

Морфо-функциональная эволюция локомоторного аппарата птиц и происхождение полёта

Курочкин Е. Н.¹, Бодякович И. А.²

¹ Палеонтологический институт РАН, Профсоюзная ул., 123, Москва, 117997
ГСП-7, Россия; e-mail: enkur@rambler.ru

² Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, 01601, Украина; e-mail: bodjakovich@rambler.ru

Резюме. На основе эволюционно-морфологического анализа передних и задних конечностей современных и ископаемых птиц предлагается эволюционный сценарий происхождения полёта у птиц и тероподных динозавров. Ключевыми адаптациями для обретенной полёта послужили бидактильность и универсальная анкладактильность стопы. Бидактилизм освободил передние конечности от функции опоры и открыл для них свободу преобразования в крылья при перемещении по ветвям деревьев и при спуске с деревьев. Сильные задние конечности обеспечили на первых этапах возможность взбираться астрогонами на деревья, кусты или возвышения, а анкладактильная стопа обусловила возможность ладонной опоры как на земле, так и на деревьях. При этом для ранних птиц не было необходимости проходить стадию планирования на пути к настоящему полёту. Функциональные преобразования передних конечностей в крылья у ранних птиц и пернатых тероподных динозавров происходили на первых этапах параллельно и по почти сходному сценарию.

Проблема происхождения полёта птиц широко дискутируется со времени открытия археоптерикса. Уже первые гипотезы ее решения оказались в достаточной степени полными, а именно: гипотеза древнего (*arboreal* или *tree-fall*) (Marsh, 1877) и гипотеза бегательного или «лежби вверх» (*gliding* или *ground up*) возникновения полёта у птиц (Williston, 1879). Соответственно таким представлениям трактовалось и происхождение самих птиц — от текотидов при древней гипотезе (Seeley, 1866; Broom, 1913; Heilmann, 1926) или от бегущих тероподных динозавров при наземной гипотезе (Seeley, 1873; Osborn, 1900; Huxley, 1868). Ч. Дарвин в последнем при его жизни 6-м издании «Происхождение вида» (1872 г.) отметил, на взгляд повзрослеющего которого следовало перья, и с крыльями, на которых было по два свободно свисающих когтя» (с. 493), и далее (с. 523–524) выразил поддержку идее происхождения птиц от динозавров (Дарвин, 1937). В последние годы, в связи с открытием разнообразных древнейших птиц и оперенных теропод, дискуссия о путях происхождения птиц — от тероподных динозавров и тероподного пернода или от более ранних предков среди архозавроморф и триасовом или даже в дериаском пернодах и соответственно о происхождении полёта птиц (с земли или с деревьев) — еще более обострилась

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, г. Москва. — М.: Изд-во ГДМ, 2008. — 404 с.

ББК 28.02

Редакционная коллегия: акад. Д.С. Павлов, чл.-корр. Ю.Ю. Дребуцкая, проф. А.С. Седерлов, д.б.н. В.Н. Орлов, д.б.н. А.Б. Савицкий, к.к. А.И. Ключкина, к.б.н. А.С. Рубцов, х.б.н. В.С. Шнишкин

Составители: Рубцов А.С.
Корректор: Кирионца Т.Б., Янова А.С.
Компьютерная верстка: Цветков В.Э.

© ГДМ, 2008

(Курочкин, 2006б; Shripal, 1998; Chiarre, 1999; Radjan et al., 1999; Ji et al., 2001; Feduccia, 2002; Feduccia et al., 2005; Hothofer, 2003; Platt 2002, 2003; Paul, 2002; Witmer, 2002; Xu et al., 2003; Zhou, 2004).

Птицы демонстрируют уникальное среди наземных позвоночных функционирование по существу двух взаимоспециализированных локомоторных систем — передних конечностей для полета и задних конечностей для передвижения на суше и в воде. Лейтон и Диал (Leiton и Dial, 1998) называют их двумя локомоторными модулями, а третьим считают хвостовой модуль. В эволюции птиц развитие аппарата воздушной локомоции и формирование морфологии их заднего пояса и задних конечностей было абсолютно взаимосвязанным и тесно коррелированными.

Наши проводились сравнительно-морфологический и функциональный анализ скелетно-мышечной системы локомоторного аппарата около 70 видов птиц различных экологических групп (Курочкин, 1971; Богданович, 1997). На этой основе мы попытались применить полученные данные для определения возможных функционально-морфологических закономерностей возникновения и формирования адаптивной в эволюции передних и задних конечностей у птиц и их предков, используя собственные данные по современным птицам и учитывая обширный новый палеонтологический материал, не всегда достаточно анализировавшийся с функциональных позиций (Курочкин, Богданович, 2007, 2008).

Краткий обзор взглядов о происхождении полета у птиц

Обстоятельный обзор всех взглядов на происхождение полета выполнен в книгах Шипален (Shripal, 1998) и Поля (Paul, 2002). Проблема происхождения полета принципиальным образом связана с проблемой происхождения птиц. В последние время реально обсуждаются лишь две основные гипотезы происхождения птиц: от юрских тероподных динозавров или от триасовых архозавро-морф. Причем «динозавровая» гипотеза, активно отстаиваемая в научной литературе и широко популяризируемая через средства массовой информации, звела доминирующее положение и многим представляется решенной проблемой. В рамках этой гипотезы полет птиц сформировался через все более и более быстрый бег наземных безпозвоночных теропод (рис. 1), последующее подпрыгивание, затем — планирование, которое, в конце концов, привело к полету птиц (Ostrom, 1976, 1979, 1997; Carle et al., 1983; Müller, Streichert, 1989; Radjan, Chiarre, 1998b, 2002; Czerkas et al., 2002).

Неожиданную версию наземной гипотезы выдвинул Диал (Dial, 2003b; Dial et al., 2008). Наблюдая выходящих по наклонной плоскости современных горных куropюток — кекликов, он отметил, что при увеличении угла склона они начинают махать крыльями и тогда более успешно проваливаются вверх даже по практически вертикальной плоскости. Так и предки птиц, забравшись бегом по склону, могли попытаться пропутьсясь движения, махая передними лапами,

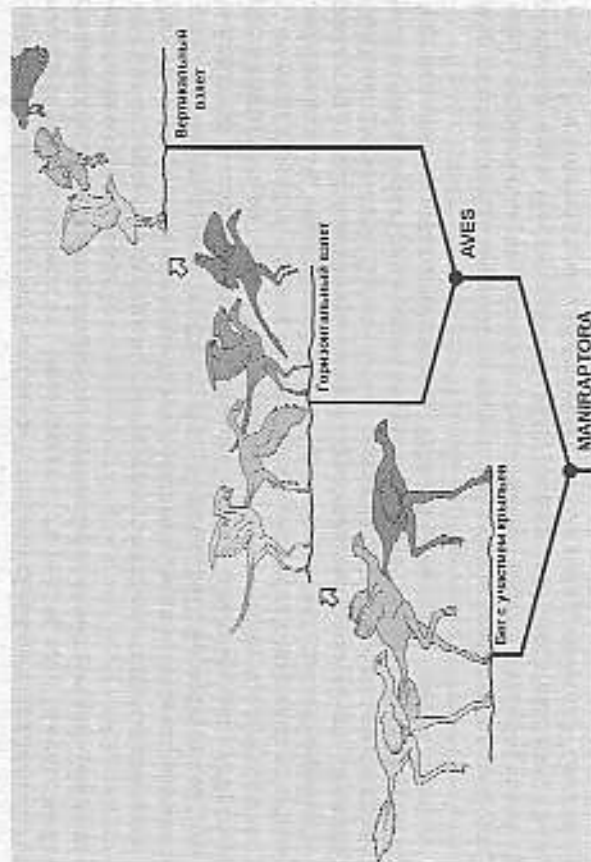


Рис. 1. Этапы обретения полета птицами по наземной гипотезе происхождения полета (из Шарре, 2007). С разрешения И. Клиппи.

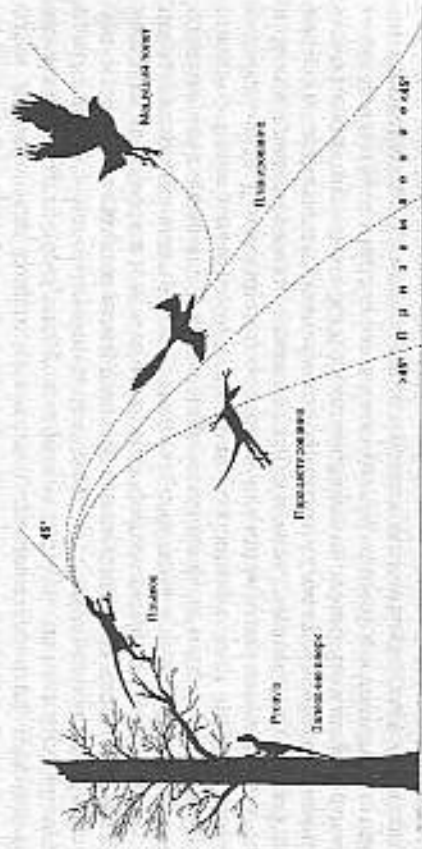


Рис. 2. Дрезвская гипотеза происхождения полета птиц (из Chatterjee, 1997, с изменениями)

из которых позднее и развились крылья с соответствующим оперением. Такая версия обретения полета получила широкую поддержку и, надо отметить, не без оснований. Она в некоторой степени соответствует догмке и наших исследований, развиваемых далее.

Биомеханические работы по происхождению полета, основанные на исследованиях по археотерпиду, как открыток возможности его взлета с земли с разбега (Rayner, 1985; O'Farrell et al., 2002; Norberg, 2004), так и утверждают происхождение полета именно таким путем (Carle et al., 1983; Shirlman, 1998; Vignery, Chiappe, 1999).

По древней гипотезе триасовые архозавроморфные предки птиц забирались на деревья, обхватывая их когтистыми лапами, откуда стали спускаться, планируя, и впоследствии от планирования перешли к полету (Bock, 1965, 1986; Tarsitano, Neelt, 1980; Feduccia, 1993; Martin, 2004). По другой версии древней гипотезе полет птиц оформился через планирование динозавриды (рис. 2), забравшись на деревья (Chaubeffee, 1997b; Chaubeffee, Telford, 2004).

В то же время, прежние описания морфо-функционального анализа обретения полета птицами в основном ограничивались исследованием у археотерпидов формы и назначения когтей пальцев крыла (Yalden, 1983; Feduccia, 1993), оперения крыла (Feduccia, Toróff, 1979; Norberg, 1985, 1995; Speakman, Thompson, 1995) и длинного хвоста (Balmford et al., 1993), поддерживая или отвергая его способности к использованию когтей крыльев для перемещения по стволам деревьев и крыльям для настоящего полета или планирования. Но в последние годы появились немало работ, с разных сторон исследующих проблемы становления полета на основе структурного плана (vachplan) птичьей организации.

Парнер с соавторами (Gainer et al., 1999) отвергли в чистом виде как наземную (от бега), так и древесную гипотезы происхождения полета. Они предложили гипотезу прыгающего атакующего проависа (*roosting proavis*). По атакующей модели обретение полета началось с бросков на добычу хищных предков птиц с каких-то возвышений из засады. У атакующих проависов управление телом при прыжках на жертвы, стало точнее, когда на дистальных частях передних конечностей и хвоста появились простые равноопалкальные перья. В последующей эволюции отбор должен был действовать на формирование маховых перьев с аэродинамическим полезным профилем. Атаки при этом становились более успешными, а расхождения, с которых они производились, увеличивались. В этой гипотезе действительно применен относительно новый подход к анализу проблемы происхождения полета, стартовой адаптацией для которого предполагается способность бицепальных предков проависа заправлять на какие-то возвышения и бросаться сверху на добычу. Но в исследованных кладовых по происхождению полета отправной основой для построения типотезы служат кладограмма филогения тероподных динозавров, исключая оперенных теропод, археотерпидов, энантиорнисов и настоящих птиц, на основе которой уже строится заключение об эволюции полета пернатых (Radwin, Chiappe, 1999a; Gagner et al., 1999; Hwang et al., 2002). И у Дж. Парнера с соавторами тесная привязка их анализа к кладистической гребенке *Abolobryx*

Protarchaeopteryx-Saukipteryx-Archaeopteryx-Wellnesoviavis-Ellantornithes-Onychotax по Джи и др. (Li et al., 1998), так же как у Гейси (Galesy, 2002), исследования структуры передней конечности, хвоста и глаза от предков теропод до существующих птиц, не позволила подняться выше простого приожения смежных стадий гипотетической эволюции происхождения полета к отдельным известным ископаемым птицам и оперенным тероподам.

Петере (Petels, 2002) обоснованно заключил, что дальнейшие адаптации перьев для несоместимы с летательными. Он выдвинул версию наземной типотезы происхождения полета через прыжок с возвышенных мест (со скалы или обрыва) с последующим планированием и полетом. «Предгидна», по его мнению, должна была быть энантиорним, бицепальным, беззубым и оперенным животным. Лазюющие способности для начала полета не имели никакого значения, а также типичные черты анатомии птиц, как редуциция зубов и костей на пальцах кисти, роговой клюв, пигостиль, редуциция фибулы, так же как и вторичная утрата полета, нечелюсти и возникли в эволюции птиц несомненно (Petels, 2000).

У всех этих версий древнейшей гипотезы есть две общих аксиомы: наличие стадии планирования, предшествовавшей установившемуся полету, и общий предок для всех позднеjších птиц — колднержский археотерпид из лагерштеттен Баварии.

Оригинальную гипотезу происхождения полета птиц выдвинула Тальборн с Хэмил (Thibout, Hamley, 1985) и Лопарев (1996), анализируя строение глаза динозавров и птиц и онтогенез современных птиц. По этой гипотезе полет у предковых форм птиц формировался в прибрежных мелководных биотопах с зарослями надводной растительности. При кормежке на мелководьях для создания тени, чтобы лучше видеть добычу в воде, эти животные использовали развернутые передние конечности, на которых перчаточный первьевой покров преобразовался в широкие маховые перья. Скрываясь от хищников, они бежали по воде, синхронно махая при этом передними конечностями, а, достигнув зарослей растений, скрывались в них. При передвижении в зарослях использовались пальцы передних конечностей, вооруженные коготями. Бег по воде с синхронизированием получил дальнейшее развитие, как полет над экраном, в силу прогрессивного развития маховых перьев, и потом — в виде транзитного полета (*staying flight*). Надо отметить, что похищную гипотезу возникновения «протоптицы» на мелководьях выдвинул в общих чертах Лакса-Рюиз (Lacasa-Ruiz, 1993), обосновывая эволюционными условиями возникновение оперения. Независимо от этих авторов к гипотезе происхождения птиц и их полета в околоводных местообитаниях пришел Савельев (2005) на основе использования предками птиц богатых пищевых ресурсов в воде, бега по воде и планирования водной с использованием передних конечностей, повлекших соответствующие перестройки в центральной нервной системе.

До недавних пор сторонниками динозавровой гипотезы происхождения птиц упорно отстаивали наземную схему происхождения полета. С открытием древнего «четырехкрылого» динозавриды, *Microraptor gab.* (Xu et al., 2003;

Курочкин, 2004), который был определенно хорошо планирующим (Chatterjee, Templin, 2007) или даже летающим существом (Sellers et al., 2002), наземная гипотеза происхождения полета у пернатых с легкостью была оставлена ее сторонниками и стала заменяться древесной гипотезой (Zhou, 2004; Xu, Zhang, 2005; Longrich, 2006; Zhou, Zhang, 2008b).

Мы разработали компромиссную гипотезу наземно-древесного происхождения полета, основанная ее элементами перестройками локомоторного аппарата передних и задних конечностей и покровов и историческом развитии архозавроморф и ранних пернатых на основе морфо-функционального анализа скелетно-мышечной системы современных птиц. Причем наша гипотеза однозначно приложима к обретению полета как птицами, так и тероподными динозаврами, хотя и с некоторыми различиями для каждой из этих групп.

Бипедализм

Бипедализм (движение только на двух задних конечностях) с опорой на пальцы без использования метатарзуса был приобретен еще предками теропод и птиц (Saitoh, 1986). Однако бипедализм теропод и современных птиц существенно различен (Богданович, 2004). У птиц бедро при шаговом движении практически неподвижно, и длина шага определяется размахом движений голени и тарзometатарзуса; у теропод длина шага определяется движениями всех трех звеньев задней конечности (бедро+голень+метатарзус), при этом длина шагов у птиц и теропод оказывается относительно мало различающейся (Jones et al., 2000). Эти различия в локомоции заставили предположить очень ранее и независимое разделение птиц и теропод на уровне архозавроморф (Jones et al., 2000). У бипедальных теропод и у ряда орнитомимидов динозавров, прежде всего, обращает на себя внимание сочетание «энерг для бега» (sitpsoial) и задних конечностей и длинного тяжелого хвоста (Sornbom, 1978). Его функция как бадаста при беге была определена, например, еще в работе Нюна (Nyora, 1907) и с тех пор не оспаривалась. Действительно, у бегущего бипедального животного гнзельный хвост упрощеннейшей передней частью наклоненного вперед туловища (рис. 3).

Возможной причиной формирования бипедальности и стоицей позы предпологается необходимость снижения нагрузки на яггиб бедра при увеличении массы тела у части ранних архозавроморф, приобретших более крупные размеры (Kubo, Venlon, 2007). Также можно предположить чгсто локомоторные приоритеты. Указывалось, например, что для ящерин двуногий бег более экономичен, чем четверногое передвижение (Sludger, 1952). Однако, сравнение четверногих (млекопитающие) с двуногими (птицы) по потреблению кислорода показало, что для бипедального животного размером с человека или страуса цена бега предположительно выше, чем для четверногого такого же размера (Fedak et al., 1974). Тогда как данные других исследований, приведенные в обзоре Шмидт-Нильсена (1987), приводят к выводу о том, что достоверных различий в экономичности движения между млекопитающими и птицами не существует, т.е. между перемещением на четырех и двух ногах.



Рис. 3. Бипедальный архозавроморф – предок орнитомиморфных птиц. Художник О. Орехови-Сакотин по реконструкции Е. Курочкина

Переход к факультативному бипедализму у ящерин связывается в частности с преобладанием оторы на задние конечности при ускорении рыси, когда короткие передние ноги уже не могут «успеть» по длине шага за задними (Суканов, 1968). Следует также учесть, что у ящерин с раставленным (sprawling) расположением конечностей увеличение экономичности двуногого бега очевидно связано с отсутствием уступающей туловищу, сопрягающей четверногую локомоцию. В отличие от ящерин, у прогрессивных тероподов и ранних теропод конечности были уже не раставлены в стороны, а ориентированы в плоскости, близкой к паравентральной (Сенинков, 1989; Сегало, 2000), и бипедализм у многих из них был постоянным. При этих условиях укладка выше выгоди переходила к бипедальности отсутствует. Кроме того, сравнительно быстрый и особенно маневренный бег на двух ногах трудно себе представить при наличии длинного тяжелого хвоста, несколько рисков мышечной энергии на сохранение статодинамического равновесия системы при этом условии существенно возрастает. При сходном с бипедальными динозаврами расположением конечностей двуногие млекопитающие обычно используют «рикошетирующее» движение, при котором приша и левая конечности двигаются скорее в унисон, чем по очереди (Nilfeland, 1974). При этом отпадает необходимость включать дополнительные механизмы для сохранения равновесия при опоре на одну конечность. Среди всего разнообразия наземных позвоночных, особенно сравнительно быстро (но не прыжково) локомоцию, длинную и тяжелый хвост сохранили только ящерины, некоторые архозавроморфы (орнитомимиды), крокодиломорфы (фелкозухиды), многие динозавры и ранние птицы. Сомнения в отношении «бегущих» способностей крупных динозавров подтверждает анализ следовых дорожек теропод и бипедальных животных (Farlow et al., 2000; Hutchinson, Gatesy, 2006). Эти данные свидетельствуют, что обычно они именно ходили и редко легколовали более быструю походку.

Беспалатизм с парасегментарной постановкой задних конечностей, освобождением передних конечности от функции опоры и позвольной развиться также прыжковой локомоции (Несов, Ярхов, 1989; Sarle et al., 1983), можно принять первичной ключевой адаптацией для специализированной воздушной локомоции птиц (Gatesy, Dial, 1996b). В качестве предпосылки перехода к опоре на задние конечности мог стать вынос головы вперед для лучшей ориентации среди обильной высокой растительности. Если считать, что чертоводы и птицы появились в среднем -- верхнем триасе (Курочкин, 2006b), то для этого времени характерно наличие не только влажных биотопов с обильной растительностью по периферии тогда еще фактически единой Пангеи, но и открытых аридных, и даже экстремальных -- пустынных ландшафтов в глубине этого огромного континента (Ясманов, 1985; Gofonka, 2000). В условиях обильных сухих открытых ландшафтов (Иржов, 1992) и ксерофитных расклевист (Несов, Ярхов, 1989), как считают эти авторы, и возникли двуногие предки птиц. Действительно, можно согласиться, что формирование бипедальной локомоции, скорее всего, следует предполагать в открытых ландшафтах, позволяющих большую скорость передвижения и преодоление больших расстояний за возможно более короткое время и с минимальными энергетическими затратами, хотя имеющиеся расчеты показывают, что двуногие не хуже и не лучше четвероногие в плане экономии энергии (Шмидт-Нельсен, 1987). Более существенным кажется то, что бипедальность освобождает грудные конечности от функции опоры, нагружая их другими задачами. Все это, также как и еще далее, почти в равной мере относится и к предкам настоящих птиц, и к первым тероподным динозаврам, поскольку по нашим предположениям, в отличие от альтернативных точек зрения (Chiappe, 2002), с самого начала появления среди них бипедальных форм, базальные птицы и тероподы на протяжении долгого времени эволюционировали параллельно и в одних и тех же ландшафтах (Курочкин, 2006b). В то же время, особенности строения кистевых фаланг пятевой кости и фаланг пальцев задней конечности указывают, что полет и древесность птиц (Aves) и крылатых драконозавров (*Megaloornithes*) произошли независимо (Sentler et al., 2004).

Передние конечности

Для освобожденных от опоры передних конечностей указывались разные функциональные отправления. Ряд гипотез относительно образа жизни тероподных динозавров приведен в работе Пола (Paul, 1988). В большей или меньшей степени передним конечностям отводилась манипуляционная функция, хотя такие черты как редукция IV и V пальцев и их метакарпий, а также плотное прилегание опахалки пальца II к другу наборот должны были бы существенно ограничить использование такой кисти для манипуляций. По гипотезе Острома (Ostrom, 1976) наземные предки птиц и теропод не пользовались передние конечности в качестве «ловчих сетей» для насекомых, слезла похрытые перообразными структурами передние конечности внутрь. Представить за-

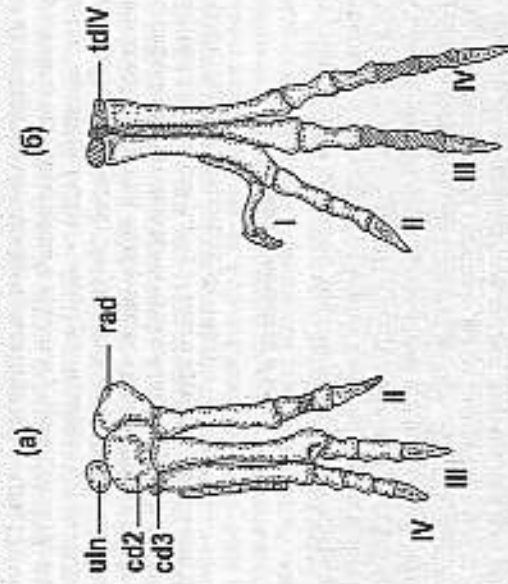


Рис. 4. Кисть (а) в строю (б) протозавра, *Protosau texensis* Chatterjee, 1991 (из Chatterjee, 1995, с изменениями); cd2 и cd3 -- carpale distale 2 и 3, rad -- radius, uln -- ulnare, id IV -- tarsale distale IV, I - IV -- пальцы. В статье Курочкин, Богданович (2008) и Kurouchkin, Bogdanovich (2008) на рис. 1 пальцы кисти протозавра, по плану переломного аппарата, пропорционально увеличены

хват лобной лопатей сетью довольно трудно, так как лобная лопатка выдвигалась бы по воздушному потоку, при сгибании двух локтей вместе. Да и слух Остром впоследствии, похоже, от этой идеи отказался (Ostrom, 1997). Достоинство убедительная критика этих взглядов представлена Мартинио (Martin, 1983), который причину разделения единой локомоторной системы у предков птиц выводит и приспособления к передвижению по деревьям и ветвям посредством прыжка и обхватывания (leaping and clinging). Именно такой специализацией Л. Мартин (ссылка на примеры по древесным приматам) объясняет сочетание у архонтерикса древесного обитания с развитием легких тарзалий и удлиненного тиботарзуса, обычно рассматриваемых как адаптивные преобразования к бегу. Если указать особенности и можно объяснить подобной специализацией, то при приспособлении передних конечностей к лазанию (обхватыванию) трудно представить в качестве предшественного к преобразованию и крыло (Reilly, 2002), как предполагают сторонники «древесного» происхождения птичьего полета. Для древесных позвоночных характерно формирование хватательной конечности с провисокопоставлением двух пальцев остальным или только первого пальца, с удлинением пальцев и всей кисти, преимущественно за счет фаланг, удлинением сгибателей плечевого и локтевого суставов (Ковтун, 1984). Один из таких типов конечностей был характерен для древесного триасового *Megalosaurus* (Reilly, 1994). Учитывая, что пятипалая стоповидная конечность была исходной для архозавроморфных предков рептилий и птиц, и также сходную функциональную обусловленность ее перестро-

(в данном случае у млекопитающих и птиц), можно предположить параллелизм в основных чертах развития морфологии «древесной» конечности в этих группах.

Тенденция перестройки передней конечности в птичье крыло предельно явлена на пальцах. Хорошим примером переходного состояния может служить такоре у протоптицы (*Archaeopteryx lithuanica*), описанного из позднего триаса США (Chattejee, 1991, 1999). Прежде всего, заметим, что для осуществления машущего направления полета одним только длинных маховых с аэродинамическим профилем недостаточно. После маха вниз крыло должно быть поднято вверх, хотя бы немного выше спины. Такой подъем крыла становится возможным лишь при соответствующей ориентации гленоидной впадины коракоидно-лопаточного сустава в месте прикрепления плечевой кости. У археооптиры и даже у конфанусорнисов ориентация гленоидной впадины не позволяла поднимать крыло выше спины (Selinger, 2006). Но у протоптицы, хотя она по пальцам, ключенням и не была способна летать, ориентация гленоидной впадины лопушки вынос плеча выше спины (схематически, наблюдения). В кисти протоптицы наблюдаются редукция числа пальцев до трех, начальное отрастание III и IV метатарсальной и четинное отрастание метакарпалей с карпальями (рис. 4). При этом сгибание и разгибание в запястном суставе происходило у протоптицы в плоскости кисти. Формирование лодыжных особенностей ступенчатой кисти не могло быть связано с прохождением такой конечностью «древесной» («лазательной») стадии, хотя Чаттеджи (Chattejee, 1999) высказал и обосновывал именно такую стадию лазания по стволам у манириторел с использованием удлиненных передних конечностей при опоре на жесткий хвост (рис. 2).

Характер сочленения коракода и лопатки у протоптисы указывает на определенное развитие тн. *supracoracoideus* — надкоракоидного мускула (Chattejee, 1995, 1999; Kuroki, 1995; Курочкин, 2001); традиционно считавшегося лопаточным телом передней конечности при взмахе вверх. Однако теперь экспериментально и электромиографически установлено, что основной функцией надкоракоидного мускула — быстрый супинация плеча и всего крыла в начальной фазе подъема крыла вверх (Ostrom, 1997; Ostrom et al., 1999).

Задняя конечность и хвост

В период становления двукотой локомоции, сопровождавшейся изменением позы живыхых и редуцированной передних конечностей, происходила сама обстановка центра тяжести тела в кaudальном направлении. В этих условиях тяжелый жесткий хвост на первых этапах в дополнение к изначальной функции балансира мог исполнять роль факультативной опоры. Это существенно облегчало бы сохранение равновесия при переносе всего туловища в более вертикальное положение с опорой на направленные вперед пальцы лад при общем удлинении задних конечностей и частичной редукации пальцев.

Мы считаем, что дальнейший прогресс в направлении к ориентуromорфным птицам был связан с совершенствованием опорной и обхватывающей функции стопы через развитие анкилодактилии, когда три ее пальца направлены вперед, а

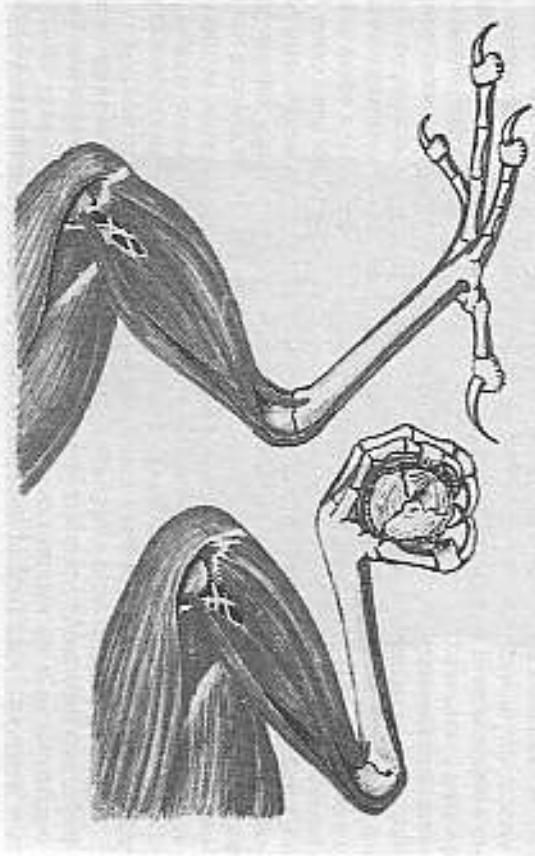


Рис. 5. Анкилодактилия стопы еригатороморфных птиц и ее действие по пальцному обхватыванию сустава (из Eusebyornis of bird, 1982)

первый (внутренний) палец направлен строго назад, вследствие сочленения с рудиментарной I метатарсальной на ее латеральной (вентральной) стороне (рис. 5) (Богданович, 2008; Vorobanovich, 2007). Анкилодактильный тип стопы представляется предковым для класса птиц (Raijow, 1985). Данные по протоптису определенным образом подтверждают такой эволюционный сценарий. Для его стопы характерно хорошее развитие I пальца, который противопоставлен пальцу противоположно к трем последним и расположен на одном уровне с ними (рис. 4). Следовательно, для уровня протоптисы уже характерна анкилодактилия. Такое предположение принципиально очень важно, так как противопоставленность I пальца на первых этапах билатеральной локомоции увеличивала статическую устойчивость животного к отчасти разгрузке хвост; обуславливая возможность его редукации. Редуцию хвоста как лишнего противовеса при беге предков птиц по склонам гор предположил, в частности, Ирисов (1992), хотя подробно об этом не обосновывал. Еще Деметриев (1940) указывал, что задняя конечность птиц с исключено анкилодактильной стопой генерально более приспособлена к ходьбе, чем к лазанию. Вообще, анкилодактильный тип стопы был, по всей вероятности, исключен и предковым в классе птиц (Зинювен, 2008; Raijow, 1985). Но противопоставленность хотя бы одного хорошо развитого пальца обеспечивает возможность выполнения и обхватывающей функции. Однозначная связь противопоставленности I пальца с обхватывающей ветвью привела к аргументации о «древесности» птичьего *Burbyornis*, а пересмотр (с выводом об отсутствии противопоставленности) стал одним из доказательств его «бегущей» адаптации (Galton, 1971). В то же время, современные птицы с исходной

интеллектуальной ступень достаточно уверенно передвигаются и по земле, и по ветвям. Таким образом, именно такая стопа оказывается для птиц генерализованным исходным типом, обладающим определенным функциональным универсализмом, из которого развились все остальные типы птичьей стопы.

В целом для большинства архозавроморф, как и для большинства члустоподобных птиц стопа со всеми пятью пальцами, направленными вперед, у первых отмечается лишь частичная редукция V пальца (Ostrom, 1976). Дальнейшую редукцию пальцев стопы при совершенствовании наземной локомоции, которая закономерно связана с переходом от столпо- к пальцеходящему подходу, можно проследить, например, среди орнитомимидов и теропод (Северцов, 1959), можно проследить, например, среди орнитомимидов и тероподных архозавроморф и теропод эпохи вероятия палеоце к четвертичной стоянине найдено у *Lagomastix beneboldensis*, *Lagerfeldia*, возможно, у *Scleromochlus* и у *Archaeopteryx* (Ostrom, 1976). Это селективное преимущество (т. е. последующий ризоморф I пальца) вполне аргументировано двумя функционально-адаптивными следствиями. Во-первых, более эффективной, по сравнению с таковой при помощи тяжелого хвоста, переднезадней регулировкой наклона тела и сгибательной плоскости, несущимых тазобедрен или колесной заков. Во-вторых, возможностью передвижения на деревьях именно на задних конечностях, потому что отставленный I палец обеспечивал более надежный хват ветвиста.

На нижние ветви листовидноскел «предптица» могли запрыгивать с земли, как это делают (до полсотни метров, не считая краков, наиболее примитивные курообразные (Вент, 1932), и многие другие представители этого генерализованного отряда — индейки, цесарки, фазаны, дикие куры (собственные наблюдения), когда забравшись на деревья для ночевки. Надо заметить, что прыжки на пути происхождения к полету выволакились и ранее (Деметриев, 1940; Несов, Ярков, 1989; Селва, Larps, 1982; Sarle et al., 1983), но об исходной анисозактилии никто не свидетельствовал. На первых этапах освоения древесной локомоции вполне возможно было не только запрыгивание на нижние ветви, но и передвижение с ветки на ветку прыжками с одной ноги на другую. Такой способ передвижения сходен с наземной локомоцией и требует больших мышечных усилий. Он характерен, например, для современных краксов. У изученных нами представителей семейства краксов I палец хорошо развит, развернут назад и расположен на одном уровне с передними (типичная анисозактилия). По аксионе с современными птицами логично предположить, что передвижение по земле, прыжки по ветвям и особенно прыжки при спуске вниз со скрещивания для поддержания равновесия манипулировали или гребушками (Patterson), как назвал их Лонгрич (Longrich, 2006), движением передних конечностей, при этом важно, что они работала синхронно. Возможно, что на дистальных сегментах передних конечностей уже появились удлиненные когтурные перья, развившиеся в качестве демонстрационных брачных структур, подобно таковым у каудиптерикса (Сандбергера) (рис. 6) или у протархеоптерикса (*Protarheopteryx*) из раннего мела Китая (Li et al., 1998, 2001).

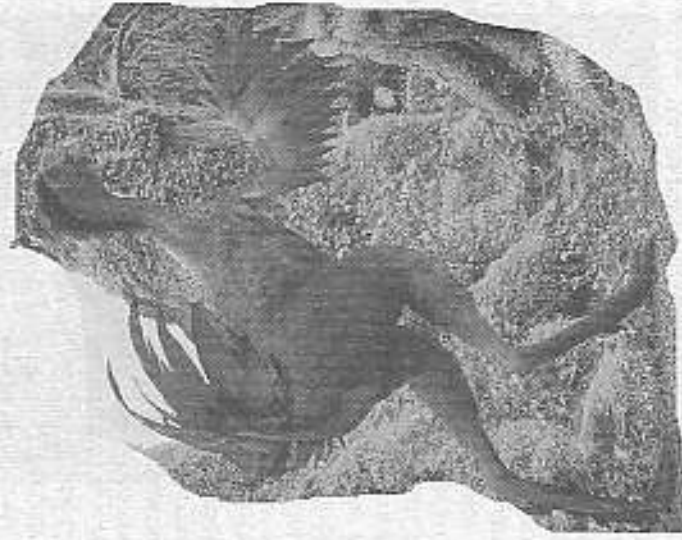


Рис. 6. Редукция второго внешнего пальца каудиптерикса (*Sandbergerus zoni* Li et al., 1998) — эволюционного орудия отряда из нижнемеловых отложений Китая (из Lambert, 2001). Пухляцкий покров на теле, скорее всего, сформировался как теплоизоляционный, а перья на передних конечностях и хвосте — как демонстрационные или сигнальные структуры

Следовательно, анисозактильная стопа по многим данным была задеть направлением дальнейшей эволюции bipedalных предков настоящих птиц (и уже птиц). Такая эволюция обеспечила способность стабильно передвигаться по земле и уверенно держаться на ветвях деревьев без использования хвоста на длинном рычаг позвонков и в качестве балансира. Следующие палеонтологические данные верифицируют нашу гипотезу. Уже у раннемеловых китайских орнитур (*Yixianornis*, *Archaeopteryx*, *Yixianornis*, *Baizhan*) хвостовой отдел представлен 5-7 короткими свободными позвонками и коротким пигостилем, удлиненным мезолатерально, а I палец лапы отстает и противопоставлен остальным (рис. 7), так что I метатарзалия даже заходит на плантарную стопу протархеоптерикса (*Baizhan*, *Liaoningornis*, *Yixianornis*, *Yixianornis*) (Нол, 1984, 1997; Zhou, Zhang, 2001, 2005, 2006a; You et al., 2006). Отсюда, что следы позднеприматов птиц из Аргентины (Melhor et al., 2002) отчетливо уже полностью анисозактильными лапами (рис. 8).



Рис. 7. Скелет ориентировочной птицы ископается *Yixialornis grabaui* Zhou et Zhang, 2001, из нижнего мела Китая, с полностью противопоставленным левым пальцем лапы и маленьким выростом — указью стрелы (из Chang et al., 2003)

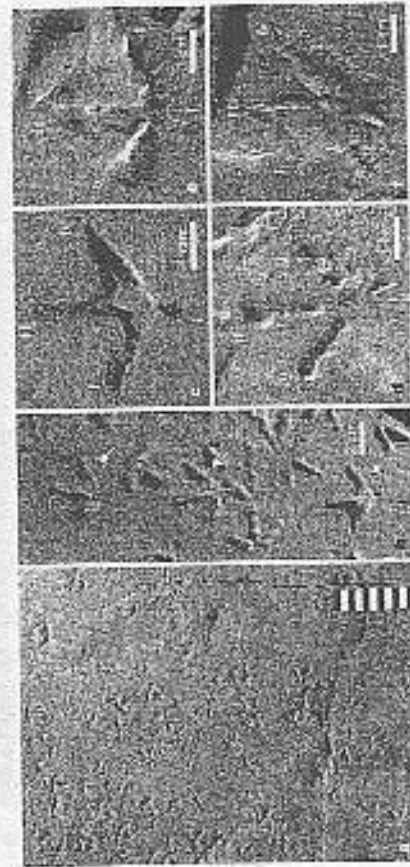


Рис. 8. Отпечатки следов мелких птиц из верхнего триаса (южная — северная Аргентина). Хорошо выражены следы от перьевого (защитного) пальца. Микроструктура дельфыка на левом снимке 10 мк. С разрешения от Macmillan Publishers Ltd. [Nature] (Melhior et al., 2002), copyright 2002

У теропод, археоптерикса и у энантиорнисов системная эволюция задних конечностей и хвоста шла разными путями. В частности, у дромексозарида (Norell, Makovicky, 1997) не произошло противопоставления I пальца, он только не- сколько сдвинул медиально и при этом высоко поднял проксимально. Даже у, скорее всего, летающего *Microraptor gui*, насколько можно судить по опубликованным изображениям (Xu et al., 2003), I палец лапы не противопоставлен. Общепринято считать, что у археоптерикса I палец лапы был противопоставлен остальным (Feduccia, 1999; Feduccia et al., 2007). На самом деле полного его противопоставления у археоптериксов не происходит (рис. 9). Первый метатарзалия у них лежит на медиальной поверхности II метатарзалии, вследствие чего I палец лапы был направлен медиально и мог только немного отводиться назад (Maue et al., 2005; и собств. наблюдения). Поэтому оперенные теропода и археоптериксы не смогли избавиться от длинного хвоста, он был им необходим как балансир при неустойчивости на трех передних пальцах ног как при наземной локомоции, так и при передвижении по деревьям. Скорее всего, по этой же причине у них на крыльях сохранились длинные пальцы с большими изогнутыми когтями, использовавшиеся для хватания при передвижении по ветвям деревьев. Именно такую функцию крыловых пальцев подтверждают их ископаемые проксимальные и удлиненные дистальные фаланги и изогнутость их когтей (наряду у коифурусернисов (Zhou, Farrow, 2001), как и у археоптериксов, всегда смущавшая исследователей, поскольку в подобном виде они не адаптированы для лазанья по вертикальным стволам с обхватыванием их терциальными конечностями (рис. 9–11). Также наряду ориентирован изгиб когтей крыловых пальцев у раннемелового китайского микрозавтора (рис. 12). Но подобная ориентация когтей выглядит нормальной, если принять, что они служили для сцепления за окружающие ветки расставленными в стороны передними конечностями. Данное предположение подтверждается наружной ориентацией изогнутости когтей на альялярном и большом пальцах крыла у ящеров тиранна (*Ornithomimus*), которые используют их при лазании, расставив недоразвитые крылья в стороны для сцепления за ветки деревьев (Heilmann, 1926). Примечательно, что уже у раннемеловых ориентированных птиц (*Archibuteo, Buteo, Urocyon, Archaeopteryx, Hesperornis*) когтевые фаланги на пальцах крыла были маленькими и только слегка изогнутыми (Курочкин, 1982; Kurouchkin, 1999; Zhou, Zhang, 2005, 2006a; You et al., 2006) (рис. 13).

У раннемеловых энантиорнитид из Испании и Китая наблюдаются разные состояния хвостового отдела позвоночника и I пальца (hallux) лапы. Ибероме- сорнит (*Iberomesornis*) из нижнего мела Испании имел 8 доломит шпорок и удлиненных свободных хвостовых позвонков, огромный вырост, расширенный и плоский с латеральной стороны, состоявший из 10–15 сегментов позвонков, и hallux, направленный медиально, но способный обращаться назад (Salz, Woparige, 1992; Seto, 2000). У раннемелового конкурента *Soyornis* из Испании редуцированная первая метатарзалия лежит на медиальной стороне второй метатарзалии и форма проксимальной суставной поверхности I пальца свидетельствует об ограниченной возможности его полного обращения назад

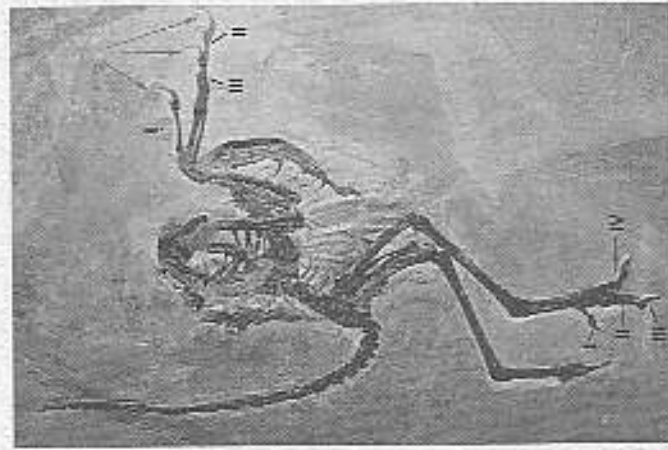


Рис. 3. Скелет Зальцбургского (месторождения архантропа *Australopithecus africanus*) (Елзловски, 2011). Кости крыловых пальцев, образующие палец и средний палец ладони, ориентированный медиально, указали стрелками. Пальцы перчаточной и задней конечностей обозначены римскими цифрами. Фото Е. Курочкина. В статусах Курочкин, Богданович (2008) и Курочкин, Вайсманович (2008) на рис. 2 пунктиром указаны пальцы ладони, образующие безымянный

(Sanz, Vascioli, 1992; соств. и бл. бл. бл.); структура хвостового отдела позвоночника у конкурента неизвестна, так как у него в ископаемом состоянии сохранились только два первых свободных хвостовых позвонка. У современного человека череп 2 см) энантиорниса *Dalmanella* из формации Исхью, Швеция, Швеция. Китай первой хвост сидит на длинном ряде из 20 свободных хвостовых позвонков длиной около 2 см, а I и II пальцы были ориентированы медиально (Zhang et al., 2006). Другой маленький китайский энантиорнис — катарнис (*Cathartes*) имел 8 относительно крупных свободных хвостовых позвонков и большой палец (15 мм) удлиненный, дорсовентрально уплощенный и с широким разлопаченным основанием (Zhou, 1995). К сожалению, стрессные его пальцы остаются непонятными, так как фаланги пальцев ладони расчленены и разбросаны. Небольшой раннемиеловой энантиорнис *Sarothamylus* из Китая очевидно показывает большой палец и медиально сидящие первые пальцы ладони (рис. 14). У других мелких и крупных энантиорнисов из нижнего мела Китая, для которых известна дистальная часть ладонной конечности (*Reithroscus*,



Рис. 6. Скелет Берлинского (месторождения архантропа *Australopithecus africanus*) (Далман, 1897). Кости крыловых пальцев, образуя палец и средний палец ладони, указали стрелками. Фото Е. Курочкина.

Sarothamylus, *Eoanthropus*, *Hesperomys*), I метатарзалия лежит на медиальной стороне II метатарзалии (Zhang, Zhou, 2000; Segel et al., 2002; Zhang et al., 2004; Zhou et al., 2005), что свидетельствует о неполом образении I пальца назад. Таким образом, число свободных хвостовых позвонков у большинства известных энантиорнисов хотя и сокращено до 5-8, но они имеют крупные размеры, расширены и удлинены, а к ним прилагается мощный, дорсовентрально уплощенный и длинный палец. Это заставляет предполагать, что хвост у энантиорнисов был довольно тяжелым, не веерообразным, а удлиненным, и хвостовые перья сидели на нем в последовательных сериях, по крайней мере, на дистальной половине хвоста (рис. 15), поэтому структура хвоста, по крайней мере, на половину была сходна с таковой у архантропа. В лице раннемиеловых энантиорнисов I палец был не полностью противопоставлен остальным пальцам. У современных ориентоморфных птиц I метатарзалия лежит в боковом направлении на удлинителем крае II метатарзалии. У позднемиеловых энантиорнисов хвост, вероятно, еще оставался удлиненным и уплощенным, именно так его реконструирует Мартин (Martin, 1995) (рис. 16). Для энантиорниса (*Martinius*) из верхнего мела Монголии предполагается рудимент палец ладони в виде короткого палецковидного образования (Karasik, 1996).

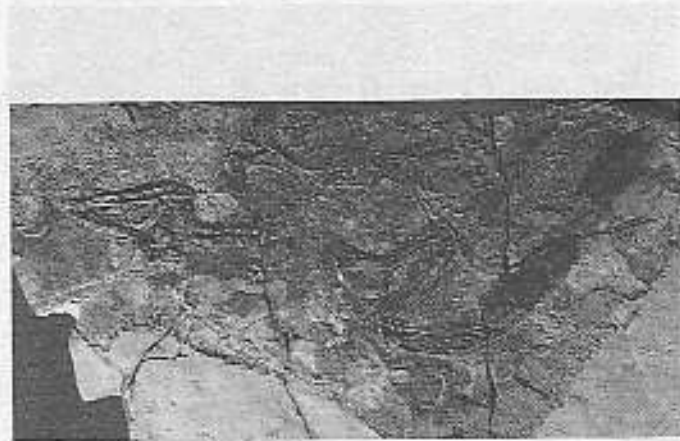


Рис. 11. Скелет ханфудуньского Confuciusornis sanctus Нои et al., 1995, из нижнего мела Китая. Стрелками указаны когти крыловых пальцев, загнутые наружу (из Нои, 1997)



Рис. 12. Скелет "четырёхкрылого" микроптерора Micropterus guii Ху et al., 2003, из нижнего мела Китая. Стрелками указаны маховые перья аэродинамического профиля на передних и задних конечностях и крыльяхе пальцы с когтями, загнутыми наружу. С разрешения от Macmillan Publishers Ltd.: [Nature] (Xu et al., 2003), copyright: 2003



Рис. 13. Двухпалый здесь крыла орнитоморфной птицы амблиотуса Amblyotus belemnifemur (von Koenigk, 1982, из нижнего мела Монголии. Стрелками указаны рудиментарный и слабо изогнутый коготь большого пальца крыла и отщеплённые маховые перья. Фото Е. Курочкина



Рис. 14. Скелет энателорнитиды Saurastrotornis Нои, 1997. Стрелками указаны большой длинный палец и первый палец лапы, сдвинутый медиально на левое (из Нои, 1997)

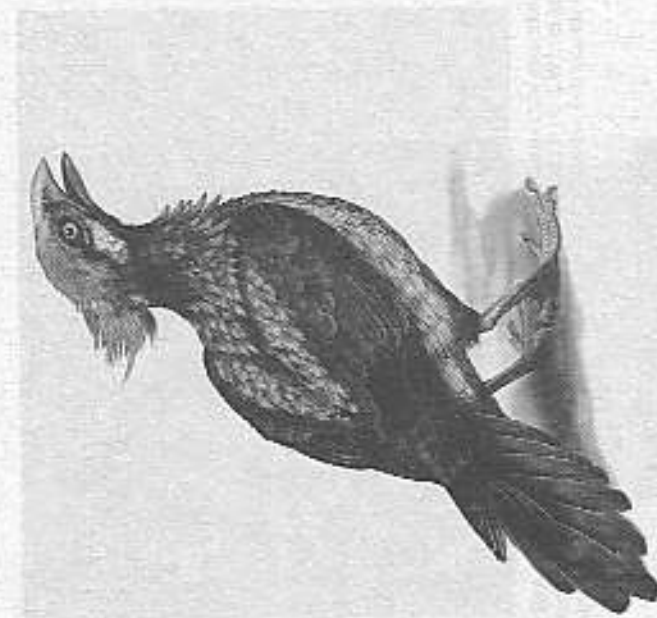


Рис. 15. Реконструкция внешности вида *Neornithes valbanus* Kabanikis, 1996, из перьевых яиц. Мексика. Обращают на себя внимание удлинённый хвост и уплощённые лапы (стандартно птицы с длинными лапами выдают голенями и пальцами лапы).

Художник О. Фрейман-Сосновитц по рисунку Г. Хурчманн



Рис. 16. Реконструкция профилей эвентурируса (*Eventurus* sp. 1) из перьевых яиц. Аргентина (по Martin, 1995). С разрешения издательства D.S. Tetra

В скелете протоптица присутствуют черты, которые коррелятивно связаны со значительным развитием локомоторных мышц задней конечности (рис. 17). Среди них хорошо развитые пре- и посттактубулярные отделы подплечной кости таза, мощная седловидная кость и ее сращение с посттактубулярным отделом подплечной кости, повышающее общую жесткость таза. Аналогичные черты морфологии таза характерны, например, для хорошо бегающих и облающих относительно сильно развитой мускулатурой ноги фазановых (турецкий *Кувшинка*) и пастушковых (коростель, *Степ*). Для оценки степени этих различий на рис. 16 также представлены таз чибиса (*Vanellus*) и таз казарки (*Mareca*), обладающие примерно втрое менее развитой по массе мускулатурой ноги, чем у турака и коростели.

В то же время такая типично «птичья» черта, как редукция миксобрюшной кости, отражающая уровень наземной специализации, совершенно не выражена у протоптицы, но характерна для хитрых динозавров. Также «отставание» в строении задней конечности у протоптицы вряд ли можно объяснить общей примитивностью, учитывая явно продвинутое состояние плечевого пояса, а именно — наличие вытянутого палеоковидного коракоида и саблевидной лопатки, лежащей влодь позвоночника. Вероятно, протоптица с его еще достаточно робустным скелетом и относительно тяжелым телом не мог «себе позволить» получить обмеченную и удлинённую заднюю конечность с почти одиночным лейтоподием, а сохранил стандартную конструкцию из двух крепких костей.

На эволюцию хвоста от удлинённой листовидной к укороченной веерообразной структуре пойдил и аэродинамические основания. Как показали Гейтен и Дилл (Gatesy, Dial, 1996a), веерообразный хвост современных птиц при прочих равных условиях (вес, площадь поверхности) создает в разла большую подъемную силу, чем удлинённый листовидный хвост, подобный таковому археоптерикса. Они же (Gatesy, Dial, 1996b; Gatesy, 2002) разработали концепцию о трех локомоторных модулях — передних конечностях, задних конечностях и хвостовом, которые отглаживают летающих птиц от одномодулевой конструкции их наземных bipedальных предков. Но они считают, что каждая из этих модальных систем эволюционировала самостоятельно. В отличие от них мы анализируем эволюцию этих трех модулей в системном аспекте, в тесной коррелятивной связи.

Обсуждение

Таким образом, выдвигаемая схема макро-эволюционной эволюции предков птиц предусматривает предшествующую наземную их специализацию, базирующуюся на формировании прыжка снизу вверх (с земли на ветви деревьев или на кусты), последующую арестную адаптацию через передвижение по ветвям прыжками и спуск вниз посредством трепещущего парашютирования (рис. 18). Изначально подобный эволюционный сценарий предполагает специализацию задних конечностей для bipedальной локомоции на основе антагонистичной лапы существенно шире, чем у теропода. Возможная роль подтриггивших с

балансированных передними конечностями для происхождения полета от мечальца не раз, причем как сторонниками древесной, так и лапемной гипотез (Несов, Янков, 1989; Морса, 1907; Saps et al., 1983; Rüdiger, Chiappe, 1998a).

Использование ног и для лапемной, и для древесной локомоции стабилизирует их функциональный универсализм на основе анисолактального строения лапы, сопровождающийся усилением комплексов седлавно-бедренных мускулов и мускулов голениной группы, разгибающих цевку. Это отчетливо отмечает возрождение Мартина, который пишет: «Дружно, должно быть, для перелетапошлось постоянно на двух ногах нелетающего [животного] — зацепить на вертлякое дерево» (Martin, 1983, p. 121), а также изображение Уокера (Walker, 1977) о том, что билатальный предок птиц стал бы совершенно псевдипутиным (со стороны защиты от хищников) еще до того, как приобрел способность летать с земли, которая требует, в частности, значительной площади крыла (Vogelbacher, 2007).

Остается рассмотреть причины, заставившие архезавроморфных предков птиц подняться на деревья. Скорее всего, это были не трофические посылки к освоению новой экологической ниши, а способ уйти от преследования наземных хищников, обезопасить себя от них во время поемки и отдыха и даже начать строить гнезда на деревьях или кустах, что определено более безопасно, чем их размещение на земле (Несов, Янков, 1989; Бок, 1986; Dial, 2003a). Освоение новых трофических ниш произошло уже позднее, после возникновения настоящего полета. Причем, скорее всего, первоначально это были мелкие животные, которые при прыжках с деревьев вниз опускались с относительно меньшей скоростью, что способствовало последующему формированию полета. Бок (Bock, 1986) даже считает, что само развитие древесных адаптаций у предков птиц вело к их измельчанию.

Если обратиться к «древесному» происхождению полета по схеме «слезу — вниз» — от лазающего предка с передними конечностями, схватывающими ветви и стволы, то такое взаимосвязано с определенными перестройками последних, в частности, с формированием хватательной кисти, что несомненно с последующими сменой плоскости ее сгибания и преобразованием в крыло. Древесная гипотеза в чистом виде также предусматривает необходимость происхождения стадии планирования (Bock, 1986; Feduccia, 1999). Однако эволюция передвижения в воздушной среде по пути совершенствования планирования имеет общей закономерностью только расширение летательной перелонки. Классические примеры таких совершенных планеров — шерстокрыл, летяги, сумчатые кукурузы и сумчатые летяги — могут быть дополнены современными и ископаемыми лириками, шаровиттерником и древнейшими известными планерами позднепермскими лейтеллозаврами (Vulliamy, Sempikow, 2006). Однако не известно ни одной группы тетрапод, в которой произошло бы переход от планирования к магушему полету, то есть шквал, где примитивные формы были бы планирующими, а продвинутые — магушими летунами. Единственным возможным примером прежде была линия от шерстокрыла (Dettmer) к рукокрылам (Chiroptera) (Theewissen, Vabcock, 1992). Но теперь он дискредитирован,

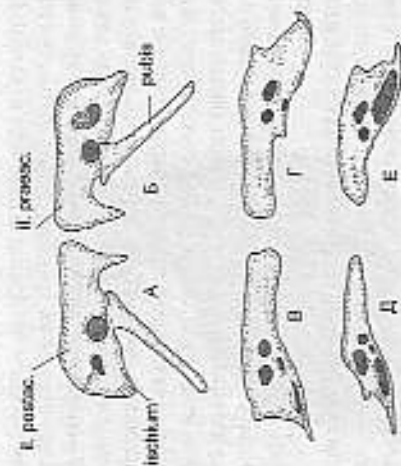


Рис. 17. А — с латеральной стороны, Б — с медиальной (спереди) проекции, *Protinaria beverlei* (из Chatterjee, 1995, в переводе); В — коритол, Сех, Г — Гуртия, *Guzelobius*, Д — *rubecula*, *Mazella* и Е — *кариозия*, *Nuchlaria*. Условные обозначения: I, правое — os ilium p. praesacralitatis, II, правое — os ilium p. postosacralitatis, ischium — os ischium, pubis — os pubis

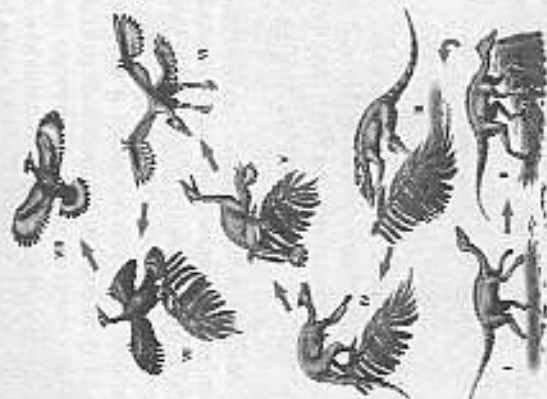


Рис. 18. Последовательность неолетательных стадий обретения полета растительноядными и насекомоядными архезавроморфами. I — познанахождение анисолактальной у доклариформного предка изедающих трав, II — захватывание на нижних ветках деревьев и кустов, IV — шедшая посылка на ветвях при одонтопальном формировании анисолактальной и мелкой редуцированной конечности, V и VI — возникновение зырьбы с симметричной осью для двукрылых стелющихся передних конечностей и хвоста для боковых деминастриции, такие зырьбы уже могли спускаться с ветвей при спуске вниз саркозавроморфизмом, VII — формирование ветвистых конечных аэродинамических перьев из крыльев и редуцирование хвоста, VIII — переход к планетному магушему полету.

Художник О. Фремиш-Совоши по реконструкциям Е. Курочкина.



Рис. 19. Реконструкция птерозавра «Астерокридыло» (Asterocorydon) из Юрской формации Мансарос-ди-Ху-и-Л., 2003. Из журнала «Знак». Задние «крылья» — задние конечности птерозавра, соединенные с плечом и приращенные, позволяющие за счет разницы в длине (задний) голени и плечевой кости, с одной стороны прогибаться вперед. Художник И. Сербинзон по реконструкции Е. Куронова.

(как это происходило при ступенчатой летательной перелетке у рукокрылых), что благоприятствовало дальнейшему параллельному совершенствованию обеих систем. Здесь необходимо заметить, что у раннемеловых орнитоморфных птиц летательное оперение на задних конечностях не было. Но у летающих динозавров, у энаттиорнисов и у архонтириков на задних конечностях было развито оперение, которое увеличивало общую площадь летательной поверхности при их несовершенной воздушной локомоции (Feduccia, 1999; Xu et al., 2003; Christiansen, Bonde, 2004; Zhang, Zhou, 2004; Xu, Zhang, 2005; Longrich, 2006).

Эмбриологические исследования современных птиц показывают, что стопа и кость префронтала развиты как лопатка (в результате сращения скелетных элементов) примерно на одном этапе, что также может свидетельствовать о сравнительно синхронной специализации передних и задних конечностей в эволюции птиц (Колгун и др., 2003). И хотя среди современных птиц при узкой специализации отмечаются познанные величины отношений между массой передних и задних конечностей, для представителей одной из наиболее генерализованных групп — отряда курообразных — характерен определенный паритет между этими показателями (Попилов, 1985; Сун, 1985; Богданович, 1997).

Предполагается, что начальный этап эволюции от архозавроморфных пред-

поскольку по молекулярно-генетическим данным они не могут быть близкими родственниками. Морфологически планирование обеспечивается совершенно другим путем адаптации по сравнению с активным полетом (Fedian, 1983). У планера плоскость перепонки (крыла) начинает формироваться, скорее всего, от тела — от проксимальной стороны. Такая конструкция изначально прочнее и аэродинамически выгоднее, так как не создает щели между летательной поверхностью и туловищем и узкого места между левой и правой перепонками. При развитии милового крыла — наоборот, следует ожидать развития аэродинамической плоскости с дистального конца передней конечности, начиная с пальца, что и показывают все известные теперь примеры развития зародков крыльев у мезозойских теропод и ранних птиц. Именно такой путь, также подтверждающий примеры формирования удлиненных летательных перьев на задних конечностях у динозавриды «астерокридыло» микрораттора (*Asterocorydon*) и некоторых энаттиорнисов (Xu et al., 2003; Zhang, Zhou, 2004) (рис. 19). У мающих крыльев именно летательные их отделы лучше всего взаимодействуют с воздухом, создавая основную подъемную силу и двигаясь с большей угловой скоростью, чем проксимальные части крыла. Таким образом, планирование совместно с дальнейшим формированием машущего полета (Сарис и др., 1983).

Высший уровень освоения воздушной среды — активный полет — был реализован при ступенчатой перелетке в двух группах позвоночных: у терозавров и у летучих мышей. Но следует заметить, что в обеих группах за это «замещение» выраженной редуцтией аппарата наземной локомоции. Например, в одном из семейств рукокрылых — у подковоносных (*Rhinolophidae*) из 22% (от массы тела) суммарной массы мыши передних и задних конечностей 19,7% приходится на мышиные передних конечностей и только 2,3% — на задние конечности (Колгун, 1984). Рукокрылые практически утратили способность к передвижению по земле. У некоторых птерозавров они, очевидно, сохранились (Fedian, 1983), но скелет их задних конечностей несоразмерно мал по сравнению с таковыми передних. Появление перообразных образований определило новую стратегию развития локомоторного аппарата у предков птиц. Крыло, вершину которого образовывали первичные раздвоенные перья (крыло с разрезной вершиной), допускало значительно более крутой угол атаки без срыва потока, благодаря чему обеспечивалась достаточная подъемная сила для поддержания тела в воздухе даже при низких скоростях крыла относительно воздуха (Якоби, 1966; Алксандер, 1970). Но откуда и почему на дистальных сегментах передних конечностей и хвоста возникло перьеное оперение с симметричными опахалами у предков птиц и у терозавров допоздиров? Вслед за Колен и Линне (Cohen, Currie, 1982) мы считаем, что первоначально такое оперение могло сформироваться у них в качестве демонстрационных брачных структур на основе полового отбора. Это неоморфобразование окладилось очень удачным и для балансирования при передвижении по ветвям деревьев или кустарников. Полет, произошедший при передвижении из порхающих (flapping) движений (Longrich, 2006) первоначально оперенных передних конечностей, возможно, не столь значительно «оттягивал» мышечную массу от аэродинамической системы задних конечностей

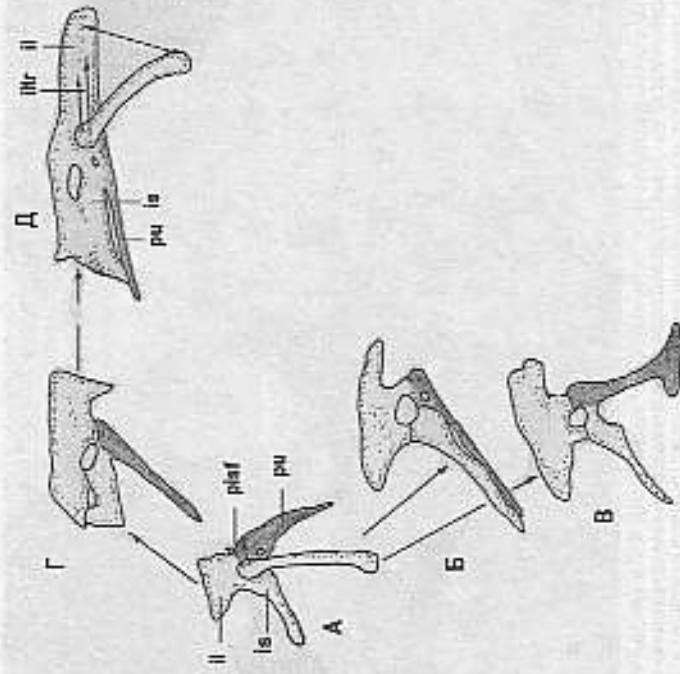


Рис. 20. Дистальный эпифиз (А) (из Walker, 1977, с разрешения), голубка (византийской породы) (В) (из Tullberg, 1972, с разрешения), утки (бразильской) (С) (из Chatters, 1993, с разрешения) и водоплавающей утки (D) (из Chatters, 1993, с разрешения). II — os ilium, Is — tub. ischioacetabulari, Is — os ischium, Plat — pl. pectoralis, Pu — os pubis

ков был пройден сходно для птиц и ящероподобных динозавров (Romer, 1923; Walker, 1977), что иллюстрирует в частности каудомедиальная ориентация pubis (рис. 20). Для тех и других вероятными предками были разные группы орнито-зухид, среди которых рано сформировалась билатеральность.

Из предлагаемой нами цепочки дальних эволюционных событий, определяющих специфику флегматической линии орнитоформных птиц, вполне вероятно представляется следующее. Редукция хвоста и нарастание грудной мускулатуры обусловили крайнее смещение центра тяжести. Одним из способов восстановления его уравновешивающего положения (у птиц он располагается над коленным суставом и опорной стопой) стало изменение основной позиции бедра. В отличие от теконотер и динозавров, бедро у птиц занимает значительно более горизонтальное положение, на что без рассмотрения причин такого различия указывалось ранее (Walker, 1977; Chatters, 1995) и функционально объяснялось Гейтсом (Gatesy, 1990) для выноса лапы под центр массы,

который у птиц перемещен крайним, по сравнению с билатеральными тероподами. Вместе с тем, почти горизонтальное положение бедренных костей у птиц обуславливает необходимость их большей абдукции для отведения в сторону от тела («обожженная» телом с боков), а также требует усиления мышц, ориентированных протракционно-супинационно бедра для предупреждения «провадывания» тела между конечными суставами. Супинация (вращение наружу) бедренной кости одновременно с его протракцией (движением вперед) — это один из механизмов, обеспечивающих привнесение опорной стопы к проекции центра тяжести для сохранения равновесия в фазе опоры на одну конечность (Stofre, 1932; Hutchinson, Gatesy, 2000). Протракцию бедра контролируют мощные заднебедренные мышцы (ретракторы бедра по основной своей функции), сходные у птиц и других билатеральных архозавров (Богданович, 2005). Что касается ограничения супинации, решением задачи для птиц послужила асферальная митрация плт. *Isiochabacteris* (по латеральной поверхности головки бедра и области их узелке (у большинства птиц их три) (рис. 20). Эти мышцы гомологизируются с пл. *Isiochabacteris* и пл. *puboischiofemorale* у теконотер и динозавров (Hutchinson, 2001). У птиц их перемещение (вдвигание или дероакрашиально соответственно) и усиление привело к усилению преемствубулярного отдела подплечевой кости, характерному уже для протоависа (рис. 17). Усиление этой части подплечевой кости некоторые исследователи связывают с супинацией и протракционной функциями плт. *Isiochabacteris* при запястных движениях бедра во время бега (Hutchinson, 2001). Однако их топография и внутренняя архитектура у современных птиц (сложноструктурная структура с небольшой длиной головки и значительным углом перистотеро), а также редульцата электромиография определяют эти мышцы как пропеллеры или раздатели бедра при полетах и как стабилизаторы его в статике (Gatesy, 1999), а основную функцию — для ограничения супинации (Салт и др., 1985).

Заключение

Обзор существующих гипотез происхождения полета и назе «орнито-фрук-циональный анализ наземной и воздушной локомоции птиц, так же как их ло-комоторного аппарата, позволяет сформулировать комплексную гипотезу происхождения полета, сочетающую отдельные элементы различных версий «наземной» и «воздушной» гипотез с новыми оригинальными выводами и доказательствами. Эта гипотеза основана на системном подходе в оценке скорректированных эволюционных изменений в локомоторной системе и покровах у предков пернатых. От «наземной» гипотезы в чистом виде принимается только билатеральность как ключевая адаптация, обеспечивающая передние конечности от функциональной опоры. В отличие от «воздушной» гипотезы в чистом виде, доказывающей переход предков птиц на деревья не через лазание по стволам с цеплянием и обхватом их передними конечностями, а через аспригитацию на лапке и следующие ветви с использованием опоры на задние конечности. У предков наземных птиц это стало возможным благодаря данному повзвращению

конечностей — зачатков крыльев. Важно, что такие крылья должны были работать с активными толчками вверх и назад, что способствовало прогрессивному развитию пл. *Syrphoctonus*. Таков экологический и даже еще один функциональный аспект предлагаемой гипотезы происхождения полета у настоящих насекомых летающих птиц.

У тероподных динозавров противопоставления I пальца лапы не произошло, как и у их потомков археоптериксов и микроратторов. Это не позволило им освободиться от длинного хвоста из позвонков, так как подобная лапа не обеспечивала надежной опоры ни на ветвях, ни при приземлении (рис. 9). Поэтому они не смогли перейти к настоящему полету, только некоторые стали хорошими планерами, у которых обшая площадь несущей плоскости увеличилась за счет первых плоскостей на задних конечностях и на хвосте (рис. 19). У эвантиорнисов — вероятных потомков археоптеригид — I палец лапы у большинства форм не был полностью противопоставлен, а хвост оставался удлиненным за счет крупных вытянутых свободных хвостовых позвонков и длинного мощного пингостия, на котором перья сидели все-таки последовательно, а не веером.

Авторы выражают искреннюю признательность Л.П. Тагарину, А.Н. Кузнецову, Н.В. Зеленину и А.К. Агаджану (Палеонтологический институт РАН) за полезные советы и замечания по рукописи данной работы. О. Орехову-Сokolovu мы благодарны за художественное воплощение наших идей в данной работе. Исследования Е.Н. Курочкина были поддержаны грантами РФФИ 07-04-00306, Президента РФ для Ведущей научной школы НШ-6829.2006.4 и Программы №18 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

Литература

- Александр Р., 1970. Москва: Мир. 339 с.
 Богданович И.А., 1997. Аппарат наземной локомоции тетеревяных и других курообразных (Tetraonidae, Galliformes). Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоол. Ог. пил. №3. 152 с. — 2000. Трансформация стопы в ранней эволюции птиц // Вестн. зоол. №4-5. — С. 123-127. — 2004. Механическая алгебраия локомоторных мышц птиц // Vestrnik zool. Т. 38. №4. — С. 83-86. — 2005. О возможных механизмах формирования локомоторных моделей в эволюции птиц // Vestrnik zool. Т. 39. №6. — С. 79-82.
 Дарвин Ч., 1937. Происхождение видов. Перевод с шестого английского издания. Москва — Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы. 762 с.
 Деметьев Г.П., 1940. Птицы. Руководство по зоологии. Т. 6. М.: Изд-во АН СССР. 856 с.
 Зитовцев А.В., 2008. Типы взаимодействия конечных сухожильных длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис // Зоол. журн. Т. 87. №2. — С. 197-205.

анизоактивной лапы и истинного инвертируемого пяточного сустава, обеспечиваемые надежной опорой как на земной поверхности, так и на насекомых в плотном их обитывании с помощью полностью противопоставленного I пальца. Переориентация в таком аспекте сохранила свободу машущих движений для балансирования и для формирования машущего крыла при слухе с деревьев. Анизоксильная лапа, давшая надежную опору на 4 расставленных пальца, послужила основанием для редукции длинного хвоста из ряда позвонков, использовалась ранними птицами для поддержания равновесия при наземной и древесной локомоции. Подобный эволюционный сценарий включает необходимость планирующей стадии на пути к машущему полету, поскольку крыло и аэродинамическая эволюция его олененности формируются через балансирование передними конечностями при прыжках на ветви и через пренебрежение спуск сверху вниз.

Разработка предложенного эволюционного сценария происхождения полета неизбежно ведет к условному выделению последовательных стадий возникновения очерченных аберраций, селекция которых приводит к каждому новому этапу эволюционно адаптированного равновесия (Шликин, 2005). Но в действительности механизм этого процесса заключен не в односторонних актах, а в сопряженных системных изменениях (Шликин, 2006), в которых коррелятивно были связаны коэволюция в системах передних конечностей, задних конечностей, хвостового модуля, дыхания, покровов, помедания и в конечном итоге всей организации живой системы при переходе на качественно новый уровень использования окружающей среды.

Экологическая сторона нашей гипотезы заслуживает задуматься — в каких условиях и почему происходили прыжки на деревья или кустарники, балансирование с помощью первичных крыльев и спуск вниз посредством трепещущего махания крыльями, а не планирования? В травяном и в юрском периодов в кустарниковой и древесной растительности господствовали разнообразные голосеменные — хвойные, беннетитовые, герициспермиевые, саговниковые, гнетовые и гинкговые. Многие из них характеризуются густым ветвлением или оплетением от самого уровня земли и плотным размещением мутовок ветвей вдоль стволов (Тахтаджян, 1956). На такие деревья и кусты залезать вдоль стволов весьма затруднительно, остается прыгать или залезать на выступающие по периферии ветви или ветви, так же как и прыжками перемещаться по ним выше, цепляясь крыловыми пальцами с когтями за окружающие ветви (рис. 18). Можно попытку заметить, что на таких густых деревьях, очевидно, было легко строить гнезда, недоступные для наземных хищников, расплодивших к тому же весьма скрытно. А хвойные, гинкговые и гнетовые представляли также богатый ассортимент питательных плодов и семян. При спуске вниз прыжки по тем же ветвям представляется уже менее рациональным, а планирование на ветках крыльев невозможным, да и неудобным, если деревья растут слишком густо. Наиболее подходящим путем в такой ситуации представляется пяти вертикальное парашютирование, управляемое посредством трепещущих машущих движений нагруженных передних

- Тахтаджян А.Л., 1956. Высшие растения. Т. 1. М.-Л.: изд. АН СССР. 488 с.
- Шинкел М.А., 2005. О Серее Викторовиче Мензере: фрагменты памяти и размышления об эволюции // Ред. Ахметьев М.А., Герман А.Б., Пахтия Сергей Викторович Мензере (К 70-летию со дня рождения). М.: ГЕОС. — С. 34–45. — 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Орнитология. Т. 37, №3. — С. 179–198.
- Шмидт-Нельсен К., 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Якоби В.Э., 1966. Механизация и автоматика крыла птиц // Ред. Клейнбергер С.Е. Механизма полета и ориентации птиц. М.: Наука. — С. 27–50.
- Ясманов Н.А., 1985. Популярная палеогеография. М.: Наука. 136 с.
- Bainford A., Thomas A.L.R., Jones I.L., 1993. Aerodynamics and the evolution of long tails in birds // Nature. V. 361. — P. 628–631.
- Bent A.C., 1932. Life histories of North American Gallinaceous Birds. Family Caccidae // Bull. U. S. Nat. Mus. V. 162. 345 p.
- Boeck W.J., 1965. The role of adaptive mechanisms in the evolution of higher levels of organization // Syst Zool. V. 14. — P. 272–287. — 1986. The arboreal origin of avian flight // Memoirs Calif. Academy of Sciences. №8. — P. 57–72.
- Bogdanovich I.A., 2007. Once more about origin of birds and flight: «cursoriality or «arboreal»? // Vestnik zool. T. 41. №3. — С. 283–284.
- Broom R., 1913. On the South African pseudosuchian Euparkeria and allied genera // Proc. Zool. Soc. Lond. — P. 619–633.
- Bulanov V.V., Sennikov A.G., 2006. The first gliding reptiles from the upper Permian of Russia // Paleont. Journ. V. 40. Suppl. 5. — P. S567–S570.
- Burgers P., Chiappe L.M., 1999. The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator // Nature. V. 399. — P. 60–62.
- Chang M.M., Chen P.J., Wang Y.Q., Wang Y., eds, 2003. Jehol Biota. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers. 208 p.
- Carpé G., Baldu R.P., Willis W.R., 1983. The physics of leaping animals and the evolution of preflight // American Naturalist. V. 121. №4. — P. 455–476.
- Carrano M.T., 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion // Paleobiology. V. 26. №3. — P. 489–469.
- Chatterjee S., 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. V. 332. №1265. — P. 277–346. — 1995. The Triassic bird Protoavis // Archaeopteryx. 1995. №13. — P. 15–31. — 1997. The beginnings of avian flight // Dinosaur International. A publication of the Academy of Natural Sciences. — P. 311–335. — 1999. Protoavis and the early evolution of birds // Paleontographica. Abt. A. Bd. 254. Lfg. 1–3. S. 100.
- Chatterjee S., Templin R.J. Feathered coelurosaurs from China: New light on the arboreal origin of avian flight // Feathered Dragons: Studies on the transition from dinosaurs to birds / Eds Currie P.J., Koppelhus E.B., Shugar M.A., Wright J.L. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2004. — P. 251–281. — 2007. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur Microaptor gui // Proc. National Acad. Sci. of the USA. V. 104. №3. — P. 1576–1580.

- Ирвинг Э.А., 1992. Новая гипотеза о происхождении птиц // Рус. орнитол. журн. Т. 1. №1. — С. 51–56.
- Ковтун М.Ф., 1984. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 304 с.
- Ковтун М.Ф., Шелковская О.В., Шапковский Ю.В., 2003. Становление наземного типа розвитку ітаків // Вестн. зоол. Т. 37, №2. — С. 51–59.
- Курочкин Е.Н., 1970. Адаптивные особенности строения и локомоция птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных. Проблемы орнитологии. М.: ВИНТИ, 1971. — С. 94–135. — 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. Т. 262. №2. — С. 452–455. — 2001. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Ред. Курочкин Е.Н., Рахимов И.И. Достижения и проблемы орнитологии. Северной Евразии на рубеже веков. Труды Международной конференции «Азиатские проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Республика Татарстан, 29 января — 3 февраля 2001 г. Казань: МАГАРИФ. — С. 68–96. — 2004. Четырехрядный дитроляр и происхождение птиц // Природа. №5. — С. 3–12. — 2006а. Базальная димеризация пернатых // Отв. ред. Рожнов С.В. Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научных изданий КМК. — С. 219–232. — 2006б. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. Т. 45, №3. — С. 283–297.
- Курочкин Е.Н., Богданович И.А., 2007. К проблеме происхождения полета птиц: новый подход. Современные проблемы биологической эволюции: материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г. Москва. М.: Изд-во ГДМ. 2007. — С. 24–26. — 2008. К проблеме происхождения полета птиц: компромиссный и системный подходы // Известия РАН. Сер. биол. №1. — С. 5–17.
- Лопарев С.А., 1996. Возможное адаптивное значение открытого таза птиц и новая гипотеза происхождения полета // Беркут. Т. 5. Вып. 2. — С. 216–230.
- Несов Л.А., Янков А.А., 1989. Новые птицы мел-палеогена СССР и некоторые замечания по истории позвоночных и эволюции класса // Тр. зоол. института АН СССР. Т. 197. — С. 78–97.
- Потинин Р.Л., 1985. Отряд курообразные (Galliformes). Часть 2. Семейство Тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука. 657 с. (Фауна СССР. Птицы. Т. 3. Вып. 1).
- Розмар А., Парсонс Т., 1972. Анатомия позвоночных. М.: Мир. 357 с.
- Савельев С.А., 2005. Происхождение мозга. М.: ВЕДИ. 368 с.
- Северцов А.И., 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд. АН СССР. 610 с.
- Сенников А.Г., 1989. Основные эволюционные закономерности развития локомоторного аппарата архозавров // Палеонтол. журн. №4. — С. 63–72.
- Суханов В.Б., 1968. Облик скелета симметричной локомоции наземных позвоночных. Л.: Наука. 227 с.
- Сыч В.Ф., 1985. Морфология латерального аппарата тетеревиных и филогения птиц. Киев: Наукова думка. 171 с.
- Сыч В.Ф., Мороз В.Ф., Богданович И.А., 1985. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоол. №3. С. 79–81.

- Chiappe L.M., 1990. The first 85 million years of avian evolution // *Nature*. 1995. V. 378. №6555. — P. 349-355. — 1999. Early Avian Evolution: Roundtable Report // *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. №89. — P. 335-340. — 2002. Basal bird phylogeny: Problems and solutions // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley: Univ. Calif. Press. — P. 448-472. — 2007. *Globified dinosaurs: origin and evolution of birds*. Hoboken: Wiley and Sons. 263 p.
- Christiansen P., Bonde N., 2004. Body plumage in Archaeopteryx: A review and new evidence from the Berlin specimen // *Comptes Rendus Palevol*. V. 3. Issue 2. — P. 99-118.
- Coombs W.P., 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptation in dinosaurs // *Quart. Rev. Biol.* V. 53. №4. — P. 393-418.
- Cowan R., Lippis J.H., 1982. An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds // *Third North American Paleontological Convention, Proceedings*. V. 1. Quebec: Univ. de Montreal. — P. 109-112.
- Czerkas Stephen A., Zhang D., Li J., Li Y., 2002. Flying Dromaeosaurs / Ed. Czerkas Sylvia J. Feathered dinosaurs and the origin of flight. Dinosaur Museum Journ. V. 1. — P. 97-126.
- Dial K.P., 2003a. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight // *Auk*. V. 120. №4. P. 941-952. — 2003b. Wing-assisted incline running and the evolution of flight // *Science*. V. 299. №5665. — P. 402-404.
- Dial K.P., Jaxson B.E., Segre P., 2008. A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight // *Nature*. V. 451. №7181. — P. 985-990. *Encyclopedia of birds*, 1982. London: Peering Books. 241 p.
- Farlow J.O., Gatesy S.M., Holtz T.R., Jr., Hutchinson J.R., Robinson J.M., 2000. Theropod locomotion // *Amer. Zoologist*. V. 40. №4. — P. 640.
- Fedak M.A., Pinshow B., Schmidt-Nielsen K., 1974. Energy cost of bipedal running // *Amer. Journ. of Physiol.* V. 227. №5. — P. 1038-1044.
- Feduccia A., 1995. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of Archaeopteryx // *Science*. V. 259. №5096. — P. 790-793. — 1999. The Origin and Evolution of Birds. New Haven and London: Yale Univ. Press. 466 p. — 2002. Birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem // *Auk*. V. 119. №4. — P. 1187-1201.
- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe J.R., 2005. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // *J. Morphology*. V. 266. — P. 125-166.
- Feduccia A., Martin L.D., Tarsitano S., 2007. Archaeopteryx: Quo vadis? // *Auk*. V. 124. №2. — P. 373-380.
- Feduccia A., Tordoff H.B., 1979. Feathers of Archaeopteryx: asymmetric vanes indicate aerodynamic function // *Science*. V. 203. 4584. — P. 1021-1022.
- Galton P.M., 1971. Hipsilophodon, the cursorial non-arboreal dinosaur // *Nature*. V. 231. №5299. — P. 159-161.
- Garner J.P., Taylor G.K., Thomas L.R., 1999. On the origins of birds: the sequence of characters acquisition in the evolution of avian flight // *Proc. Royal Soc., London. Ser. B*. V. 266. — P. 1259-1266.
- Gatesy S.M., 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion // *Paleobiology*. V. 16. — P. 170-186. — 1999. Guineafowl hind limb function. II: Electromyographic analysis and motor pattern evolution // *J. Morphology*. V. 240. — P. 127-142. — 2002. Locomotor evolution on the line to modern birds // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley: Univ. Calif. Press. — P. 432-447.
- Gatesy S.M., Dial K.P., 1986a. From frog to fan: Archaeopteryx and the evolution of short-tailed birds // *Evolution*. V. 50. №5. — P. 2037-2048. — 1996b. Locomotor modules and the evolution of avian flight // *V. 50. №1*. — P. 331-340.
- Gegenbaur K., 1878. *Grundriß der vergleichenden Anatomie*. Leipzig: W. Engelmann. S. 655.
- Golonka J., 2000. *Cambrian-Neogene plate tectonic maps*. Kraków: Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego. 125 p.
- Gauthier J.A., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds // *Memphis Calif. Academy of Sciences*. №8. — P. 1-55.
- Heilmann G., 1926. *The origin of birds*. L.: Witherby. 208 p.
- Hildebrand M., 1974. *Analysis of Vertebrate Structure*. N.Y.: John Wiley and Sons. 710 p.
- Hornberger D.G., 2003. Avian origin revisited // *J. Bioscience*. V. 28. — P. 135-141.
- Hou Lianhai, 1997. Mesozoic birds of China. Lager: Taiwan Feiqinghuang Bird Garden. 228 p.
- Hou Lianhai, Liu Zhicheng, 1984. A new fossil bird from lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds // *Scientia Sinica. Series B*. V. 27. №12. — P. 1296-1302.
- del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. (eds), 1994. *Handbook of the birds of the World*. V. 2. Barcelona: Lynx Edicions. 638 p.
- Hutchinson J.R., 2001. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes) // *Zool. Journ. Linn. Soc.* V. 131. — P. 123-168.
- Hutchinson J.R., Gatesy S.M., 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion // *Paleobiology*. V. 26. №4. — P. 734-751.
- Hutchinson J.R., Gatesy S.M., 2006. Dinosaur locomotion. Beyond the bones // *Nature*. V. 440. №7082. — P. 292-294.
- Huxley T.H., 1868. On the animals which are most nearly intermediate between the birds and reptiles // *Annals and magazine of Natural History*. V. 2. №2. — P. 66-75.
- Hwang S.H., Norell M.A., Ji Q., Gao K., 2002. New specimens of *Microaptor zhaoluanus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from Northeastern China // *American Museum Novitates*. №3381. 44 p.
- Ji Q., Currie P.J., Norell M.A., Ji S., Dong R., 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China // *Nature*. V. 393. №6687. 753-761.
- Ji Q., Norell M.A., Gao K., Ji S., Dong R., 2001. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur // *Nature*. V. 410. №6832. — P. 1084-1088.
- Jones T.D., Farlow J.O., Ruben J.A., Henderson D.M., Hilleenius W.J., 2000. Cursoriality in bipedal archosaurs // *Nature*. V. 406. №6797. — P. 716-718.

Kubo T., Benton M.J., 2007. Evolution of hindlimb posture in archosaurs: limb stress in extinct vertebrates // *Palaeontology*. V. 50, Part 6. — P. 1519-1529.

Kurochkin E.N., 1995. Synopsis of Mesozoic Birds and Early evolution of Class Aves // *Archaeopteryx*. №13. — P. 47-66. — 1999. The relationships of the early Cretaceous *Ambiortus* and *Oligornis* (Aves: *Ambiortiformes*) // *Smithsonian Contrib. Paleobiology*. №89. — P. 275-284.

Kurochkin E.N., Bogdanovich I.A., 2008. On the Origin of Avian Flight: Promise and System Approaches. *Biology Bulletin*, Vol. 35, No. 1. Pp. 1-11.

Lucasa-Ruiz A., 1993. Hypochemical beginnings of feathers in continental aquatic palaeoenvironments // *Terra nova*. Oxford. V. 5. — P. 612-615.

Lambert D., Naish D., Wyse L., 2001. *Dinosaurs Encyclopedia*. N.-Y.: DK Publishing Inc. 376 p.

Longrich N., 2006. Structure and function of hindlimb feathers in Archaeopteryx // *ithologica* // *Paleobiology*. V.32. №3. — P. 417-431.

Marsh O.C., 1877. Introduction and succession of vertebrate life in America // *Proc. Am. Assoc. Adv. Sci.* — P. 211-258.

Martin L.D., 1983. The origin of birds and of avian flight // *Current Ornithology*. V. 1. N. Y.-L. Plenum Press. — P. 145-129. — 1995. *The Enantiornithes: Terrestrial birds of the Cretaceous* // *Courier Forschungsinst. Senckenberg*. V. 181. — P. 23-36. — 2004. A basal archaean origin of birds // *Acta Zoologica Sinica*. V. 50. — P. 978-990.

Mayr G., Pohl B., Peters D.S., 2005. A well preserved Archaeopteryx specimen with theropod features // *Science*. V. 310. №5753. — P. 1483-1486.

Melechor R.N., Vells S. de, Genise J.F., 2002. Bird-like fossil footprints from the late Triassic // *Nature*. V. 417. №6892. — P. 936-938.

Müller G.B., Streicher J., 1989. Ontogeny of the syndesmosis tibiofibularis and the evolution of the bird hind limb: a cenogenetic feature triggers phenotypic novelty // *Anatomy and Embryology*. V. 179. — P. 327-339.

Nopsca F., 1937. Ideas on the origin of flight // *Proc. Zool. Soc. of London*. V. 15. — P. 223-226.

Norberg R.E., 1985. Function of vane asymmetry and shaft curvature in bird flight feathers; inferences on flight ability of Archaeopteryx // *Eds Ostrom J.H., Hecht M.K., Viohl G., Wellnhofer P.* The beginning of birds. Eichstatt: Brunner & Daentler KG. — P. 303-318. — 1995. Feather asymmetry in Archaeopteryx // *Nature*. V. 374. №6519. — P. 221.

Norberg L.M., 2004. Bird flight // *Acta Zool. Sinica*. V. 50. — P. 921-935.

Norell M.A., Makovicky P.J., 1999. Important features of the dromaeosaurid skeleton. II: information from the newly collected specimen of *Velocimaptor mongoliensis* // *American Museum Novitates*. №3282. 45 p.

O'Farell B., Davenport J., Kelly T., 2002. Was Archaeopteryx a wing-in-ground effect flier? // *Ibis*. V. 144. — P. 686-688.

Osborn H.F., 1903. Reconsideration of the evidence for a common Dinosaur Avian stem in the Permian // *American Naturalist*. V. 34. — P. 777-799.

Ostrom J.H., 1976. Archaeopteryx and the origin of birds // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 8. — P. 91-152.

Ostrom J.H., 1979. Bird flight: How did it begin? // *Am. Sci.* V. 67. — P. 46-56.

Ostrom J.H., 1997. How bird flight might have come about // *Eds Wolfberg D.L., Stump E., Resenberg G.D.* *Dinofest International: Proc. Symposium sponsored by Arizona St. Univ.*, 1996, Phoenix, Philadelphia: Academy of Natural Sciences. — P. 301-310.

Ostrom J.H., Moore S.O., Goslow G.E., 1999. Humeral rotation and wrist supination: important functional complex for the evolution of powered flight in birds? // *Smithsonian Contrib. to Paleobiology*. №89. — P. 301-309.

Padian K., 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs // *Paleobiology*. V.9. — P. 218-239.

Padian K., Chiappe L.M., 1998a. The origin of birds and their flight // *Sci. American*. V. 278. — P. 28-37. — 1998b. The origin and early evolution of birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* V. 73. — P. 1-42.

Padian K., Hutchinson J.R., Holtz T.R., Jr., 1999. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda) // *J. Vert. Paleontology*. V. 19. — P. 69-80.

Paul G.S., 1988. *Predatory dinosaurs of the World*. New York: Simon and Schuster. 299 p. — 2002. *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. Baltimore and L.: Johns Hopkins Univ. Press. 460 p.

Peters D.S., 2000. Die Lage der Vogelsystematik // *Fortschritt und immanente Hemisse* // *J. für Ornithol.* V. 141. — P. 263-274. — 2002. Anagenesis of early birds reconsidered // *Senckenbergiana lethaea*. V. 82. №1/2. — P. 347-354.

Prum R.O., 2002. Why ornithologists should care about the theropod origin of birds // *Auk*. V. 119. — P. 1-17. — Are current critiques of the theropod origin of birds science? *Rebutal to Feduccia* (2002) // *Auk*. 2003. V. 120. — P. 550-561.

Raikow R.J., 1985. Locomotor system / Form and function in birds. V. 3. N.-Y. — L.: Acad. Press. — P. 57-146.

Rayner J.M.V., 1985. Cursorial gliding in proto-birds: an expanded version of a discussion contribution // *Eds Ostrom J.H., Hecht M.K., Viohl G., Wellnhofer P.* The beginning of birds. Eichstatt: Brunner & Daentler KG. — P. 289-302.

Renesto S., 1994. *Megapneustidae*, a possibly arcaean archosauriform (Reptalia) from the Upper Triassic of northern Italy // *J. Vert. Paleontology*. V. 14. — P. 38-52.

Romer A.S., 1923. The ilium in dinosaurs and birds // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* V. 48. — P. 141-145.

Sanz J.L., Bonaparte J.F., 1992. A new order of birds (Class Aves) from the lower Cretaceous of Spain // *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Ser.* №36. — P. 40-49.

Sanz J.C., Buscalioni A.D., 1992. A new bird from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds // *Paleontology*. V. 35. — P. 829-845.

Seeley H.G., 1866. An epitome of the evidence that pterosauria are not reptiles, but a new subclass of vertebrate animals allied to birds (Saurornia) // *Annals and Magazine of Natural History*. 3d ser. V. 17. — P. 221-231.

Senter P., 2006. Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight // *Acta Palaeont. Polonica*. V. 51. — P. 305-313.

Senter P., Barsbold R., Britt B.B., Burnham D.A., 2004. Systematics and evolution of Dromaeosauridae (Dinosauria, Theropoda) // *Bull. Gunma Mus. Natural Hist.* V. 8.

- P. 1-20.
- Sereno P.C., 2000. *Iberomesornis romerai* (Aves, Ornithothoraces) reevaluates as an Early Cretaceous enantiornithine // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 215. — P. 365-395.
- Sereno P.C., Rao C., Li J., 2002. *Sinornis sintensis* (Aves: Enantiornithes) from the early Cretaceous of Northeastern China / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. *Mesozoic Birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley: Univ. California Press, P. 184-208.
- Shipman P., 1998. Taking wing. *Archaeopteryx and the evolution of bird flight*. London: Weidenfeld & Nicolson. — P. 336.
- Snyder R.C., 1952. Quadrupedal and bipedal locomotion of the lizards // *Copeia*, V. 1. — P. 64-70.
- Speakman J.R., Thomson S.C., 1995. Feather asymmetry in *Archaeopteryx* // *Nature*, V. 374. №6519. — P. 221-222.
- Stolpe M., 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // *J. Ornithol.* T. 80. S. 161-247.
- Tarsitano S., Hecht M.K., 1980. A reconsideration of the reptilian relationships of *Archaeopteryx* // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 69. — P. 149-182.
- Thulborn R.A., Hamley T.L., 1985. A new palaeoecological role for *Archaeopteryx* / Eds Ostrom J.H., Hecht M.K., Viohl G., Wellnhofer P. *The beginning of birds*. Eichstatt: Brunner & Daentler KG. — P. 81-89.
- Thewissen J.G.M., Balcock S.K., 1992. The origin of flight in bats // *BioScience*, V. 42. — P. 340-345.
- Thulborn R.A., 1972. The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis* // *Palaeontology*, V. 15. — P. 29-60.
- Walker A.D., 1977. Evolution of the pelvis in bird and dinosaurs / Eds Andrews S.M., Miles R.S., Walker A.D. *Problems in Vertebrate Evolution*. Linnean Society Symposium, Ser. 4. L.: Academic Press. — P. 319-358.
- Williston S.W., 1879. Are birds derived from dinosaurs? // *Kansas City Rev. Sci.* — P. 457-460.
- Witmer L.M., 2002. *The Debate on Avian Ancestry* / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. *Mesozoic Birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley: Univ. California Press. — P. 3-29.
- Xu X., Zhang F., 2005. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus // *Naturwissenschaften*, V. 92. S. 173-177.
- Xu X., Zhou Z., Wang X., Kuang X., Zhang F., Du X., 2003. Fourwinged dinosaurs from China // *Nature*, V. 421. №6921. — P. 335-340.
- Yalden D.W., 1985. Forelimb function in *Archaeopteryx* / Eds Ostrom J.H., Hecht M.K., Viohl G., Wellnhofer P. *The beginning of birds*. Eichstatt: Brunner & Daentler KG. — P. 91-97.
- You H., Lamanna M.C., Harris J.D., Chiappe L.M., O'Connor J., Ji S., Li J., Yuan C., Li D., Zhang X., Lacombe K.J., Dodson P., Ji Q., 2006. A nearly modern archaic bird from the early Cretaceous of Northwestern China // *Science*, V. 312. №5780. — P. 1640-1643.
- Zhang F., Ericson P.G.P., Zhou Z., 2004. Description of a new enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Hebei, northern China // *Can. J. Earth Sci.* V. 41. — P. 1097-1107.
- Zhang F., Zhou Z., 2000. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathered Science, V. 290. №5498. — P. 1955-1959. — 2004. Leg feathers in an Early Cretaceous bird // *Nature*, V. 431. №7011. — P. 925.
- Zhang Z., Hou L., Hasegawa Y., O'Connor J., Martin L.D., Chiappe L.M., 2006. The first Mesozoic heterodactyl bird from China // *Acta Geologica Sinica*, V. 80. — P. 631-633.
- Zhou Z., 1995. The discovery of Early Cretaceous birds in China // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* // T. 181. — P. 9-22. — 2004. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence // *Naturwissenschaften*, V. 91. S. 455-471.
- Zhou Z., Farlow J.O., 2001. Flight capability and habits of *Confuciusornis*. Eds Gauthier J., Gall L.F. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University. — P. 237-254.
- Zhou Z., Zhang F., 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China // *Chinese Sci. Bull.* V. 46. — P. 1258-1264. — 2005. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 102. — P. 18999-19002. — 2006a. A beaked basal ornithurine bird (Aves, Ornithurinae) from Lower Cretaceous of China // *Zoologica Scripta*, V. 35. — P. 363-373. — 2006b. Mesozoic birds of China — A synoptic review // *Vertebrata Palasiatica*, V. 44. — P. 74-98.
- Zhou Z., Chiappe L.M., Zhang F., 2005. Anatomy of early Cretaceous bird *Enantiornis buhleri* (Aves: Enantiornithes) from China // *Can. J. Earth Sci.* V. 42. — P. 1331-1338.

Morpho-functional evolution of the avian locomotion system and an origin of flight

Karschkin E.N.¹ and Bogdanovich I.A.²

¹Paleontological Institute of the RAS, 123 Profsoznaya street, Moscow 117997, GSP-7, Russian Federation; e-mail: enkur@paleo.ru

²Institute of Zoology of the NAS of Ukraine, 15 B. Khmelnytsky street, Kiev-30, 01601 Ukraine; e-mail: ibogdanovitch@rambler.ru

The evolutionary scenario of a new compromise hypothesis for an origin of flight in birds and theropodian dinosaurs is proposed in terms of the evolutionary-morphological analysis of the forelimb and hind-limb in modern and fossil birds. Key adaptations for discovery of the flight have served bipedality and forming of the all-purpose unizodactyl foot. Bipedalism has released the forelimb from function of a support and has opened for them free transformation to wings at moving on branches of trees and at downturn from trees. Thus for early birds there was no necessity to pass a gliding phase on a way to the true flight. The powerful hind-limb have provided on initial stages an opportunity to mount up trees by jumping up, and the unizodactyl feet caused an opportunity of a reliable support both on the ground, and on the trees. In primary stages functional transformation of the forelimbs to wings occurred at all feathery creatures in parallel and on almost same scenario.