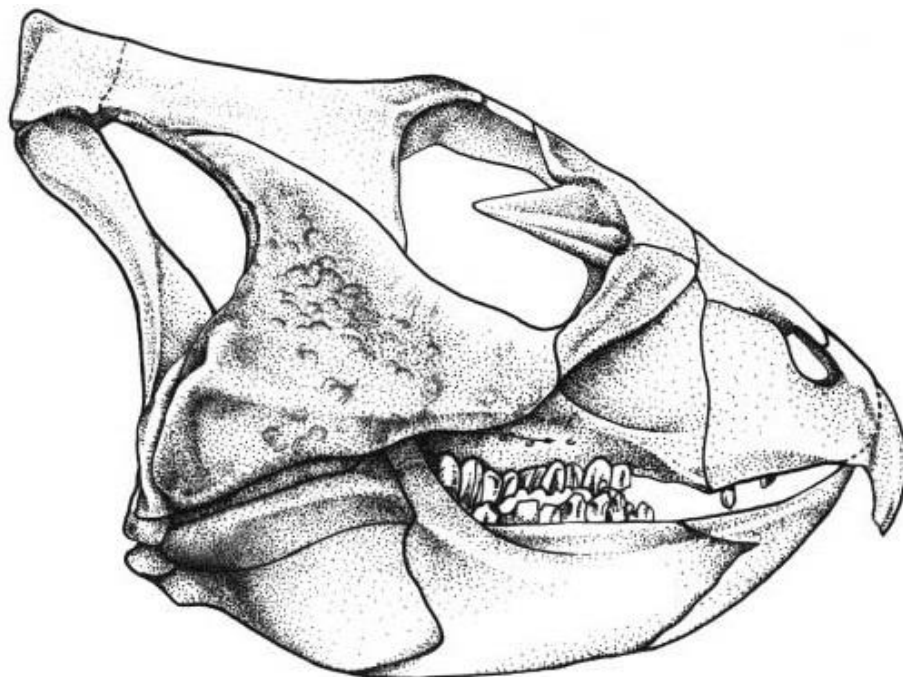
Судя по нашим оценкам, стегоцер и преноцефал имели почти одинаковую силу укуса на дистальную часть челюстей (71 и 75 кг соответственно), расстояние до которой равно 11 см. А вот на моляриформный зуб они показывают более отличные силы: 154 кг у стегоцера (5,2 см) и 195 кг у преноцефала (4,57 см). Однако если мы поменяем значения расстояния преноцефала и приравняем их к стегоцеровым 5,2 см, то получим силу укуса 169 кг на моляриформный зуб. Такой приём является допустимым, т. к. на рассматриваемой точке имелись зубы. Если же наоборот приравнять значения стегоцера к значениям преноцефала, то получится, что мы считаем укус в той точке, где нет зубов (а значит она не использовалась при жевании). Как видим, разница небольшая и такая же разница может быть внутри одного вида у разных особей. Это означает, что и преноцефал и стегоцер занимали схожие ниши и питались схожей пищей, несмотря на то, что один жил в Северной Америке, а другой в Азии. Расстояние от моляриформного зуба до кончика клюва равно 7,5 см; обозначим этот параметр буквой Р (позже я объясню, зачем ввёл его). Значение Р стегоцера = 6 см.

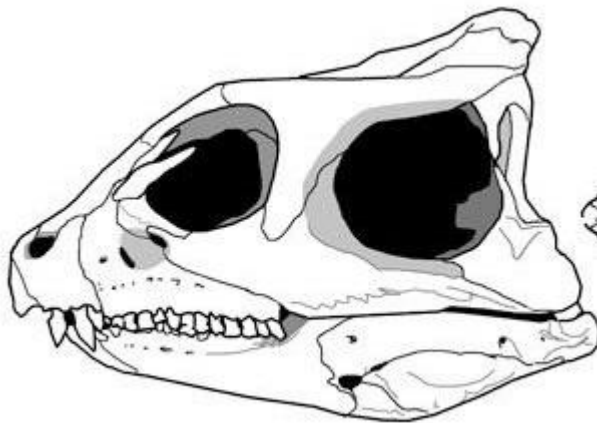
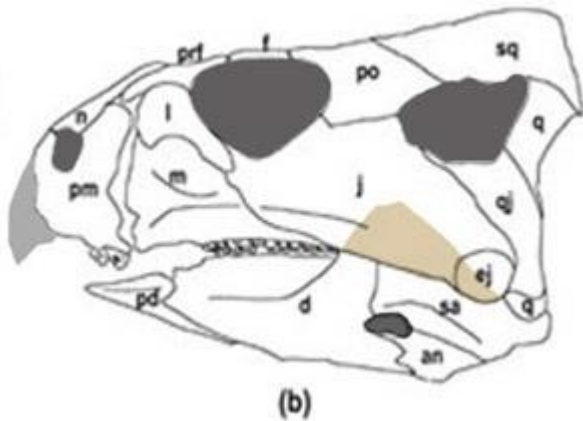
А что там по другим маргиноцефалам со схожей длиной черепа? У археоцератопса расстояние до каниниформа равно 11 см, как и у преноцефала со стегоцером. Укус на каниниформный (резцевидный) зуб археоцератопса равен 37 кг, а если приравнять к 5,2 см, то получаем 83 кг. Сила укуса археоцератопса гораздо ниже чем у пахицефалозаврид схожего размера. Это уже, возможно, указывает на существенные различия в поедаемой пище и занимаемой нише. Возьмём преноцефала. Он происходит из формации Нэмэгт, в отложениях которой сохранилось большое биоразнообразие крупных форм, живших во влажном климате с преобладанием лесов и водоёмов. Археоцератопс известен из группы Синьминьбао, на территории которой был субтропический полувлажный климат, а крупноразмерных видов как в Нэмэгт не было. Из хищников Синьминьбао, которые могли бы охотиться на археоцератопса, описан только синорнитоид (*Sinornithoides* sp.). Если судить по расчётам, то кажется,

что пища археоцератопса была менее жесткой, чем у преноцефала со стегоцером. С другой стороны, это можно объяснить более сложными и подходящими для перетирания зубами цератопсов, благодаря которым археоцератопс мог позволить себе относительно более слабый укус, чем соразмерные пахицефалозавриды. Пропорции же головы по отношению к длине тела разнятся сильнее. У археоцератопса длина головы равна 13 см при длине тела в 1 м, у преноцефала 17,6 см при длине тела в 2,4 м, а у стегоцера 20 см при теле в 2-2,5 метра. Значение P археоцератопса = 7,49 см.

У аврорацератопса мы можем посмотреть силу укуса только на 11 см, т.к. молярiformный зуб находится на 7,6 см. На расстоянии 11 см от челюстного сустава мы получаем силу в 165 кг, что в 2 раза больше, чем укус в 70-75 кг у преноцефала и стегоцера. По сравнению с археоцератопсом с его 37 кг на 11 см, укус аврорацератопса почти в 4 раза больше. Максимальная же сила укуса аврорацератопса равна 240 кг на расстоянии 7,6 см. Аврорацератопс жил в той же местности, что и археоцератопс, но, видимо, занимал другую нишу и питался более жесткой пищей. Пропорции же головы к телу таковы: 20 см к 1,25 метрам. $P = 10$ см.

У иньлуна мы можем также рассчитать укус только на 11 см. В этой точке его укус равен 194 кг, что больше, чем у аврорацератопса. Максимальная же сила его укуса равна 233 кг (на расстоянии 9,16 см). Остатки иньлуна найдены в формации Шишугоу, которая была богата на вулканы, болота и крупных хищных теропод. Большая сила укуса могла пригодиться в защите от хищников, или также большая сила укуса может указывать на более всеядную диету. Например, иньлун мог бы пополнять свой рацион насекомыми, которых в более влажном климате могло быть больше. Также на более хищническую диету могут указывать более длинные передние верхнечелюстные зубы (те самые каниниформные) по сравнению с археоцератопсом и аврорацератопсом. Пропорции: 18,3 см к 1,2 метрам. $P = 8,34$ см.





Археоцератопс, авроратеропс и иньлунь

У багацератопса же (который уже протоцератопсид) мы можем рассчитать укус и на 5,2 см и на 11 см. 5,2 см показывает 116 кг, а 11 см 57 кг. Это чуть больше, чем у археоцератопса, но меньше, чем у всех остальных. Максимальные силы: 44 и 116 кг по 14,28 см и 5,44 см соответственно. Остатки багацератопса известны из формаций Джадохта и Барун-Гойот, которые формировались в довольно засушливом климате. Пропорции: 17 см головы к 1 метру длины тела. Видимо, багацератопс питался схожей по жесткости пищей с пищей археоцератопса. $P = 8,86$ см.

Протоцератопс найден в Джадохте вместе с багацератопсом и уданоцератопсом, о котором мы будем говорить позже. Сила укуса протоцератопса на расстоянии 11 см равна 863 кг, а на расстоянии 30 см - 315 кг. Конечно, мы могли бы сравнить протоцератопса с несколькими предыдущими маргиноцефалами по длине 11 см, но череп протоцератопса в целом длиннее, чем у маргиноцефалов, которых мы сравнивали ранее. 16-20 см против 50 см у протоцератопса, поэтому мы сравним протоцератопса с лептоцератопсом, уданоцератопсом и зунцератопсом. В длину достигал 1,8 м, а его череп длиной 50 см. $P = 19$ см.

Лептоцератопс, живший в более влажном климате с более крупными хищниками, такими как различные возрастные стадии тираннозавра, показывает силу в 904 кг на 16 см. Если посчитать укус протоцератопса в этой же точке, то получим 591 кг. Укус лептоцератопса на кончике клюва равен 441 кг, это расстояние в 32,8 см. Длина же черепа у лептоцератопса 40 см, а длина тела 2 метра. $P = 17$ см.

В последнее время всё чаще звучит мнение о всеядности маргиноцефал (прежде всего вне научной литературы; см., например, 1; 2; 3). В этой статье я собираюсь разобрать возможность всеядности у различных маргиноцефал. Какие же у нас есть доказательства в пользу всеядности? Ну, во-первых это острые премаксиллярные зубы у пахицефалозавра. Мы можем сравнить укус пахицефалозавра с укусами лептоцератопса, протоцератопса, уданоцератопса и зунцератопса т.к. длина черепа пахицефалозавра равна 60 см, а тела 4,5 метра. $R=20,84$ см. Сила на расстоянии 21,6 см равна 1,4 тоннам, а на 42 см 717 кг. Сила укуса протоцератопса на 21,6 см 438 кг, а лептоцератопса 669 кг.

Но действительно ли более сильный укус должен коррелировать с большим количеством животной пищи в рационе? С одной стороны, чем больше сила укуса, тем быстрее можно разрывать плоть животной пищи, но, с другой, большая сила укуса нужна для перетирания более жесткой растительности. И как же нам быть? На самом деле, всё просто. Надо вспомнить какой точкой кусают, а какой жуют. Точка челюсти, используемая для укуса, будет располагаться на дистальной части челюсти, т. е. на кончике клюва/челюстей, а вот жуют моляриформными зубами, которые располагаются на проксимальном участке челюстей. Так вот, какие должны быть адаптации у животных, которым важнее кусать, чем жевать (т.е. для более всеядных в случае маргиноцефал)? Логичным выводом будет то, что надо увеличивать силу укуса в дистальной точке. Для этого следует просто укоротить челюсти, ведь чем ближе точка приложения силы к челюстному суставу, тем сильнее эта самая сила. Вот здесь то нам и нужен тот самый параметр R , который показывает длину между двумя точками и это значит, что, чем меньше R и больше укус на каниниформный зуб/кончик клюва, тем более адаптированным к всеядности будет маргиноцефал. Ещё на более всеядный образ жизни может указать более острый клюв.



Череп пахицефалозавра, на котором хорошо заметны острые премаксиллярные зубы

В чём именно должна проявляться всеядность маргиноцефал? Под всеядностью у маргиноцефал мы подразумеваем рацион, схожий с таким у свиней и некоторых современных всеядных ящериц, таких как тегу. То есть по крайней мере некоторые маргиноцефалы могли питаться яйцами, трупами, насекомыми или, например, вылезшими после холодной ночи для разогрева пустынными ящерицами, жившими на территории Джадохты. Кстати, склеротикальные кольца протоцератопса указывают на то, что он был катемеральным, т. е. пик его активности приходился на разное время суток. Например, протоцератопс мог бы вставать по утрам и вечерам для сбора холоднокровных.

Но можно ли сравнивать напрямую экологическую роль маргиноцефал и современных животных? Только с большой натяжкой. Всё дело в том, что экосистемы мезозоя сильно отличались от экосистем кайнозоя. В мезозое один крупный вид мог занимать сразу несколько ниш, но в разных возрастных стадиях, что объясняет преобладание крупных видов относительно мелких. Просто ниши среднеразмерных и небольших животных занимали ювенильные возрастные стадии более крупных видов. А связано это в первую очередь со стратегией размножения и интеллектом.

Хотя, как показывают ископаемые свидетельства, нептичьи динозавры проявляли заботу о потомстве, исходя из филогенетического бреккетинга можно предположить, что эта забота была чуть сильнее, чем у крокодилов и чуть слабее, чем у бескилевых. Это приводило к тому, что рождалось много особей, которые очень быстро становились самостоятельными, а потом и половозрелыми до того, как окончательно станут взрослыми и займут нишу полностью взрослого животного. Получалась своеобразная стратегия, промежуточная между r и K-стратегиями. Млекопитающие оставляют меньше потомства, но заботятся о нём гораздо лучше. Также поступают и современные птичьи динозавры (птицы). Очень вероятно, что в зависимости от возрастной стадии маргиноцефалы, как и многие другие животные того времени, питались различной пищей, как современные всеядные ящерицы по типу агам и тегу. Агамы и тегу с рождения питаются животной пищей на 70%, а растительной на 30%, но уже взрослые ящерицы питаются на 70% растительной и на 30% животной пищей.

С современными ящерицами тоже не стоит сравнивать и полноценно экстраполировать их поведение на нептичьих динозавров из-за всё-таки разных экологических ниш, метаболизма и др. во многих случаях.



Диаблоцератопс собирается поесть. Рисунок Натальи Смирновой

А теперь вернёмся к самим животным. Мы остановились на пахицефалозавре с лептоцератопсом. Они показывают большую силу укуса по сравнению с протоцератопсом, что вполне логично, ведь им приходилось жить вместе с тираннозавром и его атлетичными молодыми стадиями. Также яйца животных из Хелл-Крик явно были в среднем больше и прочнее яиц овирапторов и других завропсид Джадохты.

Протоцератопсы — самые распространённые животные формации Джадохта, и это при том, что она была сильно засушлива и имела небольшое кол-во растительности. Морда протоцератопса довольно короткая ($P=19$), а клюв острый. Все эти факты говорят о том, что протоцератопс включал в свой рацион довольно большое количество животной пищи (возможно около 30—40%).

Одна из самых известных окаменелостей протоцератопса — это, предположительно, его застывшая схватка с велоцираптором. Но, быть может, на самом деле всё было иначе. Возможно, протоцератопс, прогуливаясь, увидел труп велоцираптора, попытался оторвать ему крыло и его тут же накрыло песчаной бурей или селью. Могли ли велоцирапторы нападать на крупную особь протоцератопса? Во-первых, велоцираптор весил всего 13 кг (согласно моим расчётам), что куда меньше 170 кг у протоцератопса, т.е. завалить силой велоцираптор мог с большим трудом. Во-вторых, протоцератопс слишком опасное животное с очень мощным укусом. Силы укуса протоцератопса было бы достаточно для убийства велоцираптора, а в купе с тем, что голова протоцератопса была довольно крупной и её можно было очень быстро развернуть в сторону охотника, это был очень опасный противник. В-третьих, на территории Джадохты была пустынная местность, поэтому хорошо спрятаться здесь и атаковать из засады было бы проблематично. Протоцератопс мог очень быстро заметить опасность и развернуться либо для превентивной атаки, либо для бегства.

Можно упомянуть, что комодские вараны убивают и оленей, и буйволов, которые «тупят» и, замечая варана, не убегают от него. Вдруг протоцератопсы точно также «тупили» и подпускали велоцирапторов. Они ведь явно были глупее млекопитающих. Но следует сначала понять, почему «тупят» олени и буйволы. Всё дело в том, что они живут на островах, где варанов очень много. Поскольку у варанов низкий метаболизм, едят они редко. Если бы олень пугался и убегал от каждого увиденного варана, то он бы помер от усталости или голода, потому что бегать ему пришлось бы без остановки. В результате естественный отбор отбирал менее трусливых растительноядных, просто потому что те, кто постоянно боялся, часто не имели возможность оставить потомства. Но разве Джадохта — это остров, а велоцирапторы — аналог варанов? Нет. В Джадохте количество протоцератопсов превышает количество хищников. При этом велоцирапторы, очевидно, обладали более быстрым метаболизмом, чем вараны, а значит были голодны почти всегда. Поэтому при виде велоцираптора протоцератопс вряд ли бы стал «тупить». Вместо этого он, скорее всего, тут же либо спасался бегством, либо защищался.

Уданоцератопс. Он, как и протоцератопс, найден Джадохте, но относительно протоцератопса численность вида была куда меньше. Сила укуса на 19,2 см довольно большая: целых 5,2 тонн, а на 56,32 см 1,79 тонны. $P=38,4$ см, то есть относительно протоцератопса, пахицефалозавра и лептоцератопса его челюсти более вытянутые. Видимо, уданоцератопс был более растительноядным, чем протоцератопс. Конечно, нельзя исключать, что молодые стадии уданоцератопсов могли бы быть схожими по рациону с протоцератопсом, хотя тогда это бы вызывало неудобную конкуренцию. Пропорции: 64 см головы к 4 метрам.

Зуницератопс найден в Морено-Хилл. Сила укуса на 9,2 см = 661 кг; на 29,9 см = 203 кг; на 11 см = 553 кг; на 16 см = 380 кг. $P=20$ см. При схожих размерах зуницератопс показывает куда меньшую силу укуса по сравнению с протоцератопсом, лептоцератопсом, уданоцератопсом и пахицефалозавром. Из хищников зуницератопс сосуществовал только с небольшим тираннозавроидом сускитираном (*Suskityrannus hazelae*). Небольшая сила укуса и большое количество растительности видимо не заставляли зуницератопса сильно переходить на мясную диету и увеличивать силу укуса. Пропорции: 57,5 см к 2,2 метрам.

Самый большой P среди мелких пахицефалозавридов и базальных цератопсий у аврорацератопса ($P=10$ см), что говорит о том, что его увеличенная сила укуса связана именно с поеданием более жесткой растительности. А самый мелкий P у стегоцера (6 см).

Переходим уже к крупным и массивным цератопсам. Среди их взрослых стадий мы уже вряд ли найдём настолько же всеядных животных как протоцератопс и в первую очередь их укус будет зависеть от хищников и жёсткости растительности, также это подтверждает меньшая корреляция P с силой укуса.

Диаблоцератопс из Вахвица. Сила укуса на 27,4 см = 3,5 т; на 74 см = 1,2 т. $P=46,6$ см. Пропорции: 137 см головы к 5,5 метрам длины тела.

Насутоцератопс из Кайпаровица. Сила укуса на 20 см = 2,4 т; на 27,4 см = 1,75 т; на 55 см = 872 кг. $P=46,6$ см. Пропорции: 137 см головы к 5,5 метрам длины тела. Видимо, насутоцератопс поедал куда более мягкую растительность, чем диаблоцератопс. Можно пойти дальше и предположить, что насутоцератопс встречался в схватке с

тератофонеем в разы реже, чем диabloцератопс с литронаксом. Пропорции: 125 см к 4,5 метрам.

Ютацератопс тоже найден в Кайпаровиц. Сила укуса на 25,2 см = 5,8 т; на 84 см = 1,75 т. Р=58,8 см. Большие в сравнении с насутоцератопсом укусы и Р говорят о том, что рацион ютацератопса составляли более жёсткие растения, а из-за высокого Р и, соответственно, более сильного снижения силы к кончику клюву, вряд ли животное успешно оборонялось от тератофоней при помощи укуса. Пропорции: 210 см к 6 метрам.

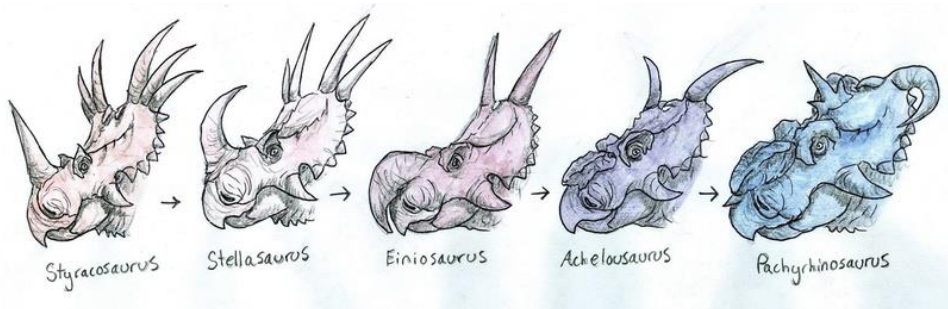
У хасмозавра из Кайпаровица сила укуса на 23,4 см = 4,4 т; на 27,4 = 3,9 т; на 72 см = 1,4 т. Р=48,6 см. Пропорции: 180 см к 4,5 м. По длине тела можно говорить о том, что сравнение хасмозавра с насутоцератопсом будет уместно. По сравнению с насутоцератопсом сила укуса и Р у хасмозавра больше, а значит и пища его была более жёсткой.

Вагацератопс — последний рассматриваемый нами житель Кайпаровиц. Сила укуса на 28 см = 2,9 т; на 70 см = 1,1 т. Р= 42 см. Таким образом, сила укуса получилась больше, чем у насутоцератопса, но меньше, чем у ютацератопса и хасмозавра. Пропорции: 140 см к 4,5 м.

Большое количество видов, обитающих в одной местности, будет заставлять каждый вид быть более избирательным в пище и специализироваться на определённой нише. По жёсткости поедаемой во взрослом возрасте пищи можно разделить наших цератопсов от более мягкой к более жёсткой: насутоцератопс, вагацератопс, хасмозавр и ютацератопс.

Если сравнивать с расчётами по диabloцератопсу, то можно предположить, что тератофоней из формации Кайпаровиц либо реже нападал на взрослых цератопсов, либо встречался реже, чем литронакс из Вахвиц. Естественно, уверенно говорить о наличии такой взаимосвязи невозможно.

Анагенез — это процесс постепенного превращения одного вида в другой. Плавно преобразующийся в результате анагенеза вид называют хроновидом. Одним из примеров хроновида среди цератопсов является цепочка: *Styracosaurus albertensis* → *Stellasaurus ancillae* → *Einosaurus procurvicornis* → *Achelousaurus horneri* → *Pachyrhinosaurus canadensis*. Все они, кроме последнего найдены в формации Ту-Медисин (Two Medicine Formation), которая сформировалась в сезонно-засушливом климате. Из всего хроновида я сделал расчёты для стиракозавра, эйниозавра и пахиринозавра, т.к. их краниальный (черепной) материал наиболее полный.



Стиракозавр. Сила укуса на 22,5 см = 2,4 т; на 61 см = 890 кг. Р=39 см. Пропорции: 134 см головы к 5,5 метрам длины тела.

Потомок стиракозавра — эйниозавр. Сила укуса на 20,8 см = 1,8 т; на 22,5 см = 1,689 т; на 54,6 см = 700 кг. $P=51,8$ см. Укус у эйниозавра ниже, чем у стиракозавра, но P выше, а значит потребность в защите от хищников у эйниозавра была в несколько раз ниже. Пропорции: 130 см к 4,5 метрам.

Пахиринозавр (*P. canadensis*) найден уже не в Ту-Медисин, а в формациях Хоршпу-Каньон (Horseshoe Canyon Formation; 74—67 млн. лет назад) и Сент-Мэри-Ривер (St. Mary River Formation; 72—67 млн. лет назад), а другие его виды распространились дальше по Ларамидии. *S. perotorum* ушел севернее туда, где сейчас располагается Аляска, а *P. lakustai* — на территорию современной Альберты. Я делал расчёты для канадского вида. Сила укуса на 25 см = 3,7 т; на 65 см = 1,4 т. $P=40$ см. Сила укуса и P у пахиринозавра больше, чем у стиракозавра и эйниозавра, а значит количество жёстких растений увеличилось, хотя на это также могло влиять увеличение конкуренции со стороны гадрозавров, поедавших более мягкую растительность. P по сравнению со стиракозавром изменилась не слишком сильно, поэтому угроза со стороны хищников была примерно такой же. Пропорции: 125 см к 6-8 метрам.

Как мы видим на схеме, стиракозавр перетекает в эйниозавра, который позже делится на 2 популяции, одна из которых оставалась эйниозавром, а другая стала новым видом — ахелоузавром. Это значит, что на территории формации существовали условия, благодаря которым генофонд двух популяций не смешивался определённое время.

Пентацератопс из формации Киртленд. Сила укуса на 32 см = 6,4 т, на 1 м = 2 т. $P=67,88$ см. Пропорции: 230 см к 6 метрам.

Трицератопс найден в формации Хелл-Крик, там же, где и тираннозавр. Должно быть, молодые особи трицератопса конкурировали с лептоцератопсом и пахицефалозавром. Сила укуса на 27,5 см = 11,1 т; на 32 см = 9,6 т; на 110 см = 2,8 т. $P=82,5$ см. Пропорции: 250 см к 9 метрам. К сожалению, трицератопс слишком огромен, чтобы его можно было сравнивать с пентацератопсом. Самый мощный укус трицератопса вполне можно объяснить его сожителем с одним из самых крупных теропод — тираннозавром. Для сравнения, согласно моей прошлогодней статье по тероподам, а также по расчетам различных палеонтологов, сила укуса тираннозавра равна примерно 7 тоннам.

В самом начале своего развития цератопсиды поделились на две клады: хасмозаврины и центрозаврины. Из рассчитанных мною видов к хасмозавринам относятся: хасмозавр, пентацератопс, ютацератопс, вагацератопс и трицератопс. А к центрозавринам: диаблоцератопс, насутоцератопс, стиракозавр со своими потомками эйниозавром и пахиринозавром. В среднем хасмозаврины показывают большую силу укуса (не включая трицератопса, т. к. он собьёт средний показатель), чем центрозаврины, причём значение P у хасмозаврин тоже больше, хотя этот параметр довольно неоднороден и будет сильно зависеть от выборки. Видимо, хасмозаврины на протяжении всей своей жизни в основном специализировались на довольно жёсткой пище, тогда как центрозаврины наоборот специализировались на более мягкой.

Выводы

Сила укуса маргиноцефал зависит в первую очередь от диеты и от хищников, а особая величина, которую я ввел и обозначил буквой “ P ”, может точно сказать, связано ли увеличение/уменьшение силы укуса с диетой или с потребностью в защите. В первом

же случае можно детальнее изучить экологию и более точно понять было ли это растительноядное животное, питавшееся жесткой растительностью, или же это было всеядное, которому большая сила укуса на кончике клюва могла понадобиться при убийстве жертвы, как например в случае протоцератопса. Также я могу сделать следующие общие выводы по маргиноцефалам: маргиноцефалы среднего размера (50-300 кг), такие как лептоцератопс, пахицефалозавр, протоцератопс и, скорее всего, некоторые среднеразмерные возрастные стадии более крупных видов наверняка были всеядными и включали в свой рацион больше мясной пищи, чем другие маргиноцефалы (хотя есть и исключения в виде зуницератопса, жившего в тепличных условиях с большим количеством растительности и небольшим количеством хищников). Более же мелкие представители (археоцератопс, аврорацератопс, преноцефал и другие), как и совсем молодые возрастные стадии более крупных видов, были в основном растительноядными, хотя есть и предположительный всеядный насекомояд — иньлун. Крупные цератопсы (имеется в виду не крупный вид, а крупная возрастная стадия этого вида) были в основном растительноядными, чья сила укуса чаще изменялась под давлением хищников или других цератопсов, которые в богатых экосистемах заставляли друг друга специализироваться по типам растительной пищи. По двум основным эволюционным линиям цератопсид можно сделать следующий вывод: центрозаврины чаще специализировались на питании менее жёсткой пищей, чем хасмозаврины.

Список литературы:

1. Nabavizadeh A. (2018). “New reconstruction of cranial musculature in ornithischian dinosaurs: implications for feeding mechanisms and buccal anatomy”. *The Anatomical Record*. **303** (2): 347–362.
2. Peczki, J. (1995). "Implications of Body-Mass Estimates for Dinosaurs". *Journal of Vertebrate Paleontology*.
3. Sues, H. D. & Galton, P. M. (1987). "Anatomy and classification of the North American Pachycephalosauria (Dinosauria: Ornithischia) "
4. Giffin, E. B. (1989). "Pachycephalosaur Paleoneurology (Archosauria: Ornithischia)". *Journal of Vertebrate Paleontology*
5. "Vegetarian dinosaur may have actually eaten meat, skull suggests". *Science & Innovation*. 2018
6. Xu, X., Forster, C.A., Clark, J.M., and Mo, J. (2006). "A basal ceratopsian with transitional features from the Late Jurassic of northwestern China
7. Tanoue K., Grandstaff B. S., You H.-L., Dodson P. (2009). “Jaw Mechanics in Basal Ceratopsia (Ornithischia, Dinosauria)”. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*. **292** (9): 1352–1369.
8. Justyna Slowiak, Victor S. Tereschenko, Lucja Fostowicz-Frelik. (2019) “Appendicular skeleton of *Protoceratops andrewsi* (Dinosauria, Ornithischia): comparative morphology, ontogenetic changes, and the implications for non-ceratopsid ceratopsian locomotion”
9. Taia Wyenberg-Henzler (2021) “Size-mediated competition and community structure in a Late Cretaceous herbivorous dinosaur assemblage”

- Tereschenko V. S. (2008) “Adaptive Features of Protoceratopoids (Ornithischia: Neoceratopsia)” // *Paleontological Journal*. **42** (3): 273–286.
- Kirk J. (2002). “Megaflora of the Hell Creek and lower Fort Union Formations in the western Dakotas: Vegetational response to climate change, the Cretaceous-Tertiary boundary event, and rapid marine transgression” // *Special Paper of the Geological Society of America*. Paper 361: 329–391.
- Fastovsky D. E., Bercovici A. (2015). “The Hell Creek Formation and its contribution to the Cretaceous–Paleogene extinction: A short primer” // *Cretaceous Research*. **57**: 368–390.
- Stein W. W. (2020). “TAKING COUNT: A Census of Dinosaur Fossils Recovered From the Hell Creek and Lance Formations (Maastrichtian)” // *The Journal of Paleontological Sciences*. 1–42.
- Evans D. C., Vavrek M. J., Larsson H. C. E. (2015). “Pachycephalosaurid (Dinosauria: Ornithischia) cranial remains from the latest Cretaceous (Maastrichtian) Scollard Formation of Alberta, Canada” // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. **95** (4): 579–585.
- Schroeder K., Lyons S. K., Smith F. A. (2021). “The influence of juvenile dinosaurs on community structure and diversity”. *Science*. **371** (6532): 941–944.
- Owociki K., Kremer B., Cotte M., Bocherens H. (2020). “Diet preferences and climate inferred from oxygen and carbon isotopes of tooth enamel of *Tarbosaurus bataar* (Nemegt Formation, Upper Cretaceous, Mongolia)”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **537**: 109190.
- Wilson J. P., Ryan M. J., Evans D. C. (2020). “A new, transitional centrosaurine ceratopsid from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana and the evolution of the 'Styracosaurus-line' dinosaurs”. *Royal Society Open Publishing*. **7** (4): 200284.
- Holmes R. B., Persons W. S., Singh Rupal B., Jawad Qureshi A., Currie P. J. (2020). “Morphological variation and asymmetrical development in the skull of *Styracosaurus albertensis*”. *Cretaceous Research*. **107**: 104308.
- Brown C., Holmes R., Currie P. (2020). “A subadult individual of *Styracosaurus albertensis* (Ornithischia: Ceratopsidae) with comments on ontogeny and intraspecific variation in *Styracosaurus* and *Centrosaurus*”. *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*. **8** (1): 67–95.