

Министерство охраны окружающей среды
и природных ресурсов Республики Татарстан
Казанский государственный педагогический университет
Институт экологии природных систем Академии наук
Республики Татарстан
Казанский государственный университет
Союз охраны птиц России
Менабировское орнитологическое общество

ДОСТИЖЕНИЯ И ПРОБЛЕМЫ ОРНИТОЛОГИИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ НА РУБЕЖЕ ВЕКОВ

Труды Международной конференции
«Актуальные проблемы изучения и охраны птиц
Восточной Европы и Северной Азии»

Республика Татарстан, 29 января — 3 февраля 2001 г.

Под редакцией Е. Н. Курочкина и И. И. Рахимова

КАЗАНЬ
ИЗДАТЕЛЬСТВО «МАГАРИФ»
2001

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ПТИЦ

НОВЫЕ ИДЕИ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И РАННЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ПТИЦ

Е. Н. Курочкин

Палеонтологический институт РАН

Введение

Около 150 лет назад были открыты первые позднеюрские археоптериксы в Германии и первые зубатые птицы позднего мела Северной Америки. Эти находки дали почву для горячих дискуссий о происхождении и родственных связях птиц. Но затем страсти улеглись. В науке заняла свое место гипотеза о происхождении птиц от псевдозухий — мелких текодонтов поздней перми и раннего триаса — как наиболее вероятных предков птиц. Наиболее детально она была развита в книге датчанина Ганса Хейльмана, вышедшей в английском переводе в 1926 г. (Heilmann, 1926), а до этого остававшаяся широким научным кругам практически неизвестной, будучи впервые опубликованной в 1913 г. на немецком языке. Эта гипотеза стала господствующей, хотя разрабатывались и другие: о происхождении птиц от крокодилов, заурисшиевых динозавров, орнитисшиевых динозавров и даже от птерозавров. Ключевым звеном в разработке всех этих гипотез оставалась, однако, одна и та же форма — археоптерикс (*Archaeopteryx lithographica* H. von Meyer, 1861).

После этого на протяжении многих десятилетий и до настоящего времени во всех учебниках разного уровня — от школьных до университетских — преподается взгляд на эволюцию птиц как на группу высших позвоночных, возникшую тем или иным путем от рептилий и эволюировавшую далее только одним прямым стволом через археоптерикса в известных всем нам птиц. До сих пор еще считают, что единственную широкую адаптивную радиацию — диверсификацию на множество линий развития, внедрившихся в различные эколо-

гические ниши, — птицы претерпели только в самом начале кайнозойской эры, около 50—60 миллионов лет назад (Feduccia, 1999 a).

В то же время в последние 20—30 лет палеонтологи показали, что другие классы позвоночных животных — амфибии, рептилии, млекопитающие — никогда не формировались напрямую единственным стволом от предковой группы, а всегда проходили через несколько эволюционных попыток выйти на новый ароморфный уровень развития (Татаринов, 1976; Воробьева, 1995; Jarvik, 1980). Из таких попыток только одна или две-три оказывались биологически прогрессивными, давая новую группу или группы широкой адаптивной радиации, и этих радиаций обычно было несколько. Остальное большинство новых линий развития вымирало. В общем, надо заметить, что цикл: происхождение группы — ее радиация на несколько родственных эволюционных линий — расцвет (широкая адаптивная радиация) одной или двух продвинутых групп — вымирание — естественный и нормальный путь эволюции для большинства живых организмов.

Однако в последние 10 лет проблема происхождения птиц вновь стала предметом горячих дискуссий и непримиримых противоречий, что связано как с неожиданным появлением новых и обширных материалов по ископаемым птицам и ближайшим к ним группам рептилий, так и с триумфальным шествием кладистики (или филогенетической систематики) — новой методологии изучения родственных отношений между организмами (Kurochkin, 1995 b; Morell, 1997; Padian and Chiappe, 1998 a, 1998b; Martin, 1991).

За последние годы вышло 5 книг о происхождении птиц (Chatterjee, 1997; Dingus, Rowe, 1997; Hou, 1997; Shi pman, 1998; Feduccia, 1999 a). А число известных видов древнейших мезозойских птиц, существовавших в интервале между 145 и 65 миллионами лет назад, выросло за 20 лет от 40 до 100. В последние 5 лет прошло также несколько специальных международных симпозиумов, посвященных происхождению птиц.

В настоящее время конкурируют две основные гипотезы: 1) птицы произошли от тероподных динозавров группы манираптор или же от целурозавров в юре (Gauthier, 1986; Ji et al., 1998); 2) птицы произошли от мелких текодонтот псевдозухий в триасе (Kurochkin, 1995b; Hou et al., 1996; Feduccia, 1999a). Возможны и другие версии обеих гипотез, но на них мы остановимся дальше.

Археоптерикс

Число известных экземпляров археоптериксов теперь увеличилось до 8 — все из верхней юры Баварии, в южной части Германии. Новые находки археоптериксов принесли не так уж много для понимания самого этого оперенного существа. Как и прежде, идут споры о том, древесным или наземным было это животное, могло ли оно активно летать или было пассивным планером на короткие расстояния, каким уровнем обмена веществ обладал археоптерикс, был ли это один вид, разные экземпляры которого представляют его возрастные стадии, или это различные виды или даже роды оперенных существ (Necht et al., 1985). Также нет единой точки зрения и о месте археоптерикса между рептилиями и птицами. Однако некоторые новые находки мезозойских птиц дают решающие аргументы для понимания родственных связей археоптерикса.

С самого начала появления археоптерикса на научной арене отмечалось, что строение его скелета является, по существу, рептильным. В основном наличие оперения заставляло относить его к птицам. С этим, в частности, связано длительное хранение в коллекциях в качестве рептилий некоторых его экземпляров, при которых не сохранилось отпечатков перьев или они были плохо видны. И только в 70-е гг. XX в., в период археоптериксового бума, была установлена их истинная принадлежность (Ostrom, 1972). Действительно, детали строения черепа, позвонков, поясов и костей конечностей археоптерикса коренным образом отличаются от таковых у современных птиц. В то же время, строение многих костей энантиорнисов может быть выведено из строения костей археоптерикса. Существует некоторый ряд прогрессивных признаков (так называемых синапоморфий), указывающих на прямые родственные связи энантиорнисов и археоптерикса. К ним относятся:

- (1) Сходство в строении квадратных костей (одномышечковая дорзальная головка квадратной кости),
- (2) Сходство в строении носовой кости,
- (3) Сходство в строении слезных костей,
- (4) Редукция зубов в размере и числе на верхнечелюстной и зубной костях,
- (5) Особая переднезадняя выемка на краниальной стороне проксимального эпифиза плеча,
- (6) Удлиненная предкогтевая фаланга 2-го пальца кисти,
- (7) Особый отросток на дорзальном крае в проксимальной части седалищной кости,
- (8) Удлиненный краниальный отдел подвздошной кости,
- (9) Дополнительный задний вертлуг на проксимальном эпифизе бедра,
- (10) Каудолатеральный гребень над дисталь-

ным эпифизом бедра, (11) Почти полная редукция дистальных тарзалий, (12) Поперечное срастание проксимальных концов метатарзалий, (13) Наличие сустава между проксимальными тарзалиями и проксимальными концами метатарзалий, (14) Одинаковая длина основных фаланг 2-го, 3-го и 4-го пальцев лапы. На основании общности по этим синапоморфиям археоптерикс и энанциорнисы могут быть объединены в одну группу яйцехвостых птиц — Sauriurae, что ранее предлагалось на базе сходства по несколько иному ряду признаков (Martin, 1983; Kurochkin, 1995 b).

Вместе с тем выведен длинный ряд общих продвинутых признаков у археоптерикса и тероподных динозавров, указывающих на их прямые родственные связи (Ostrom, 1976; Gauthier, 1986). К ним относятся:

- (1) Расширенность слезной кости в дорзальной части;
- (2) Краниально направленный медиальный мышцелок нижнечелюстного отдела квадратной кости;
- (3) Большой ectopterygoid;
- (4) Одинаковая ширина шейки и тела лопатки по всей длине;
- (4) Плоский субквадратный коракоид;
- (5) Заметный бугор на коракоиде, расположенный краниоventрально от гленоидного отверстия;
- (6) Перпендикулярное положение плоскости проксимального эпифиза плеча к плоскости дистального эпифиза плеча;
- (7) Короткое предплечье (короче кисти и плечевой кости);
- (8) Сохранение в кисти 1—3-го пальцев и редукция 4—5-го;
- (9) Контакт полулунной карпалии с 1 и 2 метакарпалиями;
- (10) Увеличенные когтевые фаланги кисти с большими буграми для прикрепления сухожилий сгибателей;
- (11) Развитие малого трохантера в проксимальной части бедра;
- (12) Краниальная часть подвздошной кости заметно больше каудальной;
- (13) Развитие ножки на подвздошной кости для сочленения с лобковой костью;
- (14) Вильчатый каудальный конец подвздошной кости;
- (15) Большой лобковый симфиз. Большинство этих признаков (1, 2, 4, 5, 8—15) также характеризует и энанциорнисов.

Но яйцехвостые птицы почти не имеют общих продвинутых признаков с большинством вымерших и современных птиц и отличаются от них множеством тонких деталей строения. Поэтому большинство остальных птиц относится к другой эволюционной линии.

Имеются еще две морфологические структуры, которые принципиальным образом подтверждают такие выводы. Это строение пера и строение кисти.

Как показал англичанин д-р Алик Уокер, строение перьев археоптерикса принципиально отличается от такового у современных птиц (A. Walker, личн. сообщение). А. Уокер нашел, что опахала перьев археоптерикса имеют сплошную структуру, не разделенную на бородки и бородочки, а поперечные структуры на этих опахалах представляют из себя просто гребни, повышающие механическую прочность и устойчивость опахал к перегибу. Среди большого количества ископаемых перьев из отложений нижнего мела в различных частях света наблюдаются как бы 2 типа перьев — со сплошными опахалами с рифленой поверхностью и с опахалами, явно состоящими из отдельных бородок. На недавнем Остромском симпозиуме по проблеме происхождения птиц в Йельском университете в феврале 1999 г. Мэри Швайцер из университета Колорадо выступила с докладом о микроструктуре меловых перьев, исследованных под сканирующим электронным микроскопом. Она показала, что среди них имеется, по крайней мере, 3 принципиально различных типа микроструктуры перьев. К сожалению, изучались изолированные ископаемые перья, принадлежность которых к конкретным птицам установить обычно бывает невозможно. Тем не менее такие данные подтверждают гипотезу о неоднократном происхождении перьев в эволюции рептилий.

В этой связи стоило бы вспомнить шумную кампанию, поднятую в середине 80-х гг. XX в. крупным британским астрофизиком Ф. Хойлом и его коллегами, о фальсификации археоптерикса, у которого якобы перья современного цыпленка были пропечатаны еще в середине XIX века на натуральном скелете юрской динозавроподобной рептилии К. Хаберлейном, известным торговцем зольнгофенскими фоссилиями. Астрофизики основывали свои выводы на исследовании Лондонского экземпляра археоптерикса под сканирующим микроскопом и фотосъемке его перьев под различными углами. Дело дошло до прямой дискуссии за круглым столом между группой Хойла и палеонтологами, транслировавшейся Би-би-си. В результате это нападение на археоптерикса было отбито. Но интересно узнать, с какими целями оно затевалось? Дело в том, что Хойл — активный сторонник теории существования Вселенского Разума, создающего новые формы жизни разовыми актами творения и направляющего развитие материи через периодические генетические взрывы под действием заносимых из космоса вирусов. И ему надо было бы «уничтожить» архео-

птерикса как яркое доказательство эволюции, как переходное звено между двумя группами животных — рептилиями и птицами. Таким образом, куриные перья никак не могли окружать археоптерикса, так как это совсем другие перья, которые мы наблюдаем в виде отпечатков на его скелетах (Курочкин, 1990). К тому же у 7-го экземпляра археоптерикса, описанного в 1993 г., также имеются отпечатки перьев (Wellnhofer, 1993).

Однозначно установлено, что у тероподных динозавров в передней лапе сохраняются 1-й, 2-й и 3-й пальцы, при редукции 5-го и 4-го. Такая особенность принципиальным образом отличает их от всех остальных динозавров и большинства тетранод, у которых, если число пальцев в лапе сокращается, то редукция обычно захватывает крайние пальцы — 1-й и 5-й (Fastovsky and Weishampel, 1996). У современных птиц в крыле сохраняется также только 3 пальца. Вопрос о том, какие это пальцы: 1—3-й или 2—4-й — дискутируется с начала XIX в. (Gegenbaur, 1803; Holmgren, 1933; Shubin, 1994). Кажется, теперь на основании изучения формирования кисти в раннем эмбриогенезе птиц установлено, что у них все-таки во взрослом состоянии остаются 2-й, 3-й и 4-й пальцы (Hinchliffe, 1985, 1997; Hecht and Hecht, 1994; Burke and Feduccia, 1997; Feduccia, 1999 b). С этим согласились даже самые ярые сторонники прямого происхождения птиц от тероподных динозавров, например, Жак Готье. Но теперь они относят этот результат на счет непонятных инверсий в эмбриогенезе птиц (Wagner and Gauthier, 1999). Но все дело в том, что у археоптерикса имеются 1—3-й пальцы, что определяется по их фаланговым формулам — по числу фаланг в каждом пальце. Следовательно, кисть археоптерикса такая же, как у тероподных динозавров. А если это так, тогда других доказательств их прямого родства и в то же время отсутствия такового между ними и настоящими птицами и не требуется.

Можно назвать еще несколько признаков систем, по которым настоящие вероховостые птицы не могли быть потомками археоптериксовой или ящерохвостой линии эволюции. Это — парные яйца в кладках теропод, означающие функционирование у них парных яйцеводов (у современных птиц один яйцевод), развитие диафрагмы между грудной и брюшной полостями у теропод (у современных птиц диафрагмы нет, поэтому у них совершенно отличная механика дыхания (Ruben et al., 1997), арктометатарзальная стопа, из которой не выводится птичий тарзометатарзус (Карху и Раутиан, 1996), опистоцельность

шейных позвонков у теропод, которая несовместима с последующей гетероцельностью позвонков у настоящих птиц (Mooserjee, 1935). Таким образом, археоптерикс не является более прямым предком современных птиц.

Тем не менее отдельные признаки птиц действительно проявляются у различных семейств теропод. Например, у Oviraptoridae в строении квадратной кости наблюдаются такие птичьи признаки, как двухголовчатость, птеригиодная ветвь, сочленовная ямка для квадратно-скуловой кости и пневматичность. Однако квадратная кость у овирапторид была моностилической, в противоположность стрептостилической у птиц, ушная головка ее контактировала с заднеушной костью в отличие от птиц, у которых она контактирует с переднеушной (Maryanska and Osmylska, 1997). Это показывает, что функция квадратной кости была у овирапторид иной, чем у птиц, а внешнее сходство сформировалось в процессе параллельной эволюции.

Одним из самых впечатляющих открытий последнего времени стало описание овираптозавра *Nomingia* с укороченным хвостом, увенчанным пигостилем (Barsbold et al., 2000). Пигостиль — последняя редуцированная (после вилочки, оперения, крючковидных отростков ребер и т. д.) строго птичья апоморфия. находка пигостиля у овирапторозавров со всей определенностью подтверждает параллельность приобретения подобных структур тероподами и птицами.

Безусловное наличие перьев у нескольких раннемеловых целурозавров из Китая предоставило серьезную поддержку гипотезе тероподных предков птиц (Журочкин, 1998; Ji and Ji, 1997; Chen et al., 1998). Но это подтвердило давние предположения о возможности параллельного возникновения у них перьевого покрова. Таким образом, полет и перьевого покрова могли появиться параллельно в нескольких линиях рептилий. Другие примеры летающих — птерозавры, лонгисквамы, шаровиптериксы, летающие вымершие и современные ящерицы.

Среди теропод нет ни одного семейства динозавров, у которого полностью проявлялся бы весь комплекс признаков, характеризующих птиц в широком смысле, то есть в объеме Avialae (в понимании Ж. Готье и Л. Киаппи) — Archaeopteryx, Enantiornithes, Confuciusornithidae, Patagopteryx + Ornithurae. В разном сочетании они выявляются у целурозавров, овирапторид, эльмизаврид, авимимид, троодонтид, дромеозаврид. Уже

одно подобное мозаичное распределение птичьих признаков в разных линиях теропод можно считать доказательством их параллельного появления, т. е. свидетельством отдаленного родства некоторых птиц и динозавров, а не прямого происхождения одной группы от другой. По аналогии с процессом маммализации у терапсид такой процесс может быть назван орнитизацией динозавров.

Энанциорнисы

Около 20 лет назад англичанин Сирилом Уокер описал новую группу птиц, из верхнего мела Южной Америки, а именно из Аргентины, назвав их энанциорнисами (*Enantiornithes*), что означает «противоположные птицы» (Walker, 1981). Последующий прогресс палеорнитологии показал, насколько удачным оказалось это название. Но тогда, в 1981 г., не все специалисты поверили С. Уокеру. Некоторые считали, что он ошибся, описав смесь костей рептилий и птиц.

Вскоре после первого описания произошел настоящий взрыв открытий энанциорнисов в разных регионах мира. Даже не понятно, как они вообще оставались не известными науке до 80-х гг. XX в. Сегодня мы знаем, что энанциорнисы были самой разнообразной и широко распространенной группой птиц мелового периода. Они теперь найдены в нижнем мелу Китая, Монголии, Австралии и Испании, в верхнем мелу в Монголии, в Узбекистане, на Мадагаскаре, в Южной и в Северной Америке. Энанциорнисы были довольно разнообразны таксономически и экологически – большие и маленькие, с зубами и без зубов, водные, бегающие и древесные (рис. 1, 2). Все энанциорнисы хорошо летали. Но в конце мелового периода они вымерли (Martin, 1995; Chiappe, 1995, 1996; Kurochkin, 1996, 2000; Kurochkin and Walker, 1999).

Анатомия и функциональная морфология энанциорнисов весьма замечательна и интригующа. С первого взгляда они имели в общем-то такое же строение скелета, как и современные птицы. Однако при внимательном рассмотрении появляется много деталей, специфических только для энанциорнисов. Например, сочленение между лопаткой и коракоидом образовано у них выступом на коракоиде и выемчатой фасеткой на лопатке, что прямо противоположно имеющемуся у веерохвостых птиц (рис. 3). В пяточном суставе сочленение у энанциорнисов проходит между проксимальным

рядом тарзалий и проксимальными концами метатарзалий, а у веерохвостых птиц — между проксимальным рядом тарзалий и дистальным рядом тарзалий, прирастающих к метатарзалиям в виде «шапочки» (рис. 4). Кроме того, имеются отличия в строении позвонков (которые опистоцельны в шейном отделе у энанциорнисов), плечевой кости, таза, голени, метатарзуса (где сливаются только проксимальные концы метатарзалий). Функционально все эти структуры действуют у энанциорнисов аналогично таковым у веерохвостых птиц, создавая легких, двуногих летающих существ. Но отличия в деталях строения свидетельствуют о том, что достигнут этот уровень был другим путем, независимо от веерохвостых птиц, а поэтому внешне сходные структуры скелета в этих двух группах птиц нельзя считать гомологичными. Расхождение между ними должно было начаться еще на стадиях нелетающих предков той и другой группы.

В противоположность этому выводу американский специалист Л. Чианпи считает структуры поясов конечностей, скелета крыла и тазовой конечности гомологичными у энанциорнисов и веерохвостых птиц, хотя и немного более примитивными у энанциорнисов, и на основе этого, опираясь на формальный анализ большого числа признаков методами кладистики, объединяет их в одной линии, так называемых *Ornithothoraces* (Chiappe, 1996).

Наши выводы подкрепляются и результатами изучения микроструктуры костей энанциорнисов (Chinsamy et al., 1995). Показано, что стенки длинных костей у энанциорнисов имеют зоны ускоренного и замедленного роста, подобно годовым кольцам стволов деревьев, что, вероятно, было связано с постоянным ростом костей на протяжении всей жизни этих существ и отвечало иному, по сравнению с современными птицами, уровню обмена веществ, возможно, неполной теплокровности. У современных птиц кости окончательно вырастают в первые месяцы жизни. Следует иметь в виду и возможность иной структуры перьев у энанциорнисов, отмеченную выше.

Следовательно, энанциорнисы, внешне сходные с современными птицами, в действительности демонстрируют еще один путь выхода рептилий в воздушную среду через стадию археоптерикса и оказываются как бы противопоставлены настоящим птицам, чему хорошо отвечает перевод их греческого названия — «противоптицы».

Протоавис

Но кто же был предком веерохвостых (Ornithurae) настоящих птиц? Еще совсем недавно на этот вопрос было невозможно ответить даже предположительно. Теперь открылась и такая возможность.

Около 10 лет назад из верхнего триаса штата Техас в США американским палеонтологом индийского происхождения Шанкром Чаттерджи было описано удивительное существо, названное им Protoavis (Chatterjee, 1991). Кости протоависов происходят из отложений на 75 миллионов лет более древних, чем титонские отложения Баварии, из которых происходит археоптерикс.

Строение скелета протоависа имеет удивительные прогрессивные особенности. В первую очередь это — обширная и тонкостенная мозговая коробка, латеральная сочленовная ямка для квадратно-скуловой кости на квадратной кости, двухголовчатая квадратная кость, гетероцельное строение шейных позвонков, удлинненные коракоид и лопатка, сочленяющиеся через ямку на коракоиде и выступ на лопатке, слияние концов 3-й и 4-й метакарпалий в кисти, глубокие ямки для почек с внутренней стороны подвздошных костей, мышцелок под малую берцовую кость на дистальном эпифизе бедра и другие (рис. 5). Эти прогрессивные признаки характеризуют состояние, близкое к таковому у веерохвостых птиц — настоящих птиц (Kurischkin, 1995b; Chatterjee, 1999). В целом протоавис имел строение скелета несравненно более продвинутое по направлению к веерохвостым птицам, по сравнению с археоптериксом.

Должен заметить, что большинство палеонтологов отвергает какую-либо связь протоависа с настоящими птицами или просто игнорирует ее вообще в своих выкладках по филогении архозавров. Основные возражения сводятся к тому, что кости протоависа собраны по отдельности, и они могут представлять остатки различных животных (Ostrom, 1996; Padian and Chiappe, 1998a). По содержанию и доказательствам выводы Ш. Чаттерджи и мои никто не разбирает. Прежде всего, не все кости протоависа были найдены по одной, некоторые находились в сочленении. Кроме того, насколько я сам мог исследовать его остатки, по сохранности, абсолютным и относительным размерам, они определенно относятся к двум экземплярам одного и того же существа. Но главная причина такого отношения к протоавису, скорее всего, психологическая. Уж очень трудно принять такое древнее создание, возрастом

в 225 миллионов лет, так сильно продвинутое к состоянию настоящего птичьего ствола. Другая причина — также преимущественно психологического свойства. В своих описаниях протоависа Ш. Чаттерджи категорически настаивает на способности этого существа к полету и даже видит на костях его кисти места прикрепления перьев (Chatterjee, 1999). С этими выводами Ш. Чаттерджи трудно согласиться. Скелет протоависа был устроен довольно тяжело, кости конечностей у него короткие и толстые. Почти наверняка он не был способен летать.

Несмотря на последние замечания по большому набору продвинутых признаков, протоавис должен быть помещен в основание ствола веерохвостых птиц (Ornithurae). Ящерохвостые (Sauriurae) лежат в стороне от этой линии эволюции. Протоависа с веерохвостыми птицами сближает следующий ряд синапоморфий:

(1) Гетероцельность шейных позвонков; (2) Большая мозговая полость черепа с глубокой ямкой для мозжечка; (3) Крупные орбиты, бинокулярное зрение; (4) Длинные коракоид и лопатка с заостренным концом; (5) Латеральная сочленовная ямка на квадратной кости для квадратно-скуловой кости; (6) Двухголовчатая квадратная кость; (7) Зауженность передних концов лобных костей; (8) Большой акрокоракоид; (9) Лопаточно-коракоидное сочленение через выступ на лопатке и карман на коракоиде; (10) Слияние обоих концов 3-й и 4-й метакарпалий; (11) Частичная редукция 1-й и 5-й метакарпалий; (12) Глубокие ямки для почек на внутренней стороне подвздошных костей; (13) Развитие мышелка под малую берцовую кость на дистальном эпифизе бедра.

Другие сенсационные находки мезозойских птиц

Из верхней юры или нижнего мела Северо-Восточного Китая недавно стала известна необычная птица конфуциусорнис (*Confuciusornis sanctus* — святая птица Конфуция) (Hou, Zhou, Gu and Zhang, 1995). Теперь описано уже 2 рода конфуциусорнитид и не менее трех их видов (Hou, 1997; Hou et al., 1999; Chiappe et al., 1999). Типовой вид представлен несколькими тысячами экземпляров, многие из которых сохранились в виде полных или почти полных скелетов вместе с отпечатавшимся оперением. Эти птицы, размером с голубя, имели очень архаичное строение скелета, в некоторой степени

сходное с таковым у археоптерикса. Но в отличие от него имели беззубый клюв, покрытый роговым чехлом. Недавно поняли, что у конфуциусорнитид была архаичная диапсидная структура височной области черепа, с сохранившимся нижним височным окном (Peters, 1998; Hou et al., 1999). Конфуциусорнисы имели не только крупные маховые и хвостовые перья, но и мелкое покровное оперение по всему телу. У некоторых экземпляров удлинненные перья на темени и затылке образовывали подобие хохла.

По строению скелета конфуциусорнитиды ближе всего стоят все-таки к веерохвостым птицам. Их связывает в одну линию эволюции такой ряд продвинутых признаков, как:

(1) Увеличенные лобные кости; (2) Двухголовчатая квадратная кость; (3) Гетероцельные шейные позвонки (по крайней мере, с передней стороны); (4) Плоская базальная фаланга большого пальца крыла; (5) Формирование тарзометатарзуса слиянием дистальных тарзалий и метатарзалий; (6) Компактная микроструктура (нет линий задержек роста) диафизов длинных костей (Zhang et al., 1998); (7) Высокодифференцированное оперение.

В то же время конфуциусорнитиды характеризуются такими примитивными чертами организации, как:

(1) Диапсидная конструкция височных дуг; (2) Сохранение заглазничной кости; (3) Отсутствие киля грудины, (4) Слитый скапуло-коракоид; (5) Толстая бумеранговидная вилочка; (6) Развитые гастралии.

Для конфуциусорнитид характерны несколько специфических признаков (апоморфий). Это: (1) Длинные носовые отростки предчелюстной кости; (2) Отверстие в дельтовидном гребне плечевой кости; (3) Очень большая когтевая фаланга пальца крылышка; (4) Короткая базальная фаланга малого пальца кисти.

Такая мозаика продвинутых и архаичных черт в организации конфуциусорнитид, вместе с рядом апоморфных черт, заставляет считать их обособленной линией эволюции класса Aves.

Очень важные факты по историческому развитию настоящих неорнисовых птиц из состава веерохвостых были также получены в последние годы из Китая. Прежде были известны их фрагментарные находки из отложений нижнего мела Европы и Азии (Kurochkin, 1995b). Но фрагментарность остатков заставляла многих сомневаться в их достоверности и в

существовании птиц, близких к современным, в этих древних отложениях. Из Китая имеется не менее двух таких ранне-меловых птиц — ляонингорнис (*Liaoningornis*) и чаоянгия (*Chaoyangia*), от которых сохранились довольно полные скелеты (Hou, 1997; Hou et al., 1996). Найдены они были в одних горизонтах вместе с энанциорнисовыми птицами, конфуциусорнитидами и с оперенными динозаврами.

Настоящие неорнисовые птицы, но уже из отрядов, существующих и сегодня, известны теперь из отложений верхнего мела, возрастом 70—90 миллионов лет. Они относятся к гракульвидам, пресбиорнисам, гагарам, альбатросам и бакланам (Kurochkin, 1995 b; Hope, 1997, 1999; Hutchinson et al., 1997). Описан даже верхнемеловой попугай из США (Stidham, 1998), хотя не все согласны с этим определением (Dyke, Mayr, 1999).

Среди современных неорнисовых птиц несколько особняком стоит группа палеогнатических птиц. Это современные страусы и тинаму. До начала 80-х гг. XX в. их исторические корни были совсем неизвестны. Древнейшие находки палеогнат датировались миоценом, возрастом 5—10 миллионов лет. Но сначала они были найдены в палеогене Северной и Южной Америки и Европы в отложениях возрастом 40—60 миллионов лет (Kurochkin, 1995 a). А затем — в нижнем мелу в отложениях возрастом 120—140 миллионов лет в Англии, в Румынии, в Монголии и в Китае (Kurochkin, 1999, 2000). Эти находки свидетельствуют, что дивергенция на палеогнат и неогнат случилась, по крайней мере, в начале мела, а скорее всего, еще раньше.

Так или иначе, эти данные показывают, что настоящие неорнисовые веерохвостые птицы уже существовали в раннем мелу, а в позднем мелу уже определенно существовали и современные отряды; что радиация неорнисовых птиц уже началась в меловое время. Не все специалисты с этим согласны. Например, Э. Федучия относит радиацию неорнисовых птиц на ранний палеоген (Feduccia, 1999 a). Неожиданные подтверждения мезозойской (меловой) радиации веерохвостых птиц пришли совсем из другой области биологии — из молекулярной. Независимо друг от друга, различными методами генетических исследований в С.-Петербурге А. Родионовым (1997), в Англии Э. Купером и Д. Пенни (Cooper and Penny, 1997) и в США Б. Хеджесом с соавторами (Hedges et al., 1996) было показано, что основную диверсификацию веерохвостых птиц следует относить к середине мелового периода.

В подкласс веерохвостых птиц (Ornithurae) входят гесперорнисы, ихтиорнисы и неорнисы (Neornithes). Он характеризуется следующим набором продвинутых признаков: (1) Шейный отдел составляют более 9 позвонков; (2) В синсакрум входит не менее 10 позвонков; (3) Гастралии отсутствуют; (4) Грудина вытянута каудально; (5) Внутренний бугорок на проксимальном эпифизе плечевой кости отделен бороздой от ее сочленовной головки; (6) Лобковая кость плоская и лежит параллельно седалищной кости; (7) Лобковые кости не сливаются каудальными концами; (8) На тарзальной чашечке тарзометатарзуса развит межмышцелковый выступ; (9) Проксимальная часть 3-й метатарзалии лежит плантарно от 2-й и 4-й метатарзалий, образуя гипотарзальный бугор; (10) Метатарзалии полностью слиты, слияние проходит от середины к концам костей.

Проблематичные птицы

Кроме очевидных палеорнитологических находок, в последнее десятилетие из мезозоя описано несколько ископаемых существ, которых авторы отнесли к птицам. Среди них наиболее дискуссионная компания связана с мононикусом — «однокоготником» (*Mononykus olecranus*) из верхнего мела Монголии. Скелет этого позвоночного был найден еще Совместной советско-монгольской палеонтологической экспедицией в 70-х гг. XX в., хранился в Улан-Баторе, но описан был только в 1993 г. монгольскими и американскими палеонтологами после новых находок таких же форм в верхнемеловых отложениях Монголии (Perle et al., 1993; Perle et al., 1994). Наиболее замечательная особенность мононикуса — гипертрофированные размеры первого пальца кисти с огромной когтевой фалангой при полной редукции остальных пальцев и крошечных размерах всей передней конечности. Несмотря на очевидную для многих палеонтологов принадлежность его к тероподным динозаврам (Pettersen, 1993; Zhou, 1995), авторы, основываясь на кладистическом анализе, поместили его в класс птиц, указывая, что его предки когда-то были летающими, а затем утратили эту способность, став к позднему мелу «шилорукими» бегающими существами. Сразу же многие специалисты, даже некоторые праведные проponentы происхождения птиц от динозавров, высказали сомне-

ния в правильности отнесения мононикуса к птицам. Но сторонники мононикуса опубликовали целый ряд статей в поддержку такого решения. В то же время в последние годы найдены и описаны другие формы, непосредственно близкие к мононикусу — шувууия и парвикурзор из Монголии, а также уненлагия и патагоникус из Аргентины (Карху, Раутиан, 1996; Chiappe et al., 1998; Novas, 1997). Со всеми этими бипедальными существами был сближен ранее описанный альваресзавр из верхнего мела Аргентины, в результате чего было создано семейство *Alvarezsauridae*, помещенное в птиц (Novas, 1996). Ошибочность сближения мононикуса и остальных альваресзаврид с птицами была показана как методами эволюционной морфологии (Карху, Раутиан, 1996; Zhou, 1995), так и методами кладистики (Martin, 1997).

Как уже было отмечено выше, недавно из Китая стали известны 3 сенсационных небольших динозавра с перьями: синозавроптерикс (*Sinosauropteryx*), протархеоптерикс (*Protarchaeopteryx*) и каудиптерикс (*Caudipteryx*) (Ji and Ji, 1997; Ji et al., 1998; Chen et al., 1998). Размеры их колеблются от размеров курицы до размеров крупного грифа. Они найдены в тех же местах и в тех же горизонтах, что и явные птицы конфуциусорнис и ляонингорнис, а также многочисленные китайские энанциорнитиды. Возраст озерных отложений в провинции Ляонин в Северо-Восточном Китае с многочисленными, разнообразными и уникальными позвоночными, насекомыми и растительными остатками широко дискутируется. Его считают позднеюрским, пограничным между юрой и мелом, или раннемеловым. Определения возраста колеблются в интервале от 150 до 120 миллионов лет (Smith et al., 1995; Jin, 1996; Wang et al., 1998). В последнее время наиболее определенными кажутся баррем-аптские датировки (около 120 миллионов лет).

С появлением первого такого динозавра — синозавроптерикса — еще оставались сомнения в наличии у него перьев, но у всех последующих форм оказались безусловные перья. После этого и разгорелись основные споры о родственных связях этих оперенных существ.

Сторонники динозаврового происхождения птиц считают их целурозаврами с перьями, подтверждающими происхождение птиц от тероподных динозавров (Chen et al., 1998; Ji et al., 1998). Его противники считают, по крайней мере, каудиптерикса птицей, утратившей способность к полету (Feduccia,

1999 а). Как это не покажется странным, мы принимаем динозавровую природу всех этих существ. Но в отличие от тех и других участников дискуссии считаем, что эти находки подтверждают гипотезу независимого появления перьев среди различных линий архозавров, так же как и независимое приобретение изолированных птичьих признаков в нескольких линиях тероподных динозавров, таких, как троодонты, овираторы, орнитомимиды, дромеозавры, альваресзавры. Этот эволюционный процесс проходил тем же путем, что и среди кроссоптеригий и терапсидных рептилий, давая мнимые псевдопредковые формы, связанные более или менее глубоким родством, у которых параллельно возникал синдром птичьих признаков, при попытках различных рептилий выйти на новый, более высокий уровень биологической организации и освоить новые экологические ниши.

Филогения

При анализе родственных отношений между ранними эволюционными линиями птиц и птицеобразных рептилий решающее значение имеет место энанциорнисов (*Enantiornithes*) в системе. Или энанциорнисы — близкие родственники с археоптериксом, находящиеся с ним в сестринских отношениях, или они — отдельное направление в эволюции птиц, или они занимают предковое положение по пути от археоптерикса к веерохвостым птицам, будучи сестринской группой веерохвостых птиц. Л. Мартин первым высказал идею о родственных связях энанциорнисов и археоптериксов и объединил их в подклассе ящерохвостых (Martin, 1983, 1991). Доказательства же, использованные им для такого вывода, были выбраны явно неудачно, что дало возможность оппонентам легко раскрыть эту гипотезу. Мы поддерживаем гипотезу Л. Мартина, но в ее обоснование привожу общность по другим продвинутым признакам, перечисленным выше в качестве синапморфий *Sauriurae* (Kurochkin, 1996).

«Филогенетические систематики» — кладисты, используя около 100 признаков, ставят энанциорнисов в сестринскую связь с веерохвостыми птицами и объединяют их в группу *Ornithothoraces*. *Ornithothoraces* они характеризуют наличием менее 13 спинных позвонков, вытянутым коракоидом, проксимальной выдвинутой вентральной бугра проксимальной

головки плеча, отделенностью вентрального бугра проксимальной головки плеча от головки плеча глубокой вырезкой, развитием отростка на карпометакарпусе для прикрепления разгибателей кисти, наличием гребня для упора малой берцовой кости (фибулы) на латеральном мыщелке бедра, размещением нижнечелюстных костей в борозде (Chiappe, Norell, Clark, 1996). В другой работе Л. Чиappe (Chiappe, 1995) сближает их по вытянутому коракоиду, острой вершине лопатки, радиусу в два раза более тонкому, чем локтевая кость, наличию пигостиля, причем между этими орнитоторацесами и археоптериксом размещаются еще такие примитивные «птицы», как *Metornithes* (в эту группу входят мононикус и его альваресзавридные родственники). Общность по вышеперечисленным признакам между энанциорнисами и веерохвостыми птицами действительно имеется. Но нам представляется, что вся она сформировалась параллельно преимущественно под влиянием функциональных требований полета. Определяющими же родственными отношения здесь следует считать важные различия в строении плечевого и тазового поясов, передней и задней конечностей и позвоночника. Различия по этим системным признакам отрицают возможность близкой родственной связи между энанциорнисами и веерохвостыми птицами.

Для обоснования общего происхождения альваресзаврид и остальных птиц (включая археоптерикса) используются такие общие признаки, как килевая прямоугольная грудина, слитый карпометакарпус, удлиненная (более 2/3 длины лучевой) седалищная кость (Chiappe, 1997). Использование такого ряда признаков весьма сомнительно. Наличие грудины у археоптерикса проблематично, строение грудины у альваресзаврид весьма своеобразно (она совсем не прямоугольная и не плоская), слитый карпометакарпус у альваресзаврид совершенно не подобен птичьему, удлинение седалищной кости характерно для многих бипедальных позвоночных.

Противники динозаврового происхождения птиц считают веерохвостую линию продолжением археоптериковской, хотя и без мононикусов между ними, считая археоптериков древнейшими птицами – предками всех позднейших птиц (Peters, 1994; Hou et al., 1995). Но они пишут одно, а изображают на кладограмме уже обособленное положение зауриурной линии эволюции от орнитурной (веерохвостой).

В отличие от взглядов этих авторов, мы старались в этой

статье доказать, основываясь на различиях в пальцевой формуле кисти, в устройстве плечевого сустава, интертарзального сустава, позвонков и других систем скелета, что веерохвостая линия сформировалась совершенно независимо от ящерохвостой. В таком случае ящерохвостые представляют не только отдельную, но и тупиковую линию в эволюции птиц (рис. 6). В то же время происхождение этой линии вполне могло быть связанным с тероподными динозаврами, что хорошо показал еще Дж. Остром (Ostrom, 1976).

Предками веерохвостой линии эволюции птиц могли быть только какие-то псевдозухии. Среди возможных линий развития в этом направлении, вероятно, лежит путь через группу, в составе которой находился протоавис.

Одновременно сложность — кустистость веерохвостой линии — показывает существование в ней ряда изолированных форм или отдельных групп меловых птиц, как старых, хорошо известных, подобных гесперорнисам и ихтиорнисам, так и таких новых, как патагоптерикс, кузколия, жираорнисы, конфуциусорнитиды, отличающиеся удивительной мозаикой примитивных и продвинутых признаков (рис. 6).

З а к л ю ч е н и е

Общая позиция динозавровой и псевдозухиево-археоптериковой гипотез заключается в принятии *Archaeopteryx* древнейшей птицей, как предка всех позднейших птиц (*Ornithurae*) и игнорировании данных по *Protoavis*. Такая позиция ведет к ряду неразрешимых противоречий, связанных с трактовкой синапоморфий и несоответствием времени появления сестринских или предковых таксонов. Так, например, можно ли в таких версиях гипотез принимать за синапоморфии оперение, вилочку, удлинненный коракоид, грудину и т. п.? Конечно, нет. Оперенные динозавры из Китая на 10—20 миллионов лет моложе археоптерикса, а все бипедальные тероподы, вероятные динозавровые «предки» птиц на 50—60 миллионов лет моложе древнейших известных настоящих птиц. Поэтому в предки птиц ни те, ни другие никак не годятся.

Предлагаемая нами гипотеза снимает эти противоречия, так как полностью отделяет происхождение *Archaeopteryx* и *Epanthiornithes* от *Ornithurae*. В то же время она легко фальсифицируема.

Следует заметить, что формирование пероподобных структур, возможно, относится к позднему триасу. Исследуя длинные пероподобные спинные придатки лонгисквамы (*Longisquama insignis*) из верхнего триаса Ферганы, нам удалось установить не только подобие макроморфологии этих придатков перьям современных птиц, но и развитие их по типу птичьего пера, т. е. через погружение участков эпидермиса, в которых формировались сосочки этих длинных перовидных образований (Jones et al., 2000).

Весь опыт палеонтологии показывает, что параллелизмы — очень распространенное явление в эволюции животных. Среди позвоночных этот феномен наиболее ярко показан в эволюции кистеперых рыб при переходе к наземным тетраподам и также среди териодонтов при переходе к млекопитающим. Птицы в этом процессе не были исключением, и сегодня очевидно, что существовало, по меньшей мере, две линии этих оперенных существ, одна из которых может по-прежнему называться птицами, а другой следует подыскать новое название.

Проект поддержан грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 00-04-49348 и № 00-15-97754.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьева Э. И. Проблема происхождения наземных позвоночных. — М.: Наука, 1995. — 344 с.
- Карху А. А., Раутиан А. С. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // Палеонтологический журнал, 1996. — № 4. — С. 85—94.
- Курочкин Е. Н. Археоптерикс — подделка?! // Знание — сила, 1990. — № 3. — С. 25—28.
- Курочкин Е. Н. Новые динозавры из Китая и происхождение птиц // Природа, 1998. — № 7. — С. 63—65.
- Родионов А. В. Эволюция хромосом и групп сцепления у птиц // Генетика, 1997. — № 33 (6). — С. 725—738.
- Татаринев Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М.: Наука, 1976. — 258 с.
- Barsbold R., Osmylska H., Watabe M., Currie P. J., and Tsogtbaatar K. 2000. A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with pygostyle. — Acta Paleontologica Polonica, 45 (2): 97—106.
- Burke A. C. and Feduccia A. 1997. Developmental Patterns and the Identification of Homologies in the Avian Hand. — Science, 278 (5338): 666.
- Chatterjee S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. — Philos. Trans. Royal Soc. London, B 332: 277—342.
- Chatterjee S. 1997. The Rise of Birds. — Baltimore and London, Johns Hopkins University Press: XVI+312.

Chatterjee S. 1999. Protoavis and the early evolution of birds. — *Palaeontographica*, Abt. A, Bd. 254, Lfg. 1—3: 1—100.

Chen Pei-ji, Dong Zhi-ming and Zhen Shuo-nan. 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. — *Nature*, 391 (6663): 147—152.

Chiappe L. M. 1995. First 85 millions years of avian evolution. — *Nature*, 378: 349—355.

Chiappe L. M. 1996. Late Cretaceous Birds of Southern South America: Anatomy and Systematics of Enantiornithes and Patagopteryx deferrariisi. — *Munchener Geowiss., Abh., (a)*, 30: 203—244.

Chiappe L. M. 1997. Aves. — *Encyclopedia of Dinosaurs*. Currie P. J. and Padian K. (eds.). New York-London-Sydney, Academic Press: 32—39.

Chiappe L. M., Ji Shu'an, Ji Qiang, Norell M. A. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 242: 1—89.

Chiappe L., Norell M., and Clark J. 1996. Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert. — *Memoirs of the Queensland Museum*, 39 (3): 557—582.

Chiappe L. M., Norell M. A. & Clark J. M. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus*. — *Nature*, 392: 275—278.

Chinsamy A., Chiappe L. M., Dodson P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. — *Paleobiology*, 21 (4): 561—574.

Cooper A. and Penny D. 1997. Mass Survival of Birds Across the Cretaceous-Tertiary Boundary: Molecular Evidence. — *Science*, 275 (5303): 1109—1113.

Dingus L., Rowe T. 1997. The Mistaken Extinction. Dinosaur Evolution and the Origin of Birds. — New York, Freeman and Co.: XIV + 332.

Dyke G. J., Mayr G. 1999. Did parrots exist in the Cretaceous period? — *Nature*, 399: 317—318.

Fastovsky D. E. and Weishampel D. B. 1996. The evolution and extinction of the dinosaurs. — Cambridge-Melbourne: Cambridge University Press: XIII + 460.

Feduccia A. 1999 a. The Origin and Evolution of Birds. Second Edition. — New Haven and London, Yale University Press: X + 466.

Feduccia A. 1999b. 1,2,3 = 2,3,4: Accommodating the cladogram. — *Proc. National Acad. Sci., USA*, 96: 4740—4742.

Gauthier J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. — *Memoirs of the California Acad. of Sciences*, 8: 1—55.

Gegenbaur K. 1803. Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fusskelet der Vogel. — *Müllers Arch. Anat.*: 450—472.

Hecht M. K. and Hecht B. M. 1994. Conflicting developmental and paleontological data: the case of the bird manus. — *Acta Palaeontologica Polonica*, 38 (3/4): 329—338.

Hecht M. K., Ostrom J. H., Viohl G. and Wellnhofer P. (eds.) 1985. The Beginnings of Birds, *Proc. Int. Archaeopteryx Conf., Eichstätt, 1984*. Eichstätt, Brønner & Daentler: 1—382.

Hedges S. B., Parker P. H., Sibley Ch. G., Kumar S. 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals.— *Nature*, 381 (6578): 226—229.

Heilmann G. 1926. The origin of birds.— London, H.F. & G. Witherby: 1—208.

Hinchliffe R. 1985. One, two, three or Two, three, four. An embryologist's view of the homologies of the digits and carpus of modern birds.— In Hecht M. K., Ostrom J. H., Viohl G. and Wellnhofer P. (eds.). *The Beginnings of Birds*. Eichstätt, Brinner & Daentler: 141-147.

Hinchliffe R. 1997. The Forward March of the Bird-Dinosaurs Halted? — *Science*, 278 (5338): 596—597.

Holmgren N. 1933. On the origin of the tetrapod limb.— *Acta Zoologica*, 14 (2—3): 185—295.

Hope S. 1997. Birds of the Lance Formation: A window on Late Cretaceous avifaunas.— *Journ. Vert. Paleontol.*, Abstr. of Papers, 17 (3): 53A.

Hope S. 1999. A New Species of *Graculavus* from the Cretaceous of Wyoming (Aves: Neornithes).— In Olson S. L. (ed): *Avian Paleontology at the Close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*, Washington, D. C., 4—7 June 1996. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89: 261—266.

Hou Lianhai. 1997. *Mesozoic Birds of China*.— Lugu, Taiwan Fenghuang Bird Garden: 1—228.

Hou L., Martin L. D., Zhou Z., Feduccia A. and Zhang F. 1999. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*.— *Nature*, 399: 679—682.

Hou Lianhai, Zhou Zhonghe, Gu Yucai and Zhang He. 1995. *Confuciusornis sanstus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China.— *Chinese Science Bulletin*, 40 (8): 726—729.

Hou Lianhai, Zhou Zhonghe, Martin L. D. and Feduccia A. 1995. A beaked bird from the Jurassic of China.— *Nature*, 377 (6650): 616—618.

Hou Lianhai, Martin L. D., Zhou Zhonghe, Feduccia A. 1996. Early Adaptive Radiation of Birds: Evidence from Fossils from Northeastern China.— *Science*, 274 (5290): 1164—1167.

Hutchinson J. R., Stidham T. A., Snively E. 1997. New birds and other Late Cretaceous theropods from Montana in the University of California Museum of Paleontology.— *Journ. Vert. Paleontol.*, Abstr. of Papers, 17 (3): 55A.

Jarvik E. 1980. Basic structure and evolution of vertebrates. Volume 2.— London, Academic Press: 1—337.

Ji Qiang and Ji Shuan. 1997. *Protarchaeopteryx*, a new genus of Archaeopterygidae in China.— *Chinese Geology*, 238: 38—41.

Ji Qiang, Currie P. J., Norell M. A., Ji Shuan. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. — *Nature*, 393 (6687): 753—761.

Jin Fan. 1996. New advances in the Late Mesozoic stratigraphic research in western Liaoning, China.— *Vertebr. Palasiat.*, 34 (2): 102—120.

Jones T. D., Ruben J. A., Martin L. D., Kurochkin E. N., Feduccia A., Maderson P. F. A.,

Hillenius W. J., Geist N. R., and Alifanov V. 2000. Nonavian Feathers in a Late Triassic Archosaur.— *Science*, 288: 2202—2205.

Kurochkin E. N. 1995a. Morphological differentiation of the Palaeognathous and the Neognathous birds.— Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 181: 87–96.

Kurochkin E. N. 1995b. Synopsis of Mesozoic birds and Early Evolution of Class Aves.— Archaeopteryx, 13: 47–66.

Kurochkin E. N. 1996. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves).— Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Special Issue. Москва: Палеонтологический институт РАН: 1–55.

Kurochkin E. N. 1999. The Relationships of the Early Cretaceous *Ambiortus* and *Otogornis* (Aves: Ambiortiformes).— In Olson S. L., editor. Avian Paleontology at the Close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Washington, D.C., 4–7 June 1996. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 89: 275–284.

Kurochkin E. N. 2000. Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR. In Benton M., Shishkin M. A., Unwin D., & Kurochkin E. N. (eds.), The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia.— Cambridge: Cambridge Univ. Press: 533–559.

Kurochkin E. N., Walker C. A. 1999. What were the Enantiornithes?— In: Adams N. J. & Slotow R. H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa: 3219–3222.

Maryascka T. and Osmylska H. 1997. The quadrate of oviraptorid dinosaurs.— Acta Palaeontologica Polonica, 42 (3): 361–371.

Martin L. D. 1983. The origin and early radiation of birds.— Perspectives in ornithology. Brush A. H. and Clark G. A., Jr. (eds.). Cambridge, Cambridge University Press: 291–338.

Martin L. D. 1991. Mesozoic Birds and the Origin of Birds.— In Schultze H.-P. and Trueb L. (eds.), Origins of the Higher Groups of Tetrapods. Ithaca and London, Comstock Publishing Associates: 485–540.

Martin L. D. 1995. The Enantiornithes: Terrestrial birds of the Cretaceous.— Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 181: 23–36.

Martin L. 1997. The difference between dinosaurs and birds as applied to *Mononykus*.— Dinofest International: 337–343.

Mookerjee H. K. 1935. Cause of formation of heterocoelous vertebra in bird.— Current Science, 8: 435–438.

Morell V. 1997. The Origin of Birds: The Dinosaur Debate.— Audubon, 4: 36–45.

Novas F. E. 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous maniraptorans from Patagonia and Mongolia.— Memoirs of the Queensland Museum, 39 (3): 675–702.

Novas F. E. 1997. Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae) from the late Cretaceous of Patagonia.— J. Vert. Paleontol., 17(1): 137–166.

Ostrom J. H. 1972. Description of the Archaeopteryx specimen in the Teyler Museum, Haarlem. — Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch., B75: 289–305.

- Ostrom J. H. 1976. Archaeopteryx and the origin of birds. — Biol. J. Linnean Soc. London, 8(2): 91—182.
- Ostrom J. H. 1996. The question of validity of Protoavis. — Archaeopteryx, 14: 39—42.
- Padian K. and Chiappe L. 1998 a. The origin and early evolution of birds. — Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 73(1): 1—42.
- Padian K. and Chiappe L. M. 1998 b. The origin of birds and their flight. — Scientific American, 273(2): 28—37.
- Patterson C. 1993. Bird or dinosaur? — Nature, 365 (6441): 21—22.
- Perele A., Norell M. A., Chiappe L. M., and Clark J. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. — Nature, 362: 623—626.
- Perle A., Chiappe L. M., Barsbold R., Clark J. M., and Norell M. A. 1994. Skeletal Morphology of Mononykus olecranus (Theropoda: Avialae) from the Late Cretaceous of Mongolia. — American Museum Novitates, 3105: 1—29.
- Peters D. S. 1994. Die Entstehung der Vögel. Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? — Morphologie & Evolution. Symposien zum 175 jährigen Jubiläum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Senckenberg-Buch 70. Frankfurt am Main, Verlag Waldemar Kramer: 403—424.
- Peters D. S. and Ji Qiang. 1998. The diapsid temporal construction of the Chinese fossil bird Confuciusornis. — Senckenbergiana lethaea, 78 (1/2): 153—158.
- Ruben J. A., Jones T. D., Geist N. R., Hillenius W. J. 1997. Lung Structure and Ventilation in Theropod Dinosaurs and Early Birds. — Science, 278 (5341): 1267—1270.
- Shipman P. 1998. Taking Wing. — London, Weidenfeld & Nicolson: 1—336.
- Shubin N. H. 1994. Histology, ontogeny, and evolution of the archetype. — In Hall B. K. (ed.). Homology. New York-London, Academic Press: 250—273.
- Smith P. E., Evensen N. M., York D., Chang Meemann, Jin Fan, Li Jinling, Cumbaa S. and Russell D. 1995. Dates and rates in ancient lakes: ⁴⁰Ar—³⁹Ar evidence for an early Cretaceous age for the Jehol Group, northeast China. — Canadian Journal of the Earth Sciences, 32: 1426—1431.
- Stidham T. A. 1998. A lower jaw from a Cretaceous parrot. — Nature, 396: 29—30.
- Wang Xiaolin, Wang Yuanqing, Wang Yuan, Xu Xing, Tang Zhilu, Zhang Fucheng, Hu
- Yaoming, Gu Gang, Hao Zhaolin. 1998. Stratigraphic sequence and vertebrate-bearing beds of the lower part of the Yixian Formation in Sihetun and Neihboring area, Western Liaoning, China. — Vertebr. Palasiat., 36 (4): 81—101.
- Wagner G. P. and Gauthier J. A. 1999. 1,2,3 = 2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. — Proc. National Acad. Sci. USA, 96: 5111—5116.
- Walker C. A. 1981. New subclass of birds from Cretaceous of South America. — Nature, 292: 51—53.

Ostrom J. H. 1976. Archaeopteryx and the origin of birds. — Biol. J. Linnean Soc. London, 8(2): 91—182.

Ostrom J. H. 1996. The question of validity of Protoavis. — Archaeopteryx, 14: 39—42.

Padian K. and Chiappe L. 1998 a. The origin and early evolution of birds. — Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 73(1): 1—42.

Padian K. and Chiappe L. M. 1998 b. The origin of birds and their flight. — Scientific American, 273(2): 28—37.

Patterson C. 1993. Bird or dinosaur? — Nature, 365 (6441): 21—22.

Perele A., Norell M. A., Chiappe L. M., and Clark J. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. — Nature, 362: 623—626.

Perle A., Chiappe L. M., Barsbold R., Clark J. M., and Norell M. A. 1994. Skeletal Morphology of Mononykus olecranus (Theropoda: Avialae) from the Late Cretaceous of Mongolia. — American Museum Novitates, 3105: 1—29.

Peters D. S. 1994. Die Entstehung der Vögel. Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? — Morphologie & Evolution. Symposien zum 175 jährigen Jubiläum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Senckenberg-Buch 70. Frankfurt am Main, Verlag Waldemar Kramer: 403—424.

Peters D. S. and Ji Qiang. 1998. The diapsid temporal construction of the Chinese fossil bird Confuciusornis. — Senckenbergiana lethaea, 78 (1/2): 153—158.

Ruben J. A., Jones T. D., Geist N. R., Hillenius W. J. 1997. Lung Structure and Ventilation in Theropod Dinosaurs and Early Birds. — Science, 278 (5341): 1267—1270.

Shipman P. 1998. Taking Wing. — London, Weidenfeld & Nicolson: 1—336.

Shubin N. H. 1994. Histology, ontogeny, and evolution of the archetype. — In Hall B. K. (ed.). Homology. New York-London, Academic Press: 250—273.

Smith P. E., Evensen N. M., York D., Chang Meemann, Jin Fan, Li Jinling, Cumbaa S. and Russell D. 1995. Dates and rates in ancient lakes: ⁴⁰Ar—³⁹Ar evidence for an early Cretaceous age for the Jehol Group, northeast China. — Canadian Journal of the Earth Sciences, 32: 1426—1431.

Stidham T. A. 1998. A lower jaw from a Cretaceous parrot. — Nature, 396: 29—30.

Wang Xiaolin, Wang Yuanqing, Wang Yuan, Xu Xing, Tang Zhilu, Zhang Fucheng, Hu

Yaoming, Gu Gang, Hao Zhaolin. 1998. Stratigraphic sequence and vertebrate-bearing beds of the lower part of the Yixian Formation in Sihetun and Neihboring area, Western Liaoning, China. — Vertebr. PalAsiat., 36 (4): 81—101.

Wagner G. P. and Gauthier J. A. 1999. 1,2,3 = 2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. — Proc. National Acad. Sci. USA, 96: 5111—5116.

Walker C. A. 1981. New subclass of birds from Cretaceous of South America. — Nature, 292: 51—53.

Wellnhofer P. 1993. Das siebte Exemplar von Archaeopteryx aus den Solnhofener Schichten.— *Archaeopteryx: Jahreszeitschrift der Freunde des Jura-Museums Eichstätt*, 11: 1—48.

Zhang Fucheng, Hou Lianhai, Ouyang Lian. 1998. Osteological microstructure of Confuciusornis: preliminary report.— *Vertebr. Palasiat.*, 36(2): 126—135.

Zhou Zhonghe. 1995. Is Mononykus a bird?— *Auk*, 112 (4): 958—963.

NEW IDEAS ABOUT THE ORIGIN AND EARLY EVOLUTION OF BIRDS

E. N. Kurochkin

Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences,
117997 Moscow GSP-7,
Russia e-mail: enkur@paleo.ru

SUMMARY

In past 20 years volume of the data on earliest fossil birds promptly has grown. Simultaneously knowledge of theropods has essentially extended. Among them most sensational became finds of fine plumaged dinosaurs from the Early Cretaceous of China. The wide recognition was received with a hypothesis about an origin of birds from theropod dinosaurs. As a result of the birds have disappeared as a class and have come in structure clade of the Theropod. Feathered Chinese coelurosaurs nobody considers for ancestors of birds. But the development at them feather structures is accepted for the proof of an origin of birds from the Theropod. Between that, except for feathers, in various evolutionary lines of the Theropod such now are open typically «bird's» derived characters like the furcula, uncinat processes, pygostyle, and a two-headed quadrate. Such prevalence of these characters testifies, faster, about parallel or even convergent their origin, instead of about homologies in connection with a common origin, as it cladistics treats.

Modern evolutionary morphology has proved, that parallelisms are a rather characteristic phenomenon in evolution of various groups of vertebrates. Most clearly parallelisms are shown in evolution of crossopterygians at transition to terrestrial tetrapods and among therapsid reptiles at transition to mammals. Obviously, the evolution of birds was not exception.

In morphology of theropod dinosaurs it is possible to note some features, which categorically do not allow to consider as their ancestors of true fan-tailed birds. They are the paired oviducts, the presence of diaphragm, arctometatarsal pes, the opisthocoelous cervical vertebrae, and 1—2—3 digit formula in the forelimb.

At the same time at Archaeopteryx and his Cretaceous relatives Enantiornithes a sufficient number of synapomorphies is marked which specify an origin of this line of evolution from Coelurosaurs. Among these synapomorphies the preservation in the forelimb of the first, second and third digits serves so unconditional proof of relationship of these groups, that does not require presentation of other synapomorphies, though they are available. The same feature completely rejects an opportunity of relationship of fan-tailed birds (Ornithurae) with Archaeopteryx and the Enantiornithes. Last two taxa form the clade of the Sauriurae.

In the forelimb of the Ornithurae second, third and fourth digits are preserved. This character and sufficient number others synapomorphies approve monophyly of the evolutionary lineage of fan-tailed birds. Fan-tailed birds are known now from the very beginning of the Cretaceous period. Late Cretaceous hesperornithes and ichthyornithes concern to separate deadlock evolution lineages of fan-tailed birds. A little orders of modern birds it is known from the Late Cretaceous. But the data of molecular phylogenetics testify about radiation of fan-tailed birds on modern orders still in the Early Cretaceous or on the border of the Early Cretaceous and Late Cretaceous. Obviously, we while simply have no actual paleontological finds for acknowledgement of such hypothesis.

At a level of today's knowledge it is possible only to tell, that ancestors of the Ornithurae could be any Triassic thecodonts. However, one form is known which stands very close to the basis ornithurine lineage of evolution. It is Late Triassic Protoavis from Texas. There is a long number of synapomorphies, connecting Protoavis with ornithurine birds. First of all, among them it is necessary to name a voluminous braincase, a well developed cerebellum, fusion of third and fourth metacarpals, the deep kidney fossae in pelvis. The truth, Protoavis it is impossible to name as a bird and direct ancestor of ornithurine birds.

Thus, the Ornithurae and Archaeopteryx (together with the Enantiornithes) concern to various evolutionary lineages of feathered creatures, arisen from different groups of reptiles. Besides, the origin them is moved apart in time on tens millions years.

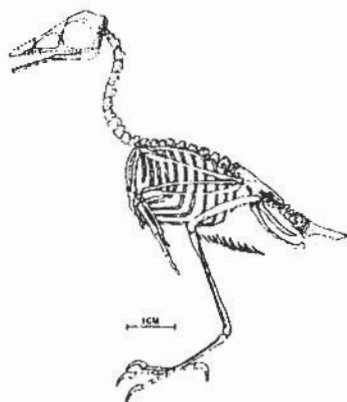


Рис. 1. Реконструкция скелета синорниса (*Sinornis yandica* Sereno et Chenggang, 1992) энантиорнисовой птицы из нижнего мела Китая. Из Martin (1995) с любезного разрешения администрации Исследовательского института Зенкенберга, Франкфурт-на-Майне, Германия.

Fig. 1. Restoration of the skeleton of *Sinornis yandica* Sereno et Chenggang, 1992, of enantiornithine bird from the Lower Cretaceous of China. After Martin (1995), with kind permission of Administration of Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt-am-Main, Germany.

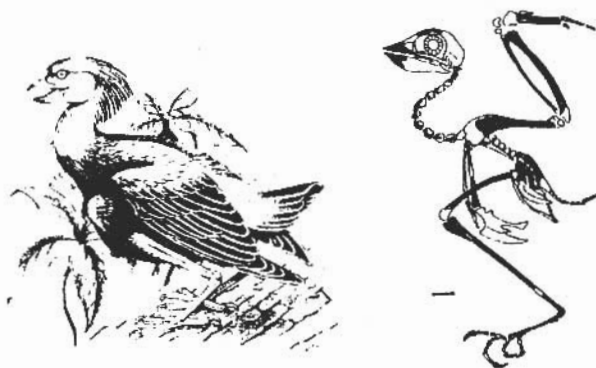


Рис. 2. Реконструкция скелета и внешнего вида нанантиуса В. Алифанова (*Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996), энантиорнисовой птицы из верхнего мела Монголии. Из Kurochkin (1996) с дополнениями. Внешний вид — рисунок художника А. Н. Сичкаря. Масштабный отрезок 1 см.

Fig. 2. Restorations of *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996, of enantiornithine bird from the Upper Cretaceous of Mongolia. After Kurochkin (1996) with additions. Drawing of exterior appearance of artist A. N. Sichkar. Scale bar 1 cm.

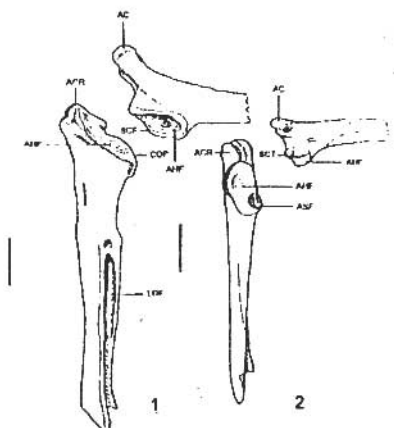


Рис. 3. Сустав между коракоидом и лопаткой у энантиорнисовых и веерохвостых птиц:

1 — *Enantiornis leali* Walker, 1981, 2 — *Anas*. Левые коракоиды и лопатки с латеральной стороны. Условные сокращения: AC — acromion, ACR — acrocoracoid, AHF — articular humeral facet, ASF — articular scapular facet, COP — processus coracoideus, LOF — longitudinal fossa, SCF — scapular facet, SCT — scapular tubercle. Масштабный отрезок — 1 см.

Fig. 3. Coraco-scapular articulation in enantiornithine and ornithurine birds.

1 — *Enantiornis leali*, Walker, 1981, 2 — *Anas*. The left coracoids and scapulae in lateral view. Abbreviations: AC — acromion, ACR — acrocoracoid, AHF — articular humeral facet, ASF — articular scapular facet, COP — processus coracoideus, LOF — longitudinal fossa, SCF — scapular facet, SCT — scapular tubercle. Scale bar 1 cm.

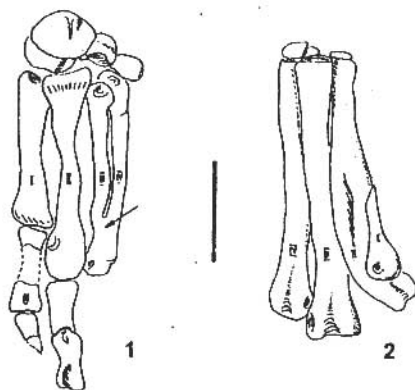


Рис. 4. Тибиятарзальное сочленение у ящерохвостых и веерохвостых птиц:

1 — *Archaeopteryx bavarica* Wellnhofer, 1993 (7-й экземпляр), 2 — *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996, 3 — молодой экземпляр современного фазана *Syrnaticus*

mikado. Условные сокращения: AST — astragalus, CAL — calcaneus, DIT — дистальные тарзалы, LCD — condylus lateralis, MCD — condylus medialis, MT II, III, IV, V — 2-я, 3-я, 4-я и 5-я метатарзалы, PRT — проксимальные тарзалы, TIB — тibia. Стрелки указывают области сращения метатарзалей. Масштабный отрезок — 1 см.

Fig. 4. Tibiotarsal joint in sauriurine and ornithurine birds:

1 — *Archaeopteryx bavaria* Wellnhofer, 1993 (Seventh specimen), 2 — *Nanantius valifanovi* Kurochkin, 1996, 3 — immature specimen of recent *Syrnaticus mikado*. Abbreviations: AST — astragalus, CAL — calcaneus, DIT — distal tarsals, LCD — condylus lateralis, MCD — condylus medialis, MT II, III, IV, V — second, third, fourth and fifth metatarsals, PRT — proximal tarsals, TIB — tibia. Arrows show the areas of fusion of metatarsals. Scale bar 1 cm.

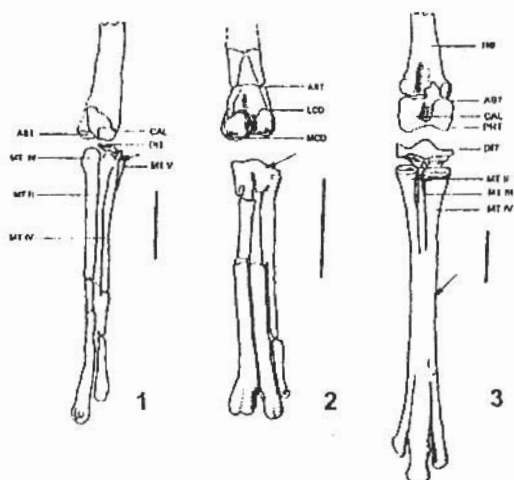


Рис. 5. Вентральная сторона правой кисти (1) и плантарная сторона левой стопы (2) протоависа (*Protoavis texensis* Chatterjee, 1991) из позднего триаса США. Обращают на себя внимание редукция первой метакарпалии, частичное сращивание третьей и четвертой метакарпалей (указано стрелкой) и формирование суставной поверхности метатарзуса проксимальными поверхностями всех трех основных метатарзалей. Масштабный отрезок — 1 см.

Fig. 5. Ventral side of right manus (1) and plantar side of left pes (2) of *Protoavis texensis* Chatterjee, 1991, from the Late Triassic of the USA. Attention to reduction of first metacarpal, partial fusion of third and fourth metacarpals (shown by arrow), and forming of articulate surface in metatarsus by proximal side of all principal metatarsals. Scale bar 1 cm.

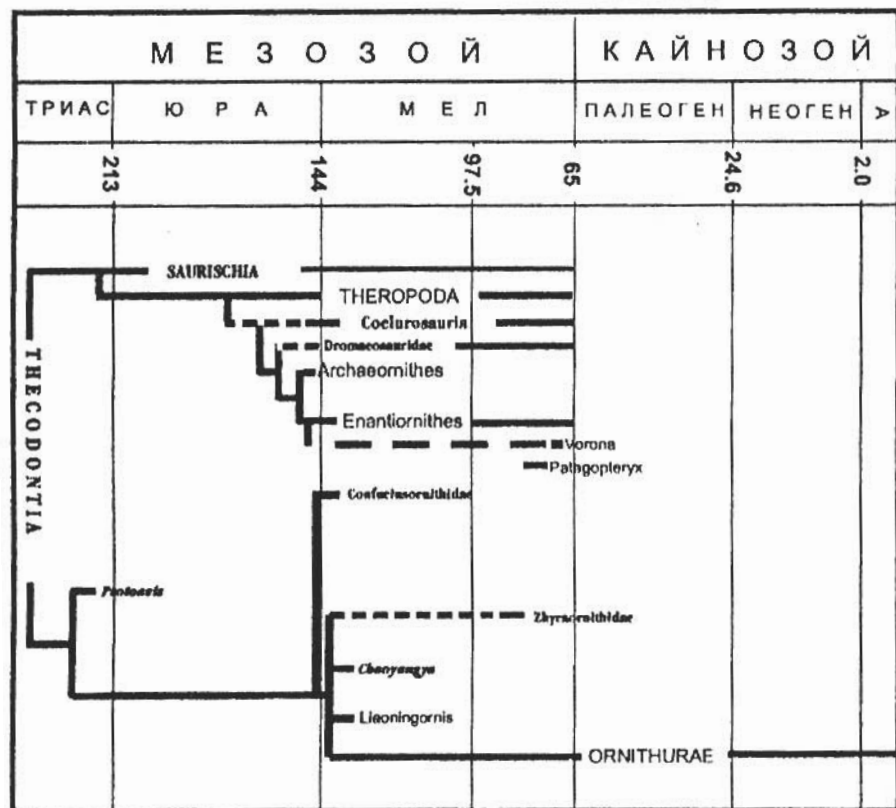


Рис. 6. Филогения птиц и тероподных динозавров.

Fig. 6. Phylogeny of birds and theropod dinosaurs.