

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 568.2(591.174)

К ПРОБЛЕМЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛЕТА ПТИЦ: КОМПРОМИССНЫЙ И СИСТЕМНЫЙ ПОДХОДЫ

© 2008 г. Е. Н. Курочкин*, И. А. Богданович**

*Палеонтологический институт РАН, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 123

E-mail: enkur@paleo.ru

**Институт зоологии НАН Украины, 01601 Киев-30, ул. Б. Хмельницкого, 15, Украина

E-mail: ibogdanovich@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.03.2007 г.

На основе эволюционно-морфологического анализа передних и задних конечностей современных и ископаемых птиц предлагается эволюционный сценарий новой компромиссной гипотезы происхождения полета у птиц и тероподных динозавров. Ключевыми адаптациями для обретения полета послужили бипедальность и универсальная анизодактильная стопа. Бипедализм освободил передние конечности от функции опоры и способствовал преобразованию их в крылья при перемещении по ветвям деревьев и при спуске с деревьев. Сильные задние конечности обеспечили на первых этапах возможность взбираться вспрыгиванием на деревья, кусты или возвышения, а анизодактильная стопа обусловила возможность надежной опоры, как на земле, так и на деревьях. Надежная опора на такую стопу привела к редукции хвоста из длинного ряда хвостовых позвонков. При этом для ранних птиц не было необходимости проходить стадию планирования на пути к настоящему полету. Функциональные преобразования передних конечностей в крылья происходили у всех пернатых параллельно и по почти сходному сценарию.

Проблема происхождения полета птиц широко дискутируется со времени открытия археоптериксов. Уже первые гипотезы ее решения оказывались полярными, а именно: гипотеза древесного или “с деревьев вниз” (arboreal или trees down) (Marsh, 1877) и гипотеза бегательного или “с земли вверх” (cursorial или ground up) (Williston, 1879) возникновения полета у птиц. Соответственно таким представлениям трактовалось и происхождение самих птиц – от текодонтов при древесной гипотезе или от бегающих тероподных динозавров при наземной гипотезе. В последние годы, в связи с открытием разнообразных древнейших птиц и оперенных теропод, эта дискуссия еще более обострилась (Shipman, 1998; Chiappe, 1999; Padian *et al.*, 1999; Ji *et al.*, 2001; Feduccia, 2002; Paul, 2002; Prum, 2002, 2003; Witmer, 2002; Homburger, 2003; Xu *et al.*, 2003; Zhou, 2004; Feduccia *et al.*, 2005; Курочкин, 2006).

Нами проводился сравнительно-морфологический и функциональный анализы скелетно-мышечной системы локомоторного аппарата около 70 видов птиц различных экологических групп (Курочкин, 1971; Богданович, 1997). На этой основе мы попытались приложить полученные данные для определения возможных функционально-морфологических закономерностей формирования адаптаций в эволюции задних и передних конечностей у птиц и их предков в связи с происхождением полета, используя собственные данные по современным птицам и учитывая обшир-

ный палеонтологический материал, не всегда достаточно анализирувавшийся с функциональных позиций.

КРАТКИЙ ОБЗОР ГИПОТЕЗ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПОЛЕТА

Обстоятельный обзор всех взглядов на происхождение полета выполнен в книгах Шипман (Shipman, 1998) и Поля (Paul, 2002). Проблема происхождения полета принципиально связана с проблемой происхождения птиц. Сейчас обсуждаются две основные гипотезы происхождения птиц: от юрских тероподных динозавров или от триасовых архозавроморф. Причем, динозавровая гипотеза заняла доминирующее положение и многим кажется завершенной теорией. В рамках этой гипотезы полет птиц сформировался через быстрый бег наземных теропод, последующее подпрыгивание, затем планирование, которое, в конце концов, привело к полету птиц (Ostrom, 1976, 1979, 1997; Caple *et al.*, 1983; Muller, Streicher, 1989; Padian, Chiappe, 1998a, b; Czerkas *et al.*, 2002).

Неожиданную версию наземной гипотезы выдвинул Диал (Dial, 2003b). Наблюдая кекликов, взбравшихся по наклонной плоскости, он отметил, что, при увеличении угла склона, они начинали махать крыльями и тогда успешно продвигались вверх даже по практически вертикальной плоскости. Особенно это было характерно для птенцов. Так и предки птиц, взбравшись бегом по

склонам, могли помогать пропульсии движения, махая передними лапами, из которых позднее и развились крылья с соответствующим оперением. Такая версия обретения полета получила широкую поддержку. В некоторой степени она соответствует и логике наших рассуждений, развиваемых далее.

По классической древесной гипотезе триасовые архозавроморфные предки птиц забирались на деревья, обхватывая их когтистыми лапами, откуда стали спускаться, планируя, и впоследствии от планирования перешли к полету (Heilmann, 1926; Bock, 1965, 1986; Tarsitano, Hecht, 1980; Feduccia, 1999; Martin, 2004). По другой версии древесной гипотезы полет птиц оформился через планирование дромеозаврид, забиравшихся на деревья (Chatterjee, 1999; Chatterjee, Templin, 2004).

Гарнер с соавт. (Garner *et al.*, 1999) отвергли в чистом виде как наземную (от бега), так и древесную гипотезы происхождения полета. Они предложили гипотезу прыгающего атакующего проависа ("rouncing 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 перья с симметричными опахалами. В последующей эволюции должен был действовать отбор на особей с маховыми перьями аэродинамического подъемного профиля. В исследованиях кладистов основой для построения эволюционной гипотезы служит филогенетическая кладограмма. И у Гарнера с соавт. (Garner *et al.*, 1999) тесная привязка их анализа к кладистической гребенке *Sinosauropteryx*–*Protarchaeopteryx*–*Caudipteryx*–*Archaeopteryx*–*Iberomesornis*–*Enantiornithes*–*Ornithurae* по Джи с соавт. (Ji *et al.*, 1998) не позволила подняться выше простого приложения отдельных известных ископаемых пернатых к сменяющимся стадиям в гипотетической эволюции происхождения полета.

Петерс (Peters, 2002) обоснованно заключил, что лазательные адаптации передних лап несовместимы с последующими летательными. Он выдвинул версию наземной гипотезы происхождения полета через прыжок с возвышенных мест (со скал, обрывов или с деревьев) с последующим планированием и полетом. "Предптица" по его заключениям должна была быть эндотермным, бипедальным, бегающим и оперенным животным.

У всех этих версий древесной гипотезы есть два общих заключения: наличие стадии планирования, предшествовавшей устоявшемуся полету, и общий предок для всех позднейших птиц – позднеюрский археоптерикс из лагерштеттов Баварии.

Оригинальную гипотезу происхождения полета птиц выдвинул Лопарев (1996), анализируя строение таза динозавров и птиц и онтогенез современных птиц. По гипотезе Лопарева полет у ранних форм птиц формировался в прибрежных мелководных биотопах с зарослями надводной растительности. При кормежке на мелководьях для создания тени, эти животные использовали развернутые передние конечности, на которых первичный перьевой покров преобразовался в широкие перья. Скрываясь от хищников, они бежали по воде, синхронно махая передними конечностями. Бег по воде с глиссированием в дальнейшем развился в полет над экраном, в силу развития перьев на передних конечностях, а потом и в транзитный полет (cruising flight). Надо заметить, что гипотезу возникновения "протоптицы" на мелководьях ранее выдвинул Лакаса-Рюиз (Lacasa-Ruiz, 1993), обосновывая возникновение оперения околотовными условиями. Независимо от этих авторов к гипотезе происхождения птиц и их полета в околотовных местообитаниях пришел Савельев (2005), обосновывая ее использованием предками птиц богатых пищевых ресурсов в воде, бега по воде и плавания под водой с помощью передних конечностей, повлекших соответствующую перестройку центральной нервной системы.

До недавних пор сторонники динозавровой гипотезы происхождения птиц упорно отстаивали наземную схему происхождения полета. С открытием древесного летающего "четырёхкрылого" дромеозаврида, *Microaptor gui*, (Xu *et al.*, 2003; Курочкин, 2004), 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, 2006b).

В настоящей статье предлагается компромиссная гипотеза наземно-древесного происхождения полета, обосновываемая системными перестройками локомоторного аппарата и покровов в историческом развитии архозавроморф и ранних пернатых, основанная на морфо-функциональном анализе скелетно-мускульной системы современных птиц и их предков. Разработанная гипотеза одинаково приложима к обретению полета, как птицами, так и тероподными динозаврами, хотя и с некоторыми различиями в каждой из этих групп.

БИПЕДАЛИЗМ

Прежде всего, обращает на себя внимание сочетание у бипедальных теропод и у ряда орнитомимидов динозавров "черт для бега" (cursorial) и длинного тяжелого хвоста (Coombs, 1978). Его функция, как балансира при беге, была определена, например, еще в работе Нопча (Nopsca, 1907)

и с тех пор не оспаривалась. Действительно, у бегущего бипедального животного тяжелый хвост уравнивал переднюю часть наклоненного туловища.

Бипедализм с парасагиттальной постановкой задних конечностей, освободивший передние конечности от функции опоры и позволивший развиваться также прыжковой локомоции (Nopsca, 1907; Carle *et al.*, 1983; Несов, Ярков, 1989), можно принять первичной ключевой адаптацией для специализированной воздушной локомоции птиц. В качестве предпосылки перехода к опоре на задние конечности мог стать вынос головы вверх для лучшей ориентации среди обильной высокой растительности. Если считать, что тероподы и птицы появились в среднем – верхнем триасе (Курочкин, 2006а), то для этого времени характерно наличие не только влажных биотопов с обильной растительностью по периферии тогда еще фактически единой Пангеи, но и открытых аридных пустынных ландшафтов в глубине этого огромного континента (Ясаманов, 1985; Golonka, 2000). В условиях обширных сухих открытых ландшафтов (Ирисов, 1992) и ксерофитных редколесий (Несов, Ярков, 1989), как считают эти авторы, и возникли двуногие предки птиц. Действительно, можно согласиться, что формирование бипедальной локомоции, скорее всего, следует предполагать в открытых ландшафтах, требующих больших скоростей передвижения и преодоления больших расстояний за возможно более короткое время и с меньшими энергетическими затратами, хотя имеющиеся данные свидетельствуют, что двуногость не хуже и не лучше четвероногости (Шмидт-Ниельсен, 1987). Более существенным кажется то, что бипедализм освобождает грудные конечности от функции опоры, нагружая их другими функциями.

ПЕРЕДНИЕ КОНЕЧНОСТИ

Для освобожденных от опоры передних конечностей указывались разные функциональные отправления. Ряд гипотез относительно образа жизни тероподных динозавров приведен в работе Поля (Paul, 1988). В большей или меньшей степени передним конечностям отводилась манипуляционная функция, хотя такие черты как редукция IV и V пальцев и их метакарпалий, а также плотное прилегание оставшихся пальцев друг к другу, наоборот должны были бы существенно ограничивать использование такой лапы для манипуляций. По гипотезе Острома (Ostrom, 1976) передние конечности служили наземным предкам птиц в качестве “ловчих сетей” для насекомых. В этом случае использовались перообразные структуры, которые, вероятно, имелись уже у текодонтных рептилий. Представить захват добычи такой “ловчей сетью” довольно трудно, так как жертва

наоборот выталкивалась бы воздушным потоком, при сведении двух плоскостей вместе. Да и сам Остром (Ostrom, 1997) впоследствии, похоже, от этой идеи отказался. Достаточно убедительная критика этих взглядов представлена Мартином (Martin, 1983), который причину разделения единой локомоторной системы у предков птиц видит в приспособлении к передвижению по деревьям и ветвям посредством прыжка и обхватывания стволов деревьев (leaping and clinging). Приспособление грудных конечностей к лазанию по стволам с обхватыванием их передними лапами трудно представить в качестве преадаптивного к преобразованию в крылья (Peters, 2002), как предполагают сторонники “древесного” происхождения птичьего полета. Для древесных позвоночных характерно формирование хватательной конечности с противопоставлением двух пальцев остальным или только первого пальца (Ковтун, 1984). Один из таких типов конечностей был характерен для древесного триасового *Megalanosaurus* (Renesto, 1994). Учитывая, что пятипалая стопоходящая конечность была исходной для архозавроморфных предков рептилий и птиц, а также сходную функциональную обусловленность ее перестроек (в данном случае у млекопитающих и птиц), можно предположить параллельное в основных чертах развитие морфотипа “древесной” конечности в этих группах, из которого не возникло крыла.

Тенденции перестроек передней конечности в птичье крыло представляются нам иными. Хорошим образцом переходного состояния может служить таковое у *Protoavis*, описанного из позднего триаса США (Chatterjee, 1991, 1999). Прежде всего, заметим, что для осуществления машущего направленного полета только длинных маховых с аэродинамическим профилем недостаточно. После маха вниз, крыло должно быть поднято вверх, хотя бы немного выше спины. Такой подъем становится возможным лишь при соответствующей ориентации гленоида коракоидо-лопаточного сустава. У археоптерикса и даже у конфуциусорнисов ориентация гленоидной впадины не позволяла поднимать крыло выше спины (Senter, 2006). Но у протоависа, хотя он по нашим заключениям и не был способен летать, строение коракоидно-лопаточного сочленения позволяло вынос плеча выше спины (собств. наблюдения). В кисти протоависа наблюдаются редукция числа пальцев до трех, начальное срастание 3-й и 4-й метакарпалий и частичное срастание метакарпалий с карпaliaми (рис. 1). При этом сгибание и разгибание в запястном суставе переводится в плоскость кисти. Формирование подобных особенностей строения кисти, на наш взгляд, не могло быть связано с прохождением этой конечностью древесной (“лазающей”) стадии, хотя Чаттерджи (Chatterjee, 1999) обосновывает именно такую стадию лаза-

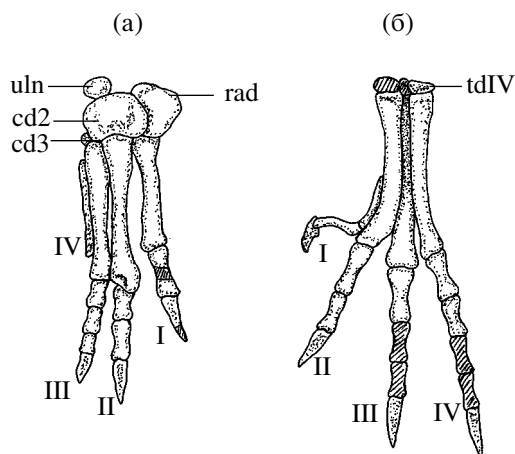


Рис. 1. Кисть (а) и стопа (б) протоптицы *Protoavis texensis* (Chatterjee, 1995, с изменениями): cd2 и cd3 – carpale distale 2 и 3, rad – radiale, uln – ulnare, tdIV – tarsale distale IV, I–IV – пальцы.

ния по стволам у манираптор с использованием удлинённых передних конечностей при опоре на жесткий хвост. Характер сочленения коракоида и лопатки у протоптицы указывает на вероятное развитие *m. supracoracoideus* – надкоракоидного мускула (Chatterjee, 1995, 1999; Kurochkin, 1995; Курочкин, 2001), традиционно считавшегося поднимателем передней конечности при взмахе вверх. Однако экспериментально и электромиографически установлено, что основная функция надкоракоидного мускула – быстрая супинация плеча и всего крыла в начальной фазе подъема крыла вверх (Ostrom, 1997; Ostrom *et al.*, 1999).

ЗАДНЯЯ КОНЕЧНОСТЬ И ХВОСТ

В период становления двуногой локомоции, сопровождавшейся изменением позы животных и редукцией передних конечностей, происходил сдвиг общего центра тяжести тела в каудальном направлении. В этих условиях тяжелый жесткий хвост на первых этапах в дополнение к изначальной функции балансира мог исполнять роль факкультативной опоры. Это существенно облегчало бы сохранение равновесия при переводе всего туловища в вертикальное положение и опоре на направленные вперед пальцы лап при общем удлинении задних конечностей и частичной редукции пальцев. Мы считаем, что дальнейший прогресс в направлении к орнитоморфным птицам был связан с совершенствованием опорной функции стопы, через развитие анизодактилии (Богданович, 2000). Данные по протоптице определенным образом подтверждают такую гипотезу. Для его стопы характерно хорошее развитие I пальца, который противопоставлен трем передним и расположен на одном уровне с ними (рис. 1). Следовательно, для уровня протоптицы

характерна анизодактилия (три пальца направлены вперед, один назад), что принципиально важно, так как противопоставленность I пальца на первых этапах бипедальной локомоции увеличивала статическую устойчивость животного и разгружала хвост, обуславливая возможность его редукции. Редукцию хвоста, как излишнего противовеса при беге предков птиц по склонам гор предполагал, в частности, Ирисов (1992).

Еще Дементьев (1940) указывал, что задняя конечность птиц с исходно анизодактильной стопой генерально более приспособлена к ходьбе, чем к лазанию. Но противопоставленность хотя бы одного хорошо развитого пальца создает возможность выполнения и обхватывающей функции. Поэтому современные птицы с исходной анизодактильной стопой достаточно уверенно передвигаются и по земле, и по ветвям. То есть, именно этот тип стопы обладает определенным универсализмом.

На нижние ветви гипотетическая “предптица” могла запрыгивать с земли, как это делают (до полуметра метров, не взлетая) краксы – наиболее примитивные курообразные (Bent, 1932) и многие другие представители этого генерализованного отряда – индейки, цесарки, фазаны, дикие куры (собств. наблюдения), когда взбираются на деревья для ночевки. Надо заметить, что прыжки на деревья или возвышения по пути происхождения полета выводились и ранее (Дементьев, 1940; Cowen, Lipps, 1982; Carle *et al.*, 1983; Несов, Ярков, 1989), но об исходной анизодактилии никто не свидетельствовал. По аналогии с современными птицами логично предположить, что маневренный бег по земле, прыжки по ветвям и особенно прыжки при спуске вниз сопровождались для поддержания равновесия машущими и трепещущими (flattering) движениями передних конечностей, при этом важно, что они работали синхронно (Long *et al.*, 2003). Возможно, что на дистальных сегментах передних конечностей у предков птиц уже появились удлинённые контурные перья, развившиеся в качестве демонстрационных брачных структур, подобно таковым у каудиптерикса (*Caudipteryx*) или у протархеоптерикса (*Protarchaeopteryx*) из раннего мела Китая (Ji *et al.*, 1998, 2001).

Анизодактильная лапа во многом должна была задать направление дальнейшей эволюции у бипедальных предков настоящих птиц (и уже птиц). Такая эксаптация обеспечила способность стабильно передвигаться по земле и уверенно держаться на ветвях деревьев без использования хвоста из длинного ряда позвонков в качестве балансира. Следующие палеонтологические данные верифицируют такую гипотезу. Уже у ранне-меловых китайских орнитур (*Yixianornis*, *Archaeorhynchus*, *Hongshanornis*, *Gansus*) хвостовой отдел

представлен рядом из 5–7 коротких свободных позвонков и короткого пигостилья, уплощенного медиолатерально, а I палец лапы отчетливо противопоставлен остальным, так что первая метатарзалия даже заходит на плантарную сторону плюсны (*Gansus*, *Liaoningornis*, *Yanornis*, *Yixianornis*) (Hou, 1997; Zhou, Zhang, 2001, 2005, 2006b; You *et al.*, 2006). Отметим, что следы поздне триасовых птиц из Аргентины (Melhor *et al.*, 2002), отпечатаны уже полностью анизодактильными лапами.

У теропод, археоптерикса и у энантиорнисов эволюция задних конечностей и хвоста шла иными путями. У теропод, в частности у дромеозаврид (Norell, Makovicky, 1997), не произошло противопоставления I пальца, он только несколько сдвинут медиально и при этом высоко поднят проксимально. Даже у, скорее всего, летающего *Microaptor 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. На самом деле полного его противопоставления у археоптериксов не происходит (рис. 2). Первая метатарзалия у них лежит на медиальной поверхности второй метатарзалии, вследствие чего I палец лапы был направлен медиально и мог только немного отводиться назад (Maug *et al.*, 2005, 2007; наблюдения авторов). Поэтому оперенные тероподы и археоптерикс не смогли избавиться от длинного хвоста, он был им необходим как балансир при неустойчивости на трех передних пальцах лапы при наземной локомоции и при передвижении по деревьям. Скорее всего, по этой же причине у них на крыльях сохранялись длинные пальцы с большими изогнутыми когтями, использовавшиеся для цепляния при передвижении по ветвям деревьев. Именно такую функцию крыловых пальцев подтверждают укороченные проксимальные фаланги крыловых пальцев и направленность их когтей наружу у конфуциусорнисов (Zhou, Farlow, 2001) и у археоптериксов. Такая направленность когтей на пальцах крыла всегда смущала исследователей, поскольку в подобной ориентации они не адаптивны для лазания по вертикальным стволам с обхватыванием их передними конечностями. Но она будет выглядеть естественно, если принять, что они служили для цепляния за окружающие ветки, расставленными в стороны передними конечностями. Данное предположение подтверждается наружной ориентацией изогнутости когтей на аллюлярном и большом пальцах крыла у птенцов гоацина (*Opisthocomus*), которые лазают, цепляясь за ветки деревьев расставленными в стороны крыльями (Heilmann, 1926). Примечательно, что уже у раннемеловых орнитурных птиц (*Ambiortus*, *Yixianornis*, *Archaeorhynchus*, *Hongshanornis*) когтевые фаланги на пальцах крыльев были

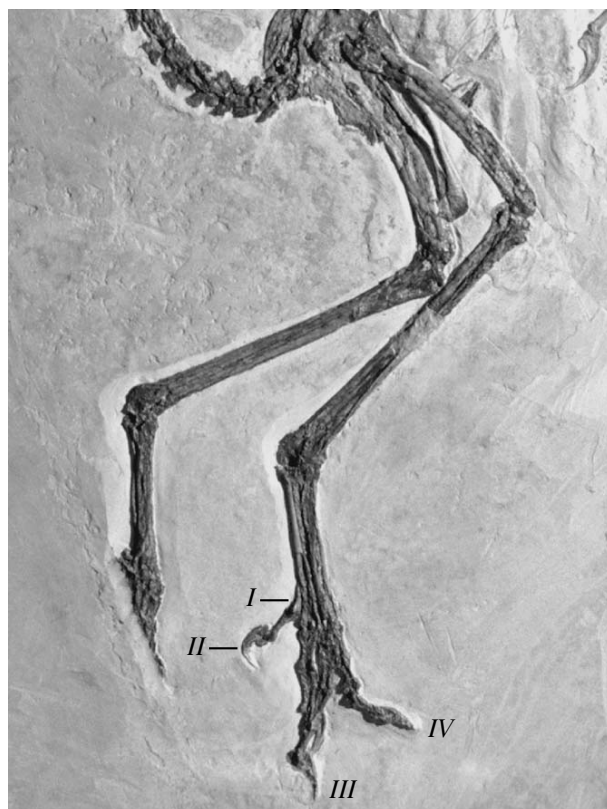


Рис. 2. Зольнгофенский экземпляр археоптерикса: стрелки к правой лапе – первая метатарзалия и первый палец, сдвинутые на медиальную сторону, I–IV – пальцы.

маленькими и только слегка изогнутыми (Курочкин, 1982; Kurochkin, 1999; Zhou, Zhang, 2005, 2006a).

У раннемеловых энантиорнитид из Испании и Китая наблюдаются разные состояния хвостового отдела позвоночника и I пальца (hallux) лапы. Иберомезорнис (*Iberomesornis*) из нижнего мела Испании имел 8 довольно широких и удлиненных свободных хвостовых позвонков, огромный и длинный пигостиль, расширенный и плоский с вентральной стороны, составленный 10–15 слитыми позвонками, и hallux, направленный медиально, но способный обращаться назад (Sanz, Bonaparte, 1992; Sereno, 2000). У раннемелового конкорниса (*Concornis*) из Испании первая метатарзалия лежит на медиальной стороне второй метатарзалии и форма проксимальной суставной поверхности I пальца свидетельствует об ограниченной возможности его полного обращения назад (Sanz, Buscalioni, 1992; наблюдения авторов); от хвостовых позвонков у него сохранились только два первых свободных позвонка, что не позволяет оценить общее строение хвостового отдела. У маленького (длина черепа 2 см) энантиорниса *Dalingheornis* из формации Исянь, Ляонин, Китай,

хвост представлен длинным рядом из 20 позвонков, длиной около 2 см, а I и II пальцы были ориентированы медиально (Zhang *et al.*, 2006). Другой маленький китайский энанциорнитид – катайорнис (*Cathayornis*) имел 8 относительно крупных хвостовых позвонков и удлинённый (15 мм) пигостиль, дорсовентрально уплощенный и с широким раздвоенным основанием (Zhou, 1995). К сожалению, строение его лапы остается непонятным, так как фаланги пальцев лапы расчленены и разбросаны. У мелких и крупных энанциорнитидов из нижнего мела Китая, для которых известна дистальная часть задней конечности (*Protopteryx*, *Sinornis*, *Eoenantiornis*, *Vescornis*), первая метатарзалия лежит на медиальной стороне второй метатарзалии, что свидетельствует о неполном обращении hallux назад (Zhang, Zhou, 2000; Sereno *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2004; Zhou *et al.*, 2005). У современных орнитоморфных птиц первая метатарзалия лежит в большинстве случаев на медиоплантарном крае второй метатарзалии. Следовательно, у энанциорнитид число свободных хвостовых позвонков сокращено до 5–8, но они имеют крупные размеры, расширены и удлинены, а хвост венчает мощный, дорсовентрально уплощенный и длинный пигостиль. Это заставляет считать, что хвост у них был довольно тяжелым, не веерообразным, а удлинённым, и хвостовые перья сидели на нем в последовательных сериях, по крайней мере, на дистальной половине хвоста. Таким образом, в лапе раннемеловых энанциорнитидов I палец был не полностью противопоставлен остальным пальцам, а структура хвоста, по крайней мере, наполовину была сходна с таковой у археоптерикса. Строение хвоста у позднемеловых энанциорнитидов неизвестно. Лишь для нанантиуса (*Nanantius*) из верхнего мела Монголии предполагается рудимент пигостиля в виде короткого палочковидного образования (Kurochkin, 1996). Возможно, что к позднему мелу длинный хвост из позвонков у энанциорнитидов редуцировался уже почти полностью.

На эволюцию хвоста от удлинённой листовидной к укороченной веерообразной структуре повлияли и аэродинамические основания. Как показали Гейтси и Диал (Gatesy, Dial, 1996), веерообразный хвост современных птиц при прочих равных условиях (вес, площадь поверхности) создает в разы большую подъемную силу, чем удлинённый листовидный хвост, подобный таковому археоптерикса. Они же (Gatesy, Dial, 1996) разработали концепцию о трех локомоторных модулях – передних конечностях, задних конечностях и хвоста, которые отличают летающих птиц от одномодульной конструкции их наземных бипедальных предков. Но они считают, что каждая из птичьих модульных систем эволюционировала самостоятельно. В отличие от них, мы связываем эволю-

цию этих трех модулей в тесной корреляции друг с другом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, выдвигаемая схема морфо-экологической эволюции предков птиц предусматривает предшествующую наземную их специализацию, бипедализм, формирование прыжка снизу (с земли) – вверх на ветви деревьев или на кусты, передвижение по ветвям прыжками и спуск вниз посредством трепещущего парашютирования (рис. 3). Использование ног и для наземной, и для древесной локомоции у предков птиц стабилизировало их функциональный универсализм, выраженный в анизодактильном строении лапы и сильных комплексах седалищно-бедренных мышц и мышц голенной группы, разгибающих цевку.

Остается выдвинуть причины, заставившие архозавроморфных предков птиц подняться на деревья. Скорее всего, это были не трофические посылки к освоению новой экологической ниши, а стремление избежать наземных хищников, обезопасить себя от них во время ночевки и отдыха или даже начать строить гнезда на деревьях или кустах, что более безопасно, чем на земле (Bock, 1986; Несов, Ярков, 1989; Dial, 2003a). 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. Освоение новых трофических ниш пришло уже позднее, после возникновения настоящего полета.

Высший уровень освоения воздушной среды – активный полет также был реализован через развитие на передних конечностях сплошной перепонки в двух группах позвоночных: у птерозавров и летучих мышей. Но следует заметить, что в обеих группах за это “заплачено” выраженной редукцией аппарата наземной локомоции. Например, в одном из семейств рукокрылых (у подковоносовых) из 22% суммарной массы (от массы тела) мышц передних и задних конечностей 19.7% приходится на мышцы передних конечностей, и только 2.3% на задние конечности (Ковтун, 1984). Рукокрылые практически утратили способность к передвижению по земле. У некоторых птерозавров она сохранялась (Padian, 1983), но скелет их задних конечностей несоразмерно мал по сравнению с таковым передних.

Появление перообразных образований определило иную стратегию развития локомоторного аппарата у предков птиц. Крыло, вершину которого образовывали подвижные раздвинутые пе-

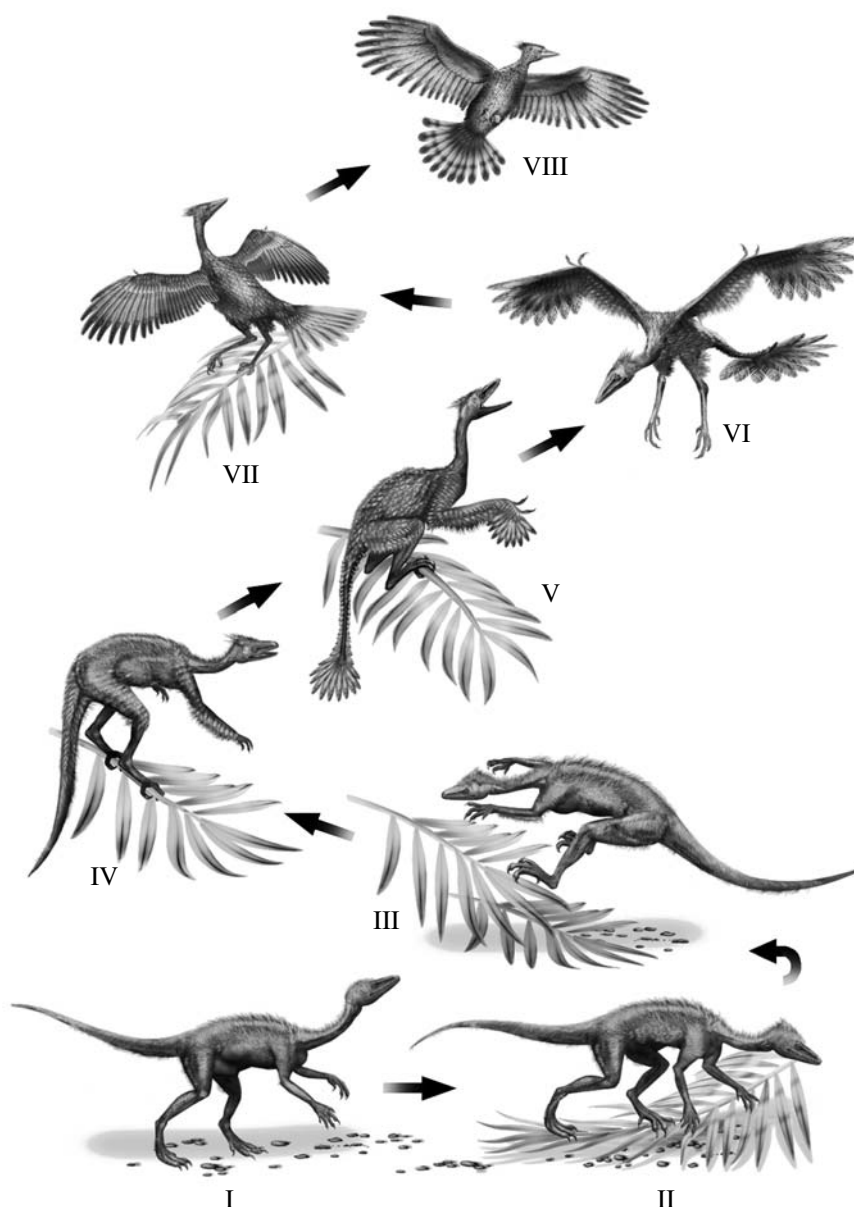


Рис. 3. Последовательность гипотетических стадий обретения полета настоящими птицами: I – бипедальный наземный архозавроморф, II – возникновение анизодактилии, III – запрыгивание на нижние ветви деревьев и кустов, IV – надежная посадка на ветвях при окончательном формировании анизодактилии и начальной редукции длинного хвоста, V и VI – возникновение перьев с симметричными опахалами на дистальных сегментах хвоста и передних конечностей при брачных демонстрациях и парашютировании, VII – формирование асимметричных перьев на передних конечностях и редукция длинного хвоста, VIII – формирование настоящего полета у орнитуроморфных птиц. Рис. О. Ореховой-Соколовой.

рья (разрезная вершина), 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; Александер, 1970). Но откуда и почему на дистальных сегментах передних конечностей и хвоста возникло первичное оперение с симметричными опахалами у предков птиц и у те-

роподных динозавров? Вслед за Ковен и Липпс (Cowen, Lipps, 1982) мы считаем, что такое оперение могло сформироваться у них в качестве демонстрационных структур брачного поведения. Это новоприобретение оказалось очень удачным и для балансирования при передвижении по ветвям деревьев или кустарников. Полет, зарождавшийся на деревьях из порхающих движений первично оперенных передних конечностей, возмож-

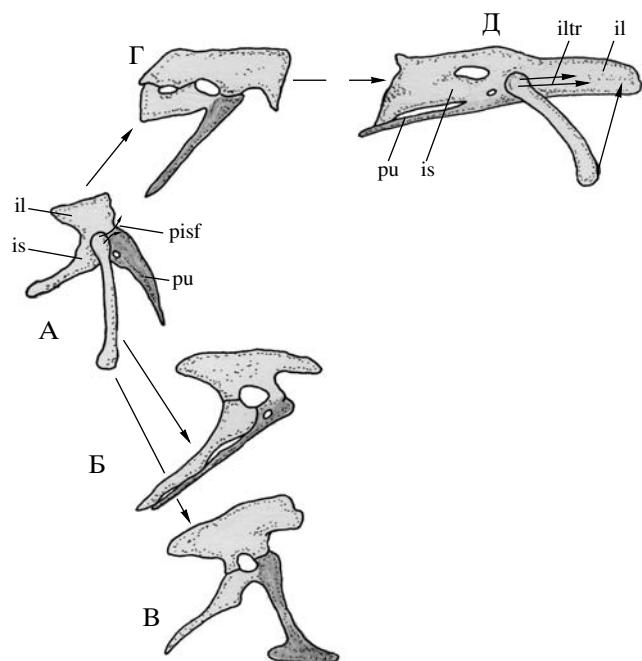


Рис. 4. Таз: А – *Ornithosuchus* (Walker, 1977), Б – триасовый птицетазовый динозавр *Fabrosaurus* (Thulborn, 1972), В – теропод *Tyrannosaurus* (Ромер, Парсонс, 1992), Г – протоавис *Protoavis* (Chatterjee, 1995), Д – современный крак *Crax*: il – ilium, iltr – mm. iliotrochanterici, is – ischium, pif – m. puboischiofemoralis, pu – pubis. Стрелки – три независимые эволюционные линии от архозавроморф (А) к птицетазовым динозаврам (Б), ящеротазовым динозаврам (В) и к орнитоморфам (Г, Д).

но, не столь значительно “оттягивал” мышечную массу от альтернативной системы задних конечностей (как это происходило при сплошной летательной перепонке у рукокрылых), что благоприятствовало дальнейшему параллельному совершенствованию обеих систем. Здесь необходимо заметить, что у раннемеловых орнитоморфных птиц летательное оперение на задних конечностях неизвестно. Но у летающих дромеозавров, у энантиорнисов и у археоптерикса на задних конечностях были развиты перья, которые увеличивали общую площадь летательной поверхности (Feduccia, 1999; Xu *et al.*, 2003; Christiansen, Bonde, 2004; Zhang, Zhou, 2004; Xu, Zang, 2005; Longrich, 2006). Эмбриологические исследования птиц показывают, что стопа и кисть прекращают развитие как пятипалые (в результате слияния скелетных элементов) примерно на одном этапе (Ковтун и др., 2003), что также может свидетельствовать о сравнительно синхронной специализации модулей передних и задних конечностей в эволюции веерохвостых птиц. И хотя среди современных птиц при узкой специализации к нырянию или полету отмечаются полярные величины отношений между массой передних и задних

конечностей, для представителей одной из наиболее генерализованных групп – отряда курообразных – характерен определенный паритет между этими показателями (Потапов, 1985; Сыч, 1985; Богданович, 1997).

Предполагается, что начальный этап эволюции от архозавроморфных предков был пройден сходно для птиц и ящеротазовых динозавров (Romer, 1923; Walker, 1977; Курочкин, 2006а), что иллюстрирует в частности каудовентральная ориентация pubis. Для тех и других вероятными предками были разные группы орнитозухид, среди которых рано сформировалась бипедальность.

Из предлагаемой нами цепочки дальнейших эволюционных событий, определивших специфику филогенетической линии орнитоморфных птиц, вполне вероятным представляется следующее. Редукция хвоста и наращивание грудной мускулатуры обусловили краниальное смещение центра тяжести. Одним из способов восстановления его оптимального положения (у птиц он располагается над коленным суставом и опорной стопой) стало изменение основной позиции бедра. В отличие от текодонтот и динозавров, бедро птиц ориентировано горизонтальнее, на что без рассмотрения причин такого различия указывалось ранее (Walker, 1977; Chiappe, 1995) и функционально объяснялось Гейтси (Gatesy, 1990) необходимостью выноса лапы под центр массы. Почти горизонтальное положение бедренных костей обуславливает необходимость их большей абдукции для отведения в стороны от тела (“обхождения” тела с боков), а также требует усиления мышц, ограничивающих протракцию–супинацию бедра для предупреждения “проваливания” тела между коленными суставами. Супинация (вращение наружу) бедренной кости одновременно с его протракцией (движением вперед) – один из механизмов, обеспечивающих приведение опорной стопы к проекции центра тяжести для сохранения равновесия в фазе опоры на одну конечность (Stolpe, 1932; Hutchinson, Gatesy, 2000). Протракцию бедра контролируют мощные заднебедренные мышцы (ретракторы бедра по основной своей функции), сходные у птиц и других бипедальных архозавров. Что касается ограничения супинации, то решением задачи для птиц послужила дорсальная миграция mm. iliotrochanterici по латеральной поверхности головки бедра и общее их усиление (у большинства птиц их три) (рис. 4). Эти мышцы гомологизируются с m. iliofemoralis и mm. puboischiofemorale у текодонтот и динозавров (Hutchinson, Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001). У птиц их перемещение (краниально или дорсокраниально соответственно) и усиление привело к увеличению преацетабулярного отдела подвздошной кости, характерному уже для протоависа (рис. 4). Увеличение этой части подвздошной кости некоторые исследователи связывают с супинаторной и про-

тракторной функцией *mm. ilirotrochanterici* при качательных движениях бедра во время бега (Hutchinson, 2001). Однако их топография и внутренняя архитектура у современных птиц (сложноперистая структура с небольшой длиной волокон и значительным углом перистости), а также результаты электромиографии, определяют эти мышцы как пронаторы или разгибатели бедра при поворотах и как стабилизаторы бедра в статике (Gatesy, 1999; Hutchinson, Gatesy, 2000), а основную функцию – для ограничения супинации (Сыч и др., 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор существующих гипотез происхождения полета и морфо-функциональный анализ наземной и воздушной локомоции птиц, так же как их локомоторного аппарата, позволяют сформулировать компромиссную гипотезу происхождения полета, сочетающую отдельные элементы различных версий “наземной” и “древесной” гипотез с новыми оригинальными выводами и доказательствами. Эта гипотеза основана на системном подходе в оценке скоррелированных эволюционных изменений в локомоторной системе и покровах у предков пернатых. От “наземной” гипотезы в чистом виде принимается только бипедальность, как ключевая адаптация, освободившая передние конечности от функции опоры. В отличие от “древесной” гипотезы в чистом виде, доказывающей переход предков птиц на деревья не через лазание по стволам с цеплянием и обхватом их передними конечностями, а через вспрыгивание на нижние и следующие ветви с использованием опоры на задние конечности. У предков настоящих птиц это стало возможным благодаря раннему появлению анизодактильной лапы и истинного интертарзального пяточного сустава, обеспечившими надежную опору, как на земной поверхности, так и на насестах с плотным их обхватыванием с помощью полностью противопоставленного I пальца. Передние конечности в таком аспекте сохраняли свободу машущих движений для балансирования и для формирования машущего крыла при спуске с деревьев. Анизодактильная лапа, дававшая надежную опору на 4 расставленных пальца, послужила основанием для редукции длинного хвоста из ряда позвонков, использовавшегося ранними птицами для поддержания равновесия при наземной и древесной локомоции. Подобный эволюционный сценарий исключает необходимость планирующей стадии на пути к машущему полету, поскольку крыло и аэродинамическая эволюция его оперенности формируются через балансирование передними конечностями при прыжках на ветви и через трепещущий спуск сверху – вниз.

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

Экологическая сторона нашей гипотезы заставляет задуматься: в каких условиях и почему происходили запрыгивание на деревья или кустарники, балансирование с помощью первичных крыльев и спуск вниз посредством трепещущего махания крыльями, а не планирования? В триасовом и в юрском периодах в кустарниковой и древесной растительности господствовали разнообразные голосеменные – хвойные, беннеттитовые, птеридоспермовые, саговниковые, гнетовые и гинкговые. Многие из них характеризуются густым ветвлением или оперением от самого уровня земли и плотным размещением мутовок ветвей вдоль стволов (Тахтаджян, 1956). На такие деревья и кусты залезать вдоль стволов весьма затруднительно, а проще запрыгивать на выступающие по периферии ветви или перья, так же как и прыжками перемещаться по таким растениям выше. Можно попутно заметить, что на таких густых ветвях, очевидно, было легко строить примитивные гнезда, располагая их к тому же весьма скрытно. А хвойные, гинкговые и гнетовые предоставляли также богатый ассортимент питательных семян и плодов. При спуске вниз спрыгивание по тем же ветвям представляется уже менее рациональным, а планирование на зачатках крыльев невозможным, да и неудобным, если деревья растут слишком густо. Наиболее подходящим путем в такой ситуации представляется почти вертикальное трепещущее парашютирование, с машущими движениями передних конечностей – зачатков крыльев. При этом такие крылья должны были работать с активным взмахом вверх и назад, что способствовало прогрессивному развитию *m. supracoracoideus*. Таков экологический и даже еще один функциональный аспекты предлагаемой гипотезы происхождения полета у настоящих веерохвостых птиц.

У тероподных динозавров противопоставления I пальца лапы не произошло, как и у их потомков археоптериксов и микрорапторов. Это не позволило им освободиться от длинного хвоста из позвонков, так как подобная лапа не обеспечива-

ла надежной опоры ни на ветвях, ни при приземлении. Поэтому они не смогли перейти к настоящему полету, только некоторые стали хорошими планерами, у которых общая площадь несущей поверхности увеличилась за счет плоскостей из перьев на задних конечностях и на хвосте. У их вероятных потомков – энантиорнисов I палец у большинства форм не был полностью противопоставлен, а хвост остался удлинненным за счет крупных вытянутых свободных хвостовых позвонков и длинного мощного пигостиля, на котором перья сидели последовательно, а не веером.

Авторы благодарят Л.П. Татаринова и Н.В. Зеленкова (Палеонтологический институт РАН), А.Н. Кузнецова (Зоологический музей МГУ), художника О. Орехову-Соколову за художественное воплощение нашей гипотезы.

Исследования поддержаны грантами РФФИ 04-04-48829 и Президента РФ для Ведущей научной школы НШ-6829.2006.4, а также Программой № 18 Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александр Р. Биомеханика. М.: Мир, 1970. 339 с.
- Богданович И.А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных и других Курообразных (Tetraonidae, Galliformes). Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоологии. 1997. Отд. вып. № 3. 152 с.
- Богданович И.А. Трансформация стопы в ранней эволюции птиц // Вестн. зоологии. 2000. Т. 34. № 4–5. С. 123–127.
- Дементьев Г.П. Птицы. Руководство по зоологии. Т. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 856 с.
- Ирисов Э.А. Новая гипотеза о происхождении птиц // Рус. орнитол. журн. 1992. Т. 1. № 1. С. 51–56.
- Ковтун М.Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев: Наук. думка, 1984. 304 с.
- Ковтун М.Ф., Шатковська О.В., Шатковский Ю.В. Становлення нагніздного типу розвитку птахів // Вестн. зоологии. 2003. Т. 37. № 2. С. 51–59.
- Курочкин Е.Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных. Проблемы орнитологии, 1970. М.: ВИНТИ, 1971. С. 94–135.
- Курочкин Е.Н. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. № 2. С. 452–455.
- Курочкин Е.Н. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков / Под ред. Курочкина Е.Н., Рахимова И.И. Казань: Изд-во МАГАРИФ, 2001. С. 68–96.
- Курочкин Е.Н. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // Природа. 2004. № 5. С. 3–12.
- Курочкин Е.Н. Базальная диверсификация пернатых // Эволюция биосферы и биоразнообразия / Под ред. Рожнова С.В. М.: Тов-во науч. изд-й КМК, 2006а. С. 219–232.
- Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006б. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Лопарев С.А. Возможное адаптивное значение открытого таза птиц и новая гипотеза происхождения полета // Беркут. 1996. Т. 5. Вып. 2. С. 216–230.
- Несов Л.А., Ярков А.А. Новые птицы мела-палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 197. С. 78–97.
- Потанов Р.Л. Отряд Курообразные (Galliformes). Ч. 2. Семейство Тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 637 с.
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. 357 с.
- Савельев С.А. Происхождение мозга. М.: ВЕДИ, 2005. 368 с.
- Сыч В.Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц. Киев: Наук. думка, 1985. 171 с.
- Сыч В.Ф., Мороз В.Ф., Богданович И.А. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоологии. 1985. № 3. С. 79–81.
- Тахтаджян А.Л. Высшие растения. Т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
- Шишкин М.А. О Сергее Викторовиче Мейене: фрагменты памяти и размышления об эволюции // Памяти Сергея Викторовича Мейена (К 70-летию со дня рождения) / Под ред. Ахметьева М.А., Герман А.Б. М.: ГЕОС, 2005. С. 34–45.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Якоби В.Э. Механизация и автоматика крыла птиц // Механизмы полета и ориентации птиц / По ред. Клейненберга С.Е. М.: Наука, 1966. С. 27–50.
- Ясаманов Н.А. Популярная палеогеография. М.: Недра, 1985. 136 с.
- Bent A.C. Life histories of North American gallinaceous birds. Family cracidae // Bull. U. S. Nat. Mus. 1932. V. 162. 345 p.
- Bock W.J. The role of adaptive mechanisms in the evolution of higher levels of organization // Syst. Zool. 1965. V. 14. P. 272–287.
- Bock W.J. The arboreal origin of avian flight // Memoirs Calif. Acad. Sci. 1986. № 8. P. 57–72.
- Caple G., Balda R.P., Wills W.R. The physics of leaping animals and the evolution of preflight // American Naturalist. 1983. V. 121. № 4. P. 455–476.
- Chatterjee S. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Phil. Trans. R. Soc. L. Ser. B. 1991. V. 332. № 1265. P. 277–346.
- Chatterjee S. The Triassic bird *Protoavis* // Archaeopteryx. 1995. № 13. P. 15–31.
- Chatterjee S. *Protoavis* and the early evolution of birds // Palaeontographica. 1999. 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 I.L. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2004. P. 251–281.
- Chiappe L.M. The first 85 million years of avian evolution // Nature. 1995. V. 378. P. 349–355.
- Chiappe L.M. Early avian evolution: roundtable report // Smiths. Contribs Paleobiol. 1999. № 89. P. 335–340.
- Christiansen P., Bonde N. Body plumage in *Archaeopteryx*: A review and new evidence from the Berlin specimen // Comptes Rendus Palevol. 2004. V. 3. P. 99–118.
- Coombs W.P., Jr. Theoretical aspects of cursorial adaptation in dinosaurs // Quart. Rev. Biol. 1978. V. 53. № 4. P. 393–418.
- Cowen R., Lipps J.H. An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds // Third North American Paleontol. Conv., Proceedings. V. 1. Quebec: Univ. de Montreal, 1982. P. 109–112.
- Czerkas S.A., Zhang D., Li J., Li Y. Flying Dromeosaurs // Dinosaur Museum J. 2002. V. 1. P. 97–126.
- Dial K.P. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight // Auk. 2003a. V. 120. P. 941–952.
- Dial K.P. Wing-assisted incline running and the evolution of flight // 2003b. Science. V. 299. P. 402–404.
- Feduccia A. The origin and evolution of birds. N. Haven; L.: Yale Univ. Press, 1999. 466 p.
- Feduccia A. Birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem // Auk. 2002. V. 119. P. 1187–1201.
- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe J.R. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // J. Morphol. 2005. V. 266. P. 125–166.
- Garner J.P., Taylor G.K., Thomas L.R. On the origins of birds: the sequence of characters acquisition in the evolution of avian flight // Proc. Royal Soc., L. Ser. B. 1999. V. 266. P. 1259–1266.
- Gatesy S.M. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion // Paleobiology. 1990. V. 16. P. 170–186.
- Gatesy S.M. Guineafowl hind limb function. II: Electromyographic analysis and motor pattern evolution // J. Morphol. 1999. V. 240. P. 127–142.
- Gatesy S.M., Dial K.P. From frond to fan: *Archaeopteryx* and the evolution of short-tailed birds // Evolution. 1996. V. 50. P. 2037–2048.
- Golonka J. Cambrian-Neogene plate tectonic maps. Kraków: Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, 2000. 125 p.
- Heilmann G. The origin of birds. L.: Witherby, 1926. 208 p.
- Homberger D.G. Avian origin revisited // J. Bioscience. 2003. V. 28. P. 135–141.
- Hou L. A carinate bird from the Upper Jurassic of western Liaoning, China // Chinese Sci. Bul. 1997. V. 42. P. 413–416.
- Hutchinson J.R. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes) // Zool. J. Linn. Soc. 2001. V. 131. P. 123–168.
- Hutchinson J.R., Gatesy S.M. Adductors, abductors and the evolution of archosaur locomotion // Paleobiology. 2000. V. 26. P. 734–751.
- Ji Q., Currie P.J., Norell M.A., Ji S. Two feathered dinosaurs from north-eastern China // Nature. 1998. V. 393. 753–761.
- Ji Q., Norell M.A., Gao K. et al. The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur // Nature. 2001. V. 410. P. 1084–1088.
- Kurochkin E.N. Synopsis of Mesozoic Birds and Early evolution of Class Aves // Archaeopteryx. 1995. № 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). M.: Palaeontol. Inst., 1996. Special Issue. 60 p.
- Kurochkin E.N. The relationships of the Early Cretaceous *Ambiortus* and *Otogornis* (Aves: Ambiortiformes) // Smiths. Contribs Paleobiol. 1999. № 89. P. 275–284.
- Lacasa-Ruiz A. Hypothetical beginnings of feathers in continental aquatic palaeoenvironments // Terra nova. 1993. V. 5. P. 612–615.
- Long Ch.A., Zhang G.P., George T.F., Long C.F. Physical theory, origin of flight, and synthesis proposed for birds // J. Theoretical Biol. 2003. V. 224. P. 9–26.
- Longrich N. Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica* // Paleobiology. 2006. V. 32. P. 417–431.
- Marsh O.C. Introduction and succession of vertebrate life in America // Proc. Am. Assoc. Adv. Sci. 1877. P. 211–258.
- Martin L.D. The origin of birds and of avian flight // Current Ornithology. V. 1. N.Y.; L.: Plenum Press, 1983. P. 105–129.
- Martin L.D. A basal archosaurian origin of birds // Acta Zool. Sinica. 2004. V. 50. P. 978–990.
- Mayr G., Pohl B., Peters D.S. A well preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features // Science. 2005. V. 310. P. 1483–1486.
- Mayr G., Pohl B., Hartman S., Peters D.S. The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx* // Zool. J. Linn. Soc. (London). 2007. V. 149. P. 97–116.
- Melchor R.N., Valis S. de, Genise J.F. Bird-like fossil footprints from the late Triassic // Nature. 2002. V. 417. P. 936–938.
- Muller G.B., Streicher J. Ontogeny of the syndesmosis tibiofibularis and the evolution of the bird hind limb: a caenogenetic feature triggers phenotypic novelty // Anat. Embryol. 1989. V. 179. P. 327–339.
- Nopsca F. Ideas on the origin of flight // Proc. Zool. Soc. (London). 1907. V. 15. P. 223–226.
- Norell M., Makovicky P.J. Important features of the dromosaur skeleton: information from a new specimen // Am. Mus. Novitates. 1997. № 3215. P. 1–28.
- Ostrom J.H. *Archaeopteryx* and the origin of birds // Biol. J. Linn. Soc. 1976. V. 8. P. 91–182.
- Ostrom J.H. Bird flight: How did it begin? // Am. Sci. 1979. V. 67. P. 46–56.
- Ostrom J.H. How bird flight might have come about // Dinosaurfest International: Proc. Symp. sponsored by Arizona St. Univ., 1996. Phoenix / Eds Wolberg D.L., Stump E., Rosenberg G.D. Philadelphia: Acad. Nat. Sci., 1997. P. 301–310.

- Ostrom J.H., Poore S.O., Goslow G.E. Humeral rotation and wrist supination: important functional complex for the evolution of powered flight in birds? // *Smithson. Contribs Paleobiol.* 1999. № 89. P. 301–309.
- Padian K. A Functional analysis of flying and walking in pterosaurs // *Paleobiology.* 1983. V. 9. P. 218–239.
- Padian K., Chiappe L.M. The origin of birds and their flight // *Sci. American.* 1998a. V. 278. P. 28–37.
- Padian K., Chiappe L.M. The origin and early evolution of birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 1998b. V. 73. P. 1–42.
- Padian K., Hutchinson J.R., Holtz T.R., Jr. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda) // *J. Vert. Paleontol.* 1999. V. 19. P. 69–80.
- Paul G.S. *Predatory dinosaurs of the World.* N. Y.: Simon Schuster, 1988. 299 p.
- Paul G.S. *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds.* Baltimore; London: Johns Hopkins Univ. Press, 2002. 460 p.
- Peters D.S. Anagenesis of early birds reconsidered // *Senckenbergiana lethaea.* 2002. V. 82. P. 347–354.
- Prum R.O. Why ornithologists should care about the theropod origin of birds // *Auk.* 2002. V. 119. P. 1–17.
- Prum R.O. Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebutal to Feduccia (2002) // *Auk.* 2003. V. 120. P. 550–561.
- Renesto S. *Megalancosaurus*, a possibly arboreal archosauromorph (Reptilia) from the Upper Triassic of northern Italy // *J. Vert. Paleontol.* 1994. V. 14. P. 38–52.
- Romer A.S. The ilium in dinosaurs and birds // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1923. V. 48. P. 141–145.
- Sanz J.L., Bonaparte J.F. A new order of birds (Class Aves) from the lower Cretaceous of Spain // *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser.* 1992. № 36. P. 40–49.
- Sanz J.C., Buscalioni A.D. A new bird from the early Cretaceous of Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds // *Palaeontology.* 1992. V. 35. P. 829–845.
- Senter P. Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight // *Acta Palaeont. Polonica.* 2006. V. 51. P. 305–313.
- Sereno P.C. *Iberomesornis romerali* (Aves, Ornithothoraces) reevaluates as an Early Cretaceous enantiornithine // *N. Jb. Geol. Palaont.* 2000. Abh. 215. P. 365–395.
- Sereno P.C., Rao C., Li J. *Sinornis santensis* (Aves: Enantiornithes) from the early Cretaceous of Northeastern China // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Eds Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 184–208.
- Shipman P. Taking wing. *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. L.: Weidenfeld Nicolson, 1998. P. 336.
- Stolpe M. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // *J. Ornithol.* 1932. T. 80. S. 161–247.
- Tarsitano S., Hecht M.K. A reconsideration of the reptilian relationships of *Archaeopteryx* // *Zool. J. Linn. Soc.* 1980. V. 69. P. 149–182.
- Thulborn R.A. The postcranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis* // *Palaeontology.* 1972. V. 15. P. 29–60.
- Walker A.D. Evolution of the pelvis in bird and dinosaurs // *Problems in vertebrate evolution. Linnean Soc. Symp. Ser. 4* / Eds Andrews S.M., Miles R.S., Walker A.D. L.: Acad. Press, 1977. P. 319–358.
- Williston S.W. Are birds derived from dinosaurs? // *Kansas City Rev. Sci.* 1879. P. 457–460.
- Witmer L.M. The Debate on Avian Ancestry // *Mesozoic Birds: above the heads of dinosaurs* / Eds Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley: Univ. California Press, 2002. P. 3–29.
- Xu X., Zhang F. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus // *Naturwissenschaften.* 2005. V. 92. S. 173–177.
- Xu X., Zhou Z., Wang X., et al. Fourwinged dinosaurs from China // *Nature.* 2003. V. 421. P. 335–340.
- You H., Lamanna M.C., Harris J.D. et al. A nearly modern amphibious bird from the early Cretaceous of North-western China // *Science.* 2006. V. 312. P. 1640–1643.
- Zhang F., Ericson P.G.P., Zhou Z. Description of a new enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Hebei, northern China // *Can. J. Earth Sci.* 2004. V. 41. P. 1097–1107.
- Zhang F., Zhou Z. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers // *Science.* 2000. V. 290. P. 1955–1959.
- Zhang F., Zhou Z. Leg feathers in an Early Cretaceous bird // *Nature.* 2004. V. 431. P. 925.
- Zhang Z., Hou L., Hasegawa Y. et al. The first Mesozoic heterodactyl bird from China // *Acta Geol. Sinica.* 2006. V. 80. P. 631–635.
- Zhou Z. The discovery of Early Cretaceous birds in China // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg.* 1995. T. 181. P. 9–22.
- Zhou Z. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence // *Naturwissenschaften.* 2004. V. 91. S. 455–471.
- Zhou Z., Chiappe L.M., Zhang F. Anatomy of early Cretaceous bird *Eoenantiornis buhleri* (Aves: Enantiornithes) from China // *Can J. Earth Sci.* 2005. V. 42. P. 1331–1338.
- Zhou Z., Farlow J.O. Flight capability and habits of *Confuciusornis* // *New perspectives on the origin and early evolution of birds* / Eds Gauthier J., Gall L.F. N. Haven: Yale Univ. Press, 2001. P. 237–254.
- Zhou Z., Zhang F. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China // *Chinese Sci. Bull.* 2001. V. 46. P. 1258–1264.
- Zhou Z., Zhang F. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2005. V. 102. P. 18999–19002.
- Zhou Z., Zhang F. A beaked basal ornithirine bird (Aves, Ornithurae) from Lower Cretaceous of China // *Zool. Scripta.* 2006a. V. 35. P. 363–373.
- Zhou Z., Zhang F. Mesozoic birds of China – A synoptic review // *Vertebrata Palasiatica.* 2006b. V. 44. P. 74–98.

On the Origin of Avian Flight: Compromise and System Approaches

E. N. Kurochkin^a and I. A. Bogdanovich^b

^a *Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya 123, Moscow, 117997 Russia*
e-mail: enkur@paleo.ru

^b *Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, ul. Bogdana Khmel' nitskogo 15, Kiev, 01601 Ukraine*
e-mail: ibogdanovich@rambler.ru

Abstract—Based on evolutionary morphological analysis of the fore and hind limbs of extinct and extant birds, a new compromise hypothesis of the origin of flight in birds and theropod dinosaurs is proposed. The bipedalism and anisodactylous foot suitable for various functions were key adaptations for the development of flight. The bipedalism freed forelimbs from the supporting function and promoted transformation into wings, as animals moved from one tree branch to another and descended from trees. At the initial stage, the strong hind limbs provided the opportunity to climb and leap onto trees, bushes, or eminence, while the anisodactylous foot provided a firm support on both dry land and trees. The support provided by this foot allowed the reduction of the tail, which was initially composed of a long row of caudal vertebrae. Thus, a stage of gliding flight was not necessarily passed by early birds. In the other lineages of feathered creatures, functional changes in forelimbs that resulted in the formation of wings developed in parallel and followed almost the same scenario.