ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2006, том 85, № 3, с. 283–297

УДК 575.8:551.76(568.191;568.2)

ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ТЕРОПОДНЫХ ДИНОЗАВРОВ И ПТИЦ

© 2006 г. Е. Н. Курочкин

Палеонтологический институт РАН, Москва 117997

e-mail: enkur@paleo.ru

Поступила в редакцию 23.08.2005 г.

Гипотеза непосредственного происхождения птиц от тероподных динозавров получила широкое распространение в последние годы. Прямые сестринские отношения между тероподами и птицами устанавливаются по таким случайным и формальным синапоморфиям, как число позвонков в хвостовом отделе позвоночника, относительная длина плечевой кости, уплощенность дорсального края лобковой кости и т.п. По существу же, эта гипотеза основывается на признании в качестве гомологий у теропод и птиц таких признаков, как оперение, вилочка, крючковидные отростки на ребрах, пигостиль, двухмыщелковый черепной сустав квадратной кости, обращенная назад лобковая кость, которые теперь установлены в различных группах целурозавров, а совсем недавно считались апоморфиями птиц. Между тем все эти признаки мозаично распределены у дромеозавров, троодонтов, овирапторозавров, теризинозавров, тираннозавров. Нет ни одной группы теропод, в которой все они встречались бы одновременно, что свидетельствует о параллелизме в эволюции теропод и птиц. Тероподные динозавры и ящерохвостые пернатые (Sauriurae – археоптерикс с энанциорнисами) демонстрируют ряд важных системных синапоморфий, свидетельствующих об их близких родственных связях. Веерохвостые птицы (Ornithurae) таких синапоморфий не имеют, но, в то же время, по большому ряду диагностических признаков устанавливается их монофилия. Обосновывается гипотеза независимого происхождения Sauriurae и Ornithurae, по которой Sauriurae произошли в юре от теропод, а Ornithurae – в позднем триасе от каких-то базальных архозавроморфов. Гипотеза о раннемезозойском существовании птиц поддерживается находками их мелких следов в верхнетриасовых и нижнеюрских отложениях на разных континентах.

На протяжении многих десятилетий единственным специальным трудом по происхождению птиц была книга Хейльмана (Heilmann, 1926). Им была детально разработана псевдозухиевая гипотеза происхождения птиц, которую с некоторыми вариациями и сегодня продолжает отстаивать ряд ученых (Feduccia, 1999; Martin, 2004). Но за последние 10 лет появилось около десятка монографий, не говоря уже о ряде крупных обзорно-аналитических статей, с разных сторон и подчас с совершенно противоположных позиций рассматривающих проблему происхождения птиц (Feduccia, 1996, 1999; Chatterjee, 1997; Dingus, Rowe, 1997; Shipman, 1998; Hou, 1997; Chiappe, Witmer, 2002; Paul, 2002; Currie et al., 2004; и др.). Уже одно это свидетельствует о повышенном внимании и вероятных крупных сдвигах в исследовании затронутой проблемы. Сегодня широкую популярность завоевала гипотеза происхождения птиц от тероподных динозавров, во многом основанная на принятии археоптерикса в качестве древнейшей птицы. Эти два постулата почти стали аксиомами научно-популярных изданий, школьных и вузовских учебников, хотя многие факты свидетельствуют о противоречивости подобной трактовки происхождения и ранней эволюции птиц (Курочкин, 2001, 2004).

Первые тероподные динозавры – *Herrerasaurus* и *Eoraptor* (Currie, 1997) – известны из верхнего триаса (карний) Аргентины, а первое оперенное создание – *Archaeopteryx* – из верхней юры (титон) Германии (Chiappe, 1997; Padian, Chiappe, 1998; Hou et al., 1996; Feduccia, 1999). Но следует учитывать, что время появления какой-то группы в палеонтологической летописи и время ее действительного возникновения часто далеко не совпадают и бывают раздвинуты миллионами лет (Cooper, Fortey, 1998; Раутиан, 2003). Особенно это характерно для наземных животных. Однако известна и другая трактовка палеонтологической летописи, утверждающая довольно полную представленность, в частности, позвоночных в отложениях мелового периода, что отражает, по мнению Бентона (Benton, 1999), близкую к действительной содержательность их исторического развития. С таким заключением трудно согласиться, если, например, иметь в виду палеонтологическую летопись пернатых, неполнота которой (даже с учетом многочисленных новых находок последних десятилетий) совершенно очевидна, вследствие в основном тафономических причин.

Дискуссия о происхождении и родственных связях птиц особенно разгорелась в последние годы после открытия новых мезозойских птиц и оперенных динозавров в нижнемеловых отложе-

ниях Китая (Zhou et al., 2003; Zhou, Znang, 2004). А в целом за минувшие 20 лет было описано более чем в два раза больше мезозойских форм пернатых, чем за предшествующие почти 150 лет их исследования после открытия археоптерикса (Elzanowski, 1983; Курочкин, 2001; Chiappe, 2002; Hope, 2002). Этот же период характеризуется совершенствованием и широким внедрением в палеонтологические исследования методологии филогенетической систематики (кладистики). Две эти новации привели к широкому принятию гипотезы о прямых родственных связях птиц и тероподных динозавров и к отрицанию самостоятельности класса Aves (Padian, Chiappe, 1998; Gauthier, Queiroz, 2001; Norell et al., 2001). Птицы в некоторых работах даже стали называться венцом эволюции тероподных динозавров, став crown dinosaurs (Perle et al., 1993).

Происхождение птиц от тероподных динозавров

Гипотеза происхождения птиц от хищных динозавров не нова. Основателем ее называют Хаксли (Huxley, 1868). Но он считал динозавров только очень вероятными предками птиц и писал, что дивергенция между птицами и динозаврами произошла еще в палеозое, а в триасе должны быть найдены различные птицеподобные динозавры и динозавроподобные птицы. Напомним, что все известные оперенные китайские динозавры происходят из отложений первой половины мелового периода. Современные заключения о прямых родственных связях птиц и тероподных динозавров основаны на выводах, полученных на меловых тероподах с использованием методологии филогенетической систематики (кладистики).

Кладистику, как инструмент для исследования происхождения птиц, наиболее серьезной критике подверг Додсон (Dodson, 2000). По его заключениям, основанный на принципе парсимонии (экономии) кладистический подход противоречит сущности эволюционного процесса в природе, поскольку эволюция, наоборот, – расточительна в каждом своем проявлении. Кладистика исключает из рассмотрения стратиграфию, эмбриологию, физиологию, экологию, биогеографию и рассматривает только формализованные морфологические признаки, безотносительно пространства и времени, в результате чего реальные биологические объекты исчезают. Хотя Додсон принимает, что предком птиц, на самом деле, мог быть маленький целурозавровый динозавр, по его мнению, все известные меловые тероподы не имеют отношения к происхождению птиц. В лучшем случае, они могут представлять только структурные стадии, через которые гипотетически проходил предок птиц. Если считать археоптерикса древнейшей птицей, то его предки должны быть, по меньшей мере, кимериджского века, предшествовавшего титону, откуда происходят археоптериксы (Dodson, 2000).

Действительно, в последние годы найдено, что у тероподных динозавров имелись оперение, двухмыщелковый черепной сустав на квадратной кости, вилочка (furcula), крючковидные отростки на ребрах, латеральная экспозиция гленоидной впадины плечевого сустава, обращенная назад лобковая кость, слитые в пигостиль последние хвостовые позвонки, зубы без пильчатого режущего края и суженные в области зубной шейки. Все эти признаки прежде считались уникальными апоморфиями птиц, но теперь встречены у дромеозаврид, овирапторозаврид, троодонтид, альваресзаврид, орнитомимид, теризинозаврид; и даже у тираннозаврид найдены вилочка и пухообразный покров. Примечательно, что все эти тероподы известны в основном из верхнемеловых отложений, и ни в одном из этих надсемейств или семейств теропод весь набор "птичьих" признаков не встречается полностью. Поэтому в разных работах с использованием кладистического подхода современные веерохвостые птицы выводятся сестринской группой дромеозавров (Gauthier, 1986; Xu, Zhou et al., 2003) или дейнонихозавров (Senter et al., 2004), овирапторид (Lu et al., 2002; Maryanska et al., 2002) или троодонтид (Currie, Zhao, 1993; Forster et al., 1998), в зависимости от ископаемых материалов, от которых отталкиваются разные исследователи, или от выбранного наиболее строгого и согласованного кладистического древа. Необходимо заметить, что по канонам филогенетической систематики дромеозавры, троодонтиды или какие-то другие целурозавры не являются прямыми предками птиц, а только их ближайшей родственной группой, имеющей общего предка. Тем не менее, в текстах, не только популярных, но в научных, постоянно звучит, что современные птицы происходят от теропод (например, в названии статей: "The theropod ancestry of birds…"). Кладограммы разных исследователей полны противоречий и взаимоисключающих решений, даже по оценке такого кладиста как Хольц (Holtz, 2001), не говоря уже о той непоследовательности, которая сложилась с таксономированием клад теропод и птиц.

Кладисты упрекают оппонентов тероподной гипотезы в: (1) отсутствии альтернативной гипотезы, которая может быть проверена; (2) неиспользовании методов филогенетического (кладистического) анализа, принятого в области систематической биологии; (3) отсутствии анализа огромного большинства признаков, которые поддерживают предковость теропод к птицам; (4) необъяснении методологий, используемых для достижения собственных заключений (Padian, 2001). Демагогичность этих упреков легко можно было бы опровергнуть на большом числе примеров (Feduccia, 1999; Курочкин, 2001).

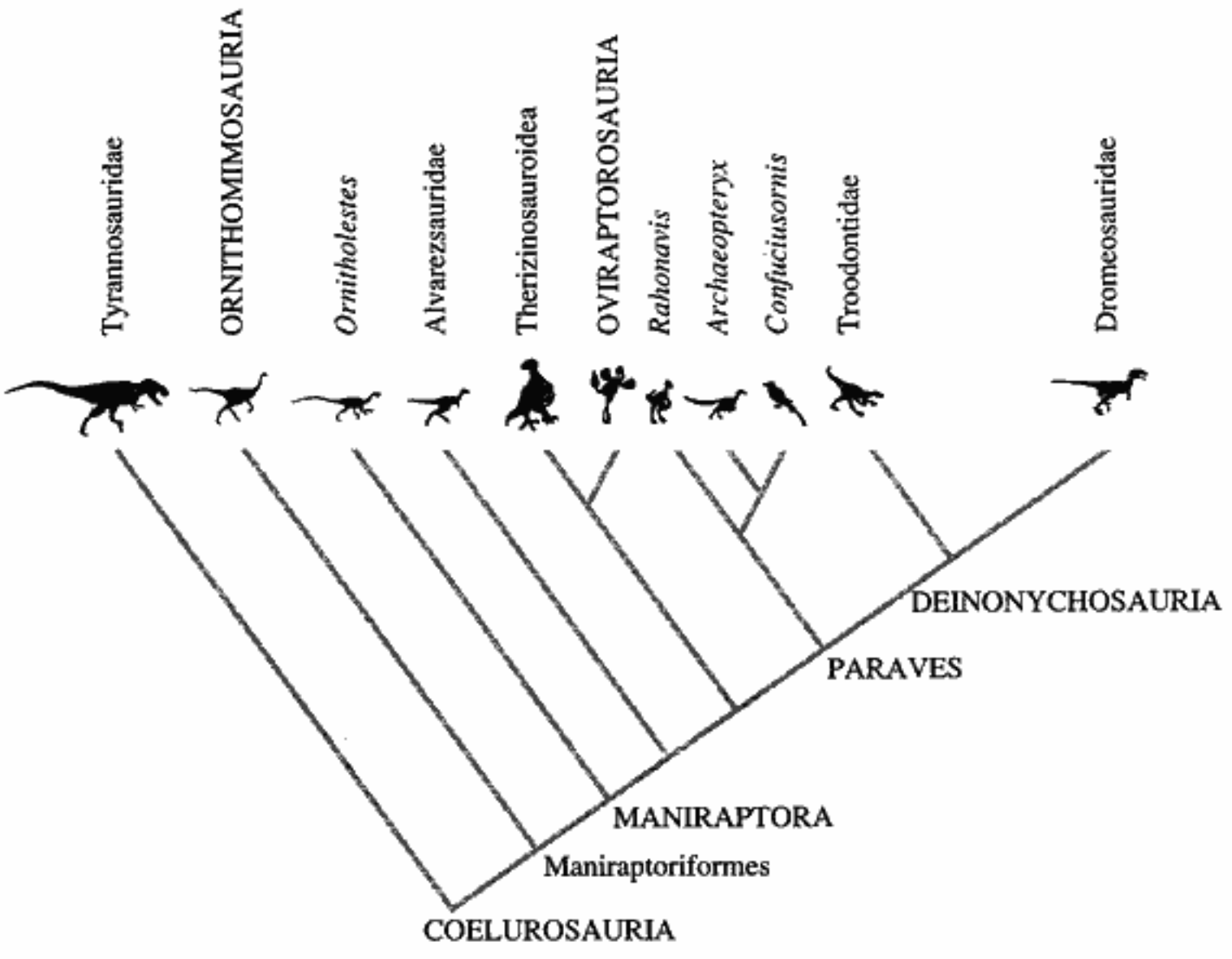

Рис. 1. Кладограмма родственных отношений хищных динозавров и птиц, по которой птицы состоят в сестринских отношениях с дейнонихозаврами, а их общим предком служат гипотетические Paraves. (Модифицировано по: Clark et al., 2002).

Начиная с Острома (Ostrom, 1976) и Готье (Gauthier, 1986), большинство кладистов ближайшей сестринской группой птиц выводят дейнонихозавров, что обосновывается хорошо развитым остистым отростком второго шейного позвонка, модификацией 7–11-го хвостовых позвонков, субквадратным профилем коракоида, изогнутой локтевой костью, формированием полулунной карпалии из первой и второй дистальных карпалий, кроющих первую и вторую метакарпалии, и др. На этом основании Готье (Gauthier, 1986) создал группу Maniraptora, куда вошли птицы и все тероподы, за исключением карнозавров и орнитомимид. Клад птиц получил название Avialae, включив археоптерикса и всех остальных птиц – веерохвостых (Ornithurae). С тех пор клад Avialae широко используется кладистами, а птицы считаются венцом эволюции хищных динозавров. При этом тероподы стали называться на английском nonavian theropods (нептичьми тероподами), что подразумевало для птиц (но никогда не произносилось) название (в объеме Avialae) – птичьи тероподы, оперенные динозавры, или существующие динозавры (Gauthier, Gall, 2001). Таковым в самых общих чертах было начало широкой и активной кампании по утверждению происхождения птиц от тероподных динозавров. В дальнейшем детали этих взглядов несколько менялись, хотя можно было бы выделить несколько групп исследователей, разрабатывающих незначительно различающиеся кладистические гипотезы родственных связей птиц с тероподами. Но принципиальное их решение всегда было более или менее сходным – сестринской группой птиц (Avialae) оказывались те или иные продвинутые меловые тероподы, а общим предком для них выводился нод Maniraptora (рис. 1).

Оперенные тероподы

Уникальность оперения птиц долгое время служила основной апоморфией для определения класса Aves, так же как и для отнесения к нему археоптерикса. Но вот появились безусловные тероподы с дифференцированными контурными перьями на передних конечностях и на конце хвоста (*Protarchaeopteryx, Caudipteryx, Microraptor, Epidendrosaurus*), а также тероподы с покровом из пуховидных образований (*Sinosauropteryx, Beipiaosaurus, Sinornithosaurus, Scansoriopteryx*) (Zhou et al., 2003). Причем все эти тероподы относятся, по меньшей мере, к 4 различным семействам.

У дромеозаврида микрораптора (*Microraptor*) длинные перья на передних конечностях имеют асимметричные опахала: наружное – узкое, внутреннее – широкое. Более того, оказалось, что удлиненные маховые перья с асимметричными опахалами, то есть также явно выполнявшие аэродинамическую функцию, развивались у микрораптора и на задних конечностях (Czerkas et al., 2002; Xu, Zhou et al., 2003; Курочкин, 2004). Недавно выяснилось, что длинные перья на ногах имелись у некоторых ранних птиц – конфуциусорнисов и энанциорнисов (Zhang, Zhou, 2004, 2004a), а также, вероятно, у позднеюрского эуманираптора (*Pedopenna*) из Внутренней Монголии, КНР (Xu, Zhang, 2005). Подтвердилось старое наблюдение Биба (Beebe, 1915) об удлиненных перьях на задних конечностях археоптерикса (Christiansen, Bonde, 2004). Обоснованно выводится, что даже раннеюрские тероподы и раннемеловые тираннозавры имели перообразный покров (Gierliński, 1996a, 1997; Kundrát, 2004; Xu et al., 2004). Ныне волосовидные структуры известны у птерозавров (Czerkas, Ji, 2002; Wang et al., 2002) и у птицетазовых динозавров (пситтакозавр) (Mayr et al., 2002).

Все эти факты заставляют считать, что оперенность в различных группах рептилий не была первично связана с обретением полета, возникала и утрачивалась неоднократно, а поэтому относится к категории параллелизмов или даже конвергенций, не позволяя гомологизировать оперение теропод и всех птиц. Для определения таких состояний, когда не полностью гомологические структуры неоднократно появляются и утрачиваются в сходных филогенетических ветвях, Татаринов (1999) предложил термин "прерывистая гомология".

О проявлении некоторых других "птичьих" признаков в эволюции тероподных динозавров

В строении квадратной кости у Oviraptoridae наблюдаются такие птичьи признаки, как ее пневматичность, двухголовчатость, наличие птеригоидной ветви и сочленовная ямка для квадратно-скуловой кости (Maryańska, Osmólska, 1997). Однако квадратная кость у них была монимостилической – неподвижной, в противоположность подвижной стрептостилической у птиц. Двуголовчатый квадратум у овирапторов, скорее всего, сформировался вследствие необходимости более прочного причленения его к мозговой коробке, а двухголовчатый у веерохвостых птиц, наоборот, связан с необходимостью увеличения подвижности квадратума по отношению к мозговому черепу. Ушная головка квадратума контактировала у овирапторов с заднеушной костью, в отличие от птиц, у которых она контактирует с переднеушной. Пневматизацию квадратума, как и всего черепа, у овирапторов можно объяснить необходимостью повышения его прочности – балочная пористая конструкция гораздо надежнее сплошной костной. А у птиц, кроме этого, пневматичность связана с облегчением общей конструкции. Следовательно, функция квадратной кости была у овирапторид иной, чем у птиц, а внешнее ее сходство может быть отнесено к категории независимых гомологий.

Характерные для веерохвостых птиц крючковидные отростки на ребрах предполагались у тероподных динозавров довольно давно (Paul, 1988), но определенно были установлены в последнее время у велоцираптора (Norell, Makovicky, 1999) и у дромеозаврид (Hwang et al., 2002). Крючковидные отростки теропод отличаются от таковых веерохвостых птиц большей длиной и шириной, наличие их у теропод сочетается с сохранением брюшных ребер (гастралий).

Опистопубия – обращение назад лобковой кости – считалась чистой апоморфией птиц, но теперь очень близкое к таковому ее положение найдено у дромеозавров, троодонтид и даже у теризинозаврид (Барсболд, Пэрлэ, 1979; Norell, Makovicky, 1999; Xu et al., 2001; Xu et al., 2002). Перемещение каудально лобковой кости у теропод связано с необходимостью сдвига назад центра тяжести, вследствие перехода к передвижению на задних конечностях.

Одним из самых впечатляющих открытий последнего времени стало описание верхнемелового овирапторозавра *Nomingia* с укороченным хвостом, увенчанным пигостилем (Barsbold et al., 2000). У нижнемелового теризинозавра (*Beipiaosaurus*) также обнаружено подобие пигостиля (Xu, Cheng et al., 2003); бейпяозавр никак не может быть ни среди предков птиц, ни в сестринских с птицами отношениях. Образование пигостиля у теропод, возможно, связано с механическим упрочнением остатков редуцированного хвостового стержня. Это – последняя павшая строго птичья апоморфия (после вилочки, оперения, крючковидных отростков ребер и т.д.). Появление пигостиля у овирапторозавров и теризинозавров со всей определенностью подтверждает параллельность приобретения подобных структур тероподами и птицами. Однако кладисты оценивают такие признаки иначе. Ведущий китайский специалист по ранним птицам и оперенным динозаврам Жоу (Zhou, 2004) откровенно пишет в последней работе, что "Филогения основана на гомологии, а функциональная биология основана на аналогии. Простое сочетание филогении и функциональной реконструкции поддерживать затруднительно" (с. 463, перевод Е.К.). Очевидно, кладисты глубоко заблуждаются, оценивая любые сходства как проявления гомологии, что служит основным источником их крупных ошибок.

Пальцы кисти

Так называемая проблема I–II–III или II–III–IV пальцев передней конечности веерохвостых птиц долгое время служит камнем преткновения в дискуссии об их родственных связях с хищными динозаврами. Эта проблема имеет очень давнюю историю, возникнув задолго до открытия археоптерикса и даже – еще до открытия теропод. Для взрослых птиц решение ее сравнительно-анатомическим методом затруднено вследствие неупорядоченной редукции отдельных фаланг кисти у разных семейств. При попытках решения вопроса классическими методами описательной эмбриологии разные исследователи приходили как к гомологизации пальцев кисти птиц с I–III пальцами рептилий (Gegenbaur, 1803, 1870; Parker, 1888, 1891; Heilmann, 1926; Shestakowa, 1927), так и к принятию сохраняющихся пальцев в крыле птиц соответствующими II–IV пальцам пятипалой конечности тетрапод (Owen, 1849; Шмальгаузен, Степанова, 1927; Holmgren, 1933; Romanoff, 1960; Hinchliffe, 1985; Howgate, 1984; Müller, Alberch, 1990). Последние результаты изучения раннего эмбриогенеза современных птиц на 7–9 днях с использованием совершенных методов фиксации и окраски подтверждают, что у них в трехпальцевой кисти крыла остаются только II–IV пальцы (Feduccia, 1999a; Kundrát et al., 2002; Hinchliffe, 2004). Таким образом, у веерохвостых птиц редуцируются два крайних пальца: I и V, как обычно это происходит в эволюции большинства наземных четвероногих при специализации конечности. Почти все тероподные динозавры в передней лапе также имеют сокращенную пальцевую формулу из трех пальцев. А у самых первых из известных теропод, например у позднетриасовых эораптора и херрерозавра из Аргентины и у некоторых других ранних теропод, при имеющихся пяти пальцах на передней конечности отчетливо видно, что у них первоначальной редукции подвергаются наружные V и IV пальцы. Таким образом, у позднейших тероподных динозавров остаются I, II и III пальцы, как, впрочем, и у археоптерикса (Elzanowski, 2002), у которого фаланговая формула (2–3–4–0–0) соответствует таковой дромеозаврид (*Microraptor*). Эта уникальная апоморфия теропод отличает их от всех остальных четвероногих. Сторонники динозаврового происхождения птиц всеми силами старались показать, что у современных птиц во взрослом состоянии остаются тоже I–III пальцы, но под напором новых исследований эмбриологов вынуждены были признать, что у птиц все-таки остаются II–IV пальцы. Тогда Вагнер и Готье (Wagner, Gauthier, 1999) выдвинули гипотезу "рамочного сдвига" под влиянием гомеобоксов, по которой у поздних теропод мог происходить сдвиг прехондральных зачатков пальцев, перемещавший II, III и IV пальцы на место I, II и III пальцев. Эксперименты с воздействием гомеобоксных генов показывают, что такие сдвиги возможны у современных четвероногих (Magnol et al., 2004). По мнению сторонников динозавровой гипотезы происхождения птиц, вопрос остается дискуссионным и требует дальнейшего исследования. Однако только признание различий в пальцевой формуле теропод и птиц не позволило бы считать их ни сестринскими группами, ни связанными по линии предок – потомок.

Заканчивая рассмотрение основных признаков сходства тероподных динозавров, археоптерикса и птиц, следует заметить, что хотя кладистика не принимает в расчет при оценке родственных отношений признаки различий, нам представляется, что значение их при оценке родства может быть даже приоритетным. Подобные особенности негативного свойства однозначно указывают на отсутствие прямых родственных связей современных веерохвостых птиц и хищных динозавров. Это – парные яйца в кладках теропод, означающие существование у них парных яйцеводов (у настоящих птиц яйцевод один), развитие диафрагмы между грудной и брюшной полостями у теропод (у настоящих птиц диафрагмы нет, поэтому совершенно другая механика дыхания, по: Ruben et al., 1997), арктометатарзальная стопа у нептичьих теропод (из нее не выводится птичий тарзометатарзус, по: Карху, Раутиан, 1996), опистоцельность шейных позвонков у теропод (она не совместима с последующей гетероцельностью позвонков у настоящих птиц, по: Mookerjee, 1935).

Мозаичное распределение птичьих признаков в разных линиях теропод можно считать основным свидетельством их параллельного проявления, т.е. свидетельством отдаленного родства птиц и тероподных динозавров, а не – прямых родственных связей, по которым птиц можно считать современными потомками теропод. По аналогии с процессом маммализации среди терапсид (Татаринов, 1976), такой процесс может быть назван орнитизацией тероподных динозавров. Но в последнее время появляется все больше и больше свидетельств, что подобная диверсификация происходила не в виде ветвящегося древа, а, скорее, по образному сравнению Пономаренко (2005), напоминала газон, на котором одни "травы" росли быстрее, другие отставали в росте, но все вместе, особенно на первых этапах, росли одновременно. Если продолжить такое сравнение дальше, то естественный отбор выкашивал большую часть газона, и только на его краях оставалось несколько стеблей, которые вызревали, давая плодотворную адаптивную радиацию. В таком плане схема эволюционного развития пернатых несколько отличается от схемы происхождения млекопитающих, созданной Л.П. Татариновым в 1976 г. Да и млекопитающие теперь стали рассматриваться не как единая монофилетическая группа, а представляются несколькими линиями эволюции не-

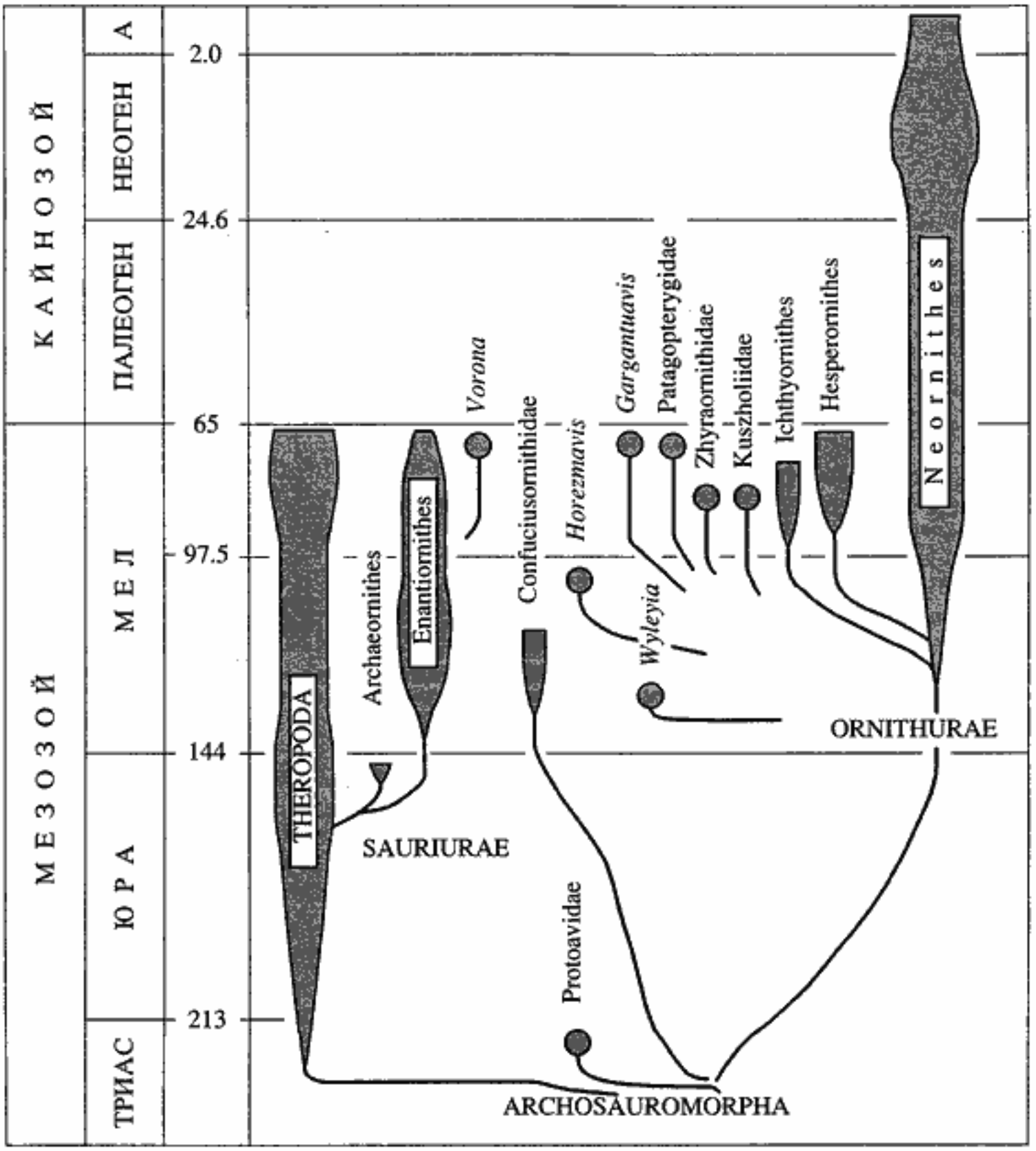

Рис. 2. Филогенетическая схема, демонстрирующая независимое происхождение Sauriurae и Ornithurae и разнообразие пернатых в меловом периоде.

зависимого происхождения. Археоптериксовые выделились из каких-то целурозавров или от их общего предка в поздней или средней юре, далее, в самом начале эволюции археоптериксовых от них выделились энанциорнисовые. Веерохвостые птицы произошли независимо, много раньше еще на уровне каких-то архозавроморфов, которые были их общими предками с тероподами. На самых ранних этапах эволюции веерохвостых из них выделились ихтиорнисовые, гесперорнисовые, кузжолиевые, патагоптериксовые, гаргантюависовые и некоторые другие группы, известные нам в основном по изолированным и фрагментарным находкам из меловых отложений (рис. 2).

Следовательно, все, о чем говорилось выше, приводит к заключению о невозможности считать современных птиц непосредственными родственниками тероподных динозавров. Мозаичное проявление различных "птичьих признаков" в отдельных линиях тероподных динозавров объясняется их очень отдаленным родством с веерохвостыми птицами и происхождением этих двух эволюционных линий от различных групп архозавроморфов, то есть – параллельной или сопряженной эволюцией. Сходные черты в морфологии птиц и теропод могут быть объяснены как прерывистые гомологии, вследствие общего генетического наследия от архозавровых предков и конвергенциями в связи с двуногим способом пе-

редвижения с освобождением передних конечностей от функции опоры, вертикальной постановкой краниального отдела шеи и вентральным смещением большого затылочного отверстия.

Археоптерикс

Археоптерикс канонически считался членом класса птиц. В то же время, все исследователи признают, что его скелет фактически рептильный. Еще Хаксли (Huxley, 1868) отмечал, что скелет археоптерикса более рептильный, чем птичий, а Лоу (Lowe, 1944) писал, что археоптерикс – просто оперенный древесный динозавр, не родственный птицам. Но было несколько признаков, использовавшихся для установления общего происхождения археоптерикса и птиц, таких как вилочка и оперение. После же открытия вилочки у многих хищных динозавров и пуховидных или перовидных образований у нижнемеловых китайских теропод фактически исчез набор синапоморфий, по которым могли бы выделяться археоптерикс с остальными птицами в прежнем объеме. Но сторонники тероподного происхождения птиц стараются во что бы то ни стало поддержать близкую родственную связь археоптерикса с остальными птицами. И вот какие синапоморфии, среди прочих, использовались для этого: двухмыщелковая квадратная кость (но она одномыщелковая у *Archaeopteryx* и Enantiornithes, хотя у Ornithurae – двухмыщелковая); редукция зубов на верхнечелюстной и зубной костях (они действительно редуцированы здесь у *Archaeopteryx* и Enantiornithes, но у Ornithurae (Ichthyornithes и Hesperornithes) как раз имеются на этих костях); голень, фибула и метатарзалии относительно более удлиненные, чем бедро (но имеется много современных птиц с короткими метатарзалиями); слияние проксимальных тарзалий с голенью и фибулой, по крайней мере, во взрослом состоянии (они сливаются и у большинства теропод во взрослом состоянии, но у веерохвостых птиц в этом не участвует фибула); слияние дистальных тарзалий и метатарзалий (действительно свойственно для Ornithurae, но у археоптерикса и Enantiornithes дистальные тарзалии фактически редуцированы, и редкие рудименты их не сливаются с метатарзалиями) и др. (Gauthier, 1986). Таким образом, подобная аргументация в пользу родства археоптерикса с веерохвостыми птицами лишена всяческих оснований. Это, кажется, было воспринято и кладистами, теперь забывшими про такие синапоморфии. На самом деле, у теропод все эти признаки отмечаются в состоянии, характерном для археоптерикса. Тогда вывели другой ряд из 3 синапоморфий: каудальный край наружной ноздри почти достигает ростральной границы преорбитального отверстия или перекрывает ее, акромион лопатки удлиненный, постацетабулярное крыло подвздошной кости узкое, сужается каудально и имеет меньше 50% высоты преацетабулярного крыла на уровне acetabulum (Chiappe, 2001). Или в другом случае: в хвосте не более 25 позвонков, плечо длиннее лопатки, уплощенность дорсального края лобковой кости занимает менее 1/3 ее длины (Norell et al., 2001). Искусственность сближения *Archaeopteryx* с Ornithurae по таким признакам не требует разъяснений.

Вместе с тем, иногда отмечается, что имеются недвусмысленные доказательства монофилии *Archaeopteryx* и, таким образом, он представляет боковую ветвь ранней эволюции птиц, а не сестринскую группу или предка птиц, о чем свидетельствует, например, образование сустава квадратной кости с переднеушной костью у веерохвостых птиц, а у археоптерикса – с чешуйчатой костью (Gauthier, 1986; Elzanowski, 2002). Подобная версия находит отражение и в кладограммах (Forster et al., 1998; Paul, 2002; Zhou, Zhang, 2003; Senter et al., 2004).

Как было показано многими исследователями, *Archaeopteryx* имеет много продвинутых признаков, общих с целурозаврами.

Это:

1. Широкий дорсальный конец слезной кости.

2. Направленный вперед медиальный мыщелок нижнечелюстного отдела квадратума.

3. Наличие эктоптеригоида.

4. Равная ширина тела лопатки по всей ее длине.

5. Плоский субквадратный коракоид.

6. Специфический бугорок на коракоиде краниовентральнее гленоида.

7. Перпендикулярная проекция плоскости проксимальной головки плеча по отношению к дистальной.

8. Предплечье короче кисти и плеча.

9. Редукция IV и V пальцев кисти.

10. Сочленение полулунной карпалии с 1 и 2 метакарпалиями.

11. Крупные когтевые фаланги пальцев крыла с большими буграми для крепления сухожилий сгибателей.

12. Развитие малого трохантера в проксимальной части бедра.

13. Длинная преацетабулярная часть подвздошной кости, по сравнению с короткой постацетабулярной.

14. Развитие ножки на подвздошной кости для сочленения с лобковой костью.

15. Расщепление каудального конца седалищной кости.

16. Крупный симфиз лобковой кости.

Все эти признаки сходства с тероподами не встречаются у Ornithurae, но относятся только к

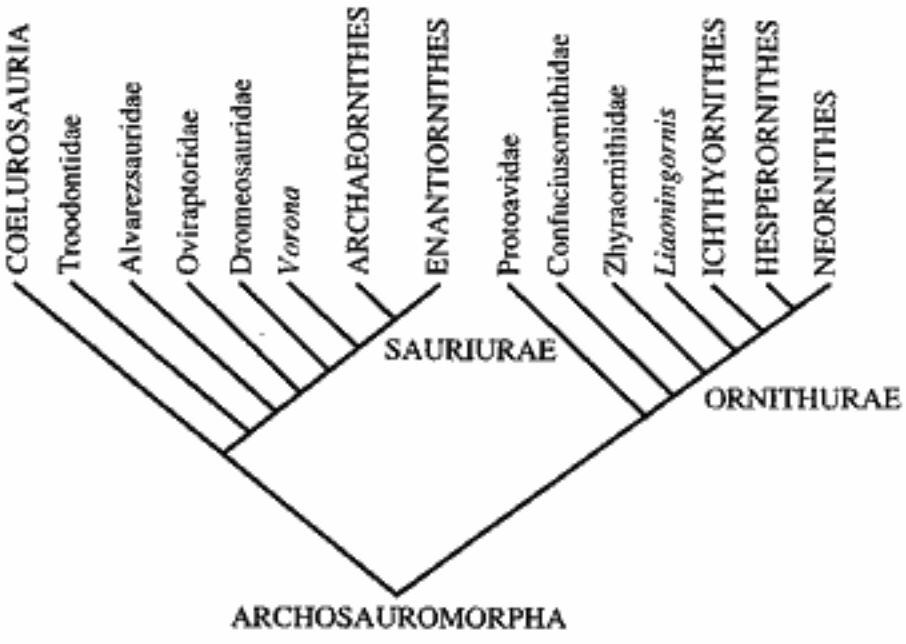

Рис. 3. Авторская кладограмма родственных отношений манирапторных динозавров и различных пернатых.

Archaeopteryx и частью к Enantiornithes, что свидетельствует об их родстве с хищными динозаврами и о происхождении этой линии от Coelurosauria в процессе орнитизации теропод (рис. 3). Кладистами сходство *Archaeopteryx* и Enantiornithes с теропода́ми распространяется на всех птиц, хотя уже Готье (Gauthier, 1986) отмечал, что часть этих синапоморфий определенно характеризуют только теропод и археоптерикса (*Archaeopteryx*), но не характерно для веерохвостых птиц или проблематично для них.

Энанциорнисы и конфуциусорнисы

Кроме веерохвостых птиц, из мезозойских отложений теперь известно еще несколько групп ископаемых пернатых, которых в традиционном классическом смысле нельзя называть настоящими птицами, так как птичьи признаки у них проявляются в разном объеме и в ином качестве. Можно выделить, по крайней мере, 2 эволюционные линии, в которых в разной степени проявляются птичьи характеристики и которые в разной степени показывают сходство с теропода́ми. Это – Энанциорнисы (Enantiornithes) и Конфуциусорнисы (Confuciusornithidae).

Энанциорнисы известны с 1981 г. На сегодня это наиболее разнообразная группа среди известных меловых оперенных существ, найденная всюду, кроме Антарктиды, от самого начала до самого конца мелового периода (Kurochkin, 1995, 1996). На первый взгляд Enantiornithes имеют ту же морфологию скелета, что и настоящие птицы. Однако внимательное исследование анатомии их скелета проявляет детали строения, характеризующие именно Enantiornithes (Курочкин, 2001). Например, сочленение между коракоидом и лопаткой происходит у них через выступающий отросток на коракоиде и вогнутую фасетку на лопатке (противоположная ситуация у Ornithurae – ямка на коракоиде и выступ на лопатке); сочленовная головка плечевой кости расположена у энанциорнисов посередине – на продольной оси кости (у веерохвостых птиц сочленовная головка плеча сдвинута вентрально; в дистальной головке плечевой кости у энанциорнисов тоже имеются два округлых мыщелка, но дорсальный из них ориентирован поперек продольной оси кости (у веерохвостых птиц – он расположен вдоль продольной оси кости или несколько наискось к ней); формирование грудины начинается у Enantiornithes от одной поперечной балки между коракоидами (у Ornithurae сплошная грудина формируется из двух параллельных зачатков, тянущихся от коракоидов, по: Hou et al., 1999); длинный пигостиль энанциорнисов – одна из основных особенностей, по которой они сближались с Ornithurae, но пигостиль энанциорнисов не имеет поперечно расширенного основания, что указывает на вероятное прикрепление перьев хвоста вдоль него, как у археоптерикса, а не веерообразно, как у Ornithurae. Подобные тонкие различия также прослеживаются в строении проксимального конца локтевой кости, стержня лучевой кости, дистального конца бедренной кости, проксимального конца тибиотарзуса, интертарзального сустава, тарзометатарзуса, а также – пальцев крыла и лапы. Таким образом, сходство Enantiornithes и Ornithurae по этим структурам сформировалось под влиянием одинаковых функциональных требований при выработке приспособлений к активному полету, но отличается деталями строения и поэтому не может считаться гомологичным (Kurochkin, 1996; Курочкин, 2001).

Enantiornithes демонстрируют серию апоморфий, в соответствии с которыми они стоят выше Archaeornithes. Вместе с этим, имеется ряд синапоморфий, которые указывают на их близкое родство: квадратная кость имеет латерокаудальный мыщелок, квадратно-скуловая кость сочленяется с квадратной посредством прилежащего сустава (Martin, Zhou, 1997); дистальная головка бедренной кости несет латеральный гребень, проксимальные концы метатарзалий консолидируются в один поперечный ряд. Их сближает отсутствие швов срастания эпифизов с диафизами на длинных костях конечностей и соответствующая эродированная поверхность эпифизов длинных костей, свидетельствующая о долговременном их росте. Об этом же говорят линии задержек роста на поперечных срезах костей, свидетельствующие о циклическом и длительном, вероятно, в течение нескольких лет, росте скелета, так же как и о вероятной их пойкилотермности (Chinsamy et al., 1995). Подобные данные указывают на рептильный, а не птичий, характер физиологии у энанциорнисов, который предполагается и для археоптерикса (Ruben, 1991; Wellnhofer, 1992, 1994).

В самом начале научного исследования археоптерикс был выделен в отдельный подкласс ящерохвостых – Sauriurae Haeckel 1879. Мартин (Martin, 1983) включил в них энанциорнисов. Мы развили дальше доказательства сестринских отношений между Archaeornithes и Enantiornithes (Kurochkin, 1996; Курочкин, 2001). Но кладисты не признают ни таксона Sauriurae с *Archaeopteryx*, ни Sauriurae с *Archaeopteryx* + Enantiornithes, игнорируя как очевидные черты сходства Enantiornithes с *Archaeopteryx*, так и свидетельства параллельности сходств по ведущим остеологическим структурам между Enantiornithes и Neornithes (Chiappe, 2002). Доказывается, что Sauriurae – полифилетический таксон, а Enantiornithes отдалены от *Archaeopteryx* и состоят в сестринских отношениях с Ornithurae в созданном для них ноде Ornithothoraces Chiappe 1996.

В 1995 г. из нижнего мела Китая был описан первый конфуциусорнис, помещенный в семейство Confuciusornithidae Hou, Zhou, Gu et Zhang 1995. Сейчас оно включает, по крайней мере, 4 вида: *Confuciusornis sanctus* Hou et al. 1995, *C. suniae* Hou 1997, *C. dui* Hou, Martin, Zhou, Feduccia et Zhang 1999, *Changchengornis hengdaoziensis* Ji Q., Chiappe et Ji S. 1999, хотя их, возможно, было больше. Теперь собрано несколько тысяч экземпляров конфуциусорнисов, преимущественно вида *C. sanctus*, многие из которых сохранили отпечатки оперения. У некоторых из них, вероятных самцов, удлиненные перья на голове образуют завернутый хохол, в хвосте имеется одна пара очень длинных перьев, более чем в два раза превышающих длину остальных рулевых. Эти птицы размером с голубя не имели зубов, у них был роговой клюв, где челюстные кости покрывала рамфотека. В височной области черепа имелось нижнее височное окно, следовательно, у конфуциусорнисов сохранялась архаичная диапсидная конструкция черепа (Peters, Ji, 1998; Hou et al., 1999). Конфуциусорнисы обладали очень длинными свободными пальцами крыла с большими изогнутыми когтями на алюлярном и малом (III) пальцах, при длинной и мощной базальной фаланге на алюлярном пальце. При этом когтевая фаланга на большом пальце крыла была очень маленькой. Коракоид образовывал с лопаткой слитую систему. Вилочка толстая, бумеранговидная, без гипоклейдиума, очень сходная с таковой археоптерикса и тероподных динозавров. Короткая грудина не имела киля. Наличествовали гастралии и сохранялась 5-я метатарзалия (Zhou, Hou, 1998). Характерная особенность конфуциусорнисов – сквозное отверстие в дельтопекторальном гребне в проксимальной части плеча, назначение которого остается неясным, а само наличие этого отверстия подвергается сомнениям. Очень вероятно, что подобное отверстие имелось и у археоптерикса, следы его мы обнаружили у берлинского экземпляра. В тарзометатарзусе конфуциусорнисов происходит более протяженное, чем у археоптерикса, слияние метатарзалий с проксимального конца, хотя при этом сохраняется 5-я метатарзалия. В хвостовом отделе позвоночника, при сильном сокращении общего числа свободных хвостовых позвонков, наблюдается зачаточное формирование пигостиля из последних 8 удлиненных цилиндрического профиля позвонков. Особи разного индивидуального возраста показывают длительный рост скелета (Hou et al., 1996), но при этом микроструктура костей на поперечных срезах не показывает зон прерывистого роста (Zhang et al., 1998), установленных, например, для энанциорнисов. Отсутствие зон прерывистого роста свидетельствует об эндотермности конфуциусорнисов. Все эти факты показывают, что у конфуциусорнисов сложилась оригинальная мозаика примитивных, продвинутых и апоморфных признаков, которая открывает широкое поле для дискуссий об их родственных отношениях с остальными известными пернатыми, особенно при использовании методологии филогенетической систематики (Chiappe, 2001). По нашему мнению, они представляют еще одну, совершенно отдельную линию в эволюции пернатых, показывая больше продвинутого сходства с Ornithurae и подтверждая сложную картину параллельной адаптивной радиации, которую прошли пернатые на ранних этапах исторического развития (рис. 2).

Древнейшие веерохвостые птицы (Ornithurae)

После первых находок веерохвостых в нижнем мелу Монголии и Китая (Курочкин, 1982; Hou, Liu, 1984) – амбиортуса (*Ambiortus dementjevi* Kurochkin 1982) и ганьсуса (*Gansus* Hou et Liu 1984), вдобавок к давним фрагментарным находкам таких птиц в Европе и Азии (*Gallornis, Wyleyia, Eurolimnornis, Palaeocursornis, Horezmavis*), разнообразные примитивные Ornithurae в 1990-х гг. стали известны из нижнего мела Китая: *Liaoningornis, Songlingornis, Otogornis, Yixianornis, Yanornis* и *Chaoyangia*. Эти данные окончательно подтвердили существование веерохвостых птиц в раннем мелу, их определенное разнообразие и распространение уже в то время почти по всей Евразии, что высказывалось нами задолго до открытий последнего времени (Курочкин, 1988).

Большинство известных нижнемеловых китайских веерохвостых птиц были зубатыми, но они имеют основные признаки продвинутого сходства с современными представителями этой группы. Но, если оперение, вилочка, крючковидные отростки на ребрах и т.д. прослеживаются теперь у тероподных динозавров, то чем же диагностируются веерохвостые птицы и их монофилетический состав? Монофилия Ornithurae устанавливается по следующим апоморфиям:

1. У зубатых птиц корни покрыты цементом.

2. Квадратная кость имеет подвижный сустав с мозговым черепом.

3. Височные ямы закрыты.

4. Заглазничная кость редуцирована.

5. В шейном отделе более 9 позвонков.

6. Шейные позвонки гетероцельные.

7. Синсакрум – сложный крестец составлен, по крайней мере, 10 позвонками.

8. Гастралии (брюшные ребра) редуцированы.

9. Грудина смещена каудально, а киль грудины выдвинут краниально.

10. Лопаточно-коракоидный сустав образуют бугорок на лопатке и ямка на коракоиде.

11. Имеется глубокая борозда между головкой плеча и внутренней шероховатостью.

12. Проксимальная фаланга большого (III) пальца крыла широкая и плоская.

13. Сохранение II, III и IV пальцев в кисти.

14. Плоская лобковая кость идет параллельно подвздошно-седалищному крылу.

15. Дистальные тарзалии хорошо развиты, образуют кроющую чашечку для метатарзуса и срастаются с ним.

16. Развит межмыщелковый выступ на тарзальной чашечке тарзометатарзуса.

17. Проксимальный конец 3-й метатарзалии лежит плантарнее проксимальных концов 2-й и 4-й метатарзалий, формируя гипотарзус.

18. Метатарзалии полностью сливаются, начиная от их середины к концам.

От кого произошли Ornithurae? Решить этот вопрос на уровне современного знания пока не представляется возможным. Сторонники динозавровой гипотезы происхождения птиц считают орнитозухий предками теропод и птиц. По другим оценкам, предками веерохвостых птиц были псевдозухии. Так или иначе, это были архозавроморфы, которые дали птерозавров, динозавров, птиц и крокодилов.

Однако известна одна форма, которая по всем сравнительно-морфологическим данным стоит очень близко к основанию птичьего ствола. Это – позднетриасовый *Protoavis texensis* Chatterjee, 1991, описанный Чаттерджи с территории штата Техас, США, из ранненорийской формации докум, возрастом около 225 млн. лет (Chatterjee, 1991, 1997, 1999).

Протоавис (*Protoavis*)

С самого начала *Protoavis* был выделен в семейство Protoavidae Chatterjee 1991, позднее самим Чаттерджи помещенное в нод Ornithothoraces Chiappe 1996, которых по Киаппи составляют *Iberomesornis*, Enantiornithes, *Patagopteryx* и Ornithurae.

Protoavis имеет ряд важных продвинутых признаков, сближающих его с Ornithurae: гетероцельные шейные позвонки, большая тропибазальная мозговая коробка, редуцированная заглазничная кость, закрытые височные окна, удлиненный тонкий коракоид, подвижное сочленение лопатки с коракоидом через ямку на коракоиде и выступ на лопатке, глубокая почечная ямка с внутренней стороны подвздошной кости, слияние обоих концов третьей и четвертой метакарпалий, плантарный сдвиг третьей метатарзалии в проксимальной части стопы и др. На основании таких особенностей его анатомии и на уровне известных в настоящем фактов по мезозойской истории птиц *Protoavis* видится единственным известным кандидатом, которого можно поместить вблизи основания птичьего орнитурного ствола (рис. 2). Предковые или сестринские группы для *Protoavis* на сегодняшний день остаются неизвестными, но, скорее всего, их следует ожидать среди каких-то раннетриасовых или даже позднепермских архозавроморфов.

Позднетриасовый протоавис – головная боль проппонентов динозавровой гипотезы происхождения птиц. Он разрушит все кладограммы сестринских отношений теропод и птиц, если его признаки ввести в кладистическую матрицу, и сломает все временные рамки динозаврового происхождения птиц в поздней юре, так же как и время диверсификации на основные семейства теропод, сдвигающееся до позднего триаса (Witmer, 2001). Можно полагать, что это основная причина тотального игнорирования протоависа в выкладках большинства сторонников сестринских отношений всех птиц и теропод. Принятие интерпретации данного ископаемого по Чаттерджи могло бы потребовать большого числа изменений полярности признаков и принятия гомоплазий, как это было замечено не кем-нибудь, но самыми ортодоксальными проппонентами происхождения птиц от теропод – Пэдианом и Киаппи (Padian, Chiappe, 1998). Подобное высказывание приоткрывает завесу над основной причиной полного непринятия протоависа кладистами. Однако, даже среди кладистов раздаются голоса со взвешенной и сдержанной критикой протоависа. Наиболее объективными выглядят публикации Уитмера (Witmer, 2001, 2002). Он соглашается, что нельзя отвергать гетероцельное строение позвонков у протоависа, орнитурную конфигурацию у него височной области и коракоида и, в то же время, отвергает интерпретацию Чаттерджи вилочки, грудины, "перьевых" бугорков на метакарпалиях, дистальных сегментов конечностей, а также летных способностей протоависа, о чем мы также высказывались отрицательно ранее (Kurochkin, 1995).

Таким образом, Sauriurae (Archaeornithes + Enantiornithes) произошли от целурозавров, возможно, в средней-поздней юре. К ним близка по родственным связям верхнемеловая мадагаскарская *Vorona*. Веерохвостые птицы (Ornithurae) возникли из каких-то ранних архозавроморфов, скорее всего, в позднем триасе. Protoavidae и Confuciusornithidae имели с Ornithurae общего предка, вероятно, еще на уровне архозавроморфов также в позднем триасе. Ornithurae в нижнем мелу были представлены уже настоящими неорнисовыми птицами (Neornithes) и разнообразными примитивными, в основном мелкими зубатыми формами, от которых позднее выделились Ichthyornithes и Hesperornithes (рис. 2). Из верхнего мела также известны Patagopterygidae Alvarenga et Bonaparte 1992, Zhyraornithidae Nessov 1984 и Kuszholiidae Nessov 1992, а также несколько форм из нижнего и верхнего мела, скорее всего, входивших в Ornithurae, но описанных по очень фрагментарным остаткам, поэтому их родственные связи остаются во многом неясными.

Общая позиция тероподной и псевдозухиевой 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. Предлагаемая нами гипотеза снимает эти противоречия, устанавливая независимое происхождение Ornithurae и Archaeornithes с Enantiornithes (рис. 3).

Имеющиеся на сегодняшний день факты по меловой истории птиц заставляют признать их широкое таксономическое разнообразие на уровне высших таксонов, достигнутое уже в начале мелового периода (рис. 2). Такое разнообразие должно было сформироваться ранее поздней юры, то есть ранее времени существования археоптерикса. Это наше заключение во многом гипотетично, так как никаких остатков птиц между протоависом и археоптериксом пока неизвестно. Но гипотеза о предархеоптериксовом существовании птиц поддерживается находками разнообразных отпечатков птичьих следов и даже целых следовых набродов из отложений верхнего триаса и нижней юры Европы, Южной и Северной Африки, Южной и Северной Америки (Ellenberger, 1974; Lockley et al., 1992; Weems, Kimmel, 1993; Gierliński, 1996a; Melchor et al., 2002). Среди этих следов имеются маленькие отпечатки с шириной и длиной следов в 3–4 см. Здесь хотелось бы напомнить, что многочисленным последним находкам скелетных остатков птиц в нижнем мелу предшествовали находки их следов и множества отпечатков перьев этого возраста в Канаде, Центральной Азии, Ливане и Испании, на основании которых делался вывод о вероятном широком распространении птиц уже в раннемеловое время (Курочкин, 1988), что тогда никто не хотел воспринимать всерьез.

Весь опыт палеонтологии показывает, что параллелизмы – очень распространенное явление в эволюции животных (Новицкая, 2002; Пономаренко, 2005). Среди позвоночных этот феномен наиболее ярко проявляется в эволюции кистеперых рыб при переходе к наземным тетраподам (Воробьева, 1992) и среди териодонтов при формировании млекопитающих (Татаринов, 1976). При этом Новицкой (2002) было установлено, что морфогенетические основы дивергенции на Cyclostomata и Gnathostomata закладывались глубоко в недрах примитивных Agnatha. Пернатые в этом отношении не были исключением. Их морфогенетическая основа, очевидно, была заложена, по крайней мере, на уровне ранних триасовых архозавроморфов. Этим объясняются параллелизмы в эволюции нескольких групп теропод, ящерохвостых и веерохвостых, которые на ранних этапах эволюции были представлены "газоном" из нескольких эволюционных линий.

Завершая обсуждение, необходимо отметить, что до нас доходят остатки только отдельных ископаемых форм из тех сотен и тысяч видов, которые когда-то прошли по лику Земли. Чаще всего это конечные тупиковые формы процесса эволюции, а не предки одновременно или позднее существовавших таксонов, как было показано Воробьевой (2003) для кистеперых рыбообразных. Поэтому сама методология исследования эволюционного процесса по схеме предок – потомок во многом не отвечает реальному содержанию конкретных эволюционных процессов. В этом ключе, несмотря на наше непринятие кладистики в ее ортодоксальном и механистическом выражении, пожалуй, необходимо признать, что филогенетическая систематика, не выискивая конкретных предков конкретных потомков, а определяя только сестринские отношения между таксонами и их общих предков, могла бы показать более реальную картину филогенетических отношений между кладами организмов, если бы критически применяла принцип парсимонии и гомоплазии на основе взвешивания признаков. Но и филогенетическая систематика, особенно в палеонтологии позвоночных, чаще вынуждена оперировать с отдельными дошедшими до нас формами, а не с реальным разнообразием когда-то существовавших организмов. Мы стараемся установить родственные связи между отдельными случайно сохранившимися формами, существовавшими миллионы лет назад, хотя подчас не можем до конца понять филогенетические отношения даже в современных богатых видами родах, отличающихся несравненно большим разнообразием. Взять хотя бы, к примеру, современных пеночек, райских птиц или лягушек. Поэтому исследование филогении на

принципах парафилии (параллелизмы) или голофилии, пожалуй, на сегодняшний день наиболее реально характеризует процесс эволюции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (04-04-48829) и Президента РФ для Ведущей Научной школы (НШ-1840.2003.4.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсболд Р., Перлэ А., 1979. Модификации таза зауриских и параллельная эволюция хищных динозавров // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции. Вып. 8. С. 39–44.

Воробьева Э.И., 1992. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука. 344 с. – 2003. Новый подход к проблеме происхождения наземных позвоночных // Палеонтол. журн. № 5. С. 3–14.

Карху А.А., Раутиан А.С., 1996. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. № 4. С. 85–94.

Курочкин Е.Н., 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. Т. 262. № 2. С. 452–455. – 1988. Меловые птицы из Монголии и их значение для разработки филогении класса птиц // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции. Вып. 34. С. 33–42. – 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. Казань: Магариф. С. 68–96. – 2004. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // Природа. № 5. 3–12.

Новицкая Л.И., 2002. Об особенностях современных филогенетических исследований (на примере происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–14.

Пономаренко А.Г., 2005. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих / Ред. Воробьева Э.И., Стриганова Б.Р. Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 146–155.

Раутиан А.С., 2003. Предисловие. О началах теории эволюции многовидовых сообществ (филоценогенеза) и ее авторе / Ред. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 1–42.

Татаринов Л.П., 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с. – 1999. Носовая полость, максиллярная сенсорная система и некоторые особенности головного мозга иктидозухоидей (Reptilia, Theriodontia) // Палеонтол. журн. № 1. С. 101–113.

Шмальгаузен И.И., Степанова Ю.А., 1927. Развитие передней конечности птиц в связи с вопросом ее происхождения // Тр. второго съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР. М.: Главнаука. С. 135–136.

Barsbold R., Osmólska H., Watabe M., Currie P. J., Tsogtbaatar K., 2000. A new oviraptosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with pygostyle // Acta Palaeontologica Polonica. V. 45. № 2. P. 97–106.

Beebe W.H., 1915. A Tetrapteryx stage in the ancestry of birds // Zoologica. N. Y. V. 2. № 1. P. 38–52.

Benton M.J., 1999. Early origin of modern birds and mammals: molecules vs. morphology // BioEssays. V. 21. P. 1043–1051.

Chatterjee S., 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Phil. Trans. Royal Soc. L.. Ser. B. V. 332. P. 277–346. – 1997. The rise of birds. Baltimore and L.: Johns Hopkins University Press. 312 p. – 1999. *Protoavis* and the early evolution of birds // Palaeontographica. Abt. A. Bd. 254. Lfg. 1–3. P. 1–100.

Chiappe L.M., 1997. Aves / Eds. Currie P.J., Padian K. Encyclopedia of Dinosaurs. N. Y.-L.-Sydney: Academic Press. P. 32–39. – 2001. Phylogenetic relationships among basal birds / Eds. Gauthier J., Gall L.M. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press. P. 125–139. – 2002. Basal bird phylogeny: Problems and solutions / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. Berkeley: University of California Press. P. 448–472.

Chiappe L.M., Witmer L.M. (Eds.), 2002. Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. Berkeley: University of California Press. 520 p.

Chinsamy A., Chiappe L.M., Dodson P., 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications // Paleobiology. V. 21. № 4. P. 561–574.

Christiansen P., Bonde N., 2004. Body plumage in *Archaeopteryx*: review, and new evidence from the Berlin specimen // Comptes Rendus Paleovol. V. 3. № 1. P. 99–118.

Clark J.M., Norell M.A., Makovicky P.J., 2002. Cladistic approaches to the relationships of birds to other theropod dinosaurs / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. Berkeley: University of California Press. P. 31–61.

Cooper A., Fortey R., 1998. Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse // Trends Ecol. Evol. V. 13. № 1. P. 151–156.

Currie P.J., 1997. Theropods / Eds. Farlow J.O., Brett-Surman M.K. The Complete Dinosaur. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press. P. 217–233.

Currie P.J., Koppelhus E.B., Shugar M.A., Wright J.L. (Eds.), 2004. Feathered Dragons. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press. 361 p.

Currie P.J., Zhao X., 1993. A new troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Park Formation (Campanian) of Alberta // Canadian J. of Earth Sciences. V. 30. № 10–11. P. 2231–2247.

Czerkas Stephen A., Ji Q., 2002. A new rhamphorhynchoid with a head crest and a complex integumentary structures / Ed. Czerkas Sylvia J. Feathered dinosaurs and the origin of flight. Dinosaur Museum J. V. 1. P. 15–41.

Czerkas Stephen A., Zhang D., Li J., Li Y., 2002. Flying Dromeosaurs / Ed. Czerkas Sylvia J. Feathered dinosaurs and the origin of flight. Dinosaur Museum J. V. 1. P. 97–126.

Dingus L., Rowe T., 1997. The mistaken extinction: dinosaur evolution and the origin of birds. N. Y.: W.H. Freeman and Co. 332 p.

Dodson P., 2000. Origin of birds: the final solution? // American Zoologist. V. 40. № 4. P. 504–512.

Ellenberger P., 1974. Contribution la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stromberg d'Afrique du Sud (II) // Palaeovertebrata. Mémoire Extraordinaire. 141 p.

Elzanowski A., 1983. Birds in Cretaceous ecosystems // Acta Palaeontologica Polonica. V. 28. № 1–2. P. 75–92. – 2002. Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany) / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. Berkeley: University of California Press. P. 129–159.

Feduccia A., 1996. The Origin and Evolution of Birds. New Haven, L.: Yale University Press. 420 p. – 1999. The Origin and Evolution of Birds. Second Edition. New Haven and L.: Yale University Press. 466 p. – 1999a. 1.2,3 = 2.3,4: Accommodating the cladogram // Proc. National Acad. Sci., USA. V. 96. P. 4740–4742.

Forster C.A., Sampson S.D., Chiappe L.M., Krause D.W., 1998. The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar // Science. V. 279. № 5358. P. 1915–1919.

Gauthier J., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds / Ed. Padian K. The origin of birds and the evolution of flight. San Francisco: California Academy of Science. P. 1–55.

Gauthier J., Gall L.M. (Eds.), 2001. New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press 613 p.

Gauthier J., de Queiroz K., 2001. Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name "Aves" / Eds. Gauthier J., Gall L.M. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press. P. 7–41.

Gegenbaur K., 1803. Vergleichend-anatomische Bemrekungen über das Fusskelet der Vögel // Müllers Arch. Anat. P. 450–472. – 1870. Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel // Jen. Zeitschr. Natur. P. 157–220.

Gierliński G., 1996. Avialian theropod tracks from the early Jurassic strata of Poland // Zubía. T. 14. P. 79–87. – 1996a. Feather-like impressions in a theropod resting trace from the Lower Jurassic of Massachusetts / Ed. Morales M. The Continental Jurassic. Bull. № 60 of Museum of Northern Arizona. P. 179–184. – 1997. What type of feathers could nonavian dinosaurs have, according to an Early Jurassic ichnological evidence from Massachusetts? Przeglad Geologiczny. V. 45. № 4. P. 419–422.

Heilmann G., 1926. The origin of birds. L.: H.F. & G. Witherby. 208 p.

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 / Eds. Hecht M. et al. The Beginnings of Birds. Eichstätt: Brünner und Daentler. P. 141–147. – 2004. A developmental viewpoint of the bird wing skeleton & its homologies // Sixth International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. Quillan, France. Abstracts. Musée des Dinosaures, Espéraza, France. P. 30.

Holmgren N., 1933. On the origin of the tetrapod limb // Acta Zoologica. Erg. 14. Höft 2–3. S. 185–295.

Holtz T.R., 2001. The problem of homoplasy in reconstructing theropod phylogeny / Eds. Gauthier J., Gall L.M. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press. P. 99–122.

Hope S., 2002. The mesozoic radiation of Neornithes / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs. Berkeley: University of California Press. P. 339–388.

Hou L., 1997. Mesozoic birds of China. Lugu: Taiwan Fenghuang Bird Garden. 228 p. (Кит.)

Hou L., Liu Z., 1984. A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds // Sci. Sin. Ser B. V. 27. P. 1296–1302.

Hou L., Martin L. D., Zhou Z., Feduccia A., 1996. Early Adaptive Radiation of Birds: Evidence from Fossils from Northeastern China // Science. V. 274. № 5290. P. 1164–1167.

Hou L., Martin L. D., Zhou Z., Feduccia A., Zhang F., 1999. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis* // Nature. V. 399. № 6737. P. 679–682.

Howgate M.E., 1984. *Archaeopteryx*'s morphology // Nature. V. 310. № 5973. P. 104.

Huxley T.H., 1868. On the animals which are most intermediate between birds and reptiles // Ann. Mag. Nat. Hist. V. 2. № 2. P. 66–75.

Hwang S.H., Norell M.A., Ji Q., Gao K., 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromeosauridae) from Northeastern China // American Museum Novitates. № 3381. 44 p.

Kundrát M., 2004. When did theropods become feathered? – Evidence for pre-*Archaeopteryx* feathery appendages // J. Experimental Zoology. V. 302B. № 4. P. 355–364.

Kundrát M., Seichert V., Russell A.P., Smetana K.Jr., 2002. Pendactyl pattern of the avian wing autopodium and pyramid reduction hypothesis // J. Experimental Zoology. V. 294. № 1. P. 152–159.

Kurochkin E.N., 1995. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of Class Aves // Archaeopteryx. V. 13. P. 47–66. – 1996. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). M.: Palaeontological Institute. Special Issue. 55 p.

Lockley M.G., Yang S.Y., Matsukawa M., Fleming F., Lim S.K., 1992. The track record of Mesozoic birds: evidence and implications // Philosophical Transactions of the Royal Society, L. Ser. B. V. 336. № 1277. P. 113–134.

Lowe P.R., 1944. An analysis of the characters of *Archaeopteryx* and *Archaeornis*. Were they reptiles or birds? // Ibis. V. 86. P. 517–543.

Lü J., Dong Z., Azuma Y., Barsbold R., Tomida Y., 2002. Oviraptorosaurs compared to birds / Eds. Zhou Z., Zhang F. Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1–4 June 2000. Beijing: Science Press. P. 175–190.

Magnol J.P., Mourer-Chauviré C., Bernex F., 2004. L'origine des Oiseaux et la question de l'homologie des doigts de leur main: données contradictoires de la Systématique phylogénétique et de la Biologe du dévelopment // Revue Med. Vet. V. 155. № 3. S. 187–196.

Martin L.D., 1983. The origin and early radiation of birds / Eds. Brush A.H., Clark G.A., Jr. Perspectives in ornithology. Cambridge: University Press. P. 291–338. – 2004. A basal archosaurian origin of birds // Acta Zoologica Sinica. V. 50. № 6. P. 978–990.

Martin L.D., Zhou Z., 1997. *Archaeopteryx*-like skull in Enantiornithine bird // Nature. V. 389. № 6551. P. 556.

Maryańska T., Osmólska H., 1997. The quadrate of oviraptorid dinosaurs // Acta Palaeontologica Polonica. V. 42. № 3. P. 361–371.

Maryańska T., Osmólska H., Wolsan M., 2002. Avialan status for Oviraptorosauria // Acta Palaeontologica Polonica. V. 47. № 1. P. 97–116.

Mayr G., Peters S., Plodowski G., Vogel O., 2002. Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus* // Naturwissenschaften. V. 89. № 8. P. 361–365.

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

Mookerjee H.K., 1935. Cause of formation of heterocoelous vertebra in bird // Current Science. № 8. P. 435–438.

Müller G.B., Alberch P., 1990. Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississipensis* development invariance and change in the evolution of archosaur limb // J. Morphol. 1990. V. 203. № 2. P. 151–164.

Norell M.A., Clark J.M., Makovicky P.J., 2001. Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods / Eds. Gauthier J., Gall L.M. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press. P. 49–67.

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

Ostrom J.H., 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds // Biol. J. Linnean Society. V. 8. № 1. P. 91–182.

Owen R., 1849. On the nature of limbs. L.: J. Van Voor. 210 p.

Padian K., 2001. The false issues of bird origins: An historiographic perspective / Eds. Gauthier J., Gall L.M. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press. P. 485–499.

Padian K., Chiappe L., 1998. The origin and early evolution of birds // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. V. 73. № 1. P. 1–42.

Parker W.K., 1888. On the structure and development of the wing of the Common Fowl // Philosophical Transac. Royal Soc. London. V. 179. Ser. B. № 33. P. 385–398. – 1891. On the morphology of a reptilian bird, *Opisthocomus cristatus* // Transact. Zool. Soc. London. 1891. Vol. XIII. Part II. № 1. P. 43–85.

Paul G.S., 1988. Predatory dinosaurs of the World. New York: New York Academy of Sciences. 464 p. – 2002. Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds. Baltimore and L.: Johns Hopkins University Press. 460 p.

Perle A., Norell M.A., Chiappe L.M., Clark J.M., 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia // Nature. V. 362. № 6421. P. 623–626.

Peters D.S., Ji Q., 1998. The diapsid temporal construction of the Chinese fossil bird *Confuciusornis* // Senckenbergiana lethaea. V. 78. № 1/2. P. 153–155.

Romanoff A.L., 1960. The Avian Embryo. N. Y.: Macmillan Company. 2002 p.

Ruben J.A., 1991. Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx* // Evolution. V. 45. № 1. P. 1–17.

Ruben J.A., Jones T.D., Geist N.R., Hillenius W.J., 1997. Lung Structure and Ventilation in Theropod Dinosaurs and Early Birds // Science. V. 278. № 5341. P. 1267–1270.

Schestakowa G.S., 1927. Die Entwicklung des Vögelflügels // Бюл. моск. об-ва испыт. прир. Нов. сер. 1927. Т. 36. Вып. 1–2. С. 164–210.

Senter P., Barsbold R., Britt B.B., Burnham D.A., 2004. Systematics and evolution of Dromeosauridae (Dinosauria, Theropoda) // Bul. of Gumma Museum of Natural History. V. 8. № 1. P. 1–20.

Shipman P., 1998. Taking wing: *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. N. Y.: Simon and Schuster. 336 p.

Wagner G.P., 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. V. 96. № 9. P. 5111–5116.

Wang X., Zhou Z., Zhang F., Xu X., 2002. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and hairs from Inner Mongolia, northeast China // China Science Bulletin. V. 47. № 3. P. 226–230.

Weems R.E., Kimmel P.G., 1993. Upper Triassic reptile footprints and a coelacanth fish scale from the Culpeper basin, Virginia // Proc. Biol. Soc. Washington. V. 106. № 2. P. 390–401.

Wellnhofer P., 1992. A new specimen of *Archaeopteryx* from the Solnhofen limestone // Science series. Natural History Museum of Los Angeles Co. № 36. P. 3–23. – 1994. New data on the origin and early evolution of birds // C. R. Acad. Sci. Paris. V. 319. Serie II. P. 299–308.

Witmer L.M., 2001. The role of *Protoavis* in the debate on avian origins / Eds. Gauthier J., Gall L.M. New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in honor of John H. Ostrom. A special publication of the Peabody Museum of Natural History. New Haven: Yale University Press. P. 537–548. – 2002. The Debate on Avian Ancestry / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Mesozoic Birds. Berkeley: University of California Press. P. 3–30.

Xu X., Cheng Y., Wang X. Chang C., 2003. Pygostyle-like structure from *Beipiaosaurus* (Theropoda, Therizinosauroidea) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China // Acta Geologica Sinica. V. 77. № 3. P. 294–298.

Xu X., Norell M.A., Kuang X., Wang X., Zhao Q., Jia C., 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence

for protofeathers in tyrannosauroids // Nature. V. 431. № 7009. P. 680–684.

Xu X., Norell M.A., Wang X.-L., Makovicky P.J., Wu X.-C., 2002. A basal troodontid from the early Cretaceous of China // Nature. V. 415. № 6873. P. 780–784.

Xu X., Zhao Z., Clark J.M., 2001. A new therizinosaur from the Lower Jurassic Lower Lufeng Formation of Yunnan, China // J. of Vertebrate Paleontology. V. 21. № 3. P. 477–483.

Xu X., Zhou Z., Wang X., Kuang X., Zhang F., Du X., 2003. Fourwinged dinosaurs from China // Nature. V. 421. № 6921. P. 335–340.

Xu X., Zhang F., 2005. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus // Naturwissenschaften. V. 92. № 4. S. 173–177.

Zhang F., Zhou Z., 2004. Leg feathers in an Early Cretaceous bird // Nature. V. 431. № 7011. P. 925. – 2004a. Leg feathers in early birds and their implications // Sixth International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. Quillan, France. Abstracts. Musée des Dinosaures, Espéraza, France. P. 63.

Zhang F., Hou L., Quyang L., 1998. Osteological microstructure of *Confuciusornis*: preliminary report // Vertebrata PalAsiatica. V. 36. № 2. P. 126–135.

Zhou Z., 2004. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence // Naturwissenschaften. V. 91. № 9. S. 455–471.

Zhou Z., Barrett P.M., Hitton J., 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem // Nature. V. 421. № 6925. P. 807–814.

Zhou Z., Hou L., 1998. *Confuciusornis* and the early evolution of birds // Vertebrata PalAsiatica. V. 36. № 2. P. 136–146.

Zhou Z., Zhang F., 2003. *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution // Naturwissenschaften. V. 90. № 5. P. 220–225. – 2004. Mesozoic birds of China: an introduction and review // Acta Zoologica Sinica. V. 50. № 4. P. 913–920.

PARALLEL EVOLUTION OF THEROPOD DINOSAURS AND BIRDS

E. N. Kurochkin

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

In recent years, the hypothesis of an origin of birds from theropod dinosaurs has been widely spread. Direct sisterly relations between theropods and birds are established based on such casual and formal synapomorphies, as the number of tail vertebrae, relative length of the humerus, flatness of the dorsal edge of the pubis, etc. In essence, this hypothesis is developed on such characters (recognized as homologies), as feathers, furcula, uncinate processes, pygostyle, double-condyled cranial joint of quadrate, and inverted back pubic bone, which are discovered in various groups of Coelurosauria. Not so long ago, they were considered as apomorphies in birds. Nevertheless, all these characters are mosaically distributed among dromeosaurids, troodontids, oviraptorosaurids, therisinosaurids, and tyrannosaurids. There is no Theropoda group, where they would occur together. This fact testifies to parallelism in the evolution of theropods and birds. Theropod dinosaurs and Sauriurae (Archaeornithes with Enantiornithes) have a number of important system synapomorphies that demonstrate their close relationships. Ornithurine birds do not have such synapomorphies, but their monophyly is established according to a great number of diagnostic characters. The hypothesis of independent origin of Sauriurae and Ornithurae is substantiated. According to this hypothesis, Sauriurae originated from Theropoda in the Jurassic period and Ornithurae from basal Archosauromorpha in the Late Triassic one. Findings of small avian footprints in the upper Triassic and lower Jurassic deposits on different continents support the existence of birds in the Early Mesozoic era.