

Вестник зоологии

Отдельный выпуск

№ 31
2014

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ • ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА • ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД • КИЕВ

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ИЗУЧАЕМОЙ ПРОБЛЕМЕ	8
БИПЕДАЛИЗМ И ЕГО ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ПТИЦ	11
Возможные причины перехода к бипедализму	11
Бипедализм и ориентация конечностей	13
Бипедализм и полёт	22
ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЕРЕСТРОЕК СТОПЫ В ПРОИСХОЖДЕНИИ ПТИЦ	25
О СЛУЧАЯХ «НЕАДАПТИВНОГО» СТРОЕНИЯ СТОПЫ У НЕКОТОРЫХ ВОРОБЬИНЫХ	31
АЛЛОМЕТРИЧЕСКАЯ ЗАВИСИМОСТЬ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ МЫШЦ ГРУДНОЙ И ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ	33
ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЛОКОМОТОРНОЙ СПЕЦИФИКИ ПТИЦ	36

ЭВОЛЮЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ НЕЛЕТАЮЩИХ ПТИЦ	41
Особенности морфологии тазовой конечности <i>Hesperornithidae</i> (Ornithurae, Aves) как свидетельства их филогении	41
Особенности строения аппарата наземной локомоции <i>Rhea americana</i> (Rheiformes, Rheidae) в свете эволюции бескилевых	48
Скелет	49
Мускулатура	54
ЭВОЛЮЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ ПТИЦ В ПОСТРОЕНИИ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ	65
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	70
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	71

Засновники (видавці) — Національна академія наук України
(вул. Володимирська, 54, Київ, 01601 Україна) та
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
(вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601, Україна)

Затверджено до друку вченою радою
(протокол № 9, 21.12.2014)

Адреса редакції:

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601, Україна

Редактори: Н. С. Новиченко, Н. С. Филимонова
Комп'ютерна верстка: О. Цудзинович

Підписано до друку 29.12.2014. Формат 70×108/16. Папір офсетний. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,4. Обл.-вид. арк. 8,6. Тираж 200 прим. Зам № 4103.

Оригінал-макет підготовано редакцією журналу «Вестник зоологии»

Друкарня Видавничого дому «Академперіодика» НАН України
вул. Терещенківська, 4, Київ, 01004 Україна
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

Национальная академия наук Украины
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена

И. А. Богданович

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННО-
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ ПТИЦ**

I. A. Bogdanovich

**ORIGIN AND EVOLUTIONARY-
MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS
OF TERRESTRIAL LOCOMOTION APPARATUS OF BIRDS**

Киев–2014

Происхождение и эволюционно-морфологическая характеристика аппарата наземной локомоции птиц. Богданович И. А. — Работа посвящена эволюционно-морфологическим перестройкам аппарата наземной локомоции птиц от его происхождения до формирования современной модели. В качестве необходимой предпосылки его происхождения рассматривается переход предков птиц к полному бипедализму, а в качестве ключевого эволюционного события — становление анизодактильной стопы с последующей редукцией тяжёлого хвоста. Освобождение грудных конечностей от функции опоры способствовало разделению единого предкового (рептилийного) локомоторного модуля на две достаточно автономные системы — наземной локомоции и полёта. Проанализирован характер взаимосвязи между указанными системами (корреляция и аллометрия), а также случаи потери или неразвития одной из них (на примере нелетающих птиц). Морфобиологический метод исследования, опыт применения которого накапливался при изучении неонтологического материала, использован также в приложении к палеонтологическому материалу. В ряду адаптивных реакций скелета на переход к бипедальности и полёту изучены особенности биомеханических характеристик костей тазовой конечности птиц. Монография может представлять интерес для специалистов в области орнитоморфологии, зоологии, палеозоологии, эволюционной морфологии.

Ключевые слова: птицы, аппарат наземной локомоции, происхождение, бипедализм, нелетание, биомеханика.

Походження та еволюційно-морфологічна характеристика апарату наземної локомоції птахів. Богданович І. О. — Роботу присвячено еволюційно-морфологічним перебудовам апарату наземної локомоції птахів від його походження до формування сучасної моделі. Як необхідна передумова його походження розглядається перехід предків птахів до повного біпедалізму, а як ключова еволюційна подія — становлення анізодактильної стопи з подальшою редукцією важкого хвоста. Вивільнення грудних кінцівок від опорної функції сприяло розділенню єдиного предкового (рептилійного) локомоторного модуля на дві досить автономні системи — наземної локомоції та польоту. Проаналізовано характер взаємозв'язку між вказаними системами (кореляція й аллометрия), а також випадки втрати або нерозвитку однієї з них (на прикладі нелітаючих птахів). Морфобіологічний метод дослідження, досвід використання якого накопичено при вивченні неонтологічного матеріалу, застосовано також для аналізу палеонтологічного матеріалу. В ряду адаптивних реакцій скелету на перехід до біпедальності та польоту вивчено особливості біомеханічних характеристик кісток тазової кінцівки птахів (у порівнянні з такими ссавців). Монографія може представляти інтерес для спеціалістів в області орнітоморфології, зоології, палеозоології, еволюційної морфології.

Ключові слова: птахи, апарат наземної локомоції, походження, біпедалізм, нелітання, біомеханіка.

Origin and Evolutionary-Morphological Characteristics of Terrestrial Locomotion Apparatus of Birds. Bogdanovich I. A. — The paper is devoted to the evolutionary-morphological reconstructions of terrestrial locomotion apparatus of birds from its origin to the formation of the modern model. As a prerequisite of its origin is considered transition the of birds ancestors to full bipedalism, and as a key evolutionary event becoming of anisodaktyl foot followed by reduction of the heavy tail. Exemption of thoracic limbs from support function contributed to the division of a single ancestral (reptilian) locomotor module on two autonomous enough systems — terrestrial locomotion and flight. Character of interrelation between the specified systems (correlation and allometry) and cases of loss or undevelopment of one of them (on an example of flightless birds) is analysed. Morphobiological method of research, experience of which accumulated in the study of neontological material was used in the annex to the paleontological material. Among the adaptive responses of the skeleton in the transition to bipedalism and flight the biomechanical characteristics of the birds pelvic limb bones are studied. The monograph may be of interest to avian morphologists, zoologists, paleozoologists, evolutionary morphologists.

Key words: birds, apparatus of terrestrial locomotion, origin, bipedalism, flightless, biomechanics.

ВВЕДЕНИЕ

Происхождение птиц и полёта неразрывно связано с функционально-морфологическими преобразованиями локомоторных органов, обеспечивших становление таксона с его локомоторной спецификой. Учитывая известную историю изучения указанных проблем, которая исчисляется уже столетиями, постараемся обосновать актуальность предпринятого нами исследования.

На уровне уже достаточно оформленных гипотез происхождения птиц и полёта высказывались в определенной степени полярные мнения. Это касается двух аспектов. Первый — филогенетический — определение предковых форм, кандидатами на которые, по данным разных авторов, рассматриваются крокодиломорфы, динозавры или текодонтные архозавроморфы. Наиболее распространённой до сих пор является, пожалуй, теория происхождения птиц от тероподных (двуногих) динозавров, согласно которой общим предком всех птиц считается их (теропод) непосредственный потомок — археоптерикс. Хотя в 1984 г. в Эйхштате (Германия) на международной конференции по археоптериксу мнением большинства участников было решено, что он не может считаться общим предком всех более поздних птиц. Е. Н. Курочкин отстаивает гипотезу о том, что археоптерикс — предок ящерохвостых птиц в отличие от веерохвостых (предками которых были значительно более древние архозавроморфные текодонты), к которым принадлежат и все современные птицы. Близко к стволу веерохвостых птиц или даже ещё их предков стоит описанный Е. Н. Курочкиным (1993) и Ш. Чаттерджи (Chatterjee, 1995) протоавис, находка которого датируется значительно более ранним периодом (триас) по сравнению с археоптериксом (мел). Тем не менее, по сути игнорируя находку протоависа, до самого последнего времени большинство зарубежных авторов производят птиц от динозавров (например, Hutchinson, Allen, 2009) называя динозаврами и тех, и других с уточнением: птичьих динозавры (avian dinosaurs, куда кроме птиц могут входить, например, дромеозавры с крыльями на конечностях, предположительно способные летать) и не-птичьих (non-avian dinosaurs). Следует, правда, отметить, что последние кладистические решения также показывают, что археоптерикс не является древнейшей птицей (Witmer, 2011; Xu et al., 2011).

Второй аспект может быть определён как функционально-экологический и касается происхождения полёта: с земли, т. е. снизу-вверх, через бег (cursorial) или с деревьев, через планирование, т. е. сверху-вниз (arboreal). Этот аспект для нас более интересен, учитывая существенную долю морфофункционального анализа локомоторных структур, необходимого для получения соответствующих решений и выводов. Работая в основном с неонтологическим материалом (аппарат наземной локомоции рецентных видов птиц), мы не ставили своей задачей окончательно решить спорные вопросы указанной проблемы. Заметим, однако, что в работах о происхождении птиц и полёта традиционно больше внимания уделялось преобразованиям грудной конечности с формированием в итоге такой высокоспециализированной структуры как крыло. Крыло птиц действительно конструктивно иное в сравнении с функционально подобными крыльями птерозавров и летучих мышей. Хотя специфика его упрощённого, по сравнению с грудной конечностью других позвоночных, скелета (сращение и исчезновение некоторых костей) достигнута в основном за счёт редукции предковой опорно-локомоторной конечности. Более уникальным среди позвоночных, на наш взгляд, является наличие у птиц двух достаточно авто-

номных и в своём роде одинаково эффективных локомоторных систем — аппаратов наземной локомоции и полёта. При достаточно выраженной функциональной самостоятельности эти системы, тем не менее, определённо связаны, и это заслуживает отдельного рассмотрения. Взаимосвязь эволюционных преобразований грудной и тазовой конечностей в истории птиц не вызывает сомнения (в эмбриогенезе они также развиваются параллельно). Если же учесть, что аппарат наземной локомоции птиц первичен по отношению к крылу как органу полёта (эволюционное новшество), то актуальность изучения тазовой конечности в рамках происхождения птиц становится очевидной.

Однако, имеющийся на сегодня обширный палеонтологический материал (он детально описан и проиллюстрирован в литературе), на наш взгляд, не всегда достаточно полно проанализирован с функционально-экологической точки зрения. Нами изучена скелетно-мышечная система аппарата наземной локомоции птиц различных экологических групп и таксонов (Богданович, 1997, 2000 а, 2003). Сравнительно-морфологический и функциональный анализ позволил выделить отдельные черты строения и их комплексы, определяющие ту или иную адаптацию. Имея определенный опыт в данной области вполне логично желание применить его на уровне определения возможных первичных адаптаций, исходных для класса в целом. Мы совершенно согласны с мнением о том, что многие вопросы происхождения полёта (древесное или наземное, через лазание или планирование и т. п.), которые остаются гипотетическими, могут быть решены при кооперативном взаимодействии палеонтологов, систематиков и функциональных морфологов (Gatesy, 2002).

Кроме того, большинство работ по обсуждаемым проблемам выполнено методами нумерического и кладистического анализа, несомненно, удобного, но совершенно формального без учёта биологического смысла регистрируемых признаков. Об ограниченности такого анализа упоминалось неоднократно (Зиновьев, 2007 б; Татаринцов, 1984; Gans, 1989), в частности и в приложении к исследованию происхождения птиц (Курочкин, 2006; Dodson, 2000).

И наконец, следует признать, что ни одна из имеющихся гипотез происхождения птиц и полёта до сих пор не имеет решающего преимущества (с равным успехом аргументируется как наземная, так и древесная), а проследить всю эволюцию птиц без новых находок на сегодняшний день не удаётся (Курочкин, 2007). Таким образом, проблема происхождения и ранней эволюции птиц, которая ещё недавно определялась в ряду наиболее значимых в современной палеонтологии (Розанов, 1999), остаётся по-прежнему актуальной. Поэтому мы считаем, что определённую ценность имеет любая информация о достаточно вероятных (исходя из имеющихся, т. е. известных данных) этапах и закономерностях эволюционных событий (т. к. преобразование предковых локомоторных модулей, коррелятивная связь перестроек грудных и тазовых конечностей, значение бипедализма, история нелетающих птиц и др.). Надеемся, что анализ упомянутых вопросов, изложенный в соответствующих главах, полезно дополнит имеющиеся гипотезы.

Исходя из сказанного, главными побудительными причинами, определившими выбор темы нашего исследования, являются отсутствие единой, общепринятой теории происхождения птиц и ранней морфологической эволюции в частности аппарата наземной локомоции, а также возможность приложения определённого опыта функциональных исследований к анализу палеонтологического материала.

Методологической основой проведённого исследования послужил морфобиологический метод, сочетающий в себе сравнительную морфологию, функциональный анализ и сравнительно-экологический анализ. Программа и возможности метода впервые изложена К. А. Юдиным (1957). Его высокая разрешающая способность при исследовании птиц доказана в работах ряда авторов (Держинский, 1972; Зиновьев, 2007 а, б; Курочкин, 1971; Некрасов, 1978; Усенко, 1964 и др.). В качестве основного

данный метод использован и в наших исследованиях (Богданович, 1997). Комплексный анализ позволяет оценить биологическое значение того или иного признака, что особенно важно для понимания характера эволюционных преобразований органов и их структур как процесса смены адаптаций. Именно поэтому одной из задач морфобиологического исследования может быть в частности построение филогенетической гипотезы (Дзержинский, 1979). Широко же распространенный в последние годы кладистический метод в изучении происхождения птиц и полёта не позволяет подняться выше простого приложения сменяющихся стадий гипотетической эволюции к отдельным известным ископаемым пернатым (Курочкин, Богданович, 2008 а).

Для решения частных вопросов морфологической эволюции аппарата наземной локомоции использованы разные методические подходы, которые мы посчитали удобным разместить в соответствующих разделах.

Анатомические названия приведены согласно международной номенклатуре (Nomina..., 1979).

КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ИЗУЧАЕМОЙ ПРОБЛЕМЕ

Морфофункциональные трансформации тазовой конечности от тех или иных предковых форм — обязательная составляющая многочисленных гипотез происхождения птиц как класса. Это делает необходимым остановиться хотя бы на основных из этих гипотез. Краткость такого обзора считаем вполне допустимым, учитывая многолетнюю известную историю изучения происхождения птиц с формированием современной модели аппарата наземной локомоции, а также формирования его адаптивных модификаций у рецентных видов. Кроме того, в литературе хорошо представлены достаточно полные обзоры по этим вопросам (Курзанов, 1987; Татарinov, 1980; Hutchinson, Allen, 2009; Paul, 2002; Witmer, 2002 и др.).

Начиная с первых работ определились две в достаточной степени полярные гипотезы происхождения птиц и полёта: «древесная» (*arboreal*) или «сверху вниз» (Marsh, 1877) и бегательная (*cursorial*) или «с земли вверх» (Williston, 1879). Соответственно разделились и представления о возможных предках птиц — текодонты при древесной гипотезе (Broom, 1913; Heilmann, 1926; Seeley, 1866) или бегающие тероподные динозавры при наземной гипотезе (Gegenbaur, 1878; Huxley, 1868; Osborn, 1900), а возможно и древние четвероногие крокодиломорфы (Martin et al., 1980; Walker, 1972, 1990). Согласно известным версиям происхождения предками динозавров и птиц указывались как четвероногие (древесные) формы (Abel, 1922; Hay, 1910), так и лёгкие двуногие наземные (Nopcsa, 1907, 1923). Интересно отметить, что авторы обеих этих концепций исходили из строения тазовой конечности.

Учитывая наличие в литературе этих существенно различных точек зрения, Л. Ки-аппи и Г. Дайк назвали XX век «столетием противоречий» («a century of controversy») указывая при этом на то, что обе альтернативные тероподному происхождению птиц гипотезы одинаково скудно поддерживаются (Chiappe, Dyke, 2006). Следует, однако, отметить, что только последняя из приведенных гипотез не получила дальнейшего развития, а из двух других большинство исследователей продолжают отстаивать динозавровую гипотезу происхождения птиц. Хотя в одной из достаточно ранних работ признаки морфологического сходства динозавров и птиц (позднее отнесённые рядом авторов к свидетельствам их непосредственного родства), совершенно убедительно, на наш взгляд, определяются как адаптивные, т. е. функционально обусловленные и свидетельствующие лишь о родстве их предков (Шимкевич, 1922; Nopcsa, 1923).

В рамках гипотезы динозаврового происхождения полёт птиц сформировался через быстрый бег наземных теропод, последующее подпрыгивание, затем — планирование, которое в конце концов привело к полёту птиц (Caple et al., 1983; Czerkas et al., 2002; Müller, Streicher, 1989; Ostrom, 1976, 1979, 1997; Padian, Chiappe, 1998). Одна из наиболее популярных «наземных» гипотез Дж. Острома (Ostrom, 1979) описывает использование грудных конечностей бипедального динозаврового предка в качестве «ловчих сетей для насекомых». Не останавливаясь на анализе данной гипотезы специально, отметим, что достаточно убедительная её критика представлена Л. Д. Мартином (Martin, 1983). Истоки бипедализма этот автор видит не в совершенствовании собственно наземной локомоции, а передвижении по ветвям посредством прыжка и цепляния («leaping and linking»).

По другим версиям древесной гипотезы триасовые архозавроморфные предки птиц забирались на деревья, обхватывая их когтистыми лапами, откуда стали спу-

скался, планируя, и впоследствии от планирования перешли к полёту (Bock, 1986; Feduccia, 1999; Martin, 2004; Tarsitano, Hecht, 1980). Или полёт птиц оформился через планирование дромеозаврид, забирававшихся на деревья (Chatterjee, 1999; Chatterjee, Templin, 2004). Таким образом, в работах, отстаивающих древесное происхождение полёта, «лазательные» функции отводятся грудным конечностям, что важно отметить для нашего последующего анализа.

Работы по исследованию функциональных возможностей археоптерикса как предка всех птиц также не смогли однозначно ответить на вопрос о происхождении полёта. Равно вероятно как допускается (Burgers, Chiappe, 1999; Caple et al., 1983), так и опровергается (O'Farrell et al., 2002; Rayner, 1985) его возможность взлёта с земли.

Из наземных следует отметить оригинальную гипотезу К. Диала (Dial, 2003 b; Dial et al., 2008), согласно которой предки птиц, взбираясь бегом по склонам, могли помогать пропульсии движения, махая предними лапами, из которых позднее и развились крылья. Подобный сценарий возник из наблюдений взбиравшихся по наклонной плоскости кекликов, которые при увеличении угла склона начинали махать крыльями и тогда успешно продвигались вверх даже по практически вертикальной плоскости.

Предпринимались также попытки объединить древесную и наземную гипотезы в единую комбинированную или компромиссную. Наиболее выразительно такая гипотеза была представлена, пожалуй, в работе В. Бока (Bock, 1965). Автор рассматривал происхождение птиц путём последовательных мелких шагов с чередованием бипедальной (т. е. наземной), древесной, прыгающей, парашютирующей, планирующей и летающей стадий. Позднее, однако, последовали существенные возражения, которые сводились к тому, что перед тем, как полететь, предку птиц нужно было залезть на дерево, что для наземного бипедального животного сделать крайне трудно (Martin, 1983; Ostrom, 1979).

Наряду с упомянутыми выше сценариями, следует отметить работу, отвергающую в чистом виде как наземную (от бега), так и древесную гипотезы происхождения полёта (Garner et al., 1999). Авторы предложили гипотезу атакующего проависа («pouncing proavis»), по которой обретение полёта началось с бросков на добычу хищных предков птиц с каких-то возвышений из засады. Известную новизну данной гипотезы определяет предположение о том, что первоначальной адаптацией для развития полёта была способность предков птиц запрыгивать на какие-то возвышения.

Отдельно следует отметить близкие между собой гипотезы ряда авторов, которые происхождение птиц и полёта связывают с мелководными биотопами (Лопарёв, 1996; Савельев, 2005; Lacasa-Ruiz, 1993; Thulborn, Hamley, 1985). Околоводное обитание предков птиц связывается с богатыми пищевыми ресурсами этих биотопов; для того, чтобы лучше видеть добычу, охота в воде сопровождалась затенением раскрытыми грудными конечностями, что делало селективным увеличение перьевого покрова; бег по воде с машущими движениями уже достаточно развитых крыльев привёл к настоящему полёту.

Приведенный выше обзор основных гипотез происхождения полёта птиц в более расширенном виде представлен в серии публикаций Е. Н. Курочкина, И. А. Богдановича (2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010).

В отношении характера и последовательности морфологических перестроек локомоторного аппарата от предковых форм к птицам. При динозавровой теории птичьей тазовая конечность считается наследием динозавровой. Другая точка зрения — независимое, т. е. параллельное приобретение птицеподобной конечности двумя группами, названное явлением «орнитизации» (Курзанов, 1987; Курочкин, 2006) по аналогии с процессом маммализации среди терапсид (Татаринов, 1976). Вполне логично рассматривать такой параллелизм (образование удлинённой цевки и межтарзального сустава с горизонтальной осью вращения, редукция малоберцовой кости)

в связи с переходом к бипедальной локомоции и пальцехождению. Учитывая наличие существенных (концептуальных) расхождений во мнениях о наличии и значении бипедальной стадии в происхождении птиц, мы посчитали необходимым посвятить этому вопросу отдельную главу.

Не менее сложными и неоднозначно решаемыми в отношении причин кажутся преобразования области таза, которые касаются степени развития и ориентации отдельных костей, топографических и функциональных изменений соответствующих мышц (Дзержинский, 2005; Лопарёв, 1996; Перлэ, 1985; Gatesy, Dial, 1996; Hutchinson, 2001; Walker, 1977 и др.). Анализ этих вопросов также представлен в соответствующих главах. Принципы и механизмы функционирования аппарата наземной локомоции птиц изучены и описаны сравнительно полно для рецентных видов с известными функциональными отправлениями тазовой конечности и её отдельных элементов. Эти сведения мы использовали, по возможности дополняли и применяем здесь, в том числе в приложении к палеонтологическому материалу. Достаточно полный обзор таких работ представлен, в частности, в нашей публикации (Богданович, 1997). Из более поздних работ хочется отметить ряд работ А. В. Зиновьева (2003, 2004, 2006, 2007 а; Зиновьев, Дзержинский, 2000 и др.), подитожённых в докторской диссертации (Зиновьев, 2007 б) и монографии (Зиновьев, 2010 б). Используя в качестве основного морфобиологический метод исследования, автор предлагает убедительные решения вопросов как общей эволюционной истории локомоторного аппарата птиц, так и особенностей формирования отдельных, наиболее интересных его моделей.

Краткие обзоры литературы, посвященные более узким вопросам, предваряют соответствующие разделы.

БИПЕДАЛИЗМ И ЕГО ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ПТИЦ

Мы сочли логичным поставить данный раздел в начале нашей публикации, исходя из следующих допущений: 1 — бипедализм послужил необходимой предпосылкой появления полёта и птиц; 2 — становление полёта не являлось основной причиной перехода к двуногости. Это вполне понятным образом вызывает интерес к указанному явлению в целом.

Среди вопросов эволюции наземных позвоночных постоянный бипедализм (обязательное передвижение на двух задних ногах) — явление столь же интересное, сколь не до конца изученное. Явление, обогатившее животный мир в частности классом птиц. «Бипедализм» — слово, стоящее в заглавии целого ряда публикаций или их разделов, что свидетельствует об интересе к данному явлению в истории позвоночных (Du Brul, 1962; Casinos, Cubo, 2001; Gatesy, Middleton, 1997; Hutchinson, Gatesy, 2001 и др.). Бипедализм обусловил существенное сходство в морфологии тазового пояса и особенно тазовой конечности птиц и динозавров (Курзанов, 1987; Рождественский, 1964; Thulborn, 1984 и др.). Формирование указанного сходства — один из примеров параллелизма (Шмальгаузен, 1983), а именно филогенетического параллелизма (Татаринов, 1987), названного «орнитизацией» (Курзанов, 1987; Курочкин, 2006) по аналогии с процессом маммализации среди терапсид (Татаринов, 1976).

Возможные причины перехода к бипедализму

Считается, что бипедальная локомоция появлялась среди позвоночных не менее 6 раз (Snyder, 1962). В данном случае нас интересует первое в историческом плане возникновение бипедализма у базальных архозавров, непосредственно связанное в том числе и с происхождением птиц (Богданович, 2007, 2009). В общем предполагается, что переход к двуногому передвижению: 1 — имеет собственно локомоторные приоритеты; 2 — связан с другими, кроме опорных, функциями грудных конечностей; 3 — был следствием адаптации к полёту.

1. Отмечалось, что для ящериц двуногий бег, с одной стороны, более экономичен, чем четвероногий (Snyder, 1952); с другой, — полагают, что к бипедализму приводит движение с большой скоростью, развивающее задние конечности, а передние становятся лишь помехой в работе последних (Суханов, 1968).

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что для животных массой более 1 кг стоимость передвижения на двух ногах выше, чем на четырёх; для бипедальных животных, размер которых соизмерим с размером человека, предсказываются затраты энергии более, чем вдвое превышающие таковые четвероногих (Fedak et al., 1974). Данные, полученные на большем количестве видов и приведенные в монографии К. Шмидт-Ниельсена (1987), свидетельствуют, однако, о том, что нет достоверных различий в затратах энергии между перемещением на двух или на четырёх ногах для животных с парасагиттальными конечностями. Очевидно, у ящериц с сегментальным расположением конечностей увеличение экономичности (и скорости) передвижения при факультативном переходе к двуногому бегу можно связать с отказом от боковых изгибаний туловища, которые сопровождают локомоцию на четырёх конечностях.

У двуногих динозавров, в отличие от ящериц, конечности были ориентированы не в сегментальной, а в близкой к сагиттальной плоскости, хотя и с более вертикальной, чем у птиц, ориентацией бедра (Alexander, 1985; Carrano, 2000; Farlow et al., 2000), а бипедализм у большинства из них был постоянным. По мнению А. Г. Сенникова, у

прогрессивных групп архозавров бипедализм был основным путем реализации скоростной локомоции (Сенников, 1989). Однако морфофункциональное исследование скелета динозавров показало, что относительно скоростными из бипедальных были сравнительно мелкие формы, у которых быстрая локомоция к тому же требовала более выраженных морфологических адаптаций в сравнении с четвероногими (Coombs, 1978). Оценка следовых дорожек тероподных динозавров привела к выводу о том, что обычно они именно ходили и редко использовали более быструю походку (Farlow et al., 2000). Метод определения скорости передвижения по оценке минимально необходимой массы локомоторных мышц показал, что возможная скорость локомоции Тираннозавра, например, оказалась вдвое меньше, чем предполагалось раньше, а бегающими можно назвать только мелких динозавров (Hutchinson, Garcia, 2002).

2. Высказывались предположения о некоторых возможных отправлениях освобождённых от опоры грудных конечностей, которые могли обусловить переход к бипедализму. Однако предполагаемая для бипедальных динозавров манипуляторная функция грудных конечностей в сочетании с частичной редукцией пальцев и плотным прилеганием оставшихся пальцев друг к другу (Osborn, 1916) вряд ли может быть достаточно эффективной (Богданович, 2000 б); гипотеза об использовании грудных конечностей в качестве «ловчих сетей» (Ostrom, 1976) получила вполне обоснованную критику (Martin, 1983 и др.). Более поздние исследования суставов и их биомеханики указывают на то, что возможные движения грудных конечностей теропод оказываются значительно меньшими, чем указывали гипотетические модели, и манипуляторные функции (складывание, удержание объекта, рытьё и др.) не были возможны у базальных теропод, а только у продвинутых целурозавров (Carpenter, 2002; Senter, 2006 a, b), что можно расценить как вторичное приобретение. Чисто локомоторные преимущества освобождённых от опоры грудных конечностей (зачатков крыла) при беге по неровной местности (Курзанов, 1987) также могли реализоваться при условии уже совершившегося перехода к бипедальному передвижению.

Недавнее исследование, проведенное на обширном сравнительном материале, позволило расположить богатое разнообразие скелетных пропорций грудных конечностей теропод в «морфопространстве» (Middleton, Gatesy, 2000). Но это скорее ставит, чем решает вопрос о функциональной обусловленности становления приведенных моделей грудных конечностей. Сами авторы отмечают, что, несмотря на современные успехи в тероподной палеобиологии, эволюция моделей грудных конечностей остаётся малопонятной. На наш взгляд, появление указанного разнообразия пропорций (моделей) грудных конечностей в сочетании с относительно бедной достоверной информацией об их функциональных отправлениях можно объяснить, главным образом, как следствие редукции в связи с потерей опорной функции. Известно, что редуцирующиеся органы вследствие прекращения или ослабления действия естественного отбора и сохранения независимых вариаций их отдельных частей обнаруживают весьма большую и разнообразную изменчивость этих частей (Шмальгаузен, 1947). Так или иначе, трудно не согласиться с выводом о том, что все возможные функции грудной конечности после её освобождения от опоры следует рассматривать лишь как следствия, а не причины перехода к двуногому передвижению (Hutchinson, Gatesy, 2001).

3. В качестве фактора, определившего переход к бипедализму, можно было бы рассматривать возникновение полёта (Ильичев и др., 1982; Du Brul, 1962) в том случае, если бы этот переход предшествовал происхождению только филетической линии птиц. Однако широко представленный бипедализм динозавров делает это предположение маловероятным. Можно сказать, что для возникновения полёта бипедализм был условием необходимым, но недостаточным. В особенности если рассматривать динозавров не предковой, а параллельной птицам филетической линией (Курочкин, 2006).

Высказанное недавно предположение о том, что бипедализм был «преадаптирован» переходом к древесному обитанию в эволюционной линии гоминид (Preushoft, 2004), вероятнее всего, этой линией и ограничивается.

Следует также упомянуть, что в качестве предпосылки перехода к двуногости рассматривается преимущество высоко поднятой головы при обитании в густых и высоких зарослях, поскольку для рептилий зрение важнее обоняния (Орлов, 1989; Ясаманов, 1985). Если здесь речь идёт о взаимоотношении «хищник–жертва», то такое предположение нам кажется не вполне убедительным, учитывая, что переход к двуногости равновероятно увеличивает шансы как увидеть, так и быть увиденным. Кроме того, для триаса — эпохи появления теропод и птиц (Курочкин, 2006), т. е. появления бипедализма, характерно наличие не только влажных биотопов с обильной растительностью, но и открытых пустынных ландшафтов (Golonka, 2000).

Интересно отметить, что среди млекопитающих улучшение обзора не сопровождается становлением обязательного бипедализма. Это достигается либо удлинением шеи (копытные), либо за счёт принятия вертикальной позы («прямостояние» или «прямосидение») у представителей грызунов и приматов (Воронцов, 2004).

Таким образом, вопрос о действительных эволюционных резонах появления бипедализма (в данном случае среди архозавров) остаётся не вполне решённым.

Бипедализм и ориентация конечностей

Принимая точку зрения о том, что все динозавры первично были бипедальными (Рождественский, 1964; Norcsa, 1923) и передвигались на выпрямленных конечностях, можно заключить, что бипедализм и парасагиттальная ориентация конечностей — два эволюционно значимых признака, которые объединяют два филума — динозавров и птиц (о птерозаврах будет сказано ниже).

Хотя на сегодняшний день не вызывает сомнения, что передвижение на расставленных в стороны конечностях («sprawling») — примитивное состояние для тетрапод (Gatesy, 1991), считается, что ползающие не должны определяться в качестве низших только по причине сохранения примитивной позы (Rewcastle, 1981), хотя в этом смысле ящериц иногда считают эволюционно «неудачными» (Dodson, 1974). Такое определение можно считать вполне оправданным. Положение конечностей отставленных в стороны расточительно, потому что приводящей мускулатурой конечностей расходуется много энергии только на поддержание тела над землей (Ромер, Парсонс, 1992). Кроме того, биомеханические исследования доказывают, что переход архозавров от расставленной позы к выпрямленной (т. е. подведение конечностей в парасагиттальную плоскость) снижает изгибающие напряжения, в данном случае в бедренной кости (Kubo, Benton, 2007). Таким образом, вполне логичен вывод о том, что подведение конечностей под туловище в эволюции наземных позвоночных можно рассматривать как настоящий прорыв (Зиновьев, 2007 б).

Возвращаясь к цене бега животных с разной ориентацией конечностей, отметим, что на основании результатов ряда исследований сделаны следующие выводы (Шмидт-Ниельсен, 1987): 1) возрастание цены бега с увеличением скорости у ящериц такое же, как у млекопитающих тех же размеров; 2) цена бега у ящериц снижается с увеличением массы тела так же, как у птиц и млекопитающих. Указанные сходства вполне логично объясняются с точки зрения эволюционного значения цены бега: животные действуют, насколько это возможно, экономично (Шмидт-Ниельсен, 1987). Особенно, если учесть, что сюда же укладываются и муравьи с массой от 3 до 36 мг. Однако для нашего анализа более интересными являются данные собственно цены бега, а не её динамики. Такие данные в литрах кислорода на 1 кг массы на 1 км расстояния приведены в та-

блице 1 и заметно разнятся. По данным разных авторов эта величина составляет 0,53 л или 0,61 л для млекопитающих, 0,60 л для пресмыкающихся и 0,62 л для птиц (табл. 1). И если странным, по мнению К. Шмидт-Нильсена (1987), может показаться сходство в росте цены бега у животных трёх упомянутых таксонов (при существенно более низком метаболизме покоя у пресмыкающихся), то тем более удивительно, что практически одинакова у них и собственно цена бега (табл. 1). Другие данные, приведенные в таблице 1, для нас менее интересны, поскольку представляют обсуждаемую величину, усредненную для перечисленных групп животных в их разных сочетаниях. Тем не менее отметим, что для млекопитающих, птиц и пресмыкающихся установлен расход кислорода в среднем 0,56 л, тогда как для млекопитающих и птиц — 0,53 л (табл. 1), т. е. присутствие в группе представителей пресмыкающихся увеличивает указанную величину. На наш взгляд, это вполне закономерно, если учесть различие между мышечными нагрузками во время локомоции на отставленных сегментальных конечностях и таковыми при парасагиттальных с переносом существенной доли этих нагрузок на скелетные элементы. Очевидно, в первом случае должны иметь место определенные весовые (размерные) ограничения (Snyder, 1962), что мы и наблюдаем среди современных представителей наземных позвоночных с расставленной постановкой конечностей. Высокая походка с парасагиттальными конечностями, несомненно, является прогрессивным приобретением. Да и собственно четвероногость может рассматриваться более прогрессивной в сравнении с двуногостью, исходя из того, что подавляющее большинство современных наземных позвоночных — четвероногие (значительная часть динозавров также вернулась к четвероногости), а постоянно бипедальными бегающими остались только птицы. То обстоятельство, что у птиц при наземном передвижении значительная часть массы тела (летательная мускулатура) переносится пассивно, не участвуя в опоре и пропульсии, вполне компенсируется наличием альтернативной локомоторной системы — аппарата полёта. Данные касающиеся человека указывают на более высокую цену бега, чем у четвероногих млекопитающих (Taylor et al., 1970) и сходную с таковой птиц (Fedak et al., 1974). Но вряд ли можно переоценить выгоды его ортоградной бипедальности с многофункциональными грудными конечностями даже на фоне возможного энергетического «проигрыша» при локомоции.

Концептуально переход от сегментальной к парасагиттальной ориентации конечностей показан как последовательность трёх градаций походок (рис. 1): низкая

Таблица 1*. Уравнения для цены бега как функции размеров тела (M_b , г), полученные разными исследователями. Средняя величина показателя степени при величине массы тела для всех уравнений равна — 0,32

Table 1*. The equations for the run cost as function of the dimensions of a body (M_b), received by different researchers. The average mean of an exponent at value of a body mass for all equations is equal — 0,32

Количество видов	Уравнение для цены мл $O_2 \cdot г^{-1} \cdot км^{-1}$	Цена при $M_b = 1$ кг, л $O_2 \cdot км^{-1}$	Источник данных
7 (млекопитающие)	Цена = $8,46 M_b^{-0,40}$	0,53	Taylor et al., 1970
8 (пресмыкающиеся)	Цена = $5,9 M_b^{-0,33}$	0,60	Bakker, 1972
7 (птицы)	Цена = $2,45 M_b^{-0,20}$	0,62	Fedak et al., 1974
22 (млекопитающие)	Цена = $6,35 M_b^{-0,34}$	0,61	Cohen et al., 1979
52 (млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся)	Цена = $5,01 M_b^{-0,32}$	0,55	Paladino, King, 1979
69 (птицы, млекопитающие, пресмыкающиеся)	Цена = $3,89 M_b^{-0,28}$	0,56	Fedak, Seeherman, 1979
72 (млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, муравьи)	Цена = $8,61 M_b^{-0,352}$	0,76	Jensen, Holm-Jensen, 1980
62 (млекопитающие, птицы)	Цена = $4,73 M_b^{-0,316}$	0,53	Taylor et al., 1982

* По: Шмидт-Нильсен, 1987.

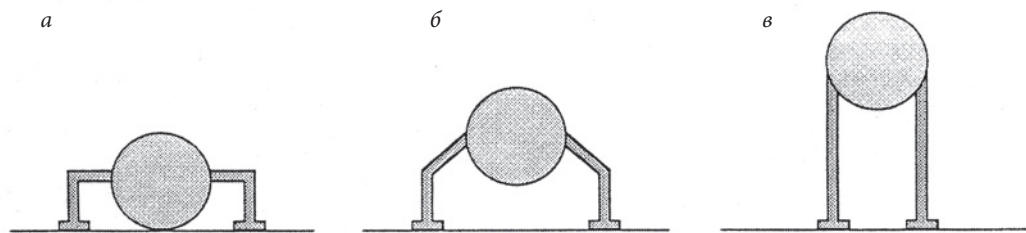


Рис. 1. Градации постановки конечностей: а — расставленная; б — полувыпрямленная; в — выпрямленная (по: Gatesy, 1991).

Fig. 1. Limbs postural grades: а — sprawling; б — semi-erect; в — erect (after Gatesy, 1991).

с расставленными конечностями (sprawling); полувыпрямленная (semi-erect) и выпрямленная (erect, Charig, 1972), что в целом разделяют и некоторые другие авторы (Parrish, 1986; Сенников, 1989). Главным признаком, определяющим принадлежность к той или иной градации, является ориентация бедра (от горизонтальной к вертикальной). Как пример промежуточной (semi-erect) стадии приводится крокодил (Bakker, 1971), для локомоции которого характерна как низкая, так и высокая походка с более вертикально ориентированным бедром. Благодаря кинорадиографии, однако, доказано, что механизмы низкой и высокой походок аллигатора (*Alligator mississippiensis*) фундаментально не различаются (Gatesy, 1991). К подобному заключению приводит изучение кинематики движения крокодила (Reilly, Elias, 1998). Авторами отмечено, что ползание и высокая походка у него значительно более подобны, чем ожидалось; что ползание крокодилов не эквивалентно примитивному ползанию ящериц и саламандр и является низкой версией высокой походки; и, как следствие, что современные крокодилы эволюировали от выпрямленных предков, а их полувыпрямленная поза вторична. Последний вывод разделяет также Дж. Пэрриш (Parrish, 1987), который заключает, что современные крокодилы не являются древними пережитками полувыпрямленных архозавров, а наследниками форм, которые были полностью выпрямленными и позднее адаптировались к ползающим и полувыпрямленным позам.

Этот же автор анализирует постепенный переход текодонтных архозавров к выпрямленной позе, индикатором которого рассматривается увеличение высоты таза за счёт достижения более вентральной ориентации и разрастания (вентрально) его элементов (Parrish, 1986). Отметим, что таз крокодила не менее «вентрализован» (рис. 2) при том, что главными способами его передвижения являются плавание и ползание, а наземная локомоция используется в целом вынужденно (Cott, 1961).

Наряду с изменением ориентации элементов таза в связи с переводом конечностей в парасагиттальное положение у текодонтов, в работе Дж. Пэрриша (Parrish, 1986) и ещё более детальной работе А. Г. Сенникова (1989) рассматриваются перестройки тазобедренного сочленения, голеностопного сустава, изменение типа опоры. По данным авторов, одним из способов достижения парасагиттальности служит переориентация вертлужной впадины вниз при сохранении четвероногости и стопохождения (рауизухиды, стагонолепидиды). Нельзя не согласиться с выводом о том, что такой путь становления выпрямленной походки является предельным (Сенников, 1989), то есть тупиковым в отношении дальнейшего совершенствования наземной локомоции.

Для постепенного перевода конечностей из сегментальной в парасагиттальную плоскость приводится вполне аргументованный морфологический запрет. Он состоит в том, что соответствующий этому переход от ползания с латеральными изгибами тела к высокой походке должен быть связан с изменением осей вращения

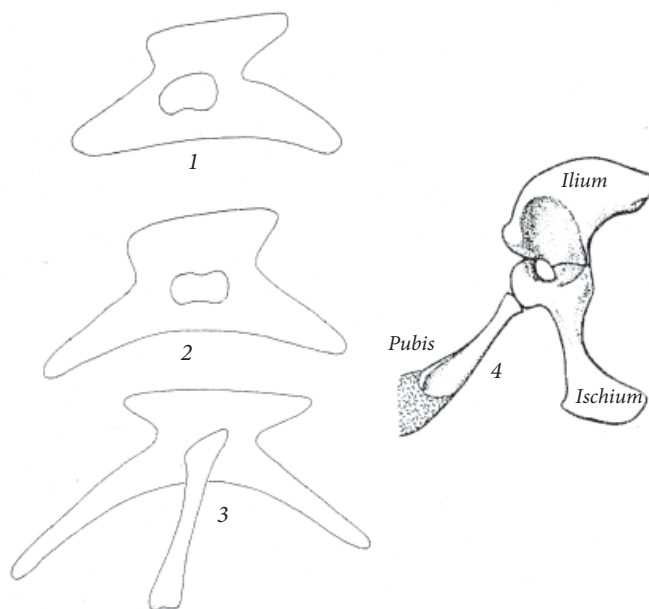


Рис. 2. Вентрализация элементов таза текодонтов: 1 — *Proterosuchus*; 2 — *Euparkeria*; 3 — *Ornithosuchus* (по: Parrish, 1986, с изменениями); 4 — таз аллигатора (по: Ромер, Парсонс, 1992).

Fig. 2. Ventralization of thecodonts pelvis elements: 1 — *Proterosuchus*; 2 — *Euparkeria*; 3 — *Ornithosuchus* (after Parrish, 1986, modified); 4 — pelvis of Alligator (after Ромер, Парсонс, 1992).

между позвонками из вертикальной в горизонтальную плоскость (Кузнецов, 1999). Определённые морфологические противопоказания такому нововведению продемонстрированы автором на примере современных хвостатых амфибий, гаттерии и ящериц. Переход к использованию движений ног в парасагиттальной плоскости автор вполне обоснованно считает весьма решительным шагом, при котором постепенная переориентация осей вращения суставов в ряду поколений была бы слишком сложным процессом (Кузнецов, 1999). Остается не совсем понятным, каким же образом достигли парасагиттальности сфенозухи, определяемые как четвероногие с боковым расположением вертлужной впадины, наличием медиальной головки бедра и пальцехождением (Сенников, 1989).

Иной путь становления парасагиттальности представлен в других группах текодонтов — эупаркерииды, орнитозухиды, лагозухиды (Сенников, 1989). Здесь переход к выпрямленным конечностям сопровождался в разной степени выраженными перестройками тазобедренного сочленения, таких как формирование медиальной головки (хотя и отличной от таковой птиц и динозавров), супраацетабулярного гребня и голеностопного сустава при факультативной бипедальности. Последнее определило переход к пальцехождению (Сенников, 1989), хотя Дж. Пэрриш считает, что эти формы сохраняют стопохождение (Parrish, 1986). Строение голеностопного сочленения у представителей этой группы различается, но характеризуется оно наличием основного сустава между *astragalus* и *calcaneus* (Parrish, 1986; Сенников, 1989). В отношении последнего заслуживает внимания суждение А. Уокера о том, что в структуре указанного сустава у текодонтов было определённое количество вариантов под общим названием «крокодиловый» (Walker, 1977). Очевидно, что при таком строении сустава вряд ли возможно достижение полностью выпрямленной походки и бипедализма. Учитывая известные на сегодня данные о локомоторных способностях птерозавров, можно предположить, что они произошли именно от таких «переходных» форм (подробнее о птерозаврах говорится ниже).

Наиболее продвинутый тип среди архозавров (с увеличением крестцовых позвонков и их консолидацией с тазом) — динозавры и птицы (Сенников, 1989). Динозаврово-птичий межтарзальный сустав с горизонтальной осью вращения между проксимальными и дистальными тарзалиями, характерный для парасагиттальной конечности, отличается от текодонтного принципиально (Krebs, 1974; Татаринцов, 1980; рис. 3). При этом динозавры предполагаются уже исходно бипедальными (Сенников, 1989), то есть унаследовавшими бипедальность от текодонтов. Моделью перехода к продвинутому типу рассматриваются попозавриды, факультативно бипедальные (Сенников, 1989) или бипедальные (Chatterjee, 1985). Можно предположить, таким образом, что именно переход к полному бипедализму определил появление филогенетической ветви динозавров.

Нам трудно судить о сравнительной эволюционной скорости перехода от расставленных конечностей и ползания к парасагиттальным конечностям и высокой походке. У ряда продвинутых текодонтов предполагается быстрый переход от сегментальной к парасагиттальной конечности (Кузнецов, Сенников, 2000); прослеживаются соответственные перестройки тазобедренного сочленения (формирование медиальной головки бедра, прободенной вертлужной впадины и супраацетабулярного гребня) в связи с использованием двух режимов работы тазовой конечности подобно таковому крокодилов.

Относительно способности крокодилов к использованию двух режимов работы тазовых конечностей и факультативной высокой походке, которую считают остаточной от когда-то выпрямленной позы, существует абсолютно убедительное, на наш взгляд, анатомическое пояснение. Оно состоит в том, что наряду с сохранением исходной терминальной головки бедра, артикулирующей с выступающей латерально дорсальной «губой» вертлужной впадины, у них формируется новая медиальная

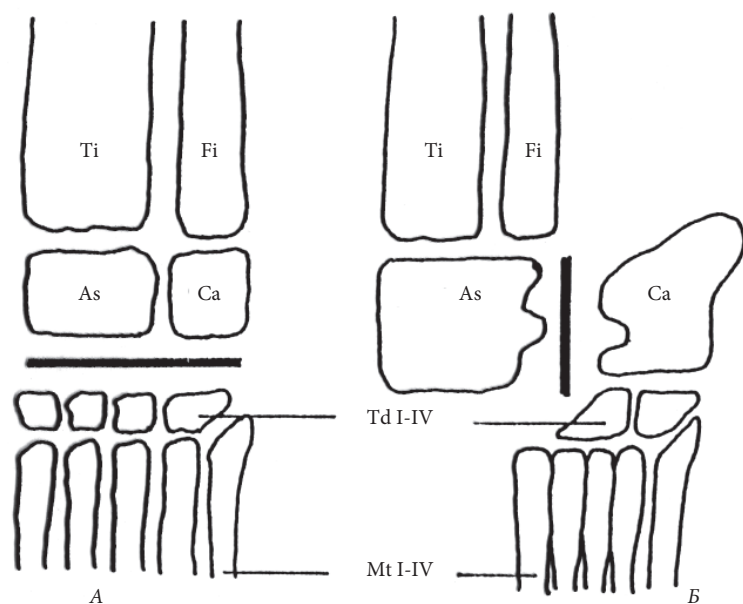


Рис. 3. Схема интертарзального сустава: А — динозавров и птиц; Б — высших псевдозухий и крокодилов (по: Татаринцов, 1980).

Условные обозначения: Ti — tibia; Fi — fibula; Ca — calcaneus; As — astragalus; Td I-IV — tarsalia distalis I-IV; Mt I-IV — metatarsalia I-IV.

Fig. 3. The scheme of intertarsal joint: A — in dinosaurs and birds; B — in higher pseudosuchians and crocodiles (after Татаринцов, 1980).

Conventional symbols: Ti — tibia; Fi — fibula; Ca — calcaneus; As — astragalus; Td I-IV — tarsalia distalis I-IV; Mt I-IV — metatarsalia I-IV.

головка бедра, которая становится у крокодила против вертлужной впадины при «переключении» бедра в близкое к парасагиттальному положение (Кузнецов, 1999).

Считается, что крокодилы происходят от примитивных псевдозухий — сфенозухий (Конжукова, 1964), которые теперь рассматриваются как подотряд крокодилов (Carroll, 1988). До известной степени они были приспособлены к двуногому передвижению, а их возврат к четвероногому передвижению связан с переходом к водному образу жизни (Конжукова, 1964). На вторичность четвероногого передвижения указывают трехлучевая форма таза и редукция наружного (V) пальца стопы (Конжукова, 1964). При этом крокодилов характеризует стопохождение с латеральными изгибами туловища и примитивное (псевдозухиевое) строение интертарзального сустава (Krebs, 1974; Татаринцов, 1980; рис. 3). Очевидно, такое его строение следует считать вторичным, исходя из того, что бипедализм при таком строении сустава вряд ли был возможен. Но это, похоже, противоречит закону необратимости эволюции, который остается в ряду важнейших по общему мнению закономерностей филогенеза (Орлов, 1979; Раутиан, 2006).

По данным разных авторов (Thulborn, 1971; Krebs, 1974; Татаринцов, 1980), перестройка от псевдозухиевого типа сустава к динозавро-птичьему оценивается как маловероятная, и последний, по их мнению, не может считаться модификацией первого. Возможность обратной перестройки не более вероятна. Исследование голеностопного сустава архозавров привело к выводу о том, что межтарзальный сустав птичьего типа возник однажды в основании клады птиц (Sereno, Arcucci, 1990). Видимо, такой вывод слишком категоричен, учитывая принципиальное подобие в строении обсуждаемого сустава птиц и динозавров (рис. 3). Несомненно, что это сходство является ещё одним примером локомоторного параллелизма обеих групп, взаимосвязанного со становлением выпрямленной позы и парасагиттальной конечности при переходе к бипедализму. А если принять трехлучевую таз как неперемненное наследие бипедализма (Конжукова, 1964), становится не совсем понятным успешное сочетание его наличия у современных крокодилов с преимущественно ползающей походкой. Интересно, видимо, приложить возможность такого сочетания и к текодонтам с «вентрализованными» элементами таза (Parrish, 1986). Кроме того, большинство аспектов морфологии и функции тазобедренного сустава крокодила определяются именно как предковые для Archosauria (Hutchinson, Gatesy, 2000).

В качестве аргумента вторичности перехода крокодилов к предковому («sprawling») типу локомоции приводится также отсутствие супраацетабулярного гребня (Зиновьев, 2007 б, 2010 б). Такой гребень, хотя и разного происхождения и разной степени развития, присутствует и у птиц, и у продвинутых текодонтов, и у динозавров, демонстрируя функциональный параллелизм, связанный с более или менее развитой медиальной головкой и парасагиттальностью конечностей (постоянной или факультативной). Таким образом, о вторичности современного типа локомоции крокодилов свидетельствовало бы скорее наличие указанного гребня, а не его отсутствие. При переходе от выпрямленной позы к расставленным конечностям, если таковой действительно имел место, сохранение указанного гребня кажется никак не препятствует (топографически и функционально) возвращению бедра в более горизонтальное положение.

В целом остаётся не вполне понятным как определять функционирование тазовых конечностей крокодила в двух режимах: как переходную стадию от выпрямленной позы к расставленной или наоборот — от латеральной постановки конечностей к парасагиттальной.

Скорее всего, имел место действительно быстрый переход к двуногости и выпрямленным конечностям с коррелятивно связанными перестройками суставов. В упомянутой выше работе (Кузнецов, Сенников, 2000) ничего не говорится о совершенно аргументированном запрете постепенного перевода конечностей со стороны

позвоночника (Кузнецов, 1999). В этом отношении переход к двуногости может быть выходом, поскольку локомоция на двух ногах не требует переориентации осей вращения между позвонками, а сопровождается увеличением жесткости поясничного и крестцового отделов, что наиболее выражено у птиц.

Следуя концепции макроэволюции Н. Н. Иорданского (2004), можно предположить, что наряду с накоплением таких макрогенезов, как преимущественное развитие тазовых конечностей, структурные изменения суставов и некоторых других, переход к двуногости стал ключевым ароморфозом (на данном этапе эволюции наземной локомоции), который «устранил существующие прежде морфофизиологические запреты эволюционных преобразований зависимых систем...» (Иорданский, 2004: 454). Это не привело к изменению общего плана строения, однако положило начало типогенезу — формированию новых макротаксонов (в данном случае динозавров, птерозавров и птиц). При этом ветвление архозавровой локомоции на птицеподобную и нептицеподобную оставляет неясными многие детали этого континуума (Hutchinson, Gatesy, 2000).

Полагаем, что переход к бипедальности и парасагиттальности был настолько быстрым, что носил характер сальтации. Хотя «сальтационное осуществление типогенеза крупных таксонов представляется невероятным хотя бы уже потому, что разные признаки, входящие в этот комплекс, контролируются разными генетическими системами и никакая «системная мутация» не может обеспечить их согласованных преобразований» (Иорданский, 2006: 258). Тогда возможно предположить не наследственный, а эпигенетический механизм обсуждаемого перехода с изменением хода онтогенеза и появлением новообразований. Вопрос об эпигенетической обусловленности морфогенезов серьёзно обсуждается наряду с возможностью сальтационной эволюции (Татаринов, 1987, 1988, 2007; Корочкин, 2002 и др.). Отметим также, что обсуждаемые градации (расставленная, полувыпрямленная, выпрямленная), по мнению С. Гейтси (Gatesy, 1991), выделены субъективно и различие между ними настолько велико, что позы кажутся эволюировавшими посредством сальтаций между стабильными и дискретными функциональными механизмами.

В пользу быстрого перехода к постоянному бипедализму может свидетельствовать и появление существенного различия в строении таза динозавров (Thulborn, 1971; Перлз, 1985 и др.). Зависимость степени развития и формы таза и его отдельных элементов от характера работы мускулатуры была доказана достаточно давно на млекопитающих (Лесгафт, 1905; Долго-Сабулов, 1931; Быков, Котикова, 1932). Разнообразие в строении таза птиц, в том числе и наблюдаемое нами (Богданович, 1997), также скоррелировано с их адаптивными (функциональными) особенностями (плавание, ныряние, древесное или преимущественно наземное обитание, удержание и первичная обработка добычи и др.), выраженными в степени развития тех или иных групп мышц. Но даже на фоне указанного функционального разнообразия таз птиц остаётся достаточно типичным в отношении взаимной ориентации его скелетных элементов. Динозавров, в отличие от птиц (произошедших от общего с ними предка), характеризуют консервативные пропорции конечностей и отсутствие иных специализаций, кроме наземного бипедализма (Gatesy, Middleton, 1997). При этом мы видим различные формы таза (касающиеся степени развития и ориентации os pubis) не только у ящериц и птицетазовых динозавров, но и в пределах этих отрядов (рис. 4). Переход от предкового текодонтного таза к динозавровому предполагается через некоторое количество малых изменений (Thulborn, 1971). Приходится допустить, что изменения эти по неизвестным нам причинам были разнонаправленными и их функциональная обусловленность остаётся неизвестной.

Различия в ориентации лобковой кости рассматриваются как результат её поворота (из предкового краниального положения), причины которого, по данным разных авторов (Romer, 1927; Galton, 1969; Walker, 1977; Курзанов, 1987; Лопарёв, 1996),

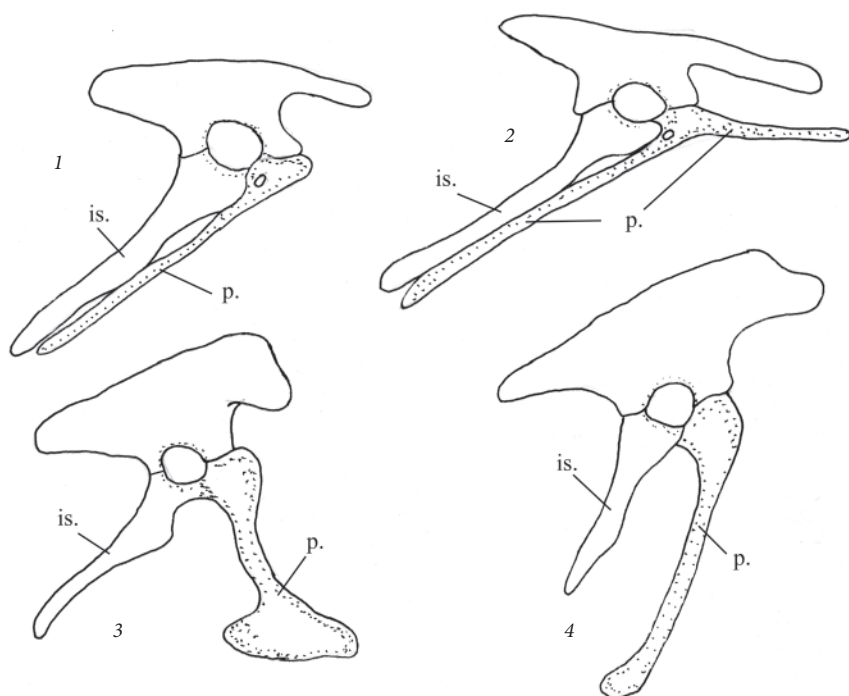


Рис. 4. Ориентация pubis динозавров: 1 — птицетазовый *Fabrosaurus*; 2 — птицетазовый *Thescelosaurus* (по: Thulborn, 1971); 3 — ящеротазовый *Tyrannosaurus* (по: Помер, Парсонс, 1992); 4 — ящеротазовый *Velociraptor* (по: Перлэ, 1985).

Условные обозначения: is. — ischium; p. — pubis.

Fig. 4. Orientation of dinosaur's pubis: 1 — ornithischian *Fabrosaurus*; 2 — ornithischian *Thescelosaurus* (after Thulborn, 1971); 3 — saurischian *Tyrannosaurus* (after Помер, Парсонс, 1992); 4 — saurischian *Velociraptor* (after Перлэ, 1985).

Conventional symbols: is. — ischium; p. — pubis.

существенно различны и допускают в частности смену функции мышц на противоположную (протракции бедра на ретракцию). Обращение лобковых костей назад, считавшееся апоморфией именно птиц, но отмеченное также у ряда двуногих динозавров (Барсболд, Перлэ, 1979; Norell, Makovicky, 1999; Xu et al., 2002), связывают с необходимостью сдвига центра тяжести тела назад вследствие перехода к двуногости. Более реальной такую причину разворота лобковых костей (смещение центра тяжести назад) мы считаем в отношении археоптерикса, мощное развитие передних конечностей которого сместило центр тяжести в краниальном направлении (Зиновьев, 2007 б). Но это по сути противоположное условие по сравнению с таковым для динозавров (редукция грудных конечностей).

Обычно речь идёт именно о повороте *pubis* из краниального в каудальное положение, хотя, по данным Э. Джонсон (эмбриональное развитие таза и тазовой конечности цыпленка), переориентация лобковой кости является результатом не поворота, а преимущественного роста хряща (с определённой стадии) в каудальном, а не краниальном направлении (Johnson, 1883). Возможно, при условии быстрого, а не постепенного перехода к бипедализму и парасагиттальной конечности, лобковые кости динозавров могли развиваться в онтогенезе достаточно произвольно, будучи в функциональном смысле относительно «свободными». Такое определение кажется справедливым, исходя из следующего: 1) при переходе динозавров к бипедальности основными локомоторными движителями у них остаются каудофemorальные мышцы, фиксирующиеся на скелетных элементах хвоста; 2) большинство мышц тазобе-

дренного сустава (*mm. ischioflexorius, ilioflexorius, iliofibularis, iliotibialis*) фиксируются на седалищной и подвздошной костях (Romer, 1923 с, 1927); 3) при переходе к двуногости с подведением конечностей в парасагитальное положение и вертикальной ориентацией бедра наиболее мощные из мышц тазобедренного сустава — аддукторы (*mm. puboischiofemorales*) — становятся менее эффективными (Romer, 1927), так как утрачивают топографические предпосылки к активному функционированию (Дзержинский, 2005).

Для вентрально ориентированных лобковых костей тероподных авимимов определяется вновь приобретённая функция — опора на них тела в статике (Курзанов, 1987), что можно рассматривать скорее как следствие, а не причину их разворота. А наиболее выраженное каудальное обращение лобковой кости (Romer, 1927: «true pubis») у некоторых птицетазовых динозавров приводит к необходимости формирования её топографического аналога — краниального отростка (*prepubis*) для усиления места фиксации абдоминальных мышц (Romer, 1927).

Решение вопроса о реальных причинах разворота лобковых костей при переходе к бипедализму выходит за рамки настоящей публикации, а приведенные выше рассуждения призваны показать, что вопрос этот на сегодня окончательно не решён.

Кроме того, само наследование тяжёлого хвоста двуногими динозаврами от четвероногих предков мы склонны рассматривать как свидетельство революционного характера обсуждаемого перехода. По пути дальнейшей постепенной эволюции динозавров (очевидно, с совершенствованием наземной локомоции) наблюдается постепенная редукция хвоста (Gatesy, 1990) вплоть до образования вполне птичьего пигостия (Barsbold et al., 2000).

Несколько отдельно в данном аспекте стоят птерозавры. Считается, что птерозавры произошли от небольших, предположительно двуногих бегающих текодонтных рептилий — псевдозухий, наиболее вероятным предком из которых определяется двуногий бегающий *Scleromochlus* (Woodward, 1907) или *Scleromochlidae* в целом (Carroll, 1988). И самих базальных птерозавров оценивали как высокоспециализированных бегающих бипедалистов с пальцехождением, выпрямленной позой и парасагитальными конечностями (Padian, 1983 a, b). Однако анализ более поздних находок нижнеюрских и нижнемеловых представителей группы показал, что вертикальная впадина у них была ориентирована косо вверх, а бедро — отклонено от тела наружу. При таком его положении птерозавры могли только «ковылять», но никак не бегать (Unwin, 1987). Дополняют это заключение исследование пропорций пальцев стопы и формы метатарзо-фаланговых суставов, которые позволяют определить базальных птерозавров как стопоходящих, со стопой более подобной таковой ползающих стопоходящих рептилий, чем бегающих пальцеходящих (Clark et al., 1998). Это также согласуется с обнаруженными отпечатками стопы птерозавров (Bennett, 1997) и с результатами более поздних исследований, включающих в себя компьютерное моделирование (Unwin, 2004). Очевидно, такую морфологическую (локомоторную) специфику птерозавров можно расценить как результат не совсем удачного перехода к двуногой локомоции. Тогда логично ещё раз предположить, что указанный переход осуществлялся не путём последовательных мелких морфологических изменений, а за счёт достаточно быстрых преобразований. Подобно попыткам освоения воздушной среды (полёт), попытки «подняться» на подведённые конечности могли предприниматься параллельно у исходных форм (Кузнецов, Сенников, 2000). Наземно-локомоторная «неудача» птерозавров компенсировалась развитием аппарата полёта, принципиально иного, чем у птиц.

Бипедализм и полёт

До недавнего времени объяснение причины перехода от четвероногой к двуногой локомоции фокусировалось на обретении грудными конечностями нелокомоторных функций. Общепринятым, например, стало мнение о том, что по пути становления птиц как таксона к бипедализму привело преобразование грудных конечностей в крылья (Du Brul, 1962; Ильичев и др., 1982). На сегодня же переход к двуногой локомоции рассматривается в качестве ключевой адаптации, которая предшествовала происхождению птиц и полёта (Long et al., 2003; Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010 и др.).

Отмеченная нами здесь и ранее (Богданович, 2009) вероятная взаимосвязь перевода тазовых конечностей в парасагиттальное положение с переходом к двуногой локомоции предполагает, что грудные конечности остаются пока латерально расставленными. Именно такие (не подведённые под туловище) грудные конечности являются более вероятными кандидатами для преобразования в крылья в филетической линии птиц. В отличие от линии динозавров, грудные конечности которых в ряде случаев вернулись к опорной функции, но уже с парасагиттальной ориентацией. В данном случае речь идёт о формировании именно машущего (первоначально — порхающего) крыла. Оставаясь высокоподвижными (с большим количеством степеней свободы относительно плечевых суставов), латерально расставленные грудные конечности предков птиц, оперённые вне связи с полётом (Cowen, Lipps, 1982; Курочкин, 2006 и др.), обеспечивали динамическую устойчивость в режиме высокой скорости и маневренности наземного передвижения. Именно такие характеристики наземной локомоции достигались при переводе тазовых конечностей в парасагиттальное положение и редукции тяжёлого хвоста. Кроме того, порхающие движения оперённых грудных конечностей облегчали передвижение среди древесной растительности (Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2010).

У пассивно летающих животных (планеров) общий центр летательных перепон должен совпадать с центром тяжести тела (Beebe, 1915). Для выполнения этого условия перья должны были быть расположены не только на кистях и хвосте, но и на тазовых конечностях. Существование такой гипотетической формы, названной *Tetrapteryx* (Beebe, 1915), было замечательно подтверждено современными находками «четырёхкрылых» динозавров и некоторых энантиорнисов с перьями на всех конечностях (Xu et al., 2002, 2003 б; Курочкин, 2004; Xu, Zhang, 2005). Очевидно, что такая форма, представлявшая одну из попыток освоения воздушной среды среди нескольких, представленных в разных линиях рептилий (Курочкин, 2001, 2007), была тупиковой. Морфологически планирование обеспечивается совершенно иначе по сравнению с активным (машущим) полётом (Padian, 1983 б). Для планирования летательная перепонка формируется от тела образуя прочную поддерживающую конструкцию; для машущего полёта — от дистальных, наиболее быстро движущихся элементов конечности (Kurochkin, Bogdanovich, 2010).

Таким образом, планирование несовместимо с дальнейшим формированием машущего полёта (Carple et al., 1983). Неизвестно ни одной группы тетрапод, в которой произошёл бы переход от планирования к машущему полёту, то есть таких, где примитивные формы были бы планирующими, а продвинутые машущими летунами (Long et al., 2003).

В последнее время, однако, предлагается именно такая эволюционная последовательность на примере рукокрылых (машущий полёт), прошедших шерстоподобную стадию планирования (Панютина, 2010). В данном случае предполагается образование дистальной (межпальцевой) перепонки (ключевой адаптации для формирования машущего полёта) вторично, как надставки к планирующему крылу. Мы вполне разделяем вывод автора о том, что латерально расставленные конечности

являются преадаптивным состоянием к полёту (Панютина, 2010), что вполне справедливо как в отношении планирующего, так и машущего полёта, в том числе у птиц.

При условии быстрого перехода к бипедализму грудная конечность предков птиц, лишившись опорной функции, могла дать целый «букет» трансформаций с разной степенью редукции. Значительное их уменьшение с редукцией мускулатуры — это лишь частный случай их дальнейшей эволюции, но не общая закономерность как это иногда считается (Панютина и др., 2012). Вспомним, например, разнообразие моделей грудной конечности у теропод (Middleton, Gatesy, 2000). Одна из таких моделей вполне вероятно была наиболее «крылоподобной». Мы не можем не согласиться, таким образом, с одним из первых последовательных непоследователей Ч. Дарвина — Дж. Майвэрта, который писал о невозможности вывести редуцированную структуру крыла из какой-либо функции. По его мнению, происхождение крыла птиц нельзя объяснить иначе, чем сравнительно спонтанной модификацией прежде опорной конечности (Mivart, 1871). Подобным образом Р. Тальборн рассматривает возможность сальтации от рептилий к птицам со случайным на вид появлением набора скоординированных адаптаций для полёта (Thulborn, 1984).

Не преувеличивая роль сальтаций в эволюции, следует отдать должное возможности сальтационного характера некоторых макрогенезов (морфофункциональных сальтаций), которые «...представляют собой переходы между дискретными состояниями морфофункциональных систем...» (Иорданский, 2006: 259) с сохранением естественного отбора в качестве главного эволюционного механизма.

Представленный выше анализ позволяет, прежде всего, сделать вывод о том, что имеющиеся на сегодня в литературе предположения не дают удовлетворительного решения вопроса об истинных причинах происхождения постоянного бипедализма. Наиболее убедительное, на наш взгляд, суждение о переходе к двуногости для увеличения скорости локомоции (Сенников, 1989) можно принять только в связи с одновременной переориентацией конечностей в парасагиттальное положение. Любое движение конечностей вне парасагиттальной плоскости уменьшает скорость движения вперед (Coombs, 1978). Известные нам работы, посвящённые переводу конечностей из сегментального в парасагиттальное положение, фокусируются на тазовых конечностях. Это ещё раз аргументирует связь указанного перевода с переходом к двуногости. При этом освобождение от опорной функции даёт грудным конечностям определённую свободу для дальнейших эволюционных перестроек в разных направлениях: сильная редукция, преобразование в крылья птичьего или птерозаврового типов, возврат к опорной функции (но уже в подведённом положении) или, возможно, приобретение иных функций. Среди последних предполагается древесное лазание (Paul, 1988; Witmer, 2002; Zhang et al., 2002), подтверждённое находками некрупных теропод с грудными конечностями, снабженными искривленными когтями (Xu et al., 2003 a).

Факультативную бипедальность некоторых текодонтосов (с факультативной же парасагиттальностью тазовых конечностей), очевидно, можно определить как преадаптивное состояние для достижения полного бипедализма и полной парасагиттальности. Такое состояние достигается градуалистически, постепенными неглубокими морфологическими перестройками. Они ещё позволяют возврат к локомоции на расставленных конечностях, который уже невозможен у динозавров, облигатно бипедальных с полностью парасагиттальным положением тазовых конечностей (Сенников, 1989). Переход от первого состояния к последнему, вероятнее всего, происходил параллельно в разное время и от разных исходных форм,resultируя появление, наряду с динозаврами, также птерозавров и птиц. В пользу этого свидетельствует, например, появление такой формы как протоавис, более ранней в сравнении с динозаврами. Кроме того, полный бипедализм отмечен для ещё более примитивных форм. Например, описан бипедальный представитель Bolosauridae — *Eudibamus*

cursoris gen. n. et sp. n. — из нижней перми с парасагиттальными конечностями и пальцехождением (Berman et al., 2000).

Ещё раз отметим, что обсуждаемый переход, на наш взгляд, происходил очень быстро, носил характер сальтации с одновременными перестройками суставов и переходом к пальцехождению, которое рассматривается в качестве морфологической корреляции с выпрямленной позой (Charig, 1972). Допускается, что внезапное приобретение новых признаков может быть в эволюции весьма радикальным: «...некоторые мутации способны изменить онтогенез так, что, по образному выражению крупнейшего палеонтолога наших дней О. Шиндевольфа, из яйца рептилии вылетит первая птица» (Корочкин, Ивановский, 1983: 45).

Вне зависимости от истинных причин и механизмов перехода к бипедализму, само наличие этой стадии, предшествующей происхождению птиц и полёта, не вызывает сомнения. До появления крыла, таким образом, очень существенными были функциональные отправления тазовой конечности, в пределах которой особого внимания заслуживает стопа как непосредственно контактирующий с субстратом эктосоматический отдел.

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЕРЕСТРОЕК СТОПЫ В ПРОИСХОЖДЕНИИ ПТИЦ

Несмотря на переход к бипедализму, стопа псевдозухий, предковых по отношению к динозаврам и птицам, и текодонтов в целом, остаётся пятипалой; отмечается лишь частичная редукция V пальца (Малеев, 1964; Romer, 1956). У ящеро- и птицетазовых динозавров отмечена дальнейшая редукция пальцев стопы, например, до трёхпалости у *Struthiomimus* (Osborn, 1916). Вряд ли можно согласиться с Л. Д. Мартином (Martin, 1983), расценивающего редукцию V метатарзалии как общую эволюционную тенденцию у рептилий, учитывая сохранение пятипалой стопы у современных представителей класса. Указанная редукция является общей тенденцией при переходе от стопо- к пальцехождению (Северцов, 1939).

На наш взгляд, кажется интересным сочетание у двуногих динозавров морфологических черт, традиционно классифицируемых как «cursorial» (наземные, «бегательные») и достаточно полно проанализированных в работе У. Кумбса (Coombs, 1978), с наличием длинного тяжёлого хвоста. Ссылаясь на одно из первых описаний тяжёлого, жёсткого негнущегося хвоста с окостеневшими сухожилиями (Norpsa, 1905), П. Галтон рассматривает его в роли динамического противовеса при беге у двуногих динозавров (Galton, 1971). Однако сам Ф. Нопча пишет о том, что физиологическое значение такого жёсткого органа полностью ставит в тупик («entirely a puzzle», Norpsa, 1905: 206). Действительно, тяжёлый хвост может уравнивать переднюю часть туловища при наклонной его ориентации. Именно в такой позе, по аналогии с бегущими на двух ногах ящерицами, изображаются бегущие динозавры (рис. 5). Как отмечено выше, переход к бипедализму у ящериц предполагался как средство достижения высокой скорости передвижения и происходил, как правило, после более или менее выраженного разгона (Суханов, 1968). Вероятнее всего, такие двуногие пробежки с большой скоростью при «зависшей» передней части тела являются в основном прямолинейными, хотя в указанной работе В. Б. Суханова это не оговаривается. Напомним, что, в отличие от ящериц, у динозавров конечности работали не в сегментальной, а в близкой к сагиттальной плоскости, а их бипедализм можно назвать полным, когда передвижение с любой скоростью происходит только на двух ногах. И если медленную ходьбу нетрудно себе представить при отчасти выпрямленном туловище и наличии длинного тяжёлого хвоста, то сравнительно быстрый и особенно маневренный бег на двух ногах трудно себе представить, учитывая, что расход мышечной энергии на сохранение статодинамического равновесия системы при этом условии существенно возрастает. Среди всего разнообразия современных наземных позвоночных, освоивших сравнительно быструю (но не прыжковую) локомоцию, длинный и тяжёлый хвост сохранили только ящерицы при существенно ограниченных размерах и массе тела. При сходном с бипедальными динозаврами расположении конечностей двуногие млекопитающие обычно используют «рикошетирующее» движение, при котором правая и левая конечности двигаются скорее в унисон, чем по очереди (Hildebrand, 1974). При этом отпадает необходимость иметь дополнительные механизмы для сохранения равновесия при опоре на одну конечность.

По нашему мнению, в период становления двуногой локомоции, которое сопровождалось изменением положения общего центра тяжести тела, длинный тяжёлый хвост мог выполнять роль хотя бы факультативной опоры. Это существенно облег-

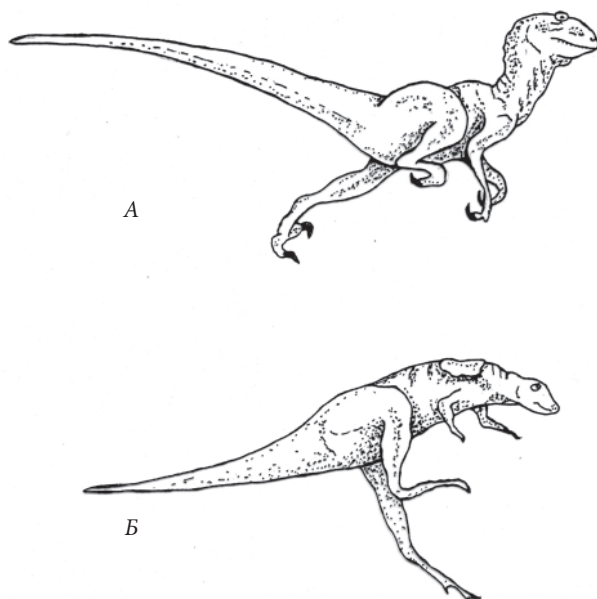


Рис. 5. Бегущие динозавры: А — ящеротазовый *Deinonychus*; Б — птицетазовый *Fabrosaurus* (по: Койэн, 1982).

Fig. 5. Running dinosaurs: А — saurischian *Deinonychus*; Б — ornithischian *Fabrosaurus* (after Койэн, 1982).

чало сохранение равновесия при наличии направленных вперёд пяти (текодонты) и, тем более, трёх-четырёх (динозавры) пальцев. О подобной роли хвоста можно судить из описания заднего пояса Dinosauria, «...изъ коихъ некоторые ...ходили только на заднихъ ногахъ, опираясь при этомъ на хвостъ.» (Шимкевич, 1922: 223).

У бипедальных птицетазовых динозавров обычно редуцированы 1-й и 5-й пальцы, у теропод позиция в разной степени редуцированного 1-го пальца определяется неоднозначно (Galton, 1971; Thulborn, 1971). Для более примитивной (по отношению к динозавровой) тазовой конечности верхне-триасового протоависа характерно наличие хорошо развитого hallux, который отчетливо противопоставлен трём передним пальцам и расположен на одном уровне с ними (Chatterjee, 1995), определяя типичную анизодактильную стопу (рис. 6). В одной из достаточно ранних работ по происхождению птиц Ф. Нопча вполне аргументированно пишет о том, что первичный разворот I пальца в стопе примитивных рептилий не связан с древесной адаптацией, а причина этому — другой, неизвестный фактор (Nopcsa, 1923). В этом отношении интересен вывод К. Миддлтона в уже современной работе, специально посвящённой ориентации первого пальца стопы птиц (Middleton, 2001). На большом сравнительном материале автор показывает особенности этой ориентации, в частности степень противопоставленности и факторы, которые её определяют (размещение суставной ямки, скрученность костей и др.). В заключение автор отмечает, что остаются важные вопросы, требующие решения. Например, какие функциональные последствия связаны с разворотом hallux и какова его функция во время не обхватывающих («nonperching») локомоторных движений, таких как наземное передвижение. Автор предполагает, что решению этих вопросов может помочь в частности изучение особенностей строения стопы у наиболее ранних птиц.

По нашему мнению, на первых этапах бипедальной локомоции противопоставленность 1-го пальца, увеличивая статическую устойчивость животного путём увеличения площади опоры, функционально разгружало хвост обуславливая возможность его частичной редукции (Богданович, 2000 б; Bogdanovich, 2007; Курочкин, Богданович, 2008 а, б). Такая эволюционная судьба hallux (закрепление его полной противо-

поставленности при полноценном развитии и расположении на одном уровне с передними пальцами) сопровождается происхождением филетической линии птиц. Как упоминалось выше, именно такая стопа характерна для триасового *Protoavis* (рис. 6).

Локомоторная специализация динозавров с переходом к бипедальности и сохранением длинного жёсткого хвоста сопровождалась иными перестройками стопы. Постепенный разворот hallux показан на примере следов 5 представителей триасовых стопоходящих рептилий. Однако в этом случае указанный разворот происходил одновременно с потерей его функциональной роли, исключением из опоры и редукцией с формированием трёхпалой стопы (Norcsa, 1923).

По мнению приверженцев древесного происхождения полёта птиц, на ветви деревьев они взбирались с помощью грудных конечностей. Однако приспособление грудной конечности к лазанию (цеплянию) как преадаптацию для преобразования в крыло представить довольно трудно (Богданович, 2000 б; Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010). Д. Питерс также вполне обоснованно заключил, что лазательные адаптации передних лап несовместимы с летательными (Peters, 2002).

Исходя из анализа работ, посвящённых морфологическим адаптациям позвоночных к древесному образу жизни, приведённого в книге М. Ф. Ковтуна (1984), для кисти с более или менее выраженной хватательной способностью характерны противопоставление первого пальца, удлинение кисти и, в частности, пальцев, усиление связочного аппарата между костями запястья, сильное развитие коротких мышц кисти, усиление флексоров плечевого и локтевого суставов. Учитывая, что пятипалая стопоходящая конечность была исходной для общего предка наземных позвоночных (и современных, и архозавров), а также сходную функциональную обусловленность обсуждаемых перестроек, можно предположить параллельное в основных чертах развитие (в данном случае морфотипа «древесной» конечности) в этих группах (Татаринов, 1987). Тенденции перестроек грудной конечности до состояния, отмеченного у триасового *Protoavis texensis* — наиболее древнего из известных существа, стоящего близко к основанию эволюционного ствола веерохвостых птиц — кажутся несколько иными. Среди особенностей его кисти характерны редукция пальцев до трёх, расположенных в одной плоскости, срастание 3-й и 4-й метакарпалей, частичное срастание метакарпалей с карпaliaми, сильное развитие коротких сухожилий, связывающих кисть с локтевой костью (по выраженным ямкам прикрепления), сильное развитие надкоракоидного мускула (по тому же признаку) — основного поднимающего конечность мускула, сгибание–разгибание в кистевом суставе в плоскости кисти (Chatterjee, 1995; Курочкин, 1993; Kurochkin, 1995 а, б; рис. 7). Формирование подобного комплекса признаков, на наш взгляд, сомнительно аргументирует вывод о прохождении такой конечностью древесной («лазающей») стадии. Кроме того, полёт чисто древесного происхождения предполагает наличие фазы прыжка — планирования (Дементьев, 1940; Walker, 1977; Ostrom, 1979 и др.). Известно, что конвергентная эволюция по пути приспособления к планированию имеет общей закономерностью увеличение летательной перепонки (Татаринов, 1980). Классический пример

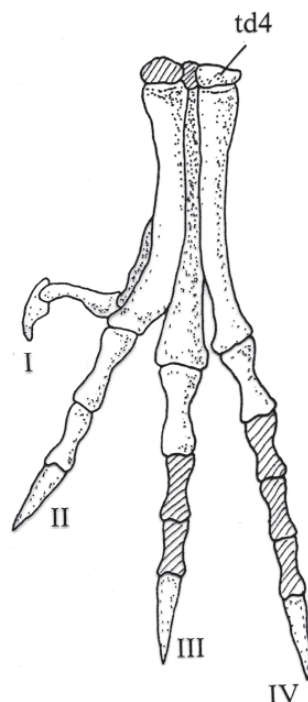


Рис. 6. Стопа *Protoavis texensis* (по: Chatterjee, 1995): dt4 — tarsalia distalis 4.

Fig. 6. Foot of *Protoavis texensis* (after Chatterjee, 1995): dt4 — tarsalia distalis 4.

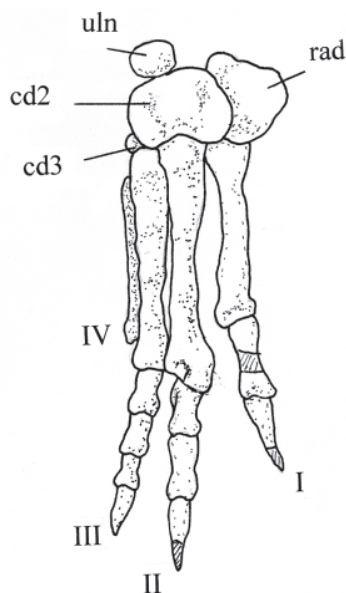


Рис. 7. Кисть *Protoavis texensis* (по: Chatterjee, 1995).

Условные обозначения: cd2 и cd3 — carpale distale 2 и 3; rad — radiale; uln — ulnare.

Fig. 7. Manus of *Protoavis texensis* (after Chatterjee, 1995).

Conventional symbols: cd2 и cd3 — carpale distale 2 and 3; rad — radiale; uln — ulnare.

такой конвергенции — шерстокрыл, летяга и сумчатая белка может быть дополнен ещё более отдалёнными филогенетически «летающими» современными и ископаемыми ящерицами.

Противопоставленность хотя бы одного хорошо развитого и расположенного на одном уровне с другими пальца, с одной стороны, является достаточным условием для выполнения обхватывающей функции (Bock, Miller, 1959); с другой стороны, Г. П. Дементьев (1940) указывал на то, что задняя конечность птиц приспособлена более к ходьбе, чем к лазанию. Однозначная привязка ориентации 1-го пальца к особенностям обитания привела, например, к тому, что определение его как противопоставленного послужило аргументом в пользу «древесности» птицетазового *Hypsilophodon*, а пересмотр с выводом об отсутствии противопоставленности стало одним из доказательств его «бегающей» адаптации (Galton, 1971). На сегодня вполне убедительно доказано, что анизодактильная стопа является предковой для птиц в целом (Raikow, 1985 a; Зиновьев, 2007 б). Но до последнего времени остаются открытыми вопросы о том, какие функциональные изменения взаимосвязаны с разворотом hallux и существует ли функциональная взаимосвязь между лучшей хватательной стопой и способностью к наземной локомоции (Middleton, 2001).

Очевидно, не требует доказательств, что птицы с наиболее распространённой анизодактильной стопой достаточно уверенно передвигаются и по земле, и по ветвям. В цепочке перестроек стопы от пятипалой у текодонтов к четырёх- и трёхпалой у динозавров вполне вероятно наличие формы с потерянным уже или сильно редуцированным пятым пальцем и хорошо развитым, но отставленным в сторону первым пальцем. Именно такое состояние описано, например, для псевдозухии *Scleromochlus* (Татаринов, 1964). Его селективное преимущество (и завершение разворота 1-го пальца) вполне аргументировано, на наш взгляд, двумя возможными функционально-адаптивными следствиями. Во-первых, более эффективной передне-задней балансировкой тела (регулировкой наклонов в сагиттальной плоскости) по сравнению с таковой при помощи тяжёлого хвоста; во-вторых, возможностью передвигаться по ветвям, обхватывая их именно задними, а не передними конечностями. На нижние ветви предполагаемая «предптица» могла запрыгивать с земли, как это делают (до 1,5 м, не взлетая) краксы — наиболее примитивные представители генерализованного отряда курообразных (Bent, 1932). Это отчасти снимает возражение Л. Д. Мартина, который пишет: «Трудно должно быть для передвигающегося постоянно на двух ногах нелетающего <животного> залезть на вертикальное дерево» (Martin, 1983: 121). Вполне логично предположить, что прыжки (а также передвижение по земле) сопровождались машущими движениями грудных конечностей (Богданович, 2000 б; Курочкин, Богданович, 2008 б). Особенно если учесть известный факт появления перообразных структур ещё у предков птиц. На первых этапах освоения «древесной» локомоции (без развитого оперенного крыла) вполне возможно было не только запрыгивание на нижние ветви, но и передвижение с ветки на ветку прыжками. Возможные причины выбора подобных поведенческих особенностей представлены в наших публика-

циях (Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010). Описанное передвижение по ветвям сходно с наземной локомоцией и также характерно для современных краксов (Bent, 1932), у изученного нами представителя которых отмечен хорошо развитый обращённый назад hallux, расположенный на одном уровне с остальными пальцами (типичная анизодактилия). Такой способ передвижения требует больших мышечных усилий. И в скелете *Protoavis* уже присутствуют черты, которые предполагают значительное развитие локомоторных мышц тазовой конечности. Среди них хорошо развитые пре- и постацетабулярные отделы подвздошной кости, седалищная кость, её сращение с постацетабулярным отделом подвздошной кости с увеличением общей жесткости таза (рис. 8), хорошо выраженные кнемиальные гребни голени (Chatterjee, 1995).

Высший уровень освоения воздушной среды — активный полёт — был реализован в двух группах и при сплошной перепонке (птерозавры и летучие мыши). Но в обеих группах за это «заплачено» более или менее выраженной редукцией аппарата наземной локомоции. Например, в одной из групп *Chiroptera* — подковоносов — из 22 % массы мышц (от общей массы тела), действующих на конечности, 19,7 % приходится на мышцы грудных конечностей (Ковтун, 1984). Именно появление перообразных образований (а позднее — настоящего пера) могло определить иную стратегию развития локомоторного аппарата у предков птиц. Многощелевое (в данном случае оперённое) крыло обладает заметно большим коэффициентом подъемной силы в сравнении со сплошным (Александр, 1970). Поэтому активный полёт, за-

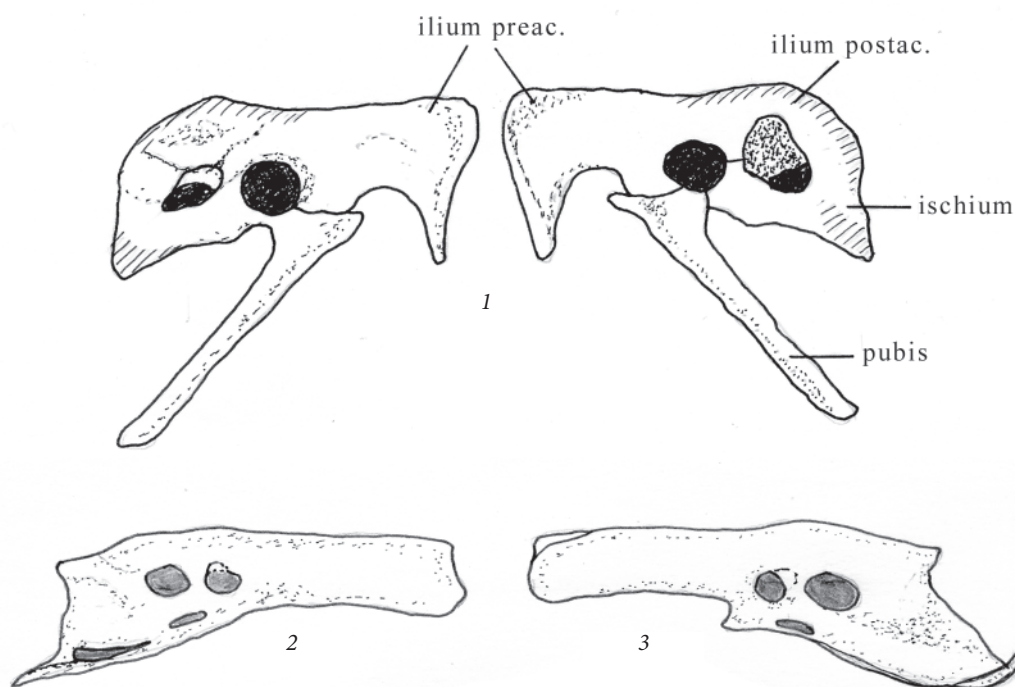


Рис. 8. Таз протоависа (1) (по: Chatterjee, 1995) в сравнении с тазом рецентных преимущественно наземных видов птиц со сравнительно мощной мускулатурой тазовой конечности: *Crex crex* (2), *Francolinus francolinus* (3) (по: Курочкин, Богданович, 2008 б, с изменениями).

Fig. 8. Pelvis of protoavis (1) (after Chatterjee, 1995) in compare with recent mainly terrestrial birds with comparatively powerful pelvic limbs musculature: *Crex crex* (2), *Francolinus francolinus* (3) (after Курочкин, Богданович, 2008 б, modified).

рождавшийся из порхающих движений оперённых грудных конечностей, возможно, не столь значительно «оттягивал» мышечную массу от альтернативной системы тазовых конечностей и не был взаимосвязан с разрастанием летательной перепонки. И то, и другое благоприятствовало, по сути, параллельному развитию обеих систем (Богданович, 2000 б; Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2010). И хотя в случаях узкой специализации среди современных птиц отмечаются полярные величины отношения между массой грудной и тазовой конечностей, для представителей одной из наиболее генерализованных групп — отряда курообразных — характерен определённый паритет между этими показателями (Потапов, 1985; Сыч, 1985; Богданович, 1997 и др.).

Несомненно, что все изложенные выше рассуждения носят предположительный характер. Главное, что хотелось подчеркнуть, это возможное значение своеобразного универсализма анизодактильной тазовой конечности (характерной, в частности, уже для протоависа) в происхождении и ранней эволюции птиц. Такой универсализм был потерян за счёт редукции пальцев и/или изменения их ориентации как по линии бипедальных динозавров, так и в процессе специализации многих групп птиц. Однако типичная анизодактильная конечность с низко расположенным и хорошо развитым первым пальцем сохранилась не только у примитивных куриных (краксов и сорных кур), но и у птиц филогенетически наиболее молодого и многочисленного отряда воробьинообразных. Среди последних анизодактильная стопа характерна как для типично древесных, так и для преимущественно наземных видов, что показалось нам достаточно интересным явлением, заслуживающим отдельного рассмотрения в следующей главе.

О СЛУЧАЯХ «НЕАДАПТИВНОГО» СТРОЕНИЯ СТОПЫ У НЕКОТОРЫХ ВОРОБЬИНЫХ

Как отмечалось выше, уже у двуногих текодонтов — псевдозухий отмечается частичная редукция пятого пальца стопы. Функциональное значение его полной потери (уменьшение площади опоры, времени опорной фазы, облегчение дистального отдела конечности) при переходе от стопо- к пальцехождению неоднократно обсуждалось в ряду адаптаций позвоночных к более эффективному наземному передвижению (Северцов, 1939; Gray, 1968; Hildebrant, 1974 и др.). В ранней эволюции птиц полная редукция пятого пальца сопровождалась противопоставлением первого пальца с формированием анизодактильной стопы (Богданович, 2000 б; Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2010). В процессе дальнейшей адаптивной радиации у птиц, частично или полностью утративших обхватывающую функцию тазовых конечностей с переходом к преимущественно или исключительно наземному обитанию, отмечается в разной степени выраженная редукция hallux. Функциональные предпосылки этого явления принципиально те же, что и для пятого пальца. Однако редукция первого пальца коснулась не всех приуроченных к наземному обитанию птиц. Он хорошо развит и снабжён длинным когтем, например, у адаптированных к бегу видов воробьиных. Возможные причины этого рассмотрены в работе Д. Питерса (Peters, 1989) на примере таких представителей как коньки и жаворонки. В частности увеличение площади опоры благодаря наличию длинного первого пальца и когтя рассматривается как механизм, компенсирующий редукцию (у чисто древесных предков) расположенных на цевке мышц второго и четвёртого пальцев, затруднившую поддержание равновесия при беге. Действительно, у такого типично дендрофильного вида как кедровка (*Nucifraga caryocatactes*) нами не обнаружены короткие мышцы не только второго и четвёртого, но и третьего пальцев. Однако короткие мышцы второго и четвёртого пальцев хорошо развиты, например, у древесных вяхиря и горлицы (голубиные) и редуцированы (приводящий второго пальца и отводящий четвёртого полностью, короткий разгибатель четвёртого — до короткого апоневроза) у исключительно наземного представителя близкородственного семейства рябков — саджи (George, Berger, 1966; Богданович, 1997). При этом у последней утрачен первый палец, но передвигается по земле она вполне уверенно. Основной причиной редукции обсуждаемых мышц автор указывает требование к облегчению конечности (Peters, 1989). Но облегчение дистальных отделов конечности — одна из общих закономерностей перестроек локомоторного аппарата наземных позвоночных по пути совершенствования наземной локомоции. По-видимому, в данном случае следует говорить не столько об экологических приоритетах редукции мышц, сколько об общем характере этой тенденции для класса птиц (Курочкин, 1982). В силу известных ограничений, накладываемых на птиц как летающих существ (Гладков, 1936), в их локомоторном аппарате сформировался ряд автоматических механизмов, существенно снижающих потребность в мышечной массе (Курочкин, 1972). Одним из таких механизмов является пассивное (за счёт ориентации и формы суставных блоков) приведение–отведение второго и четвёртого пальцев стопы (Штегман, 1958), что могло привести к утрате соответствующих мышц (Богданович, 1988).

Анизодактильная стопа с хорошо развитым первым пальцем характерна для всех воробьиных. При сравнительно высокой гетероморфности отряда (морфологической

и экологической) такой консерватизм свидетельствует, вероятно, об исходной общей дендрофильной его специализации, которую сохранило подавляющее большинство рецентных видов (Познанин, 1978). Передвижение в кронах прыжками определяется в качестве ключевой адаптации для воробьиных птиц в целом (Зиновьев, 2007 а). К упомянутым выше конькам и жаворонкам можно добавить, например, не менее выраженных наземников — кустарниковых птиц (*Atrichornis*) и птиц-лир (*Menura*), также сохранивших хорошо развитый первый палец с длинным когтем (Raikow, 1985 b).

Рассмотрим возможные причины такого консерватизма. Опору на расположенные на одном уровне передние и задний пальцы можно назвать наиболее выраженным среди птиц стопохождением (опора на дистальный конец цевки характерна для большинства птиц). При этом достигается сравнительно большая площадь опоры с уменьшением относительной нагрузки, но практически отсутствует такое существенное для повышения эффективности наземной локомоции явление, как запасание энергии в растягиваемых сухожилиях. Запасённая в первой половине фазы опоры на передние пальцы, упругая энергия возвращается в систему во второй половине опорной фазы — отталкивании от субстрата (Alexander et al., 1979; Clark, Alexander, 1975). Очевидно, что возможность запасаения такой энергии зависит, прежде всего, от силы мышц, работающих в уступающем режиме удерживая сухожилие во время его нагружения. Поэтому вряд ли можно говорить о действительной экономии силы (энергии). Скорее речь может идти о скорости акта движения. В одном случае она определяется временем расслабления и последующего сокращения мышцы; в другом — временем возвращения растянутого сухожилия в исходное состояние с выполнением того же движения, но быстрее. Второй вариант может быть реализован настолько, насколько позволяют соответствующие мышцы. Наиболее экономичное решение запасаения упругой энергии отмечается, пожалуй, у представителей наземных позвоночных с крайней степенью выраженности пальцехождения — фалангоходящих. У лошади, например, некоторые сгибатели пальцев, работающие с очень незначительной амплитудой, характеризуются замещением существенной части мышечной ткани соединительной. Это определяет их функцию близкой к таковой связок и классификацию как статических мышц (Васнецов и др., 1961; Gans, 1982). У птиц подобного осухожиливания мышц нами не обнаружено. Поэтому первостепенное значение здесь имеет относительная масса мышц как показатель их силы. Самое общее сравнение показывает следующее. Среди относительных наземников — воробьиных (коньки, скворцы, воробьи) мышцы тазовой конечности составляют 4–7,76 % массы тела (Hartman, 1961). У птиц других отрядов с поднятым и укороченным в разной степени первым пальцем и значит, усиленной нагрузкой на передние пальцы, этот показатель увеличен до 8–18 % у курообразных, 15 % у американского грифа, 16,9 % у пастушкового журавля (Hartman, 1961; Богданович, 1997). Наконец, полное пальцехождение документально зафиксировано у африканского страуса. В момент максимальной нагрузки на конечность опора осуществляется на два оставшихся в стопе пальца (Alexander et al., 1997). Мышцы тазовой конечности страуса достигают 29 % массы тела. Такое развитие мышц тазовой конечности, очевидно, стало возможным благодаря крайне выраженной редукции или не развитию грудной мускулатуры. Совершенствование «бегающей» конечности у воробьиных птиц по традиционному для наземных позвоночных пути с увеличением массы соответствующих мышц ограничено системой корреляций, характеризующей отряд. Одной из наиболее существенных в этой системе можно назвать взаимосвязь между развитием мускулатуры тазовой и грудной конечностей, которая носит, вероятнее всего, альтернативный характер.

В связи с разделением единой предковой локомоторной системы на две достаточно автономные (крыла и тазовой конечности) анализ упомянутых взаимосвязей заслуживает внимания в числе вопросов, касающихся происхождения и эволюции отряда в целом. Пример такого анализа представлен в следующем разделе.

АЛЛОМЕТРИЧЕСКАЯ ЗАВИСИМОСТЬ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ МЫШЦ ГРУДНОЙ И ТАЗОВОЙ КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ

Известно, что усиление той или иной функции путём простого наращивания массы мышц у птиц существенно ограничено требованиями, накладываемыми полётом (Курочкин, 1972; Hartman, 1961). Предполагается поэтому, что степень развития мышц двух разноспециализированных локомоторных модулей (крыла и тазовой конечности) находится в обратной связи: усиление одного сопряжено с ослаблением другого (Сыч, 1992; Hartman, 1961). Для птиц как летающих бипедальных животных крайне важно местоположение центра тяжести тела. Для обеспечения стабильности полета центр тяжести должен располагаться возможно ближе к оси вращения в плечевых суставах, а во время наземной локомоции находиться в плоскости коленных суставов над площадью опоры, что достигается ориентацией бедра близкой к горизонтальной. Можно предположить, что преимущественное наращивание мышц одной из локомоторных систем за счёт другой в процессе адаптивных перестроек может быть сопряжено с нежелательным относительным смещением центра тяжести тела. В литературе мы не нашли количественной оценки действительной взаимосвязи развития мышц тазовой и грудной конечностей птиц и попытаемся хотя бы отчасти восполнить этот пробел.

Материалом для данного раздела послужили собственные данные и цифровой материал, представленный в работах В. Ф. Сыча (1985) и Ф. Хартмана (Hartman, 1961). В результате в аллометрическое исследование удалось включить весовые характеристики представителей 62 видов птиц 11 отрядов (табл. 2).

Для аппарата наземной локомоции анализировали суммарную массу всех мышц тазовой конечности, для грудной конечности — суммарную массу грудной (*m. pectoralis*) и надкоракоидной (*m. supracoracoideus*) мышц — основных локомоторных мышц крыла.

Приведенные в таблице средние величины массы мышц получены (по разным группам мышц и разным видам) от 2–46 экземпляров.

В качестве основного метода использован регрессионно-корреляционный анализ абсолютной и относительной (относительно массы тела) массы мышц (индекса) с массой тела в качестве генерального параметра.

Как видно из таблицы 2, масса тела исследованных птиц по экстремальным значениям различается более чем в 220 раз (от 27,2 г у *Ereunetes mauri* до 6000 г у *Tetrao urogallus*). При этом значения относительной массы (индексов) характеризуются значительно меньшей вариабельностью: 2,7–19,9 % для тазовой конечности (в 7,4 раза) и 8,6–34,2 % (примерно в 4 раза) для грудной. Степень взаимосвязи абсолютных и относительных показателей массы мышц с массой тела отображена в таблице 3.

Абсолютная масса мышц как грудных, так и тазовых конечностей тесно коррелирует с массой тела, о чем свидетельствует величина коэффициента корреляции (табл. 3). Показатель степени указанной величины на массу тела примерно равен 1, что совпадает с результатом, полученным ранее в отношении летательной мускулатуры (Greenewalt, 1962; Кокшайский, 1964). Иначе обстоит дело с индексами локомоторных мышц (их относительной массой). Для них зафиксирована сравнительно слабая корреляция с массой тела, особенно в отношении грудной мускулатуры (табл. 3). Это свидетельствует, вероятнее всего, о том, что здесь детерминирующим фактором является характер и уровень специализации локомоторных модулей, т. е. их адаптивные особенности. Для абсолютной массы мышц тазовой и грудной конечностей и относительной массы мышц тазовой отмечена прямая связь с массой тела (положительные значения показателя степени b), тогда как для индекса грудной — обратная (отрицательное значение b , табл. 3). Отрицательное значение показателя степени характерно также для связи относительной массы мышц тазовой конечности с

Таблица 2*. Масса тела (М, г), масса мышц грудной (m_{pect} , г) и тазовой (m_{pelv} , г) конечностей и относительная масса (индекс) мышц грудной (m_{pect}^i) и тазовой (m_{pelv}^i) конечностей исследованных птиц

Table 2*. Body mass (M, g), mass of pectoral (m_{pect} , g) and pelvic (m_{pelv} , g) musculature and relative mass (indexes) of pectoral (m_{pect}^i) and pelvic (m_{pelv}^i) muscles

Отряд, вид	M	m_{pect}	m_{pelv}	m_{pect}^i	m_{pelv}^i
Tinamiformes					
Tinamus major	1171,5	378,7	152,3	32,3	13,0
Nothocercus bonaparti	947,0	206,9	169,0	21,8	17,9
Crypturellus soui	235,0	69,3	32,7	29,5	13,9
Podicipediformes					
Podiceps dominicus	122,5	13,6	19,4	11,1	15,9
Podilymbus podiceps	366,0	36,5	67,7	9,9	18,5
Pelecaniformes					
Pelecanus occidentalis	3438,0	455,9	168,1	13,3	4,9
Phalacrocorax auritus	1674,0	203,6	202,6	12,2	12,1
Phalacrocorax olivaceus	1165,0	148,2	125,0	12,7	10,7
Ciconiiformes					
Mycteria americana	2376,0	437,2	259,0	18,4	10,9
Anseriformes					
Anas acuta	621,5	150,8	35,4	24,3	5,7
Anas discors	349,0	78,2	16,9	22,4	4,9
Mareca americana	545,0	113,2	31,7	20,8	5,8
Aythya affinis	599,0	103,3	40,6	17,2	6,8
Oxyura dominica	363,0	71,5	28,2	19,7	7,8
Falconiformes					
Falco sparverius	99,1	14,9	8,5	15,0	8,5
Falco albigularis	149,9	25,4	13,6	17,0	9,0
Galliformes					
Ortalis garrula	505,5	76,1	100,4	15,1	19,9
Chamaepetes unicolor	1132,0	187,9	177,7	16,6	15,7
Colinus virginianus	150,1	43,2	21,9	28,8	14,6
Odontophorus guttatus	304,0	73,1	49,8	24,1	16,4
Numida meleagris	1299,0	244,6	215,6	18,8	16,6
Lagopus lagopus	600,0	143,2	53,0	23,9	8,9
Lyrurus tetrix	1420,0	365,7	124,4	25,8	8,8
Tetrao urogallus	6000,0	1443,0	532,2	24,1	8,9
Tetrastes bonasia	400,0	138,9	21,1	34,7	5,3
Alectoris kakelik	612,0	145,4	92,5	23,8	15,1
Francolinus francolinus	500,0	116,8	62,3	23,4	12,5
Perdix perdix	280,0	77,5	34,8	27,7	12,4
Perdix daurica	300,0	77,7	46,0	25,9	15,3
Phasianus colchicus	1615,0	371,3	237,6	23,0	14,7
Coturnix japonica	102,0	21,8	11,0	21,4	10,8
Gruiformes					
Aramus guarauna	945,5	156,4	137,3	16,6	14,5
Aramides cajana	406,0	39,6	94,0	9,8	23,2
Gallinula chloropus	314,0	36,5	50,6	11,6	16,1
Laterallus albigularis	47,3	3,7	8,2	7,8	17,4
Porphyryla martinica	236,0	25,6	37,1	10,8	15,7
Fulica americana	511,0	47,6	58,3	9,3	11,4
Heliornis fulica	134,9	16,7	20,1	12,4	14,9
Charadriiformes					
Jacana spinosa	95,5	16,5	10,5	17,3	10,9
Charadrius vociferus	83,7	19,3	6,6	23,0	7,9
Totanus flavipes	84,7	19,6	3,9	23,2	4,6
Tringa solitaria	57,3	12,7	3,5	22,2	6,1
Catoptrophorus semipalmatus	231,5	55,4	20,6	23,9	8,9
Capella galinago	106,9	29,8	9,9	27,9	9,3
Crocethia alba	55,7	12,3	2,7	22,1	4,9
Ereunetes mauri	27,2	5,4	1,2	19,7	4,5
Erolia alpina	54,9	12,6	2,6	23,0	4,8
Larus delawarensis	502,0	71,9	26,5	14,3	5,3
Larus argentatus	834,5	120,4	60,8	14,4	7,3

Окончание табл. 2

Отряд, вид	M	m_{pect}	m_{pelv}	m_{pect}^i	m_{pelv}^i
<i>Sterna hirundo</i>	107,0	16,4	2,9	15,3	2,7
<i>Thalasseus maximus</i>	469,0	67,5	12,6	14,4	2,7
<i>Rynchops nigra</i>	293,0	41,9	8,0	14,3	2,7
<i>Columbiformes</i>					
<i>Columba livia</i>	292,5	68,7	17,8	23,5	6,1
<i>Columba speciosa</i>	258,5	75,1	13,0	29,1	5,0
<i>Columba nigristrois</i>	128,2	36,8	8,9	28,7	7,0
<i>Columbigallina minuta</i>	39,7	11,1	2,2	27,9	5,5
<i>Clavaria pretiosa</i>	65,3	20,2	3,0	30,9	4,5
<i>Lertotila verreauxi</i>	153,0	46,4	8,1	30,3	5,3
<i>Leptotila cassini</i>	144,4	49,3	8,0	34,2	5,6
<i>Geotrygon costaricensis</i>	287,0	87,8	22,4	30,6	7,8
<i>Geotrygon montana</i>	134,5	35,5	7,7	26,4	5,7
<i>Cuculiformes</i>					
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	69,0	5,9	8,3	8,6	12,1

* Мы сочли не лишним опубликовать весь имеющийся фактаж, включая абсолютные величины, поскольку эти данные нечасто встречаются в литературе и могут послужить другим исследователям в качестве исходного материала для количественного анализа в разных аспектах.

Таблица 3. Параметры аллометрической зависимости ($y = ax^b$) и коэффициент корреляции (r) локомоторных мышц исследованных птиц

Table 3. Allometric ($y = ax^b$) parameters and correlation coefficient (r) of birds locomotor muscles

Y	a	b	S_b	r
m_{pelv} (n = 62)	0,0446	1,1195	0,0017	0,837 (P > 0,999)
m_{pect} (n = 62)	0,2183	0,9786	0,0022	0,951 (P > 0,999)
m_{pelv}^i (n = 62)	4,4680	0,0913	0,0521	0,229 (P > 0,90)
m_{pect}^i (n = 62)	21,8104	-0,0294	0,0377	0,102 (P > 0,90)

таковой грудной: $b = -0,5049$ (стандартное отклонение составляет 0,1428). В этом случае коэффициент корреляции более высокий: $r = 0,3934$ (P > 0,99). На этом основании можно говорить о том, что в самом общем виде показатели индексов мышц тазовой и грудной конечности у птиц находятся в альтернативной связи: первый возрастает с увеличением массы тела, второй — уменьшается.

Возможно, указанные взаимосвязи указывают на два пути развития бипедальных текодонтных рептилий, предковых и по отношению к птицам. Один — динозавровый путь — сопряжён с усилением мускулатуры тазовой конечности, в том числе каудальной, с сохранением мощного тяжёлого хвоста; другой — собственно птичий — с редукцией хвоста и соответствующих мышц и параллельным наращиванием мускулатуры будущего крыла.

Проблема сохранения оптимальной локализации центра тяжести тела у птиц при адаптивном «перераспределении мощностей» между грудной и тазовой конечностями может решаться, например, скоррелированными изменениями длины скелетных элементов конечности (Богданович, 1993). В эволюционном же аспекте интерес представляют пути и механизмы формирования, по сути, автономных в функциональном отношении и одинаково специализированных аппаратов полёта и наземной локомоции, что является специфической чертой птиц.

ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЛОКОМОТОРНОЙ СПЕЦИФИКИ ПТИЦ

Наличие достаточно обособленных структурно-функциональных систем (наземной локомоции и полёта) является уникальным для птиц. Если формирование аппарата полёта можно считать эволюционной инновацией (Gatesy, Dial, 1996), то образование современного аппарата наземной локомоции стало результатом преобразования единой предковой (рептилийной) каудофеморальной локомоторной системы. До недавнего времени вопрос формирования двух локомоторных аппаратов — полёта и наземной локомоции — практически не освещался. Только сравнительно недавно в литературе была изложена точка зрения об эволюционном разделении (топографическом и функциональном) этой системы («модуля») с образованием отдельных функциональных модулей тазовой конечности, крыла и хвоста (Gatesy, Dial, 1996). Считается, что в процессе такого разделения хвостовые мышцы отделились от аппарата наземной локомоции для создания единого альянса с аппаратом полёта. При этом собственно каудофеморальные мышцы практически теряют своё значение как локомоторные ввиду сильной редукции вплоть до полного исчезновения (Gatesy, Dial, 1996).

Известно, что главным локомоторным механизмом базовых архозавров была ректракция бедра хвостово-бедренными мышцами — *mm. caudofemoralis longus et brevis* (Romer, 1923 г; Gatesy, 1990; Gatesy, Dial, 1996; Jones et al., 2000). Наименее модифицированным такой примитивный механизм сохранился у современного представителя архозавров — крокодила (Gatesy, 1990; рис. 9). Хотя в целом локомоторная система здесь включает в себя и грудные конечности. С переходом к бипедализму у двуногих динозавров хвостово-бедренный локомоторный модуль стал главным и по сути

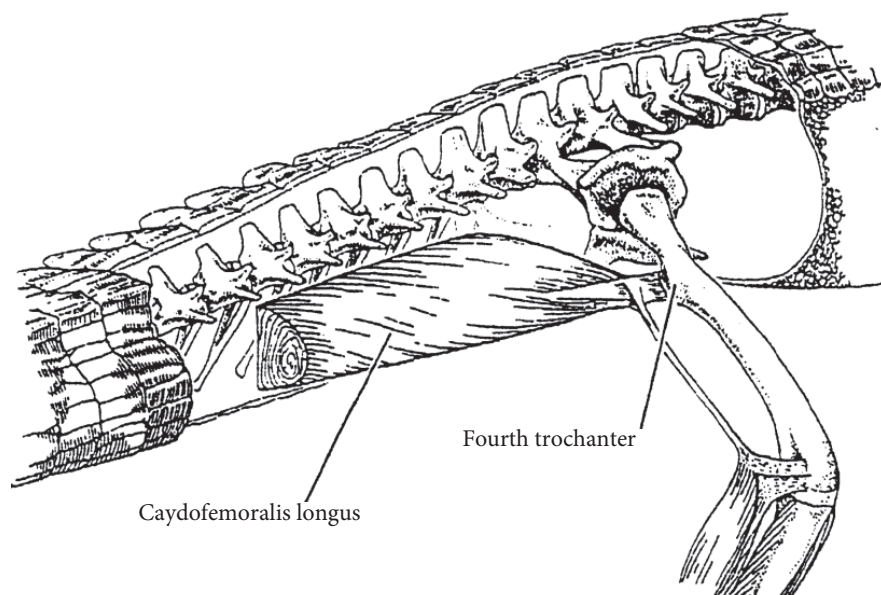


Рис. 9. Каудофеморальная мускулатура аллигатора (по: Gatesy, 1990).

Fig. 9. Caudo-femoral musculature of alligator (after Gatesy, 1990).

единственным, обеспечивая каудофеморальный механизм ретракции бедра и конечности в целом. Отметим, что тут и далее речь идет о бипедальных динозаврах в целом на том основании, что морфология мускулатуры тазовой конечности у них достаточно однообразна и демонстрирует лишь незначительные отклонения (Charig, 1972; Carrano, 2000).

Нами были исследованы каудофеморальные мышцы у более чем 40 видов птиц 5 отрядов. По NAA (Nomina Anatomica Avium) это *m. caudoiliofemoralis*, состоящая из двух мышечных брюшек — *m. caudofemoralis* и *m. iliofemoralis* (рис. 10). Гомологичные *m. caudofemoralis longus* и *m. caudofemoralis brevis* динозавров проксимально прикрепляются на хвостовых позвонках, а дистально — на бедренной кости (Перлэ, 1985; Romer, 1923 с; рис. 11).

Первая мышца у птиц более длинная, с параллельными волокнами и присутствует у большинства птиц, как изученных нами, так и описанных в литературе (George, Berger, 1966). По данным электромиографии, она не проявляет электрическую активность во время медленного передвижения по земле и включается только при беге во второй половине фазы опоры (Gatesy, 1990). Мы можем объяснить это следующим образом. Именно во второй половине фазы опоры происходит вынос вперед противоположной конечности, что связано с поворотом постацетабулярной части тела в сторону от опорной конечности. Указанный поворот тем больше, чем больше длина шага и соответственно скорость. По нашему мнению, каудофеморальный мускул, который оканчивается наиболее каудально и на линии продольной оси тела (*m. caudofemoralis*), ограничивает эти повороты относительно фиксированного весом тела бедра, делая движение более ровным. Так или иначе, но единственный представитель курообразных, который не имеет этого мускула, — индейка — характеризуется сравнительно неуклюжим бегом (Vaurie, 1965 и др.). Почти для всех других известных представителей класса, у которых отсутствует указанный мускул, наземная локомоция ограничена передвижением с небольшой скоростью. Это представители американских грифов, журавли, марабу из аистообразных, поганки (George, Berger, 1966).

Вторая из группы каудофеморальных мышц птиц — *m. iliofemoralis* (рис. 10) — не анализируется в упомянутой выше литературе (Gatesy, 1990; Gatesy, Dial, 1996), хотя её функционально-топографическая близость с первой отражена в их определении (до недавнего времени) как двух частей одного мускула — *pars caudofemoralis* и *pars iliofemoralis m. piriformis* (George, Berger, 1966). Гомология обсуждаемого мускула с коротким каудофеморальным мускулом предковых архозавров не вызыва-

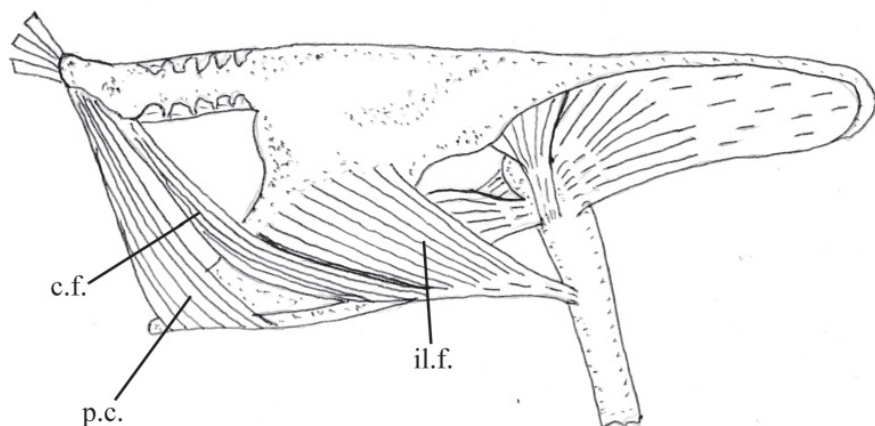


Рис. 10. Каудофеморальная мускулатура глухаря (*Tetrao urogallus*).

Условные обозначения: c.f. — *m. caudofemoralis*; il.f. — *m. iliofemoralis*; p.c. — *m. pubocaudalis*.

Fig. 10. Caudo-femoral musculature of *Tetrao urogallus*.

Conventional symbols: c.f. — *m. caudofemoralis*; il.f. — *m. iliofemoralis*; p.c. — *m. pubo-caudalis*.

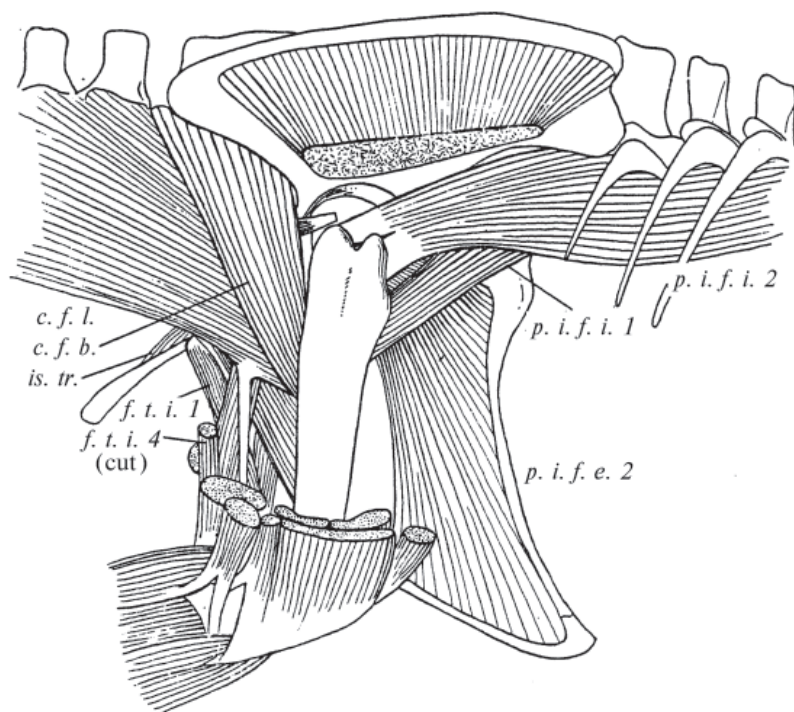


Рис. 11. Каудофеморальная мускулатура ящеротазового динозавра (по: Romer, 1923 c).
Условные обозначения: c. f. l. — m. caudofemoralis longus; c. f. b. — m. caudofemoralis brevis.

Fig. 11. Caudo-femoral musculature of saurischian dinosaur (after Romer, 1923 c).
Conventional symbols: c. f. l. — m. caudo-femoralis longus; c. f. b. — m. caudo-femoralis brevis.

ет сомнения. Перемещение его проксимальной фиксации с каудальных позвонков (предковая) на латеральную поверхность таза (птицы), вероятнее всего, произошло в результате расширения таза, а именно латерального расхождения постацетабулярных частей подвздошных костей. Исходя из топографии, функция m. iliofemoralis может быть определена как ретракция бедра. Однако в отличие от динозавров, у которых бедро было ориентировано вертикально (Chiappe, 1995 и др.), птицы во время статолокомоции удерживают бедро ближе к горизонтальному положению. Поэтому функцию указанного мускула точнее следует указать как предупреждение от протракции бедра под действием веса тела, особенно при условии незначительной в целом амплитуды протракторно-ретракторных движений бедра во время наземной локомоции (Stacraft, 1971).

Главный вывод, который можно сделать из приведенного анализа, это то, что каудофеморальная мускулатура птиц остаётся полностью включённой в локомоторный модуль тазовой конечности. Отсутствие второго из группы мускула (m. iliofemoralis) у некоторых птиц объясняется, с одной стороны, наличием более мощных и механически более выгодных синергистов; с другой стороны, отсутствует он у птиц, параметры наземной локомоции которых (скорость, продолжительность, маневренность) сравнительно невысоки. Это представители пелеканообразных, соколообразных, журавлеобразных (но не пастушков), аистообразных, воробьиных (George, Berger, 1966).

Что касается мышц самого хвоста, т. е. «хвостового модуля» (Gatesy, Dial, 1996), то его составляет отдельная группа мышц, которая обеспечивает движение рулевых перьев и хвоста в целом и относится к осевой мускулатуре (George, Berger, 1966), специализация части которой происходила в связи с совершенствованием полёта. Ис-

ключение составляет приведенный авторами *m. pubocaudalis* (рис. 10), фиксирующий дистально на латеральной поверхности тазовых костей и проявляющий биоэлектрическую активность только во время полёта (Gatesy, Dial, 1996: Fig. 4A). Указанный мускул, хотя и не имеет связи с бедром, действительно можно считать отщепленным от предкового каудофеморального комплекса. В этом отношении мы изменили высказанное нами ранее суждение (Богданович, 2005). Механизм такого отщепления, а именно перемещение дистальной фиксации части мышечных пучков с бедра на лобковую и седалищную кости, мог быть принципиально сходен с таковым, отмеченным для *m. iliofemoralis*, т. е. в результате расширения таза в вентральном отделе.

Таким образом, формирование хвостового модуля птиц происходило несколько сложнее, чем путём только отщепления от предкового локомоторного модуля.

Относительно мышц, которые обеспечивают наземную локомоцию птиц преимущественно за счёт коленной флексии, то их гомологи присутствовали и у бипедальных динозавров (Carrano, 2000; Romer, 1923 с и др). Одним из ключевых факторов перехода к «птичьему» механизму ретракции Л. Киаппи считает редукцию хвоста (Chiappe, 1995). Как упоминалось выше, в ряду динозавров показана постепенная редукция хвоста (Gatesy, 1990) до образования вполне сходного с птичьим пигостиля у тероподных динозавров (Barsbold et al., 2000; Xu et al., 2003 a). Однако наличие редуцированного до состояния Археоптерикса хвоста уже у триасового протоависа свидетельствует о том, что процесс этот происходил параллельно в двух самостоятельных филогенетических линиях — бипедальных динозавров и птиц — в составе общего процесса «орнитизации» (Курзанов, 1987; Курочкин, 2001). Объединяющим фактором здесь безусловно был переход к бипедализму. Но сохранение длинного хвоста как необходимого условия для возможности такого перехода (Gatesy, 1990) кажется резонным именно по линии динозавров. Об условиях, которые давали возможность перейти к двуногой локомоции иным путём, одновременно с редукцией хвоста, мы говорили выше в соответствующем разделе.

Из других перестроек скелетно-мышечной системы тазовой конечности, определивших специфику филетической линии орнитуроморфных птиц, вполне вероятными нам представляются ниже перечисленные (Курочкин, Богданович, 2008 а).

Редукция хвоста, ставшая одним из возможных следствий изложенных выше перестроек стопы, 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 статике). У динозавров при переходе к бипедализму с сохранением тяжёлого мышечно-сухожильного хвоста бедро приняло близкую к вертикальной позицию. У птиц оно ориентировано более горизонтально, на что без рассмотрения причин такого различия указывалось ранее (Walker, 1977; Chiappe, 1995) и функционально объяснялось С. Гейтси (Gatesy, 1990) для выноса лапы под центр тяжести тела. Вместе с тем приближение к горизонтальному положению бедренных костей в основной позиции обуславливает необходимость их большей абдукции в стороны от тела («обхождения» тела с боков), а также требует усиления мышц, ограничивающих протракцию-супинацию бедра для предупреждения «проваливания» тела между коленными суставами под действием веса тела. Одним из механизмов, обеспечивающих приведение опорной стопы к проекции центра тяжести тела для сохранения равновесия в фазе опоры на одну конечность, является супинация (вращение наружу) бедренной кости одновременно с его протракцией (движением вперед) (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, решением задачи для птиц послужила дорсальная ми-

грация mm. iliotrochanterici по латеральной поверхности головки бедра (рис. 12) и общее их усиление (у большинства птиц их три). Эти мышцы гомологизируются с m. iliofemoralis и mm. puboischiofemorale у текодонтов и динозавров (Hutchinson, Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001). Следствие их миграции (краниально или дорсокраниально соответственно) и усиления — увеличение преацетабулярного отдела подвздошной кости, характерное уже для протоависа (рис. 8). Увеличение этой части подвздошной кости некоторые исследователи связывают с супинаторной и протракторной функциями mm. iliotrochanterici при качательных движениях бедра во время бега (Hutchinson, 2001). Однако их топография и внутренняя архитектура у современных птиц (сложнопериастая 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 их функцию — как ограничение супинации (Сыч и др., 1985).

Отметим ещё раз, что морфофункциональная специфика класса наиболее выражена в наличии двух равно специализированных локомоторных систем. Тем более интересна эволюционная история нелетающих птиц, обладающих, по сути, только одной из них — аппаратом наземной локомоции — при сильно редуцированном или зачаточном состоянии грудной конечности. В данном случае речь идёт не о видах филогенетически сравнительно молодых и достаточно понятных в отношении вторичности нелетания и его причин. Более интересны древние представители нелетающих птиц, которым посвящён следующий раздел.

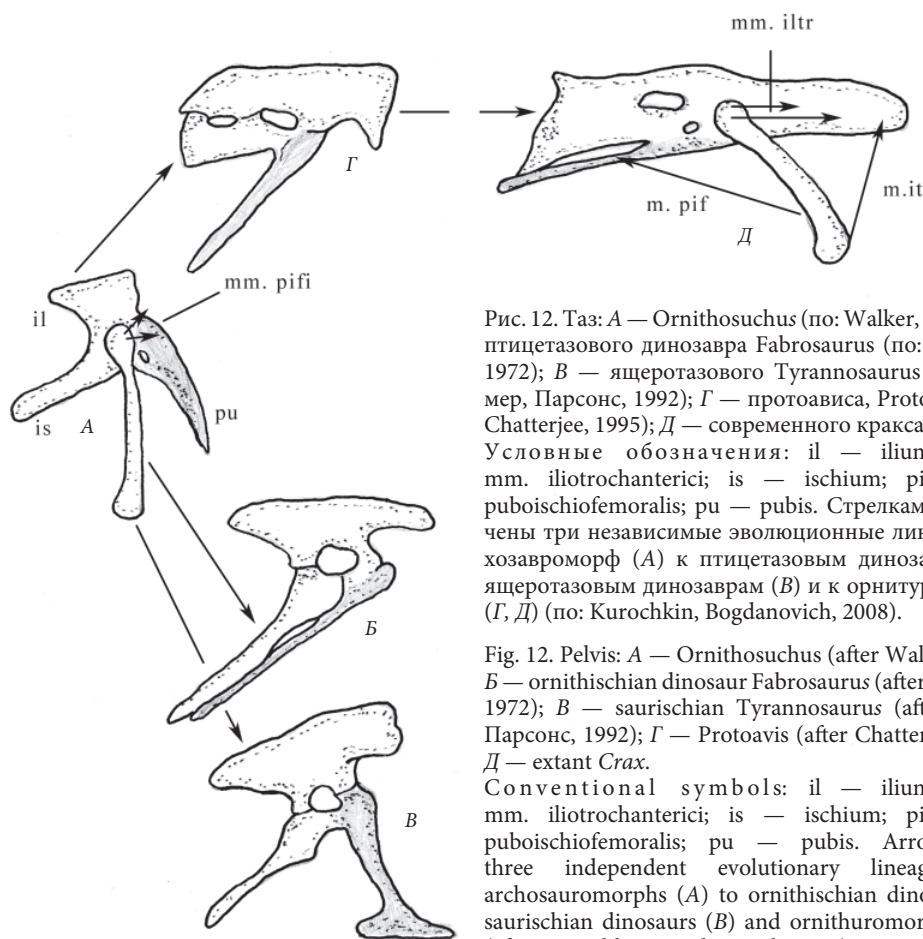


Рис. 12. Таз: А — *Ornithosuchus* (по: Walker, 1977); Б — птицетазового динозавра *Fabrosaurus* (по: Thulborn, 1972); В — ящеротазового *Tyrannosaurus* (after Помер, Парсонс, 1992); Г — протоависа, *Protoavis* (after Chatterjee, 1995); Д — современного кракка, *Crax*. Условные обозначения: il — ilium; iltr — mm. iliotrochanterici; is — ischium; pif — m. puboischiofemoralis; pu — pubis. Стрелками обозначены три независимые эволюционные линии от архозавроморф (А) к птицетазовым динозаврам (Б), ящеротазовым динозаврам (В) и к орнитуроморфам (Г, Д) (по: Kurochkin, Bogdanovich, 2008).

Fig. 12. Pelvis: А — *Ornithosuchus* (after Walker, 1977); Б — ornithischian dinosaur *Fabrosaurus* (after Thulborn, 1972); В — saurischian *Tyrannosaurus* (after Помер, Парсонс, 1992); Г — *Protoavis* (after Chatterjee, 1995); Д — extant *Crax*. Conventional symbols: il — ilium; iltr — mm. iliotrochanterici; is — ischium; pif — m. puboischiofemoralis; pu — pubis. Arrows show three independent evolutionary lineages from archosauromorphs (А) to ornithischian dinosaurs (Б), saurischian dinosaurs (В) and ornithuromorphs (Г, Д) (after Kurochkin, Bogdanovich, 2008).

ЭВОЛЮЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АППАРАТА НАЗЕМНОЙ ЛОКОМОЦИИ НЕЛЕТАЮЩИХ ПТИЦ

Наиболее интересными и обсуждаемыми в отношении нелетающих птиц являются вопросы о природе нелетания (первичности или вторичности) у ряда ископаемых и рецентных групп и их филогении. До последнего времени вопросы эти решаются неоднозначно. В настоящем разделе мы попытались оценить некоторые возможные моменты эволюции и филогении представителей двух отрядов нелетающих — ископаемых *Hesperornithiformes* и *Rheiformes* из современных бескилевых — отталкиваясь от особенностей морфологии аппарата наземной локомоции.

Особенности морфологии тазовой конечности *Hesperornithidae* (*Ornithurae*, *Aves*) как свидетельства их филогении

Орнитофауна Мелового периода в границах подкласса настоящих птиц (*Ornithurae*) представлена двумя инфраклассами — *Ichthyornites* и *Odonthornites* (Курочкин, 1993). Оба включают по одному отряду (соответственно *Ichthyornithiformes* и *Hesperornithiformes*), которые не связаны родственно, но оба тесно связаны с водой. Несмотря на то, что ихтиорнисы и гесперорнисы одного филогенетического возраста, они прошли существенно разный путь морфологических превращений. Обладая сформированным поясом грудной конечности — крыло и высокий киль грудины, ихтиорнисы могут считаться более генерализованными, поскольку общепринятой является точка зрения о вторичности утраты гесперорнисами способности к полёту и редукции крыла (Marsh, 1880 ; Дементьев, 1964; Курочкин, 1993 и др.).

Гесперорнисам свойственна значительно более высокая специализация аппарата наземной локомоции, которая при сравнении с рецентными видами определяется как специализация к нырянию. Нами проанализован материал по роду *Hesperornis* как типичного представителя Гесперорнисообразных. Исходя из обзора, представленного в электронной энциклопедии (Wikipedia), в большинстве случаев то, что является справедливым для одного гесперорнитиды, приложимо также к другим, т. е. эти птицы были достаточно стереотипичными и экстремальными в их аутопоморфиях. Это даёт право на определённые экстраполяции.

Скелет представителей *Hesperornis* достаточно детально описан и проиллюстрирован в литературе (Marsh, 1880; Martin, 1976; Cracraft, 1982; Курочкин, 1993; Несов, Ярков, 1993; Kurochkin, 1995 b). Для гесперорнитид указан комплекс примитивных и продвинутых признаков, комбинация которых обуславливает статус этого таксона как отряда. Примитивными (в пределах аппарата наземной локомоции) разные авторы указывают те же самые признаки: несращённые три кости постацетабулярного отдела таза, отсутствие надсухожильного мостика на большеберцовой кости, отсутствие гипотарзуса (Несов, Приземлин, 1991; Курочкин, 1993). Относительно продвинутых (апоморфных) признаков есть некоторые расхождения. В одном случае такими считаются удлинённость костей таза, удлинённость и сужённость крестца, отсутствие или слабое развитие пневматизации костей (Несов, Приземлин, 1991); в другом — большая коленная чашечка, уплощённая форма цевки, консолидация тарзалий с метатарзалиями с формированием тарзометатарзуса,

сетчатый рисунок компакты длинных костей как у неогнатных птиц (Houde, 1987; Курочкин, 1993; Kurochkin, 1995 b). Понятно, что в первом случае выделены признаки, которые являются продвинутыми относительно специализации гесперорнисов в отношении водной локомоции, а в другом они дополняются чертами более общего порядка. Например, консолидацию костей в единый тарзометатарзус вряд ли можно связать с указанной адаптацией. Плотное сплочение метатарзалий или их сращение в начальной стадии отмечается у бипедальных динозавров (Osborn, 1916; Romer, 1956; Рождественский, 1964; Coombs, 1978; Muller, Streicher, 1989) и завершается полным сращением у птиц. Основной стратегией этого морфогенеза считается достижение минимальной массы (для уменьшения момента инерции) и максимальной прочности дистального элемента конечности (Alexander, 1983), что особенно важно при наземной локомоции. Можно предположить из этого, что в эволюции гесперорнисов глубокой специализации к нырянию, вероятно, предшествовал вполне «наземный» период, на протяжении которого сформировался, в частности, указанный элемент. Таким образом, переход птиц этой группы к водному образу жизни происходил не совсем от примитивного уровня, как предполагается (Несов, Ярков, 1993).

Что касается главных тенденций морфогенезов (их функциональной обусловленности), то они являются достаточно общими и для меловых гесперорнисов, и для современных ныряющих птиц. Именно сходство первых более всего с гагарами (Gaviiformes) и поганками (Podicipediformes) послужило ключом для определения их как ныряющих. Прежде всего, речь идет о форме таза, а именно его относительном удлинении и сужении (табл. 4; рис. 13) у птиц адаптированных к передвижению в воде и более всего у ныряющих форм (Miller, 1937; Raikow, 1970; Курочкин, 1971). Как упоминалось выше, скелетные признаки гесперорнитид описаны и проиллюстрированы в ряде работ, среди которых наиболее систематично они проанализированы кладистически в работе Дж. Кракффта (Cracraft, 1982). В указанной работе

Таблица 4. Морфометрические индексы таза* изученных птиц (% от общей длины таза)

Table 4. Morphometric indexes of pelvis* of birds studied (% of pelvic length)

Отряд, вид	L _{pr}	L _{post}	b _{cr}	b _{at}	b _v
Hesperornithiformes					
<i>Hesperornis regalis</i> **	30,3	69,7	22,1	14,8	21,6
Gaviiformes					
<i>Gavia immer</i> **	33,3	66,7	23,3	14,2	37,5
<i>Gavia adamsi</i> ***	36,0	64,0	—	—	40,0
Podicipediformes					
<i>Podilymbus podiceps</i> **	36,9	63,1	24,6	21,3	37,4
<i>Aechmophorus occidentalis</i> ***	37,0	63,0	—	—	—
Anseriformes					
<i>Anas platyrhynchos</i>	42,5	57,5	23,5	32,0	56,0
<i>Biziura lobata</i> ***	32,0	68,0	21,5	14,5	47,5
Gruiformes					
<i>Fulica atra</i> (n = 4)	48,0 ± 2,3	52,0 ± 2,9	22,5 ± 3,2	32,3 ± 2,6	36,0 ± 3,1
<i>Rallus aquaticus</i> (n = 3)	66,1 ± 2,1	33,9 ± 3,1	24,8 ± 1,3	51,0 ± 4,0	41,0 ± 2,7
<i>Crex crex</i> (n = 3)	61,2 ± 1,4	38,8 ± 3,8	24,3 ± 2,1	47,1 ± 1,8	36,0 ± 2,1
Pelecaniformes					
<i>Phalacrocorax carbo</i> (n = 1)	36,6	63,4	30,3	29,6	30,3

* В таблице приведены средние величины.

** По данным Дж. Кракффта (Cracraft, 1982).

*** По данным Р. Райкова (Raikow, 1970).

Условные обозначения: L_{pr} — длина преацетабулярного отдела таза; L_{post} — длина постацетабулярного отдела таза; b_{cr} — наибольшая ширина таза в краниальном отделе; b_{at} — ширина таза между антитрохантерами; b_v — наибольшая ширина таза в вентральном отделе (между лобковыми костями).

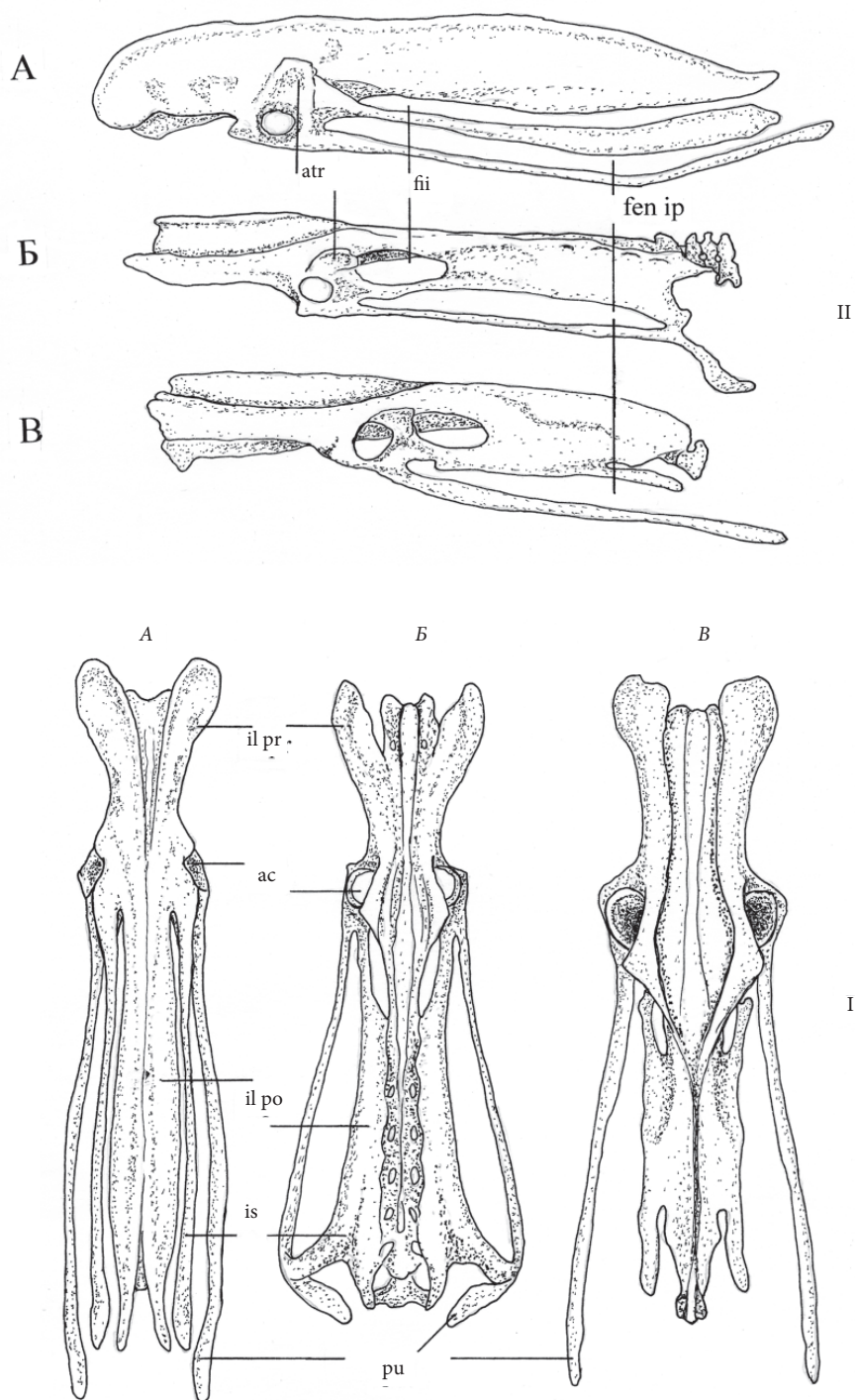


Рис. 13. Таз: А — *Hesperornis regalis*; Б — *Gavia immer*; В — *Podilymbus podiceps*; I — с дорсальной стороны; II — с латеральной стороны (по: Cracraft, 1982).

Условные обозначения: il pr — ilium preacetabularis; il po — ilium postacetabularis; ac — acetabulum; is — ischium; pu — pubis; atr — antitrochanter; fii — foramen ilio-ischiadicum; fen ip — fenestra ischio-pubica.

Fig. 13. Pelvis: A — *Hesperornis regalis*; Б — *Gavia immer*; В — *Podilymbus podiceps*; I — dorsal view; II — lateral view (after Cracraft, 1982).

Conventional symbols: il pr — ilium preacetabularis; il po — ilium postacetabularis; ac — acetabulum; is — ischium; pu — pubis; atr — antitrochanter; fii — foramen ilio-ischiadicum; fen ip — fenestra ischio-pubica.

автор обсуждает комплекс остеологических признаков, сходство которых доказывает, по его мнению, филогенетическое единство Hesperornithiformes, Gaviiformes и Podicipediformes. Перечисленные отряды, таким образом, составляют монофилетическую группу — надотряд Gaviomorphae.

Ряд авторов высказывается в пользу такой оценки отмеченного сходства (Huxley, 1867; Garrod, 1873; Furbringer, 1888; Shufeldt, 1903); другие — в пользу конвергентного его характера (Stolpe, 1935; Mayr, Amadon, 1951; Storer, 1960; Brodcorb, 1971).

В отличие от кладистического метода мы попытались проанализировать выделенные Дж. Кракфтом главные признаки скелета (автор называет их уникальными среди класса птиц, а значит характерными только для Gaviomorphae) с функциональной точки зрения, обращая внимание преимущественно на различия морфологических решений среди представителей изученных таксонов.

Нами проанализирован описательный и иллюстративный материал из соответствующих литературных источников, а также свой сравнительный материал от представителей Gruiformes и Pelecaniformes (табл. 4).

Суженность и удлинённость таза. Действительно, таз приведённых в работе (Cracraft, 1982) представителей гесперорнисов, гагар и поганок удлинён и существенно сужен в сравнении с большинством других птиц (табл. 4; рис. 13, 14). Функциональная (или даже чисто механическая) обусловленность такой формы хорошо известна как определяющая сближение головок бедренных костей (приближения их к оси тела), что значительно повышает эффективность передвижения в воде, и уменьшение площади поперечного сечения тела (Miller, 1937; Курочкин, 1971 и др.). Подобно представителям Gaviomorphae, относительно узкий таз характерен, например, для некоторых нырковых (*Biziura*) или баклана (*Phalacrocorax*) (табл. 4; рис. 14). Бо-

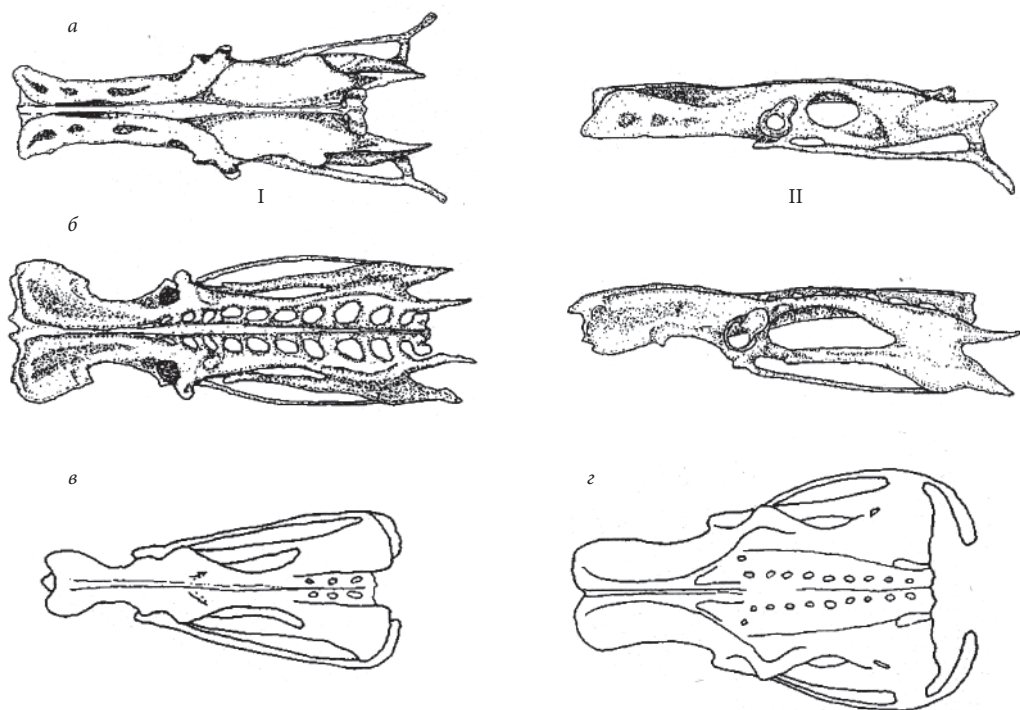


Рис. 14. Таз: а — *Fulica atra*, б — *Phalacrocorax carbo*, с дорсальной (I) и латеральной (II) стороны; в — *Biziura*; г — *Anas* (по: Raikow, 1970).

Fig. 14. Pelvis: а — *Fulica atra*, б — *Phalacrocorax carbo*, in dorsal (I) and lateral (II) view; в — *Biziura*; г — *Anas* (after Raikow, 1970).

лее интересным, на наш взгляд, является форма таза в каудальной его половине. У гесперорниса в каудальном направлении таз расширяется лишь незначительно (к тому же он снова сужается в наиболее каудальном отделе), тогда как у гагар и поганок это расширение весьма существенное (рис. 13). Подчеркнём, что речь идёт о расстоянии между вентральными краями *ossa pubes*, которое определяет размеры и форму каудовентрального отдела таза и тела в целом. Известно, что такое расширение характерно для водоплавающих птиц, поскольку оно вместе с весом тела составляет пару сил, которая при нахождении в воде постоянно возвращает тело в нормальное положение (Stolpe, 1932). Таким образом, удержание равновесия на воде при расширенном туловище (обусловленном, в частности, формой таза) не требует активных движений (Leo, 1959). Детальный анализ строения и локомоции водных птиц доказывает, что к нырянию как достаточно глубокой специализации они переходят с воды же, а именно через стадию плавания на поверхности воды (Курочкин, 1971). Достаточно убедительной моделью этого процесса является ряд морфологических преобразований, сопровождающих усиление адаптации к нырянию в пределах семейства Anatidae — от *Anas* к *Biziura* (рис. 14). В частности, тут имеет место сужение таза в ацетабулярном отделе с сохранением его расширения каудовентрально (рис. 13). Более выраженное сходство общей формы таза *Gavia* и особенно *Podilymbus* с таковой *Biziura*, чем с *Hesperornis*, возможно, свидетельствует о том, что его формирование проходило через стадию плавания на поверхности воды у первых трёх представителей в отличие от последнего. Некоторым подтверждением такого предположения может служить следующий пример. Приспособление к преимущественно водному (плавающему) образу жизни с хорошо выраженной способностью к нырянию лысухи (*Fulica atra*) обусловило не только удлинение типично короткого у пастушков таза, но и изменение его формы. Последнее касается именно расширения его в каудовентральном отделе (рис. 14), хотя за счёт удлинения он остался относительно узким (табл. 4). С другой стороны, каудовентральное расширение таза значительно менее выражено у преимущественно ныряющего баклана (*Phalacrocorax carbo*), что сближает его с *Hesperornis regalis* (табл. 4; рис. 13, 14).

Преимущественная длина постацетабулярного отдела ilium (и всего таза) по сравнению с преацетабулярным. Эта особенность пропорций таза тесно связана с предыдущей, то есть с общим его удлинением, которое происходит именно за счёт постацетабулярного отдела. Функциональный смысл этого морфогенеза также хорошо известен и состоит в перемещении центра тяжести тела плавающих птиц каудально в связи с расположением конечностей при плавании и нырянии при условии формирования мышц с длинными волокнами (Raikow, 1970; Schulin, 1982). Убедительным доказательством снова может служить лысуха, таз которой удлинён (в сравнении с другими пастушками) постацетабулярно (каудально). Хотя указанное удлинение в данном случае реализовано за счёт увеличения длины дорсолатеральных отростков, а не крестца, как у других рассматриваемых ныряющих (рис. 13, 14), что свидетельствует о вторичности специализации. Таким образом, параллельное формирование указанного признака можно считать обязательным следствием адаптации к водному образу жизни (плавание, ныряние), даже на фоне другой (у пастушков большей частью наземной) адаптации.

Относительно **строения проксимального конца бедра**, указывается общность её особенностей для гесперорнисов, гагар и поганок (Cracraft, 1982), которые касаются, в частности, развития трохантера в антеропостериальном направлении. Однако на функциональную характеристику движений в тазобедренном суставе скорее влияет размер трохантера в медиолатеральном направлении. Именно от этого размера зависит плечо действия прикреплённых на латеральной поверхности трохантера пронаторов бедра — *mm. iliotrochanterici*. Наиболее развитый (латерально выпуклый) трохантер бедра у *Hesperornis* (рис. 15). Кроме того, таз последнего отличает-

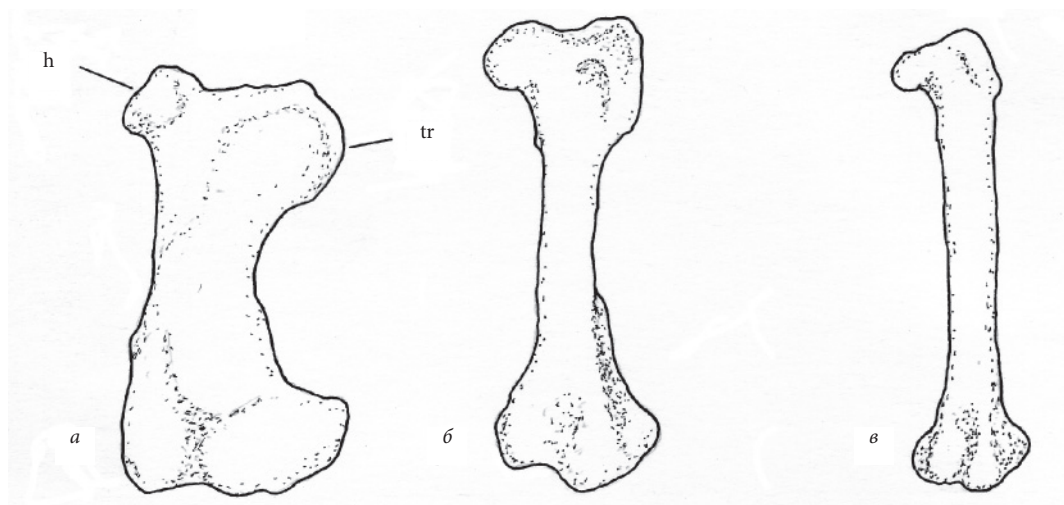


Рис. 15. Бедренная кость: а — *Hesperornis* (h — головка бедра; tr — трохантер); б — *Gavia*; в — *Podilymbus* (по: Cracraft, 1982).

Fig. 15. Femur: а — *Hesperornis* (h — головка бедра; tr — трохантер); б — *Gavia*; в — *Podilymbus* (after Cracraft, 1982).

ся преимуществом в развитии вертикально ориентированного компонента сравнительно сильно развитой преацетабулярной части подвздошной кости (рис. 13). Это коррелирует с мощным развитием наибольшего из группы — *m.iliotrochantericus caudalis*, волокна которого, таким образом, начинаются более медиально (ближе к продольной оси таза) в сравнении с гагарами и поганками, что также увеличивает его пронаторную эффективность. Пронация отведенного бедра обуславливает движение дистального конца голени и цевки в целом латерально от тела и вверх, т. е. к положению конечности, характерном для ныряния у специализированных нырцов (Курочкин, 1971; Raikow, 1970 и др.). Дополнительным условием достижения указанного положения конечности у гесперорниса является сравнительно большой угол отхождения головки бедра от оси кости (рис. 15). У гагар и поганок подобное положение конечностей достигается, судя по строению скелета, несколько по-другому. В частности, у этих представителей *acetabulum* ориентирован дорсально значительно больше чем у гесперорниса (рис. 13), что определяет отведенное положение бедра. Сходный эффект, таким образом, реализован разными путями.

Ещё одним общим для гесперорнисов, гагар и поганок и уникальным для птиц (по Дж. Кракфату) признаком выделена **форма и степень развития кнемияльных гребней голени**, а именно сильно увеличенный проксимально краниальный кнемияльный гребень (рис. 16). Не рассматривая здесь детально указанные автором (Cracraft, 1982) нюансы его строения, отметим, что этот признак не может быть определён как общая для указанных таксонов синапоморфия, поскольку гребень имеет разное происхождение. Так, у гесперорнисов он является дериватом только коленной чашечки; у гагар — тибиятарзуса; у поганок — и тибиятарзуса, и коленной чашечки (Storer, 1960).

Таким образом, указанное значительное проксимальное увеличение (в сравнении с другими птицами) краниального кнемияльного гребня в перечисленных группах осуществлялось параллельно, имея для водоплавающих в целом вполне определённое функциональное значение (Raikow, 1970; Курочкин, 1971).

О **форме цевки** гесперорнисов можно судить по фотографиям, приведённым, например, в работе Л. А. Несова и А. А. Яркова (1993). Эта кость действительно уплощена латеро-медиально, на что указывает и Дж. Кракфат, хотя здесь рисунок дан лишь в одной проекции (Cracraft, 1982; рис. 8). Как и предыдущий, этот при-

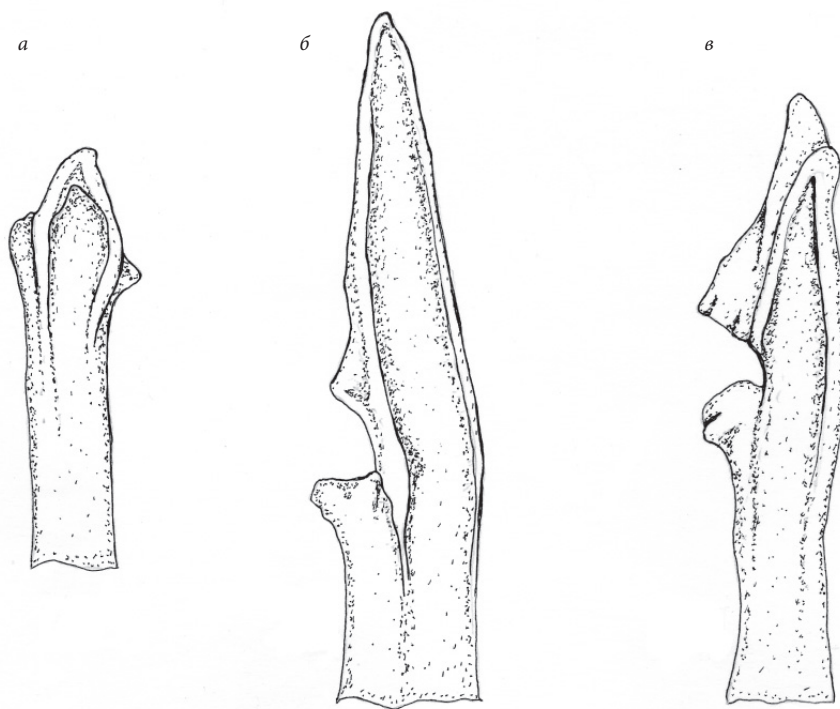


Рис. 16. Краниальный кнемальный гребень большеберцовой кости: а — Hesperornis; б — Gavia; в — Podilymbus (по: Cracraft, 1982).

Fig. 16. Crista cnemialis cranialis of tibia: а — Hesperornis; б — Gavia; в — Podilymbus (after Cracraft, 1982).

знак вполне отчётливо детерминирован функционально (механически). Известно, что при плавании локомоция осуществляется преимущественно за счёт движений дистальных отделов конечности, которые преодолевают сопротивление воды, тем меньшее, чем больше уплощены кости (в данном случае цевка и пальцы). Поэтому данный признак в той или иной степени также характерен для всех водоплавающих (Miller, 1937; Raikow, 1970; Курочкин, 1971).

Наконец, нам кажется достаточно интересным такой признак как **особенности строения метатарзо-фаланговых суставов**. У гесперорнисов и поганок они определяют возможность ротации фаланг относительно оси пальцев, что является свидетельством наличия не сплошной, а разрезной перепонки, на каждом из пальцев (Storer, 1960; Несов, Ярков, 1993). Подобные структуры характерны также и для наиболее «водоплавающего» представителя пастушков — лысухи. Необходимость сохранения относительной самостоятельности пальцев в данном случае можно объяснить использованием конечности и для плавания, и для наземной локомоции. Но неравномерная (асимметричная) разрезная перепонка имеет преимущество и для ныряния, что делает её более совершенной в сравнении со сплошной большинства водоплавающих (Курочкин, 1967, 1971). У гесперорнисов, в отличие от лысухи, необходимо признать именно подводное локомоторное совершенство указанной перепонки. Достижение такого совершенства вполне объяснимо учитывая существование группы на протяжении около 80 млн лет (Kurochkin, 1998).

Примерно такой же период отделяет зубатых птиц (в частности гесперорнисов) от протоависа (Kurochkin, 1998), который на сегодня определяется в качестве древнейшей формы, показывающей эволюционный путь морфологических перестроек от архазавров к веерохвостым птицам (Курочкин, 1993; Chatterjee, 1991). Если учесть, что это более половины всего времени известной истории птиц, можно понять глу-

бину морфологических перестроек от последнего до первых. В пределах таза (кроме формирования его специфической формы) наиболее существенной для гесперорнисов особенностью кажется несращение костей постацетабулярного отдела (рис. 13.). Вторичность этого признака подтверждается его наличием (разной степени выраженности) у других водоплавающих — неогнат. Не сращены *ischium* и *pubis* у гагар и пингвинов (Штефан, 1980); у большинства водоплавающих эти кости сращены на небольшом протяжении в наиболее каудальном отделе (рис. 13, 14). Очевидно, такое «ослабление» таза коррелятивно связано с относительно слабым развитием соответствующей мускулатуры у птиц этой экологической группы. На возможность возврата в дефинитивном состоянии признаков, утерянных взрослыми предками, но сохраненных в эмбриогенезе, одним из первых указал П. П. Сушкин на примере пингвинов, которые имеют не полностью сращенный тарзометатарзус (Сушкин, 1915).

Таким образом, некоторые особенности сравниваемых структур скелета гесперорнисов, гагар и поганок (форма постацетабулярного отдела таза, форма преацетабулярного отдела подвздошной кости, происхождение увеличенного в краниальном направлении краниального кнемияльного гребня голени и некоторые другие) отражают достаточно самостоятельные пути к общему сходству, что мы рассматриваем как свидетельство их параллельного развития. Такой параллелизм в понимании Л. П. Татаринова (1987) предполагает, что специфичные перестройки определяются в значительной мере унаследованными особенностями организма и встречаются почти исключительно в гомологичных органах. По нашему мнению, гесперорнитиды, гагары и поганки, не являются единой естественной группой, как это аргументируется кладистически (Cracraft, 1982), но имея одного предка, представляют три филогенетических ветви, из которых гесперорнисы — боковая, крайне специализированная ветвь (Богданович, 2003). Это согласуется с выводом Г. Говард (Howard, 1950), а также с выводом А. В. Зиновьева, показавшего на основании анализа связочно-мускульной системы тазовой конечности (по местам креплений), что на пути к высокой специализации к нырянию гесперорнисы прошли особый путь, сочетающий черты современных гагар и поганок (Зиновьев, 2010 а; Zinoviev, 2009).

Особенности строения аппарата наземной локомоции *Rhea americana* (Rheiformes, Rheidae) в свете эволюции бескилевых

Эволюция и филогения палеогнат и особенно нелетающих бескилевых (Ratitae) достаточно давно являются объектами исследований. Главные вопросы — степень родства с летающими килегрудыми и первичность или вторичность нелетания. Подытоживая имеющиеся на то время данные, Н. А. Гладков, (1949) пришёл к заключению о том, что безупречных доказательств стадии полёта в истории бескилевых нет и вполне возможна их дивергенция ещё до появления летающих птиц. На определённом этапе итоги изысканий были подведены в виде трёх гипотез (Thulborn, 1984): 1 — бескилевые — наследники килегрудых относительно давнего возраста (Beer de, 1956; Cracraft, 1974); 2 — бескилевые являются группой среднего эволюционного возраста и происходили от летающих птиц, более примитивных, чем Carinates (Tucker, 1938; McGowan, 1982); 3 — бескилевые — это древняя группа, которая произошла от примитивных нелетающих птиц (Lowe, 1928; Friant, 1968). Результаты более поздних исследований поддерживали как первую (McGowan, 1986), так и вторую (Houde, 1987) или третью (Feduccia, 1986) из приведенных гипотез. Кроме того, иммунологическое исследование привело исследователей (Stapel et al., 1984) к заключению о том, что Ratitae не предковая или производная, а сестринская группа по отношению к килегрудым, в частности куро- и гусеобразным. Подобный вывод следует из ряда других работ (Держинский, 1988; Sibley, Ahlquist, 1990; Cracraft, 2000). Возможность выве-

дения морфологических признаков неогнат из их состояния у палеогнат (Kurochkin, 1995 a) свидетельствует, в частности, о происхождении силового полёта после дивергенции Ratitae и Galliformes от базового ствола птиц.

И, наконец, последние данные, касающиеся относительного возраста и филогении бескилевых. Сравнительный анализ белков кости динозавра (брахилофозавра) и птиц показал, что белки брахилофозавра больше похожи на страусиные, чем на куриные (Schweitzer et al., 2009). Бескилевых поэтому можно считать самой примитивной, рано отделившейся группой птиц, и возможно, страус по строению белков ближе к динозаврам, чем курица. Это подтверждает ранее высказанную точку зрения Е. Н. Курочкина (2001).

Не ставя специальных задач по решению спорных вопросов филогении бескилевых, мы попытались проанализировать некоторые признаки скелета и мускулатуры нанду — одного из наиболее генерализованных (Cracraft, 1974) представителей группы в аспекте обсуждаемой проблемы.

Материалом исследования послужили две конечности нанду (*Rhea americana*). В качестве сравнительного материала привлечены данные по ранее изученным летающим птицам, в частности курообразным (Богданович, 1997) как наиболее древним (за исключением тинамуобразных) современным килегрудым.

Морфометрические данные для определения коррелятивной связи между морфологическими признаками получены на скелетах птиц, отличающихся локомоторными адаптациями и систематически, из орнитологической коллекции ЗИН РАН: *Anser albifrons* (№ 3), *Anser erythropus* (№ 1980), *Tetraogallus caucasicus* (№ 249), *Tetraogallus himalayensis* (№ 243), *Phasianus colchicus* (№ 963), *Francolinus francolinus* (№ 1057), *Coturnix japonicus* (№ 1580), *Alectoris kakelik* (№ 932), *Perdix perdix* (№ 805), *Numida meleagris* (№ 1421), *Lagopus lagopus* (№ 23), *Lyrurus tetrrix* (№ 1768), *Bonasa umbellus* (№ 2580), *Tetrao parvirostris* (№ 240), *Centrocerus urophasianus* (№ 135), *Canachites canadensis* (№ 1448), *Pedioecetes phasianellus* № 2577/195), *Lagopus leucurus* (№ 2581/135), *Crax nigra* (№ 425), *Ortalis vetula* (№ 451), *Crax globulosa* (№ 386), *Macrocephalon maleo* (№ 413), *Megapod. gen.? sp.?* (№ 1447), *Megapod. gen.? sp.?* (№ 2231), *Tinamus sp.?* (№ 427), *Crex crex* (№ 1767), *Fulica atra* (№ 1464), *Columba rupestris* (№ 260/64), *Goura victoria* (№ 2708), *Columba palumbus* (№ 1940), *Pterocles orientalis* (№ 2557), *Accipiter gentilis* (№ ?), *Charadrius leschenaultii* (№ 1766), *Cuculus canorus* (№ 1956), *Turdus philomachus* (№ 1656).

Для получения параметров регрессии и величины коэффициента корреляции использована программа Sigma Plot 8.0.

Мы следовали методологии традиционной сравнительной морфологии, должное место которой среди других биологических дисциплин убедительно аргументировано (Gans, 1989; Duncker, 1989) на фоне общей увлечённости кладистикой — несомненно удобным, но и достаточно ограниченным (Татаринов, 1984; Gans, 1989 и др.) методом анализа морфологических данных.

Скелет

Среди скелетных признаков аппарата наземной локомоции нанду наиболее интересным является строение таза. Прежде всего, обращает на себя внимание его крайне выраженная общая суженность (рис. 17). Среди изученных нами ранее птиц 34 видов 5 отрядов дорсальная ширина таза (между вертлужными впадинами) варьирует от 34,4 % его длины у гуся до 98,3 % — у вяхиря (Богданович, 1997), тогда как у нанду она составляет 19 %. При этом следует отметить совершенно специфическую его черту: подвздошные кости дорсально почти смыкаются по срединной линии позвоночника (рис. 17).

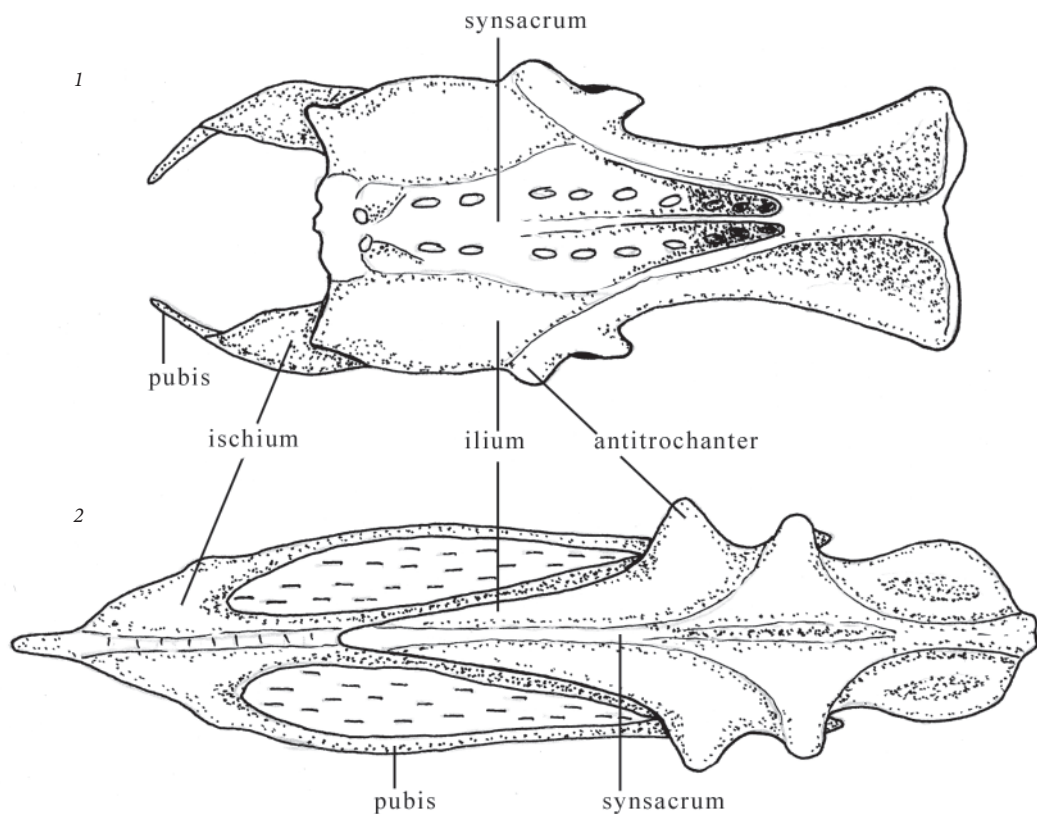


Рис. 17. Таз с дорсальной стороны: 1 — фазан (*Phasianus colchicus*); 2 — нанду (*Rhea americana*).

Fig. 17. Pelvis, dorsal view: 1 — *Phasianus colchicus*; 2 — *Rhea americana*.

Ранее нами была отмечена значительная корреляция между относительной шириной таза и относительной шириной грудной клетки птиц (Богданович, 1993), зависящей, в первую очередь, от ширины грудины. Хорошо известно, что собственно основание грудины (*corpus sterni*) является у птиц первичной по отношению к килю (Fell, 1925). Наряду с отростками грудины и мембраной их соединяющей, тело грудины служит местом прикрепления грудной и надкоракоидной мышц — основных мышц, опускающих и поднимающих крыло (Сыч, 1985). Образование отростков и вырезов, затянутых соединительнотканными мембранами — экономия костной ткани (Штегман, 1958), или точнее — результат общей тенденции редукции костной ткани для облегчения скелета (Сыч, 1999). Во всяком случае, мы считаем вполне убедительным направление эволюции грудины от пластинообразной к «вырезаной» в связи с совершенствованием лётных качеств. Хотя отсутствие постеролатеральных отростков грудины (равно, как и киля) у бескилевых иногда рассматривается как результат потери этих структур и определяется поэтому как продвинутое состояние, достигнутое после потери способности к полёту (Cracraft, 1974). В качестве контраргумента можно привести результаты исследований морфологии вторично нелетающих представителей летающих птиц. У нелетающего пастушка-уэка (*Gallirallus australis*), например, сохраняется практически полный набор мышц плечевого пояса и крыла (McGowan, 1986). Сравнение с бескилевыми со значительно меньшим количеством мышц позволило автору высказаться в пользу происхождения последних от предков с сильно ограниченной способностью к полёту. Очевидно, что отмеченный факт сохранения «летательных» черт морфологии можно отнести и к скелетным структурам.

Логично предположить, что начальный этап усиления пекторальных мышц у бипедальных предков птиц был сопряжён с расширением грудины. К сожалению, остаются не вполне понятными функциональные и экологические резоны возможного усиления указанных мышц и грудных конечностей в целом после их освобождения от опоры. Этот вопрос тесно связан с проблемой происхождения бипедализма, всё ещё заслуживающей дальнейшего рассмотрения. В данном аспекте очень интересно исследование тероподного авимима (Курзанов, 1987). Крайне выраженное сходство их грудных (возможно оперённых) конечностей с птичьим крылом предполагает совершенно определённые движения, помогающие при беге, а также вспархивание и подлётывание, подобные таковым плохо летающих куриных (Курзанов, 1987). В качестве аналогии напомним о способности примитивных куриных — краксов — запрыгивать с земли (с помощью крыльев) на нижние ветви деревьев (Bent, 1932).

Предполагая обязательное наличие «древесного» этапа в ранней эволюции птиц (Богданович, 2000 б), осмелимся предположить, что именно его отсутствие в истории авимимид могло быть одним из факторов, определивших дивергенцию их предков с таковыми птиц.

Функционирование грудных конечностей авимима в упомянутых выше режимах с развитием соответствующих мышц, очевидно, не могло не отразиться, в частности, на расширении грудины. Её описание, к сожалению, отсутствует в приведенной выше работе С. Курзанова, как и в более поздней работе посвященной авимиму (Vickers-Rich et al., 2002). Однако не менее интересным в этой связи кажутся особенности строения крестца и таза авимима. Усиление крестца (в данном случае 7 сросшихся между собой позвонков) можно считать достаточно общей тенденцией, поскольку оно в разной степени характерно для бипедальных динозавров (Рождественский, 1964; Andreas, 1997 и др.), обеспечивая увеличение жесткости против изгиба. У авимима, кроме того, отмечены хорошо выраженные поперечные отростки, из которых 4-й и 5-й особенно широкие и сросшиеся между собой почти на всём протяжении (Курзанов, 1987). Очевидно, что именно эта особенность обуславливает увеличенную среди теропод ширину таза, максимальную в области вертлужных впадин (Курзанов, 1987).

Для уточнения полученных ранее данных (Богданович, 1993) мы провели более корректное исследование коррелятивной связи — между шириной таза в области вертлужных впадин и шириной грудины в области грудных отростков (рис. 18).

Высокую степень корреляционной связи между обсуждаемыми морфологическими признаками мы попытались объяснить следующим образом. Известно, что по линии формирования «птичьей» модели локомоторного аппарата имело место изменение ориентации бедра от близкой к вертикальной (сохраненной у бипедальных динозавров) к более горизонтальной со смещением приоритета движения конечности в пользу сгибания–разгибания в коленном суставе (Alexander, 1985; Chiappe, 1995 и др.). При этом протракция бедра у птиц сочетается с его отведением для «обхождения» грудной клетки с боков (рис. 18). На наш взгляд, расширение грудины являлось ведущим фактором расширения таза (за счёт элементов синсакрума), поскольку степень отведения бедра вполне определённо ограничена морфологией тазобедренного сустава.

Помимо изложенной выше, необходимо сказать и о возможно иной причине расширения грудной клетки птиц, связанной с её «дыхательной» функцией, а именно: создание каркаса для крупных лёгочных мешков с изменяемым объёмом и системой вентиляции, обеспечивающей высокую эффективность газообмена в лёгких (Держинский, 2005). Однако формирование такой дыхательной системы нам кажется более поздним приобретением, способствующим повышению уровня возможностей уже имеющегося активного полёта.

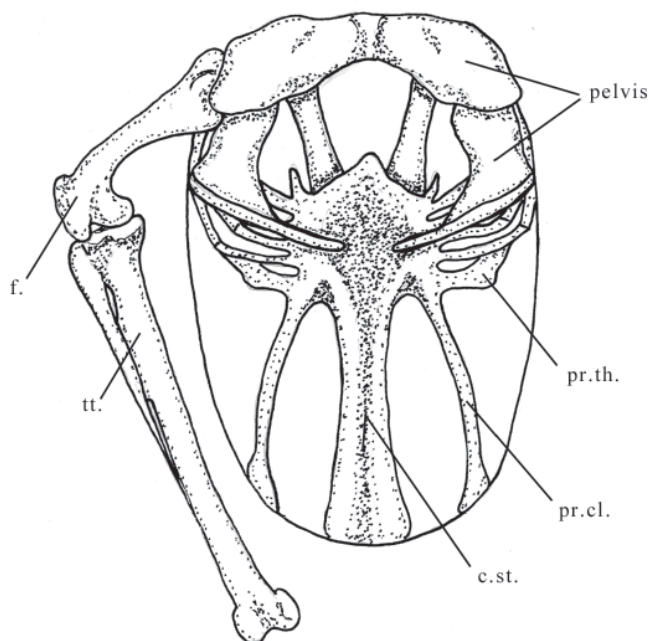


Рис. 18. Положение протрагированного бедра по отношению к грудной клетке, вид сзади.
Условные обозначения: f. — femur; tt. — tibiotarsus; pr.th. — processus thoracicus; pr.cl. — processus caudolateralis; c.st. — corpus sterni.

Fig. 18. Position of protracted femur about the thorax (back view).
Conventional symbols: f. — femur; tt. — tibiotarsus; pr.th. — processus thoracicus; pr.cl. — processus caudolateralis; c.st. — corpus sterni.

Крайне медленная оссификация грудины Ratitae, иногда неполная даже во взрослом состоянии, сближает их с рептилиями и рассматривается в качестве примитивного для группы признака (Elzanowski, 1989). Учитывая предполагаемые нами морфологические взаимосвязи, форму таза нанду (его крайне малую дорсальную ширину) также можно принять как примитивную. Сохранение узкого таза особенно важно по линии исключительно наземных бегущих птиц, поскольку обеспечивает сравнительно малое плечо действия и соответственно момент силы, возникающей при толчке бегущей птицы. Вероятное, скоррелированное с расширением (по той или иной причине) грудной клетки, расширение таза у летающих птиц с уменьшением его прочности «компенсировалось» развитием аппарата полёта. Одно из возможных следствий такого расширения — возможность увеличения размера яиц — вполне прогрессивного признака. О том, что увеличение размеров яиц является одним из следствий расширения таза, а не его причиной, говорилось ранее (Лопарёв, 1996).

При отсутствии какого-либо функционально-экологического сходства между специализированными «наземниками» — Ratitae — и не менее специализированными в отношении водной локомоции Hesperornithidae принципиальное сходство в строении их таза по обсуждаемому признаку (Cracraft, 1982; Marsh, 1880; рис. 17) вполне логично, на наш взгляд, объяснить их филогенетической близостью. Подобное предположение было высказано М. Фюрбрингером (Furbringer, 1888) в отношении Hesperornithidae и Struthionidae, Rheidae. Именно этих представителей бескилевых и *Dromaeus* (которых объединяет, в частности, и крайне выраженная суженность таза) А. Судиловская (1931) предположительно считает произошедшими от общего предка. Наличие сравнительно широкого таза у *Aepyornis* (Cracraft, 1974) могло бы сделать наши построения несколько сомнительными при условии доказанной монофилетичности Ratitae. Однако вопрос этот был и остаётся спорным как в

отношении палеогнат в целом, так и бескилевых в частности (Лопарёв, 1996; Bledsoe, 1988; Furbringer, 1888; Kurochkin, 1995 а и др.). Иммунологические доказательства монофилетичности Ratitae приведены, например, в работе С. Стейпеля с соавторами (Stapel et al., 1984), хотя материалом здесь также послужили лишь упомянутые выше представители (*Struthio*, *Rhea*, *Dromaeus*). Наличие вполне крыловидных грудных конечностей у явно нелетающих тероподных динозавров (Курзанов, 1987; Xu et al., 1999 и др.), по крайней мере, заметно снижает ценность этого признака как доказательства вторичности нелетания у бескилевых. То же можно сказать в отношении пигостиля, описанного для *Struthio camelus* (Beer de, 1956). Отсутствует он как у предположительно вторично нелетающих гесперорнисов и большинства бескилевых, так и у некоторых летающих тинамуобразных (Bellairs, Jenkin, 1960), однако обнаружен у тероподного овираторозавра (Barsbold et al., 2000).

Не менее интересной особенностью таза нанду является удлиненность его постацетабулярного отдела, который существенно длиннее преацетабулярного (подобное состояние у африканского страуса, Cracraft, 1974) за счёт седалищной кости (рис. 17). Среди летающих птиц этот признак характерен для водоплавающих и формировался в соответствии с требованиями к телу, которое находится в воде (Курочкин, 1971 и др.). Тогда как для более адаптированных к наземному передвижению ви-

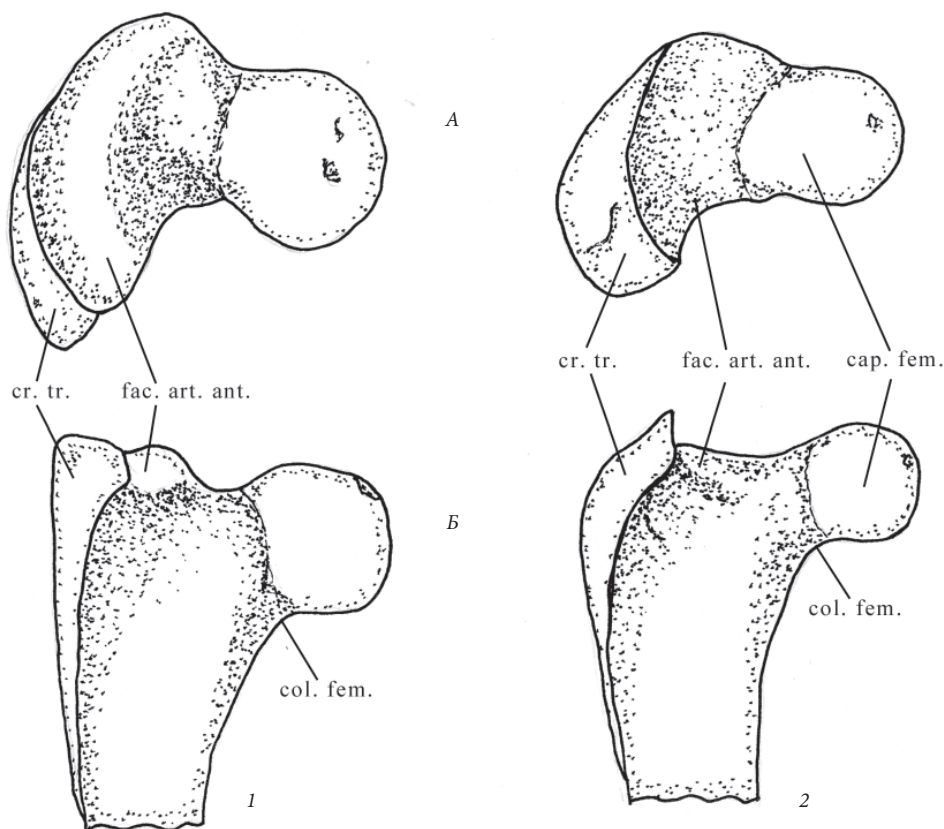


Рис. 19. Проксимальный конец бедренной кости: 1 — *Rhea americana*; 2 — *Phasianus colchicus*; А — дорсально; Б — краниально.

Условные обозначения: cr. tr. — crista trochanteris; fac. art. ant. — facies articularis antitrochanterica; cap. fem. — caput femoris; col. fem. — collum femoris.

Fig. 19. Proximal end of femur: 1 — *Rhea americana*; 2 — *Phasianus colchicus*; А — dorsal view; Б — cranial view.

Conventional symbols: cr. tr. — crista trochanteris; fac. art. ant. — facies articularis antitrochanterica; cap. fem. — caput femoris; col. fem. — collum femoris.

дов характерна примерно равная длина пре- и постацетабулярного отделов или преимущественная длина первого (Богданович, 1997; Soni, Saxena, 1980). Забегая вперёд, отметим, что «неадаптивная» на первый взгляд удлинённость постацетабулярного отдела таза у нанду взаимосвязана, в частности, с каудализацией места проксимальной фиксации заднебедренных мышц — ретракторов бедра. Обе порции *m. caudoiliofemoralis* и *m. cruris flexor lateralis* (основных ретракторов бедра) начинаются от наиболее каудальной части седалищной кости и хвостовых позвонков (см. раздел «Мускулатура»). Удлинение их волокон предполагает сравнительно большую амплитуду и скорость сокращения и соответственно сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном суставе. Они имели большое значение в локомоции динозавров (Chiappe, 1995; Jones et al., 2000) и сравнительно ограничены у современных летающих птиц (Сыч и др., 1985; Cracraft, 1971), что связано с изменением ориентации бедра. К сожалению, у нас нет прямых данных об ориентации бедра у нанду. Однако о значительном размахе указанных движений может свидетельствовать величина дорсальной суставной поверхности бедра, заметно удлинённой краниокаудально в сравнении с изученными нами ранее летающими птицами (рис. 19).

Мускулатура

Мускулатуре тазовой конечности бескилевых посвящено сравнительно небольшое количество работ. Это особенно касается миологии тазовой конечности нанду (*Rhea americana*) в сравнении, например, с африканским страусом (см. обзор Zinoviev, 2006). Из них заслуживает внимания работа А. М. Судиловской (1931). Однако в указанной работе, во-первых, проведено сравнительное исследование представителей группы между собой, хотя более интересным для наших целей является сравнение с килегрудыми; во-вторых, использованные названия мышц (как и в других давних работах) не согласуются с современной терминологией (Зиновьев, 2010 б) и усложняют возможные сравнения. А именно невозможность полноценных сравнений результатов исследований, полученных разными авторами, определяется одной из причин неполного знания анатомии птиц (Hombberger, 1980). Вполне целесообразным, таким образом, на наш взгляд является проведение ревизий подобно тому, как это было сделано Дж. В. Бергом в отношении миологии тазовой конечности *Apteryx* (Berge, 1982) и А. В. Зиновьевым в отношении *Struthio camelus* (Zinoviev, 2006). В-третьих, описательная часть упомянутой работы (Судиловская, 1931) сопровождается малоинформативными в целом рисунками. Также далеко не удовлетворяют ожиданий анатомические фотографии в недавней работе М. Пикассо (Picasso, 2010), посвящённой мускулатуре бедра и голени нанду. Между тем важное значение иллюстративной (документальной) части для морфологических работ нельзя недооценивать (Duncker, 1989).

Изучение мышечной системы аппарата наземной локомоции нанду (*Rhea americana*) проведено методом послойного препарирования двух тазовых конечностей с фотосъёмкой и последующей прорисовкой (под контролем препарата) деталей строения. Особенности топографии и строения мышц сравнивали с данными, полученными нами ранее для куриных как наиболее древних (за исключением тинамуобразных) современных килегрудых. При анатомическом описании мы отметили наиболее общие черты подобия (и, если есть, различия) в морфологии мышечных систем тазовой конечности.

1. *M. iliotibialis cranialis* (рис. 20, А; рис. 24, Б; цифровые обозначения мышц на рис. 20–30 соответствуют их порядковым номерам в описании) — наиболее краниальный из мышц бедра продольноволокнистый мускул, который начинается от дорсального гребня *ilium* и заканчивается сухожильно формируя поверхност-

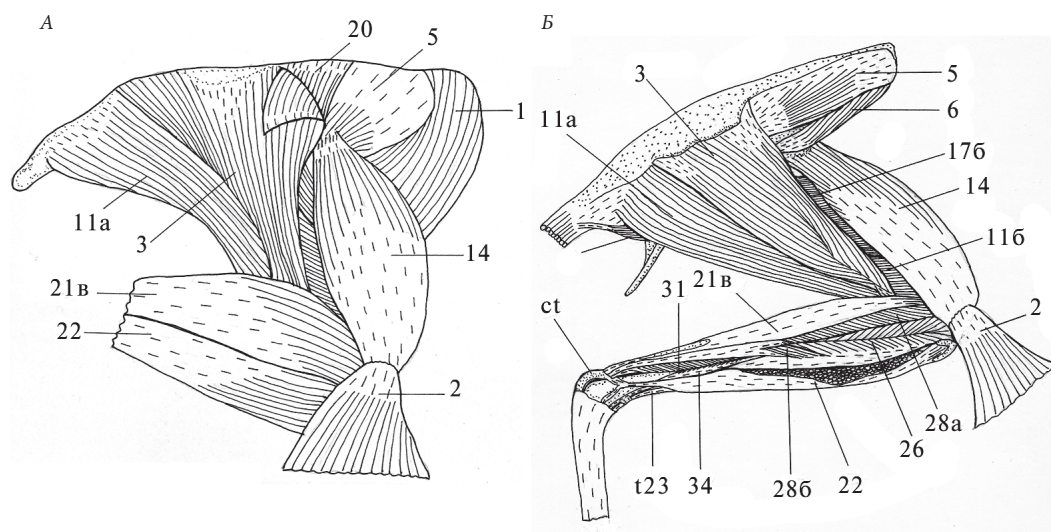


Рис. 20. Среднеглубокие мышцы латеральной поверхности бедра: А — *Rhea americana*; Б — *Bonasa umbellus* (Galliformes).

Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 20. Middle layer of muscles of thigh lateral surface: А — *Rhea americana*; Б — *Bonasa umbellus* (Galliformes).

Conventional symbols: see text — section Muscular system.

ную, дорсомедиальную часть lig. patellae. По топографии и строению подобен мускулу курообразных. Наряду с указанным подобием обращает на себя внимание заметно более мощное развитие мускула нанду (у курообразных брюшко уплощённое, ленто-видное) и увеличенная краниально область начала (от краниальной границы ilium и последнего грудного позвонка) (Зиновьев, 2010 б)¹.

2. *M. iliotibialis lateralis* (рис. 20, А, Б; отрезан проксимально и отведён книзу) — поверхностный мускул треугольной формы. Волокна в дистальном направлении идут к латеральному апоневрозу (перистая структура), который суживаясь формирует латеральную часть lig. patellae, что в целом характерно для всех изученных нами птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б). Особенность мускула нанду — более узкая область начала.

3. *M. iliofibularis* (рис. 20, А); частично отрезан проксимально и отведён (рис. 20, Б) — также треугольной формы, более глубокий мускул, волокна которого начинаются от дорсолатерального гребня ilium, конвергируют к внутреннему дистальному апоневрозу, который продолжается сухожилием. Последнее проходит через соединительнотканную петлю (рис. 21: 4) и фиксируется на каудальной поверхности малоберцовой кости. Топография и архитектура мускула и расположение его петли сходны с таковыми, в частности, курообразных.

5. *M. iliotrochantericus caudalis* (рис. 20, А, Б) — перистый мускул с краниальным латеральным апоневрозом, который начинается от facies dorsalis подвздошной кости и оканчивается плотным сухожилием на латеральной поверхности трохантера бедра. Типичный для всех изученных птиц.

6. *M. iliotrochantericus cranialis* (рис. 20, Б; 23) — находится под предыдущим мускулом, подобен ему по форме и структуре, но существенно уступает ему по размеру. Особенность этого мускула нанду — расширенная в дорсальном направлении

¹ Здесь и далее в описательной части ссылка на самый полный на сегодня сравнительно-анатомический обзор в монографии А. В. Зиновьева (2010 б).

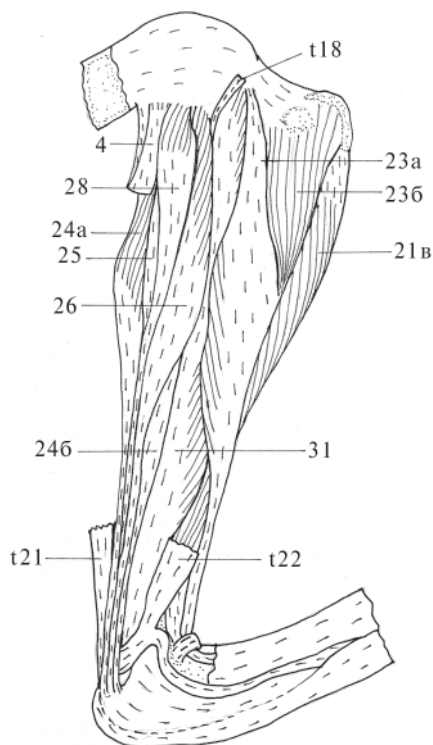


Рис. 21. Среднеглубокие мышцы латеральной поверхности голени *Rhea americana*. Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 21. Middle layer of muscles of shank lateral surface of *Rhea americana*. Conventional symbols: see text — section Muscular system.

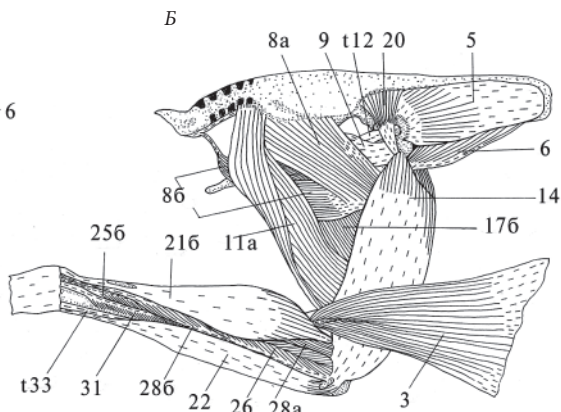
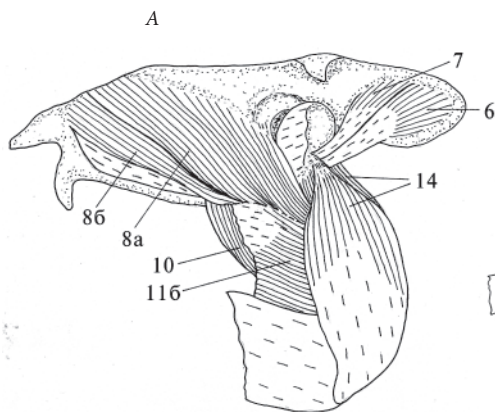


Рис. 22. Среднеглубокие и глубокие мышцы латеральной поверхности бедра: А — *Rhea americana*; Б — *Centrocercus urophasianus* (Galliformes).

Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 22. Middle and deep layers of muscles of thigh lateral surface: А — *Rhea americana*; Б — *Centrocercus urophasianus* (Galliformes).

Conventional symbols: see text — section Muscular system.

область начала, которая у других изученных птиц ограничена латеральным краем (margo lateralis) подвздошной кости. Оканчивается сухожилием несколько дистальнее каудального одноименного мускула. Особенность этого мускула нанду — расширенная в дорсальном направлении область начала, которая у других изученных птиц ограничена латеральным краем (margo lateralis) подвздошной кости.

7. *M. iliotrochantericus medius* (рис. 22, А) — расположен каудальнее предыдущего и оканчивается непосредственно проксимальнее. Начало от латеральной поверхности преацетабулярной части подвздошной кости достаточно типичное (Зиновьев, 2010 б). В отличие от своего гомолога у изученных нами летающих птиц почти не уступает предыдущему мускулу в развитии и область его начала также расширена дорсально.

8. *M. caudoiliofemoralis* (рис. 22, А, Б) — как и у большинства килегрудых, состоит из двух порций: pars iliofemoralis (8 а) и pars caudofemoralis (8 б). Отличие мускула нанду — его слабо выраженная дифференцированность: в проксимальной половине это практически единый мускул, который лишь дистальнее можно разграничить на две порции по направлению волокон. Единственная особенность — отсутствие проксимальной фиксации на свободных хвостовых позвонках, хотя для нанду отмечалось начало от первого хвостового позвонка (Зиновьев, 2010 б).

9. *M. ischiofemoralis* (рис. 22, Б; 23) — начинается от латеральной поверхности седалищной кости мышечными пучками, которые идут под углом к латеральному апоневрозу, формирующему дистальное сухожилие, которое прикрепляется на латеральной стороне бедренной кости дистальнее трохантера. Топографически и структурно подобен мускулу курообразных и других исследованных птиц (Богданович, 1997), хотя отмечалась его связь с *m. flexor cruris lateralis* (Зиновьев, 2010 б).

10. *M. flexor cruris medialis* (рис. 23; 24, А, Б) — продольноволокнистый лентовидный мускул образующий каудальную границу заднебедренных мышц, начинается от вентрального края седалищной кости и оканчивается сравнительно коротким плоским сухожилием на медиальной поверхности *tibia* в основании краниального кнемиального гребня. Вентральная часть волокон срастается с поверхностным апоневрозом, общим для промежуточной и медиальной порций *m. gastrocnemius*. Типичен для всех изученных птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б).

11. *M. flexor cruris lateralis* (рис. 20, А, Б; 22, А, Б) — подобно мускулу неогнатных птиц состоит из двух порций: тазовой (*p. pelvica*, 11 а) и добавочной (*p. accessorius*, 11 б). Первая — сильно развитый продольноволокнистый мускул, начинается от латеральной поверхности седалищной кости, сакральных и сращённых хвостовых позвонков. Описания начала мускула у нанду несколько разнятся (Зиновьев, 2010 б). Нами отмечено начало части волокон также от латеральной поверхности седалищной кости. Специфика этого мускула у *Rhea* — каудализация его мышечного начала, которая ограничена у летающих птиц каудальным краем подвздошной кости с небольшим начальным апоневрозом от передних свободных хвостовых позвонков (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б). Очевидно, это взаимосвязано с увеличением амплитуды и скорости сгибательно-разгибательных движений в коленном и тазобедренном суставах. Движения бедра имели большое значение в локомоции динозавров (Chiappe, 1995; Jones et al., 2000) и сравнительно ограничены у современных летающих птиц (Cracraft, 1971; Сыч и др., 1985), что связано с изменением ориентации бедра. О значительном размахе указанных движений может свидетельство-

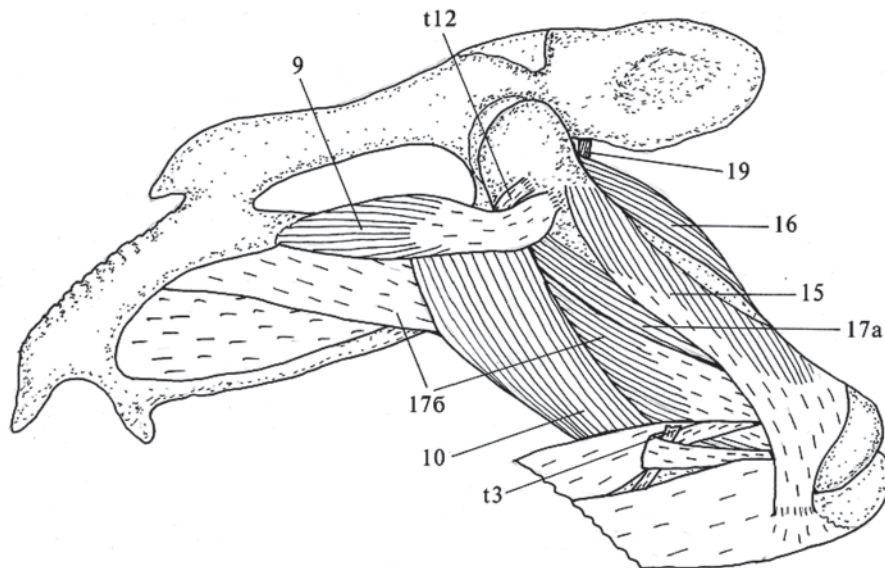


Рис. 23. Глубокие мышцы латеральной поверхности бедра *Rhea americana*.
Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 23. Deep layer of muscles of thigh lateral surface of *Rhea americana*,
Conventional symbols: see text — section Muscular system.

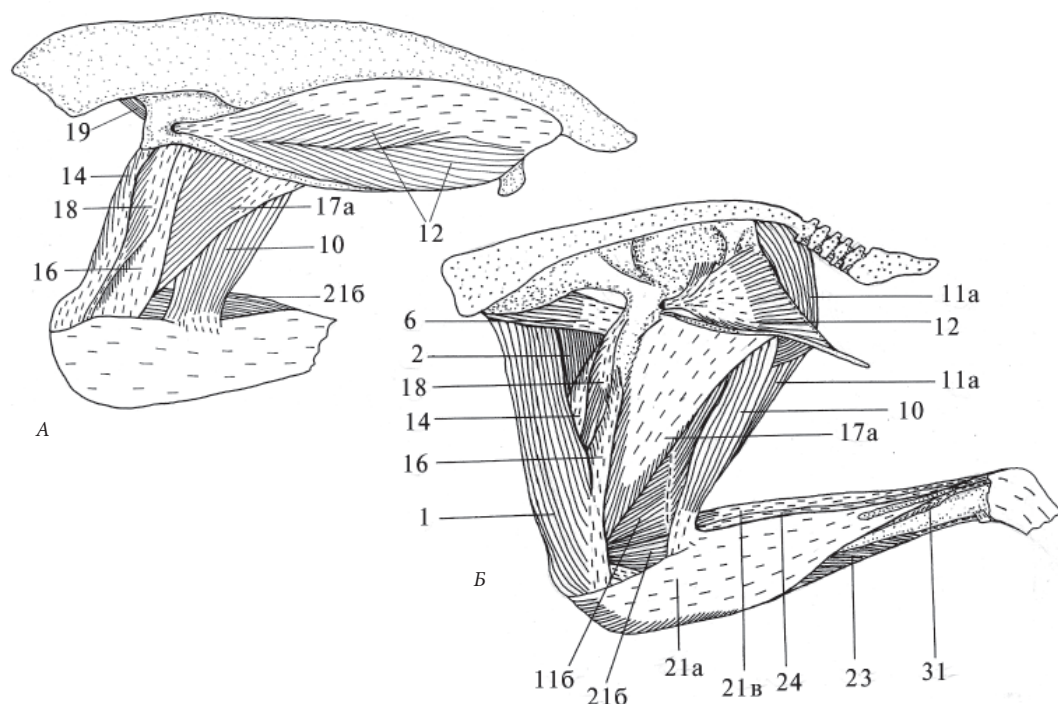


Рис. 24. Мышцы медиальной поверхности таза и бедра: А — *Rhea americana*, Б — *Tetrao urogallus* (Galliformes).

Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 24. Muscles of medial surface of pelvis and thigh: А — *Rhea americana*, Б — *Tetrao urogallus* (Galliformes). Conventional symbols: see text — section Muscular system.

вать величина дорсальной суставной поверхности бедра, которая заметно длиннее в краниокаудальном направлении, чем у изученных нами ранее летающих птиц (Богданович, 2008).

Наличие сухожильного шва между двумя порциями и сухожильной «оттяжки» от последнего к каудомедиальной поверхности проксимальной части tibia объединяют нанду с летающими птицами.

12. *M. obturatorius medialis* (рис. 24, А, Б) — хорошо развитый мускул, волокна которого начинаются от всей медиальной поверхности ischium, плотного апоневроза, которым затянута fenestra ischio-rubica и лобковой кости. Подобно другим птицам форма мускула повторяет форму постацетабулярной части седалищной и лобковой костей, поэтому у нанду она более всего сходна с таковой мускула утиных, как и одноперистая структура, упрощённая в сравнении с курообразными и некоторыми другими птицами (Богданович, 1997). Глубокая продольная складка лишь имитирует двуперистую структуру и, очевидно, является результатом дефицита места, хотя есть указание на наличие двух брюшек (Picasso, 2010). Выходя на латеральную поверхность таза, дистальное сухожилие прикрепляется типично — на латеральной поверхности трохантера бедра.

13. *M. obturatorius lateralis* — типичный маленький продольноволокнистый мускул, почти полностью прикрытый дистальным сухожилием предыдущего.

14. *M. femorotibialis medius* (рис. 20, А, Б; 22, А, Б) — мощный мускул краниолатеральной поверхности бедра, который достаточно однообразно для всех птиц разделён на краниальную и латеральную головки дистальным сухожилием

m. *iliotrochantericus cranialis*. Дистальные сухожилия этого и следующего мускулов формируют наиболее развитую часть сухожилия коленной чашечки. Топография и перистая структура мускула также подобны у нанду и изученных летающих птиц.

15. M. *femorotibialis externus* (рис. 23) — прикрыт латеральной головкой предыдущего мускула на соответствующей поверхности бедра. Особенность мускула нанду состоит в сравнительно большой длине, которая почти равна таковой латеральной головки m. *femorotibialis medius*.

16. M. *femorotibialis internus* (рис. 24, А, Б) — мускул медиокаудальной поверхности бедра, соединительнотканый в проксимальной и собственно мышечный в дистальной части. Это отличает нанду от курообразных, у которых подобные части дифференцированы в отдельные головки (Богданович, 1997). В целом комплекс mm. *femorotibiales* у нандуобразных менее дифференцирован в сравнении с таковым курообразных (Зиновьев, 2010 б).

17. M. *pubo ischiofemoralis* (рис. 22, Б; 23, 24, А, Б) — как и у всех изученных летающих птиц, состоит из двух порций: p. *medialis* (17 а) и p. *lateralis* (17 б). Первая начинается вполне типично от линии сращения седалищной и лобковой костей и оканчивается на каудальной поверхности дистальной половины бедренной кости. Вторая у нанду начинается обширным апоневрозом от вентрального края седалищной кости, части membr. *ischiorubica* (Зиновьев, 2010 б). От мускула курообразных отличается тем, что она значительно длиннее медиальной в соответствии с формой таза, удлинённого в постацетабулярной части.

18. M. *ambiens* (рис. 24, А, Б) — не имеет отличий от мускула летающих птиц, начинаясь от латеральной поверхности pr. *rectinealis* и оканчиваясь дистальным сухожилием, которое срастается с проксимальным апоневрозом, общим для mm. *perforatus dig. II, III, IV*, предварительно проходя сквозь сухожилие коленной чашечки (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б).

19. M. *iliofemoralis internus* (рис. 24, А) — маленький, вполне типичный мускул следующий от вентрального края подвздошной кости к каудомедиальной поверхности бедренной кости в основании ее шейки.

20. M. *iliofemoralis externus* (рис. 20, А; 22, Б) — уплощённый мускул треугольной формы, начинается от краниальной части дорсального гребня *ilium* и оканчивается широким сухожилием в основании трохантера бедра, не имея у нанду каких-либо особенностей.

21. M. *gastrocnemius* (рис. 20, А, Б; 21; 24, А, Б) — имеет типичные три порции: p. *medialis* (21 а), p. *intermedia* (21 б), p. *lateralis* (21 в). Медиальная порция начинается от сухожилия коленной чашечки и дистальнее — от краниального кнемиального гребня большеберцовой кости; промежуточная — от медиальной части подколенной ямки; латеральная — от tuberculum m. *gastrocnemius lateralis* бедра. Промежуточная порция срастается дистально с апоневрозом медиальной (рис. 24, А, Б), который сливается с таковым латеральной формируя общее дистальное сухожилие. Последнее плантарно огибает межтарзальный сустав и следует дистально поверхностным тонким листом до окончания в основании метатарзального блока IV пальца. Указанная топография (как и перистая структура) порций подобны таковым большинства других птиц (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б).

22. M. *fibularis (peroneus) longus* (рис. 20, А; 21; 22, Б; 25; 26) — начинается от краниолатеральной поверхности сухожилия коленной чашечки волокнами идущими к поверхностному апоневрозу (перистая структура), который продолжается дистальным сухожилием. На уровне межтарзального сустава последнее бифуркирует на две ветви: каудальная срастается с тибиальным хрящом, латеральная огибает сустав, соединяется посредством vinculum с сухожилием m. *fl. per. dig. III* (рис. 26), что характерно и для летающих птиц. Характерным является более мощное развитие (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б).

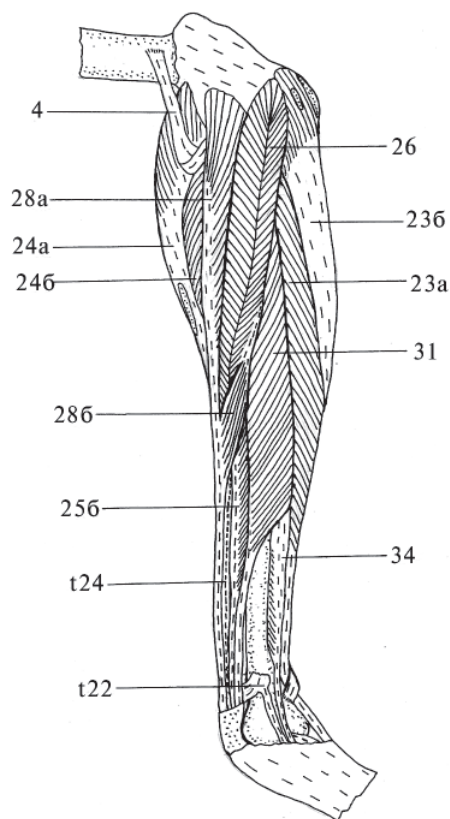


Рис. 25. Мышцы латеральной поверхности голени *Phasianus colchicus* (Galliformes). Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 25. Muscles of shank lateral surface of *Phasianus colchicus* (Galliformes). Conventional symbols: see text — section Muscular system.

медиально и каудально как бы чехлом. Наличие короткой, более краниальной перистости от апоневроза общего для перфорированных сгибателей II, III и IV пальцев можно оценить как недостаточно дифференцированную краниолатеральную головку мускула изученных неогнатных птиц (у курообразных — три самостоятельные головки). Дистальное сухожилие на уровне межтарзального сустава прободается сухожилием предыдущего мускула, а несколько дистальнее — сухожилием *m. per. et per. dig. III*, что не отмечено у изученных летающих птиц. Более дистальное сращение сухожилия с таковым *m. peroneus longus* типичное, как и окончание на проксимальном конце 2-й фаланги III пальца (Зиновьев, 2010 б).

26. *M. flexor perforans et perforatus digiti III* (рис. 21, 25, 26, 27) — одноперистый (в отличие от двуперистого у большинства исследованных неогнат) мускул с более длинными волокнами, что служит единственной особенностью *Rhea*. Начало от подколенной ямки, соединение посредством *vinculum* с сухожилием предыдущего мускула и окончание на дистальном конце 2-й фаланги III пальца типичны (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 б).

23. *M. tibialis cranialis* (рис. 21; 24, Б; 25; 26) — начинается двумя головками, что вполне соответствует морфологии мускула, в частности курообразных. Бедренная головка (*caput femorale*, 23 а) — от медиокраниальной поверхности латерального мышечка бедра шнурообразным сухожилием; большеберцовая (*caput tibiale*, 23 б) — мышечными волокнами от краниального и латерального гребней большеберцовой кости и межгребневой области. Волокна обеих головок идут к общему внутреннему апоневрозу, формируя двуперистую структуру дистальной половины брюшка. Дистальное сухожилие проходит под сухожильным мостиком в дистальной части *tibiotarsus* и фиксируется в основании межкотилярной ямки цевки (рис. 26). Типичен для всех изученных птиц (Богданович, 1997; Picasso, 2010).

24. *M. flexor perforatus digiti IV* (рис. 21, 25, 26) — состоит у нанду из двух головок. Медиальная (24 а) начинается от подколенной ямки; латеральная (24 б) — топографически соответствует краниолатеральной головке курообразных — от сухожилия коленной чашечки и латерального мышечка бедра. Мускул менее дифференцированный, чем у курообразных, для которых характерно наличие трёх головок, но подобен таковому голубе- и гусеобразных (Богданович, 1997). Дистальная фиксация типична — к проксимальному краю основной фаланги IV пальца.

25. *M. flexor perforatus digiti III* (рис. 21, 25, 26) — имеет практически единое сильно развитое брюшко, которое охватывает предыдущий мускул краниально,

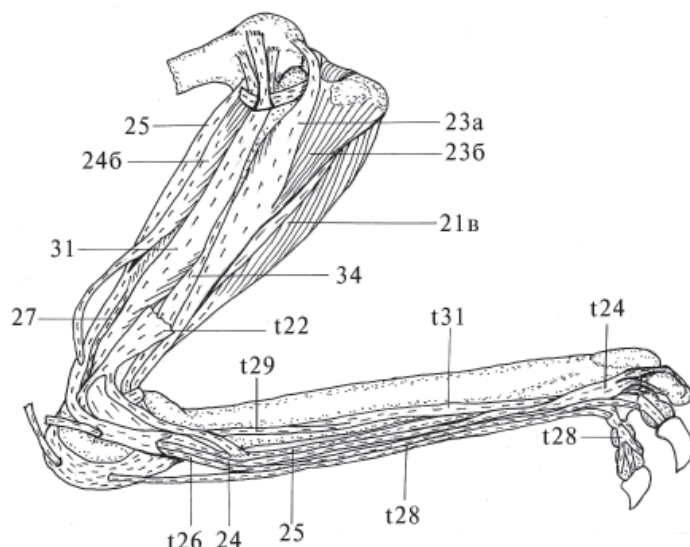


Рис. 26. Мышцы краниолатеральной поверхности голени *Rhea americana*.
Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 26. Muscles of shank craniolateral surface of *Rhea americana*.
Conventional symbols: see text — section Muscular system.

27. *M. flexor perforatus digiti II* (рис. 26) — наиболее глубокий из пальцевых сгибателей, представлен одним коротким брюшком, которое начинается вместе с краниальной порцией *m. fl. per. dig. III* и прикрепляется к основной фаланге II пальца. Начало на сухожилии *m. ambiens* (Picasso, 2010) нами не отмечено. В сравнении с двумя (курообразные) или тремя (пастушки из журавлеобразных) головками мускул нанду можно определить как менее дифференцированный.

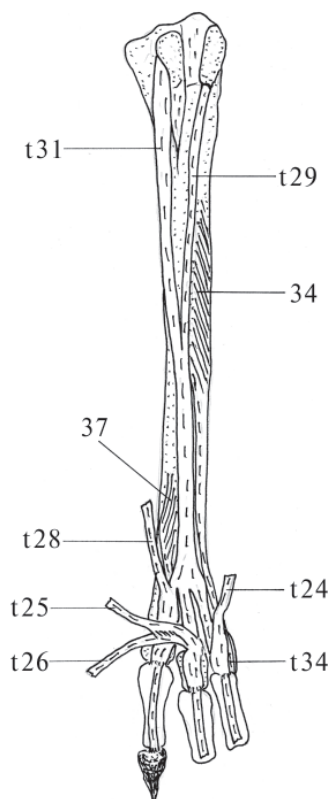
28. *M. flexor perforans et perforatus digiti II* (рис. 21, 25, 26, 27) — подобно предыдущему мускулу имеет одно брюшко, в отличие от двух у курообразных (отсутствует краниолатеральная головка), с характерными для всех изученных птиц началом и окончанием на 2-й фаланге II пальца с предшествующим прикреплением прободанием сухожилия таковым длинного сгибателя пальцев.

Рис. 27. Глубокие мышцы плантарной поверхности цевки *Rhea americana*.

Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 27. Deep muscles of tarsometatarsus plantar surface of *Rhea americana*.

Conventional symbols: see text — section Muscular system.



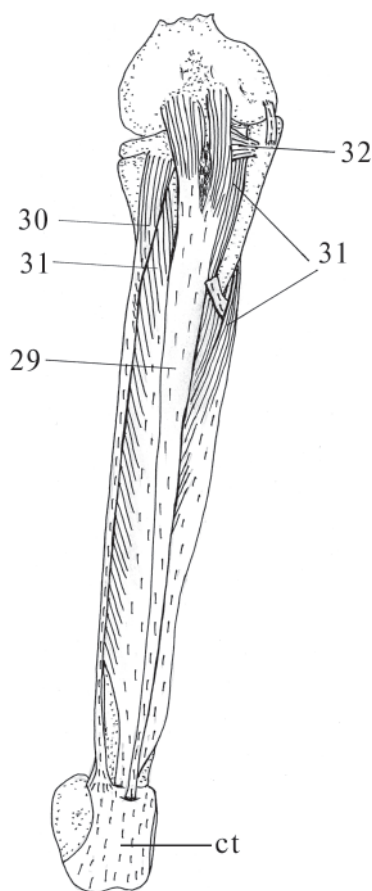


Рис. 28. Глубокие мышцы плантарной поверхности голени *Rhea americana*.
Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 28. Deep muscles of shank plantar surface of *Rhea americana*.
Conventional symbols: see text — section Muscular system.

29. *M. flexor hallucis longus* (рис. 27, 28) — в целом подобен мускулу других птиц, хотя начало от *fossa poplitea* относительно шире и разделено нервно-сосудистым пучком, что имитирует двуглавое строение. Около середины длины цевки сухожилие сростается с таким длинным сгибателя пальцев, вполне сходно с мускулом летающих птиц, утративших I палец (Богданович, 1997).

30. *M. plantaris* (рис. 28) — очень однообразен у всех изученных птиц, включая нанду: начинается из-под медиальной суставной поверхности *tibia* и оканчивается, срастаясь сухожилием с тибиальным хрящом — *cartilago tibialis* (Богданович, 1997; Зиновьев, 2010 6).

31. *M. flexor digitorum longus* (рис. 21, 25, 27–29) — начинается типичными тремя головками: медиальной — от медиальной половины проксимального конца *tibia*; каудальной — от медиальной поверхности головки *fibula* и дистальнее её; латеральной — от каудальной и каудолатеральной поверхностей *fibula*. От мускула летающих птиц отличается лишь более сильным развитием двуперистого брюшка. Последнее после слияние трёх головок охватывает тибитарзус с медиальной стороны, выходя на его краниальную поверхность (рис. 29). Здесь волокна начинаются также от плотного апоневроза, который идёт от краниального кнемияльного гребня и краниальной поверхности тибитарзуса до середины длины кости и существенно увеличивает площадь поверхности фиксации мышечных пучков. Окончание идентично таковому других птиц — на когтевых фалангах пальцев.

32. *M. popliteus* (рис. 28) — однообразный маленький мускул, соединяющий головку *fibula* и каудальную поверхность проксимального конца *tibia*.

33. *M. extensor digitorum longus* (рис. 29, 30) — расположен непосредственно на краниальной поверхности большеберцовой кости, начинаясь от ventральной части краниального и латерального кнемияльных гребней, между ними, а также от поверхности самой кости. Особенность мускула нанду — его одноперистая структура в отличие от двуперистой у других изученных птиц (Богданович, 1997). Дистальное сухожилие тремя ветвями прикрепляется к каждой из фаланг пальцев, что характерно для всех птиц.

34. *M. abductor digiti IV* (рис. 27) — узкий мускул дистальных 2/3 длины цевки, который прикрепляется к латеральной поверхности основной фаланги IV пальца у всех исследованных ранее птиц.

35. *M. extensor proprius digiti III* (рис. 30) — начинается в проксимальном отделе цевки от кости и от сухожилия длинного разгибателя пальцев в отличие от неогнатных птиц (дистальная 1/3–1/4 кости). Окончание типичное — на дорсальной поверхности проксимального края основной фаланги III пальца.

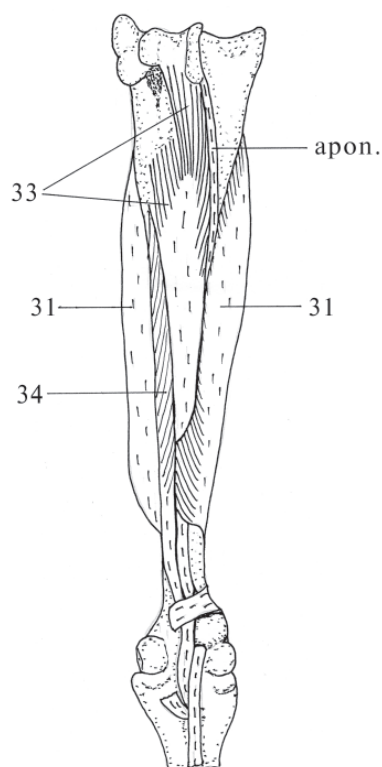


Рис. 29. Глубокие мышцы краниальной поверхности голени *Rhea americana*.
Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 29. Deep muscles of shank cranial surface of *Rhea americana*.
Conventional symbols: see text — section Muscular system.

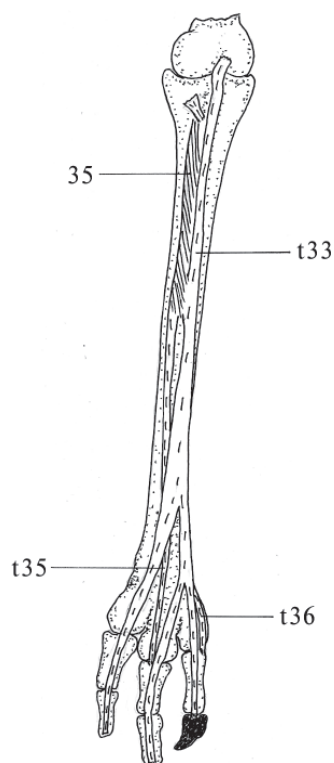


Рис. 30. Глубокие мышцы краниальной поверхности цевки *Rhea americana*.
Условные обозначения: см. текст — раздел Мускулатура.

Fig. 30. Deep muscles of tarsometatarsus cranial surface of *Rhea americana*.
Conventional symbols: see text — section Muscular system.

36. *M. abductor digiti II* (рис. 30) — маленький одноперыстый мускул с типичными расположением на медиоплантарной поверхности дистального отдела цевки и прикреплением к медиальной поверхности основной фаланги II пальца.

37. *M. adductor digiti II* (рис. 27) — по структуре сходен с предыдущим мускулом; начинается на медиальной половине плантарной поверхности цевки и оканчивается коротким сухожилием на латеродорсальной поверхности основной фаланги II пальца.

Таким образом, по сравнению с наиболее полным набором мышц тазовой конечности (куриные), у изученного нанду отсутствуют *m. flexor hallucis brevis* и *m. extensor hallucis brevis*, что взаимосвязано с отсутствием I пальца, подобно, например, садже из голубинообразных (Богданович, 1997). Кроме того, нами не обнаружены *m. fibularis (peroneus) brevis* и *m. extensor brevis digiti IV*, хотя они были описаны как очень маленькие мускулы (Судиловская, 1931), топографически подобные гомологичным мускулам летающих птиц.

Исчезновение того или иного мускула связано с потерей его функциональной роли. В отношении отмеченного исчезновения короткого малоберцового мускула понятно и убедительно объяснение А. В. Зиновьева (2010 б), которое состоит в сле-

дующем. Присутствуя у большинства птиц, указанный мускул пронирает цевку, стабилизируя интертарзальный сустав, что делает безопасной его выгодную ротационную свободу. У высокоспециализированных бегунов (*Struthioniformes*, *Rheiformes*, *Casuariformes*, *Otididae*) при переходе к однообразным движениям задних конечностей ротация цевки не нужна и даже вредна. Стабилизацию интертарзального сустава в этом случае обеспечивают туго натянутые коллатеральные связки, включающие в нём ротационную подвижность. Короткий малоберцовый мускул при этом теряет функциональную роль и исчезает (Зиновьев, 2010 б).

Специфику мускулатуры изученного нанду можно отметить по двум основным позициям. Первая — слабая дифференцировка ряда мышц (*p. iliofemoralis* и *p. caudofemoralis m. caudoilio femoralis*, *p. accessoria m. flexor lateralis*, *m. flexor dig. IV*, *m. iliotrochantericus caudalis*). Вторая — особенности топографии и строения ряда мышц, позволяющие сравнительно большую амплитуду их сокращения (сравнительно узкое начало *m. iliotibialis lateralis*, каудализация проксимальной фиксации *m. flexor cruris lateralis*, строение *m. extensor digitorum longus*). Функциональное объяснение указанных особенностей может фокусироваться на двух аспектах локомоции. Во-первых, отсутствии необходимости в точных корректирующих движениях конечности (взлёт, приземление, передвижение по ветвям и др.); во-вторых, увеличении возможной амплитуды сгибательно-разгибательных движений конечности, а значит (наряду с более сильным развитием мускулатуры в целом) и скорости локомоции.

Приведенный выше анализ особенностей скелета и мускулатуры аппарата наземной локомоции нанду не предполагает каких-либо однозначных выводов относительно эволюции и филогении этого представителя бескилевых. Однако он позволяет высказаться в пользу гипотезы о глубокой примитивности нанду и первичности его нелетания. Как упоминалось выше, крылообразные грудные конечности предков птиц появились на стадии наземного бипедализма. Селективность их дальнейшего развития в летающее крыло связана с переходом к древесному образу жизни (Курочкин, Богданович, 2008 а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010). Отсутствие древесного этапа в эволюции бескилевых (в данном случае нанду) могло обусловить сохранение зачаточного крыла. При вторичной утрате способности к полёту, например, у нелетающего пастушка Уэка, отмечено сохранение полного набора из 44 мышц, сходного с таковым летающих птиц, тогда как у нелетающих птиц их заметно меньше: у киви, по данным Мак-Гауена (McGowan, 1986), их всего 25. Это позволило указанному автору сделать вывод о происхождении бескилевых от предков с ограниченными способностями к полёту. В этом отношении интересен факт отсутствия даже следов механизма автоматической фиксации согнутых пальцев (известный признак «древесности»), наряду с пингвинами, у эму и нанду (Дементьев, Кафтановский, 1939). По мнению авторов этот признак можно было бы расценить как вторичный, однако он присутствует у таких совершенно не древесных птиц, как топорик, гагары, чайки и кайры, указывая на наличие древесного этапа в их истории. Следует, однако, отметить, что несопоставимо больший «стаж» наземной (не древесной) адаптации бескилевых по сравнению с таковым упомянутых выше не древесных птиц ставит под сомнение категоричность этого аргумента. Но на возможность отсутствия в эволюции бескилевых древесных предков указывал также Н. А. Гладков (1949).

Что же касается принципиального подобия мускулатуры летающих птиц с таковой изученного представителя нелетающих, то главным общим формообразующим фактором здесь следует предположить переход к бипедальной локомоции. По линии летающих птиц перестройки конечностей были обусловлены не только завершением полного бипедализма, но и становлением активного полёта, что не могло не вызвать соответствующих адаптивных реакций, в частности со стороны скелета. Пример одного из морфологических «решений» в отношении костей тазовой конечности рассмотрен в следующем разделе.

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ ПТИЦ В ПОСТРОЕНИИ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ

При обсуждении скелета птиц, пожалуй, наиболее яркой его особенностью называют пневматизацию трубчатых костей. До сравнительно недавнего времени считалось, что представление о биологическом значении пневматизации не пополнилось от открытия этого явления в XIII ст. (Шкляр, 1961). Традиционным было суждение о формировании пневматичности для облегчения скелета, которое упоминается и в современных работах (Britt et al., 1998; Wedel, 2006) в непосредственной связи с полётом. Однако Н. А. Гладков приводит данные об абсолютно мизерном облегчении скелета птиц в сравнении с таковым млекопитающих (Гладков, 1949), которое более поздними исследованиями определяется к тому же как недопустимое (Шмидт-Ниельсен, 1987). К тому же, у ряда хорошо летающих представителей класса (крачки, чайки, воробьиные) длинные кости конечностей заполнены костным мозгом (Шкляр, 1961; Cubo, Casinos, 2000) и не имеют воздушных полостей, связанных с респираторной системой, что определяет истинную пневматизацию (Bühler, 1992). До недавнего времени происхождение пневматизации костей птиц остаётся не вполне понятным (Casinos, Cubo, 2001), а высказанное предположение о её взаимосвязи с механическими нагрузками (Дементьев, 1940) казалось недостаточно обоснованным (Шкляр, 1961). Не вполне понятна и такая морфологическая особенность длинных костей конечностей птиц как их относительная тонкостенность (вне зависимости от того, заполнены они мягким веществом или нет) в сравнении с гомологичными костями млекопитающих. Именно эта особенность костей птиц стала предметом нашего исследования (Богданович, Клыков, 2011). Дополняя проведенные ранее сравнительные изучения биомеханических характеристик костей птиц с использованием в анализе их внешних диаметров (Кликов та ін., 2008; Cubo, Casinos, 1998), нами предпринято исследование поперечных сечений костей. Анализ геометрических свойств таких сечений позволяет более глубоко понять особенности функциональных связей между формой кости и механическими нагрузками у представителей разных таксономических групп. Известно, что площадь компакты, осевые (максимальный и минимальный) моменты инерции площади сечения функционально связаны с нагрузками на сжатие и изгиб соответственно.

Основная задача настоящего исследования — оценить форму поперечных сечений длинных костей тазовой конечности птиц (в середине диафиза) с точки зрения её оптимальности в отношении нагрузок на изгиб. Основное внимание в данном случае уделено функциональному объяснению установленной ранее закономерности: скорость утолщения костей птиц (бедренной и большеберцовой) с возрастанием массы тела заметно выше, чем гомологичных костей млекопитающих (Кликов та ін., 2008).

Эта закономерность привела в частности к выводу о том, что кости ноги птиц по величине отношения длина/толщина более тяжёлые («robust»), чем кости млекопитающих (Prange et al., 1979).

В рамках поставленной задачи мы посчитали интересным осветить два вопроса: насколько строение костей птиц (связанное с формой их поперечных сечений) является общим для птиц, и каково возможное значение «птичьей» специфики в строении костей, если таковая имеется?

Для решения первого из указанных выше вопросов нами избраны 6 видов птиц разной массы тела и разной локомоторной специализации: цесарка (*Numida meleagris*), кракс (*Crax fasciolata*), индейка (*Meleagris gallopavo*), гусь (*Anser anser*), глухарь (*Tetrao urogallus*) и нанду (*Rhea americana*); для решения второго данные, полученные для костей птиц, сравнили с таковыми для гомологичных костей млекопитающих с близкой массой тела: норка (*Mustela vison*), корсак (*Vulpes corsak*), нутрия (*Myocastor coypus*), лиса обыкновенная (*Vulpes vulpes*), кошка пятнистая (*Felis libyca*) и волк (*Canis lupus*) (табл. 5). Исследованы бедренная (femur) и большеберцовая (tibia) кости. Кости разрезали поперечно в середине диафиза фрезой толщиной 0,5 мм, срезы снимали цифровой камерой с последующим сканированием полученного изображения на масштабнo-координатную бумагу. Внутри полученного сечения наносили прямоугольную систему координат с обозначением пронумерованных точек на внутреннем и внешнем контурах и определяли координаты каждой из них (Богданович, Клыков, 1997). С помощью программы (Мельник, Клыков, 1991) получали основные параметры конкретного сечения: площадь компакты, индекс компакты, главные осевые (максимальный и минимальный) моменты инерции сечения и соответствующие им радиусы инерции (табл. 5).

Т а б л и ц а 5. Основные параметры сечений середины диафиза скелетных элементов тазовой конечности исследованных животных

Table 5. The main parameters of cross-sections of the middle of a diaphysis of pelvic limbs skeletal elements of animals studied

Вид (масса тела, кг)	Кость	i_k	$I_{\max}$	$I_{\min}$	$i_{\max}$	$i_{\min}$
Птицы						
Цесарка (1,45)	Femur	0,43	164,2	135,2	2,70	2,45
	Tibia	0,48	101,4	67,6	2,37	1,94
Кракс (2,15)	Femur	0,37	199,0	143,9	3,01	2,56
	Tibia	0,28	125,3	77,7	3,39	2,67
Индейка (3,4)	Femur	0,38	382,8	227,5	3,63	2,80
	Tibia	0,48	279,5	189,31	3,05	2,51
Гусь (3,6)	Femur	0,45	159,3	123,8	2,67	2,35
	Tibia	0,51	129,0	85,4	2,48	2,02
Глухарь (6,0)	Femur	0,32	193,5	159,1	3,09	2,80
	Tibia	0,31	218,6	149,1	3,28	2,71
Нанду (19,0)	Femur	0,37	5797,2	4094,5	7,05	5,92
	Tibia	0,53	6875,4	3954,6	6,41	4,86
Млекопитающие						
Норка (1,16)	Femur	0,58	58,0	35,1	1,70	1,32
	Tibia	0,68	38,1	29,0	1,54	1,35
Корсак (2,2)	Femur	0,44	77,9	58,8	2,29	2,00
	Tibia	0,59	61,8	48,9	1,92	1,71
Нутрия (3,9)	Femur	0,66	357,8	237,1	2,59	2,11
	Tibia	0,74	261,0	157,0	2,70	2,09
Лиса караганка (5,00)	Femur	0,49	233,1	158,8	2,89	2,38
	Tibia	0,67	250,0	205,2	2,56	2,32
Кошка пятнистая (5,6)	Femur	0,49	307,9	235,0	3,05	2,66
	Tibia	0,64	296,1	206,9	2,80	2,34
Волк (22)	Femur	0,60	1402,3	1065,2	4,14	3,60
	Tibia	0,58	1317,2	1103,3	3,73	3,41

Условные обозначения: i_k — индекс компакты (отношение площади компакты к общей площади сечения); $I_{\max}$ — максимальный момент инерции (мм^4); $I_{\min}$ — минимальный момент инерции (мм^4); $i_{\max}$ — максимальный радиус инерции (мм^2); $i_{\min}$ — минимальный радиус инерции (мм^2).

Предваряя обсуждение полученных результатов, отметим, что в процессе наземной локомоции в опорную фазу конечности животных работают в режиме продольного сжатия массой тела с проксимального конца и реакцией опоры с дистального. При этом кости конечностей испытывают разного вида нагрузки: сжатия, изгиба, кручения и сдвига. Учитывая, что ведущим формообразующим фактором для длинных костей конечностей являются изгибающие моменты сил, при изучении костей нагрузками кручения и сдвига без большой погрешности можно пренебречь в первом приближении.

Сопротивление кости на изгиб зависит от ряда факторов, а именно: физических свойств костной ткани, количества самой ткани и, что особенно важно, её распределения в объёме кости. Поскольку физические свойства костной ткани (модуль упругости первого рода) инвариантны в отношении систематической принадлежности животных, учесть остальные факторы в функциональном анализе можно с помощью понятия «осевой момент инерции плоской фигуры» (сечения), которое используется в сопротивлении материалов при исследовании изгиба балок (Тимошенко, 1965).

Для иллюстрации основной идеи нами проанализированы модели равнопрочных сечений (имеющих равные моменты сопротивлений на изгиб) и диаграмма, отражающая значения параметров этих сечений (рис. 31). Основные из них проанализированы при сравнении поперечных сечений исследованных нами костей (табл. 5). Отличия представленных моделей касаются периметра сечений, который пропорционален внешнему диаметру кости, площади компактного вещества и осевого момента инерции как показателя геометрических свойств сечения, определяющего сопротивляемость кости на изгиб. За 100 % принято максимальное значение параметра.

Представленные модели отражают три основных типа формы поперечных сечений длинных костей. В отличие от техники, искусственно избирающей оптимальную для данных условий и требований форму элемента конструкции, в биологии достижение сходного эффекта может быть реализовано разными путями (Bock, Miller, 1959). Выбор того или иного пути зависит, в частности, от того, насколько оптимально будет функционировать организм в целом в условиях определённой экологической ниши.

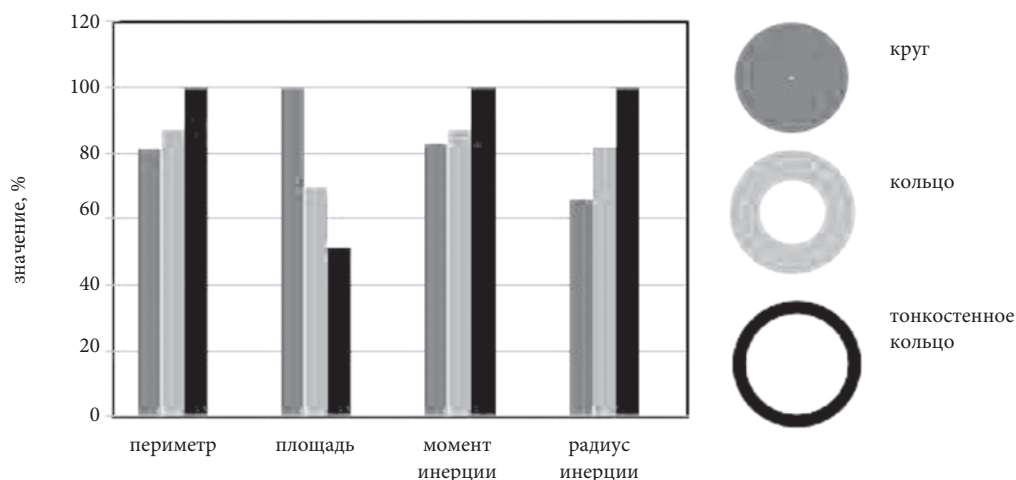


Рис. 31. Равнопрочные сечения (справа) и диаграмма соответствующих этим сечениям значений периметра, площади, осевого момента инерции и радиуса инерции (по: Богданович, Клыков, 2011).

Fig. 31. Sections of equal strength (right) and diagram corresponding to these sections values of perimeter, square, axial moment of inertia and radius of inertia (after Богданович, Клыков, 2011).

Анализ моделей показывает, что имеется три типичные пути достижения одинаковой прочности кости: с максимальным количеством материала и минимальными величинами периметра и момента инерции («круг»); с минимальным количеством материала при максимальных значениях периметра и момента инерции («тонкостенное кольцо»); с промежуточными значениями параметров («кольцо») (рис. 31).

Первое, о чём свидетельствуют полученные данные, это заметно меньшая величина индекса компакты костей птиц в сравнении с гомологичными костями млекопитающих, имеющих сходную массу тела (табл. 5). Средние значения индекса для бедренной и большеберцовой костей составляют соответственно $0,375 \pm 0,019$ и $0,480 \pm 0,044$ для птиц и $0,54 \pm 0,032$ и $0,66 \pm 0,031$ для млекопитающих. Расхождения средних имеют надёжность $p = 0,001$ для бедренной кости и $p = 0,005$ для большеберцовой. Поскольку отмеченная особенность характерна для всех исследованных птиц независимо от их локомоторной специализации, можно считать её достаточно общей для класса. На фоне указанной особенности главные биомеханические параметры (осевые моменты инерции) несколько меньшей величины по сравнению с млекопитающими только у гуся и глухаря. Наземная локомоция у представителей этих видов происходит с относительно небольшой скоростью и малой величиной шага, в результате чего их тазовые конечности (в том числе скелет) испытывают сравнительно малые механические нагрузки. У остальных птиц обсуждаемые показатели существенно выше, чем у млекопитающих (с учётом массы тела) при заметно меньших величинах индекса компакты (табл. 5).

Ранее нами было установлено вполне определённое различие в реакции костей на изменение массы тела в сравнительном весовом ряду, выраженной через относительные величины их внешних диаметров («периметров» на диаграмме) у птиц и млекопитающих. В частности, отмечено сравнительно более выраженное утолщение диафиза костей у птиц (Кликов *та ин.*, 2008). Это свидетельствует о том, что достижение сравнительно высоких величин моментов инерции у птиц происходит главным образом за счёт «разнесения» компактного вещества относительно центра тяжести поперечного сечения без существенного утолщения стенок диафиза. Для подтверждения этого предположения нами обчислены максимальные и минимальные радиусы инерции — геометрические характеристики сечения, связывающие моменты инерции фигуры с её площадью. Данные таблицы свидетельствуют о том, что величины радиусов инерции исследованных костей у птиц в целом выше, чем у млекопитающих с близкой массой тела и «отставание» глухаря и гуся, отмеченное для моментов инерции, несколько сглаживается (табл. 5).

Вероятно, сравнительно малые значения индекса компакты костей птиц отчасти могут компенсироваться их ламинарным строением, более адаптивным (по сравнению с остеонным) в отношении скручивающих нагрузок и характерным, например, для бедренной кости гуся (De Margerie, 2002). Именно такие нагрузки максимальны в бедренной кости птиц (как бипедальных животных), ориентированной при опоре значительно ближе к горизонтальному положению в сравнении, например, с бипедальными же динозаврами, бедренная кость которых ориентирована близко к вертикальному положению (Carrano, 1998; Carrano, Biewener, 1999).

В результате проведённого анализа можно заключить, что изученные трубчатые кости птиц в сравнении с гомологичными костями млекопитающих сходной массы тела имеют более тонкие стенки диафизов и сравнительно высокие значения таких структурно-биомеханических параметров как осевые моменты и радиусы инерции поперечных сечений.

Адаптация длинных костей тазовых конечностей птиц к более высокому уровню механических нагрузок, обусловленных бипедализмом (в сравнении с четвероногими млекопитающими), увеличением массы тела или с такими особенностями наземной локомоции, как скорость передвижения, достигается у птиц преимущественно

за счёт утолщения диафиза кости (увеличения периметра) без существенного увеличения в нем количества костного материала. Исходя из этого, исследованные кости птиц можно рассматривать как пример третьей из приведённых моделей («тонкостенное кольцо»), которая характеризуется максимальным значением периметра, момента инерции и радиуса инерции и минимальным значением количества материала («площадь», рис. 31). Таким образом, одним из следствий «птичьей» модели строения исследованных костей является, в частности, снижение их массы.

Сечения костей млекопитающих сходны со второй моделью («кольцо») с промежуточными значениями параметров (рис. 31). Примером первой из моделей могут служить, например, кости ламантина и слона из млекопитающих и пингвина из птиц (личные наблюдения). Такое строение костей у слона, весьма вероятно, связано с его размерами, столбообразной постановкой конечностей и особенностями локомоции (Гамбарян, 1972). Развитие пахиостоза (заполненности костным материалом) костей ламантина связано с его гидростатическими адаптациями (Суханов и др., 1986). Подобное в определённом смысле значение (утяжеление скелета с уменьшением плавучести) имеет строение костей у пингвина.

На представленном достаточно ограниченном сравнительном материале можно говорить лишь об общих тенденциях, тогда как более детальный анализ соответствия структуры костей функциональным отправлениям конечностей (бег, бег с прыжками, лазание и т. д.) требует расширения набора объектов исследования. Можно, однако, предположить, что именно биомеханический фактор был первичным в происхождении обсуждаемой специфики птичьих костей (в данном случае костей тазовой конечности), а вторично появилась возможность увеличения собственно пневматичности и/или увеличения количества костного мозга. Такое предположение следует из того, что бипедализм предков птиц предшествовал полёту (Курочкин, Богданович, 2008 а, б) и на стадии перехода к воздушной локомоции требовалось максимальное сохранение прочности костей наряду с их облегчением.

Для окончательного решения вопроса о соотношении структуры и относительного веса костей следует, на наш взгляд, провести сравнительное исследование на отдельных скелетных элементах конечностей (трубчатых костях) и на возможно более обширном материале. Это следует из того, что традиционным ранее было определение относительного веса всего скелета или целых его поясов (Prange et al., 1979 и др.), существенную весовую долю которых у птиц составляют мощно развитые таз и грудина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный морфофункциональный анализ некоторых этапов происхождения и ранней эволюции птиц фокусируется на преобразованиях локомоторного аппарата (не менее интересны скоординированные перестройки нервной, респираторной, кровеносной и других систем, которых мы не касались). Начальным этапом в цепочке указанных преобразований мы считаем переход к постоянному бипедализму от четвероногих текодонтных предков. Имеющиеся на сегодня в литературе предположения не дают удовлетворительного решения вопроса об истинных причинах происхождения постоянного бипедализма. Рассмотренная нами взаимосвязь перехода к двуногой локомоции с переводом конечностей в парасагиттальное положение отмечается в двух эволюционных линиях: птицы и динозавры. Характер перехода, возможно, был близок к сальтационному¹. При этом по линии птиц переход к двуногости сопровождался формированием типичной анизодактильной стопы с хорошо развитым и низко расположенным первым пальцем, противопоставленным остальным трём. Обладая функциональным универсализмом, такая стопа обеспечивала эффективное выполнение двух основных функций: во-первых, надёжную опору на земле с более эффективной передне-задней балансировкой положения туловища, чем с помощью тяжёлого хвоста; во-вторых, обхватывание ветвей. Первое позволяло редукцию хвоста и формирование тазобедренного модуля наземной локомоции (в отличие от сохранения предкового хвостово-бедренного у динозавров). Второе обеспечивало передвижение по ветвям с помощью тазовых конечностей, оставляя возможность для машущих (первоначально — порхающих) движений свободных грудных конечностей с дальнейшим преобразованием их в крылья. Таким образом, наличие древесной стадии благоприятствует, по сути, параллельному развитию у птиц локомоторных модулей тазовой и грудной конечностей.

Полученные нами результаты стали составной частью новой компромиссной гипотезы происхождения птиц и полёта (Курочкин, Богданович, 2007, 2008 а, б, 2009; Kurochkin, Bogdanovich, 2008, 2010), объединившей существующие ранее варианты «наземной» и «древесной» теорий.

Анализ коррелятивных связей между развитием скелета поясов грудной и тазовой конечностей птиц позволил нам высказаться в пользу первичности нелетания (в данном случае нанду) и сохранении зачаточного крыла, предположительно из-за отсутствия древесной стадии в эволюционной истории данного вида.

Автор глубоко признателен Е. Н. Курочкину (ПИН РАН), многолетнее плодотворное сотрудничество с которым полезно обогатило наши знания; благодарен Л. П. Татаринкову, Н. В. Зеленкову (ПИН РАН), Ф. Я. Дзержинскому (МГУ) и А. Н. Кузнецову (Зоологический музей МГУ) за критику и полезные замечания, сделанные на разных этапах исследования, а также Виктору Бандуре за постоянную помощь в получении труднодоступных литературных источников.

¹ Следует отметить, что редактор настоящей публикации (Е. Н. Курочкин) не разделял наше мнение о возможности сальтационного характера указанного перехода, но не возражал против его изложения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александр Р. Биомеханика. — М. : Мир, 1970. — 339 с.
- Барсболд Р., Перлэ А. Модификации таза зауриский и параллельная эволюция хищных динозавров // Тр. Совм. сов.-монг. экспедиции. — 1979. — 8. — С. 39–44.
- Богданович И. А. О возможных причинах исчезновения приводящего мускула второго пальца у тетеревиных птиц. — 1988. — С. 21–26. — (Препр. / АН УССР. Ин-т зоол. ; 88.6).
- Богданович И. А. Коррелятивные взаимосвязи некоторых морфологических признаков аппарата наземной локомоции птиц // Вестн. зоологии. — 1993. — № 4. — С. 75–77.
- Богданович И. А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоологии. — 1997. — Отд. вып. № 3. — 152 с.
- Богданович И. А. Возможные причины «неадаптивного» строения стопы у некоторых воробьиных // Вестн. зоологии. — 2000 а. — Отд. вып. № 14. — С. 173–176.
- Богданович И. А. Трансформации стопы в ранней эволюции птиц // Вестн. зоологии. — 2000 б. — 34, № 4–5. — С. 123–127.
- Богданович І. О. Морфологічні аспекти філогенії Hesperornithidae (Ornithurae, Aves) // Вестн. зоологии. — 2003. — 37, № 6. — С. 65–71.
- Богданович И. А. О возможных механизмах формирования локомоторных модулей в эволюции птиц // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 6. — С. 79–82.
- Богданович И. А. Бипедализм и его возможное значение : Матеріали міжнар. наук. конф. «Біологія ХХІ століття: теорія, практика, викладання». — Київ : Фітосоціоцентр, 2007. — С. 13–14.
- Богданович И. А. Некоторые особенности скелета нанду Rhea americana (Rheiformes, Rheidae) в свете эволюции бескилевых // Вестн. зоологии. — 2008. — 42, № 4. — С. 347–354.
- Богданович И. А. Бипедализм: возможные причины и следствия / Чарльз Дарвин и современная биология : Сб. тез. междунар. конф. (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). — СПб., 2009. — С. 141–143.
- Богданович И. А., Клыков В. И. Динамика некоторых биомеханических характеристик костей тазовой конечности у фазана (Phasianus colchicus) в постнатальном онтогенезе // Вестн. зоологии. — 1997. — 31, № 3. — С. 50–53.
- Богданович И. А., Клыков В. И. Особенности формы поперечных сечений длинных костей тазовой конечности у птиц // Вестн. зоологии. — 2011. — 45, № 3. — С. 259–264.
- Быков Н. М., Котинова Е. А. Влияние мышечной деятельности на форму таза и его костей // Арх. АГЭ. — 1932. — 11, вып. 2. — С. 337–360.
- Васнецов Н. А., Юдичев Ю. Ф., Жеребцов Н. А. К классификации мышц конечностей домашних животных // Уч. зап. Казан. вет. ин-та. — 1961. — 80. — С. 97–109.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. — М. : КМК, 2004. — 430 с.
- Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. — Л. : Наука, 1972. — 333 с.
- Гладков Н. А. О связи величины птицы с характером ее полета // Зоол. журн. — 1936. — 15, вып. 3. — С. 452–471.
- Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц. — М. : Изд. МОИП, 1949. — 248 с.
- Дементьев Г. П. Птицы. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. — 856 с. — (Руководство по зоологии ; Т.6).
- Дементьев Г. П. Класс Aves. / Под ред. А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 660–697.
- Дементьев Г. П., Кафтановский Ю. М. Об одной анатомической особенности бескилевых птиц и пингвинов в связи с вопросом систематического положения этих групп // Зоол. журн. — 1939. — 18, вып. 5. — С. 904–907.
- Дзержинский Ф. Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. — М. : Изд-во МГУ, 1972. — 155 с.
- Дзержинский Ф. Я. Использование данных о функциональных свойствах конструкции при изучении филогении морфобиологическим методом // Состояние и перспективы развития морфологии. — М. : Наука, 1979. — С. 52–53.
- Дзержинский Ф. Я. Монофилетична ли неогнатность у птиц? // Проблемы макроэволюции. — М. : Наука, 1988. — С. 70.

- Держинский Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. — М. : Аспект Пресс, 2005. — 304 с.
- Долго-Сабуров Б. А. Анализ функциональных взаимоотношений между мышцей и костью // Тр. IV Всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов. — Киев; Харьков, 1931. — С. 231–232.
- Зиновьев А. В. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитология. — 2003. — 30. — С. 132–135.
- Зиновьев А. В. К вопросу о происхождении гетеродактилии у трогонов (Aves: Trogoniformes) // Червёрые науч. чтения памяти проф. В. В. Станчинского. — Смоленск : СмГУ, 2004. — С. 374–378.
- Зиновьев А. В. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. — Ставрополь : СтГУ, 2006. — С. 221–222.
- Зиновьев А. В. Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (Aves: Cuculiformes): сценарий адаптивной эволюции // Зоол. журн. — 2007 а. — 86, вып. 8. — С. 1–9.
- Зиновьев А. В. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2007 б. — 53 с.
- Зиновьев А. В. Некоторые особенности связочно-мускульной системы задних конечностей гесперорниса (*Hesperornis regalis*, *Hesperornithiformes*, Aves) в связи с адаптацией к нырянию : Тез. докл. Оренбургский гос. пед. Университет // Орнитология в Северной Евразии : Материалы XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии / Отв. ред. Е. Н. Курочкин, А. В. Давыгора. — Оренбург : Изд-во ОГПУ, ИПК ГОУ ОГУ, 2010 а. — С. 135.
- Зиновьев А. В. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. — М. : Т-во научных изданий КМК, 2010 б. — 285 с.
- Зиновьев А. В., Держинский Ф. Я. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. — 2000. — 105, вып. 10. — С. 10–17.
- Ильичев В. Д., Карташев Н. Н., Шилов И. А. Общая орнитология. — М. : Высш. шк., 1982. — 464 с.
- Иорданский Н. Н. Макроэволюция: макрогенез и типогенез // Журн. общ. биол. — 2004. — 65, № 6. — С. 451–463.
- Иорданский Н. Н. Проблема эволюционных скачков // Журн. общ. биол. — 2006. — 67, № 4. — С. 256–267.
- Кликов В. І., Богданович І. О., Березкін О. Г. Порівняльна алометрія довгих кісток тазової кінцівки ссавців та птахів // Вісн. Житомир. ДАЕУ. — 2008. — 2, № 1 (21). — С. 59–63.
- Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. — Киев : Наук. думка, 1984. — 304 с.
- Кошайский Н. В. Особенности летных качеств цапель с точки зрения теории подобия // Тр. Третьей всесоюз. орнитол. конф. — Львов, 1964. — С. 74–79.
- Конжукова Е. Д. Надотряд Scodilia // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы / Под ред. А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов. — М. : Наука, 1964. — С. 506–519.
- Корочкин Л. И. Онтогенез, эволюция и гены // Природа. — 2002. — № 7. — С. 10–19.
- Корочкин Л. И., Ивановский А. Б. Скачки в эволюции // Химия и жизнь. — 1983. — № 10. — С. 40–47.
- Кузнецов А. Н. Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод // Зоологические исследования. — М. : Изд-во МГУ, 1999. — Кн. № 3. — 94 с.
- Кузнецов А. Н., Сенников А. Г. О функциональном значении прободенной вертлужной впадины у архозавров и птиц // Палеотол. журн. — 2000. — № 4. — С. 76–85.
- Курзанов С. М. Авимимиды и проблема происхождения птиц // Тр. Совмест. советско-монгол. палеонтол. экспедиции. — 1987. — № 31. — С. 1–95.
- Курочкин Е. Н. Гидродинамические особенности разрезной перепонки поганки // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Сер. Биол. — 1967. — 72, вып. 3. — С. 128–129.
- Курочкин Е. Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных 1969. — М. : ВИНТИ, 1971. — С. 94–135.
- Курочкин Е. Н. Автоматические механизмы локомоторных систем у птиц // Орнитология. — 1972. — 10. — С. 297–302.
- Курочкин Е. Н. Функциональное содержание и значение в систематике птиц мускульной формулы Гаррода // Зоол. журн. — 1982. — 61, вып. 7. — С. 1023–1029.
- Курочкин Е. Н. Основные этапы эволюции класса птиц : Дисс. ... докт. биол. наук. — М., 1993. — 64 с.
- Курочкин Е. Н. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц. Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков // Тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». — 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. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. — 2006. — 85, вып. 3. — С. 283–297.
- Курочкин Е. Н. Прародители царства пернатых // Вокруг света. — 2007. — № 2. — С. 188–193.

- Курочкин Е. Н., Богданович И. А. К проблеме происхождения полета птиц: компромиссный и системный подходы // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2008 а. — № 1. — С. 5–17.
- Курочкин Е. Н., Богданович И. А. Морфо-функциональная эволюция локомоторного аппарата птиц и происхождение полета // Современные проблемы биологической эволюции : Тр. конф. к 100-летию Гос. Дарв. Музея. — М. : Изд-во ГДМ, 2008 б. — С. 39–76.
- Курочкин Е. Н., Богданович И. А. Происхождение полета птиц : Сб. тез. междунар. конф. (Санкт-Петербург, 21–23 сентября 2009 г.). — СПб., 2009. — С. 166–168.
- Лесгафт П. Ф. Основы теоретической анатомии. — СПб., 1905. — Ч. I. — 351 с.
- Лопарёв С. А. Возможное адаптивное значение открытого таза птиц и новая гипотеза происхождения полета // Беркут. — 1996. — 5, вып. 2. — С. 216–230.
- Малеев Е. А. Надотряд Thecodontia // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы / А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов. — М. : Наука, 1964. — С. 497–502.
- Мельник К. П., Клыков В. И. Локомоторный аппарат млекопитающих. — Киев : Наук. думка, 1991. — 207 с.
- Некрасов Б. В. Морфобиологические особенности челюстного аппарата вьюрковых (Fringillidae) // Тр. Зоол. ин-та. — 68. — С. 35–175.
- Несов Л. А., Приземлин Б. В. Крупные эволюционно продвинутые птицы отряда Гесперорнисообразных позднего сенона Тургайского пролива: первые находки группы в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1991. — 239. — С. 85–107.
- Несов Л. А., Ярков А. А. Гесперорнисы в России // Русск. орнитол. журн. — 1993. — № 2. — С. 37–54.
- Орлов С. А. Необратимость эволюции: некоторые итоги обсуждения вопроса : Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. — Л. : Наука, 1979. — С. 92–104.
- Орлов Ю. А. В мире древних животных. — М. : Наука, 1989. — 162 с.
- Панютина А. А. Морфо-функциональные предпосылки возникновения полета у млекопитающих : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2010. — 53 с.
- Панютина А. А., Корзун Л. П., Кузнецов А. Н. Полет млекопитающих: от наземных конечностей к крыльям. — М. : Т-во науч. изданий КМК, 2012. — 314 с.
- Перлз А. Сравнительная миология тазобедренной области бипедальных динозавров // Палеонтол. журн. — 1985. — № 1. — С. 108–112.
- Познанин Л. П. Экологические аспекты эволюции птиц. — М. : Наука, 1978. — 146 с.
- Потапов Р. Л. Семейство тетеревиные. — Л. : Наука, 1985. — 637 с. — (Фауна СССР. Птицы. Т. 3 ; вып. 1: Отряд курообразные. Ч. 2).
- Раутиан А. С. Букет законов эволюции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А. Ю. Розанова. — М. : Т-во науч. изданий КМК, 2006. — С. 20–38.
- Рождественский А. К. Подкласс Archosauria // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы / А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов. — М. : Наука, 1964. — С. 493–497.
- Розанов А. Ю. Современная палеонтология // Успехи совр. биол. — 1999. — 119, № 6. — С. 531–542.
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. — М. : Мир, 1992. — Т. 1. — 357 с.
- Савельев С. А. Происхождение мозга. — М. : ВЕДИ, 2005. — 368 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М. : Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.
- Сенников А. Г. Основные эволюционные закономерности развития локомоторного аппарата архозавров // Палеонтол. журн. — 1989. — № 4. — С. 63–72.
- Судиловская А. М. Сравнительно-анатомическое изучение мускулатуры и иннервации тазовой области и задних конечностей Ratitae (Struthio, Rhea, Dromaeus). — Л. : Изд-во АН СССР, 1931. — 84 с.
- Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. — Л. : Наука, 1968. — 227 с.
- Суханов В. Б., Гамбарян П. П., Клыков В. И. Специфика скелета передней конечности ламантина // Ламантин / Под ред. В. Е. Соколова. — М. : Наука, 1986. — С. 157–187.
- Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? // Общие вопросы эволюции. Сер. «Новые идеи в биологии». — 1915. — Вып. 8. — С. 1–39.
- Сыч В. Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц. — Киев : Наук. думка, 1985. — 171 с.
- Сыч В. Ф. О роли морфофункциональных корреляций в становлении абберрантных типов строения локомоторного аппарата у курообразных // Вестн. зоологии. — 1992. — № 4. — С. 64–68.
- Сыч В. Ф. Морфология локомоторного аппарата птиц. — СПб. ; Ульяновск : Изд-во Средневож. науч. центра, 1999. — 520 с.
- Сыч В. Ф., Мороз В. Ф., Богданович И. А. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоологии. — 1985. — N 3. — С. 79–81.
- Татаринов Л. П. Семейство Scleromochlidae Huene, 1914 // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 501.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М. : Наука, 1976. — 258 с.
- Татаринов Л. П. Современные данные о происхождении птиц // Орнитология. — 1980. — Вып. 15. — С. 165–178.

- Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. — 1984. — № 3. — С. 3–16.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. — М.: Наука, 1987. — 250 с.
- Татаринов Л. П. Сальтационизм в современных теориях эволюции // Дарвинизм: история и современность / Под ред. Э. И. Колчинского, Ю. И. Полянского. — Л.: Наука, 1988. — С. 108–123.
- Татаринов Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журн. общ. биол. — 2007. — 68, № 3. — С. 165–169.
- Тимошенко С. П. Сопротивление материалов. — М.: Наука, 1965. — Т. 1. — 363 с.
- Усенко В. П. Морфофункциональные особенности скелета и мускулатуры тазовой конечности дневных хищных и голенастых птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1964 — 23 с.
- Шимкевич В. Курс сравнительной анатомии. — СПб.; М.: Изд-во т-ва М. О. Вольфъ, 1922. — 634 с.
- Шкляров Л. П. К вопросу о биологической сущности пневматизации скелета птиц // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. — Минск, 1961. — С. 87–97.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. — М.: Изд-во Сов. наука. — 1947. — 540 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. — М.: Наука, 1983. — 360 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
- Штегман Б. К. О некоторых особенностях строения скелета голубей и рябков // Уч. зап. Моск. ун-та. — 1958. — Вып. 197. Орнитология. — С. 89–207.
- Штефан Б. Осевой скелет пингвинов // Орнитология. — 1980. — Вып. 15. — С. 146–158.
- Юдин К. А. О задачах морфологических исследований в области орнитологии // Зоол. журн. — 1957. — 36, вып. 1. — С. 113–121.
- Ясаманов Н. А. Популярная палеогеография. — М.: Недра, 1985. — 135 с.
- Abel O. Lehrbuch der Palaeozoologie. — Jena: Gustav Fisher, 1922. — 500 p.
- Alexander R. McN. Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds // J. Zool. London. — 1983. — 200, N 2. — P. 215–231.
- Alexander R. McN. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs // Zool. Journ. Linn. Soc. — 1985. — N 83. — P. 1–25.
- Alexander R. McN., Maloiy G. M. O., Njau R., Jayes A. S. Mechanics of running of the ostrich (*Struthio camelus*) // J. Zool. London. — 1979. — 187, N 2. — P. 169–178.
- Andreas C. Flexibility of the vertebral column, construction of the pelvis, and hindlimb movements in bipedal dinosaurs // Herpetol. — 1997: Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. (Prague, 2-10 Aug., 1997). — Prague, 1997. — P. 41–42.
- Bakker R. T. Dinosaur physiology and the origin of mammals // Evolution. — 1971. — 25. — P. 636–658.
- Barsbold R., Osmyska H., Watabe M. et al. A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with pygostyle // Acta Paleontologica Polonica. — 2000. — 45 (2). — P. 97–106.
- Beer de G. R. The evolution of ratites // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. — 1956. — 4. — P. 57–70.
- Beebe C. W. Tetrapteryx stage in the ancestry of Birds // Zoologica. — 1915. — 2. — P. 38–52.
- Bellairs A. d'A., Jenkin C. R. The skeleton of the birds. / Eds. Marshall A. J. Biology and comparative physiology of birds. — New York; London: Acad. Press, 1960. — Vol. I. — P. 241–300.
- Bennett S. C. Terrestrial locomotion of pterosaurs: a reconstruction based on Pteraichnus trackways // J. Vert. Paleontol. — 1997. — 17 (1). — P. 104–113.
- Bent A. C. Life histories of North American Gallinaceous Birds // U. S. Nat. Mus. Bull. — 1932. — N 162. — 490 p.
- Berge J. C. V. Notes on the myology of the pelvic limb in Kiwi (*Apteryx*) and in other birds // The Auk. — 1982. — 99 (2). — P. 309–315.
- Berman D. S., Reisz R. R., Scott D. et al. Early Permian reptile // Science (Washington, D. C.). — 2000. — 290 (5493). — P. 969–972.
- Bledsoe A. H. A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the ratitae birds // Ann. Carnegie Mus. — 1988. — 57, N 2–5. — P. 73–90.
- Bogdanovich I. A. Once more about origin of birds and flight: “cursorial” or “arboreal”? // Vestnik zoologii. — 2007. — 41, N 3. — P. 283–284.
- Bock W. J. The role of adaptive mechanisms in the evolution of higher levels of organization // Syst. Zool. — 1965. — 14. — P. 272–287.
- Bock W. J. The arboreal origin of avian flight // Memoirs Calif. Academy of Sciences. — 1986. — N 8. — P. 57–72.
- Bock W. J., Miller W. De W. The scansorial foot of woodpeckers with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds // Amer. Mus. Nov. — 1959. — N 1931. — P. 1–45.
- Brodcorb P. Origin and evolution of birds // Avian biology / Eds D. S. Farner, J. R. King. — New York: Acad. Press, 1971. — Vol. 1. — P. 19–55.
- Britt B. B., Makovicky P. J., Gauthier J., Bonde N. Postcranial pneumatization in *Archaeopteryx* // Nature. — 1998. — 395. — P. 374–376.
- Broom R. On the South African pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera // Proc. Zool. Soc. Lond. — 1913. — P. 619–633.

- Bühler P. Light bones in birds // Los Angeles County Museum of Natural History. Ser. Sci. — 1992. — **36**. — P. 385–394.
- Burgers P., Chiappe L. M. The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator // Nature. — 1999. — **399**. — P. 60–62.
- Caple G., Balda R. P., Wills W. R. The physics of leaping animals and the evolution of preflight // American Naturalist. — 1983. — **121**, N 4. — P. 455–476.
- Carpenter K. Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation // Senckenberg Lethaea. — 2002. — **82**. — P. 59–76.
- Carrano M. T. Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology // Paleobiology. — 1998. — **24**, N 4 — P. 450–469.
- Carrano M. T. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion // Paleobiology. — 2000. — **26**, N 3. — P. 489–512.
- Carrano M. T., Biewener A. A. Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion // J. Morphol. — 1999. — **240**. — P. 237–249.
- Carroll R. L. Vertebrate Paleontology and Evolution. — New York : W. H. Freeman and Company, 1988. — 698 p.
- Casinos A., Cubo J. Avian long bones, flight and bipedalism // Compar. Biochem. and Physiol. — 2001. — Part A, N 131. — P. 159–167.
- Charig A. J. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms // Studies in vertebrate evolution. — Edinburgh : Oliver & Boyd, 1972. — P. 121–155.
- Chatterjee S. Postosuchus, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. — 1985. — **309**. — P. 395–460.
- Chatterjee S. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. — 1991. — **332**, N 1265. — P. 277–346.
- Chatterjee S. The Triassic bird Protoavis // Archaeopteryx. — 1995. — **13**. — P. 15–31.
- Chatterjee S. The Origin and Evolution of Birds. — New Haven and London : Yale Univ. Press, 1999. — 466 p.
- 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 P. J. Currie, E. B. Koppelhus, M. A. Shugar, I. L. Wright. — Bloomington : Indiana Univ. Press, 2004. — P. 251–281.
- Chiappe L. M. The first 85 million years of avian evolution // Nature. — 1995. — **378**. — P. 349–355.
- Chiappe L. M., Dyke G. J. The early evolutionary history of Birds // J. Paleont. Soc. Korea. — 2006. — N 1. — P. 133–151.
- Clark J., Alexander R. McN. Mechanics of running of quail (*Coturnix*) // J. Zool. — 1975. — **176**. — P. 87–113.
- Clark J. M., Hopson J. A., Hernández R. R. et al. Foot posture in primitive pterosaur // Nature. — 1998. — **391**, N 6670. — P. 886–889.
- Coombs W. P., Jr. Theoretical aspects of cursorial adaptation in dinosaurs // Quart. Rev. of Biol. — 1978. — **53**, N 4. — P. 393.
- Cott H. B. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia // Trans. Zool. Soc. London. — 1961. — **29**, N 4. — P. 211–356.
- Cowan R., Lipps J. H. An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds // Third North American Paleontological Convention, Proceedings. — Quebec : Univ. de Montreal, 1982. — Vol. 1. — P. 109–112.
- Cracraft J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1971. — **144**. — P. 171–268.
- Cracraft J. Phylogeny and evolution of the ratite birds // Ibis. — 1974. — **116**. — P. 494–521.
- Cracraft J. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Syst. Zool. — 1982. — **31**. — P. 35–56.
- Cracraft J. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event // Proc. of the Royal Soc. of London. — 2000. — **B268**. — P. 459–469.
- Cubo J., Casinos A. The variation of the cross-sectional shape in the long bones of birds and mammals // Ann. Des Sci. Natur. — 1998. — **1**. — P. 51–62.
- Cubo J., Casinos A. Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds // Zool. J. Linn. Soc. — 2000. — **130**. — P. 499–510.
- Czerkas Stephen A., Zhang D., Li J., Li Y. Flying Dromeosaurs // Feathered dinosaurs and the origin of flight : Dinosaur Museum J. / Ed. Sylvia J. Czerkas. — 2002. — **1**. — P. 97–126.
- De Margerie E. Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight // J. Anat. — 2002. — **201**. — P. 521–526.
- Dial K. P. Wing-assisted incline running and the evolution of flight // Science. — 2003. — **299**. — P. 402–404.
- Dial K. P., Jackson B. E., Segre P. A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight // Nature. — 2008. — **451**, N 7181. — P. 985–990.
- Dodson P. Dinosaurs as dinosaurs // Evolution. — 1974. — **28**. — P. 494–497.
- Dodson P. Origin of birds: the final solution? // Amer. Zoologist. — 2000. — **40**, N 4. — P. 504–512.

- Du Brul E. L. The general phenomenon of bipedalism // *Amer. Zoologist*. — 1962. — 2. — P. 205–208.
- Duncker H.-R. The significance of morphology in the biological sciences: the necessity for pictorial illustrations of the complexity of morphological structures // *Trends Vertebr. Morphol. : Proc. 2nd Int. Symp. Vertebr. Morphol.* (Vienna, 1986). — Stuttgart ; New York ; 1989. — P. 619–630.
- Elzanowski A. Ontogeny and evolution of the Ratites // *Acta XIX Congr. Intern. Ornithol.* — Ottawa : University Press, 1989. — P. 2037–2046.
- Farlow J. O., Gatesy S. M., Holtz T. R. et al. Theropod locomotion // *Amer. Zoologist*. — 2000. — 40, N 4. — P. 640–663.
- Fedak M. A., Pinshow B., Schmidt-Nielsen K. Energy cost of bipedal running // *Amer. J. Physiol.* — 1974. — 227 — P. 1038–1044.
- Feduccia A. The scapulo-coracoid of flightless birds: a primitive avian character similar to that of theropods // *Ibis*. — 1986. — 128, is. 1. — P. 128–132.
- Feduccia A. The Origin and Evolution of Birds. — New Haven ; London : Yale Univ. Press, 1999. — 466 p.
- Fell H. B. The origin and developmental mechanics of the avian sternum // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. — 1925. — B229. — P. 407–464.
- Friant M. Sur les ceintures des membres des Oiseaux // *Acta anatomica*. Stockholm. — 1968. — 69. — P. 262–273.
- Furbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vogel. — Amsterdam ; Jena ; 1888. — Bd. 1/2. — 1751 S.
- Galton P. M. The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia) // *Postilla*. — 1969. — N 131. — P. 1–64.
- Galton P. M. *Hypsilophodon*, the cursorial non-arboreal dinosaur // *Nature*. — 1971. — 231. — P. 159–161.
- Gans C. Functional analysis of muscular system — theory and example // *Vertebr. Hungarica*. — 1982. — 21. — P. 131–140.
- Gans C. Morphology, today and tomorrow // *Trends Vertebr. Morphol. : Proc. 2nd Int. Symp. Vertebr. Morphol.* Vienna, 1986. — Stuttgart ; New York ; 1989 — P. 631–637.
- 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., London. Ser. B. V.* — 1999. — 266. — P. 1259–1256.
- Garrod A. H. On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification. Part 1 // *Proc. Zool. Soc. London*. — 1873. — P. 626–644.
- Gatesy S. M. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion // *Paleobiology*. — 1990. — 16. — P. 170–186.
- Gatesy S. M. Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades // *J. Zool. London*. — 1991. — 224. — P. 577–588.
- Gatesy S. M. Locomotor evolution on the line to modern birds // *Mesozoic Birds: above the heads of dinosaurs* / Eds L. M. Chiappe, L. M. Witmer. — Berkeley : Univ. California Press, 2002. — P. 432–447.
- Gatesy S. M., Dial K. P. From frond to fan: Archaeopteryx and the evolution of short-tailed birds // *Evolution*. — 1996. — 50. — P. 2037–2048.
- Gatesy S. M., Middleton K. M. Bipedalism, flight and the evolution of theropod locomotor diversity // *J. Vert. Paleontol.* — 1997. — 17 (2). — P. 308–329.
- Gegenbaur K. Grundriß der vergleichenden Anatomie. — Leipzig : W. Engelmann, 1878. — 655 S.
- George J. C., Berger A. J. Avian myology. — New York : Academic Press, 1966. — 500 p.
- Golonka J. Cambrian-Neogene plate tectonic maps. — Kraków : Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, 2000. — 125 p.
- Gray J. Animal locomotion. — New York : W. W. Norton and Co, 1968. — 479 p.
- Greenewalt C. H. Dimensional relationships for flying animals // *Smithsonian Misc. Coll.* — 1962. — 144, N 2. — P. 17–23.
- Hartman F. A. Locomotor mechanisms of birds // *Smith. Inst. Misc. Coll.* — 1961. — 143, N 1. — P. 1–91.
- Hay O. P. On the manner of locomotion in Dinosaurs, especially *Diplodocus*, with remarks on the origin of Birds // *Proc. Wash. Acad. of Sci.* — 1910. — 12. — P. 1–25.
- Heilmann G. The origin of birds. — London : Witherby, 1926. — 208 p.
- Hildebrand M. Analysis of Vertebrate Structure. — New York : John Wiley and Sons, 1974. — 710 p.
- Homberger D. G. Review of “*Nomina Anatomica Avium*” // *Auk*. — 1980. — 97. — P. 912–914.
- Houde P. Histological evidence for the systematic position of *Hesperornis* (Odontornithes: Hesperornithiformes) // *Auk*. — 1987. — 104. — P. 125–129.
- Howard H. Fossil evidence of avian Evolution // *Ibis*. — 1950. — 92, is. 1. — P. 1–21.
- Hutchinson J. R. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes) // *Zool. Journ. Linn. Soc.* — 2001. — 131. — P. 123–168.
- Hutchinson J. R., Allen V. The evolutionary continuum of limb function from early theropods to birds // *Naturwissenschaften*. — 2009. — 96. — P. 423–448.
- Hutchinson J. R., Garcia M. *Tyrannosaurus* was not a fast runner // *Nature*. — 2002. — 415, N 8875. — P. 1018–1021.
- Hutchinson J. R., Gatesy S. M. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion // *Paleobiology*. — 2000. — 26 (4). — P. 734–751.

- Hutchinson J. R., Gatesy S. M. Bipedalism. Encyclopedia of life sciences. — London : Nature Publishing Group, 2001. — www.els.net — P. 1–6.
- Huxley T. H. On the classifications of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of cranial bones observable in that class // Proc. Zool. Soc. London. — 1867. — P. 415–472.
- Huxley T. H. On the animals which are most nearly intermediate between the birds and reptiles // Annals and magazine of Natural History. — 1868. — 2, N 2. — P. 66–75.
- Johnson A. On the development of the pelvic girdle and the skeleton of the hind limb in the chick // Q. Jb. Microsc. Sci. (N. S.). — 1883. — 23. — P. 399–411.
- Jones T. D., Farlow J. O., Ruben J. A. et al. Cursoriality in bipedal archosaurs // Nature. — 2000. — 406, N 17. — P. 716–718.
- Krebs B. Die Archosaurier // Naturwiss. — 1974. — Bd. 61. — P. 17–24.
- Kubo T., Benton M. Evolution of hindlimb posture in archosaurs: limb stresses in extinct vertebrates // Palaeontology. — 2007. — 50, is. 6. — P. 1519–1529.
- Kurochkin E. N. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. — 1995 a. — 181. — P. 79–88.
- Kurochkin E. N. Synopsis of Mesozoic Birds and Early evolution of Class Aves // Archaeopteryx. — 1995 b. — 13. — P. 47–66.
- Kurochkin E. N. A new synthesis in early avian evolution and phylogeny // Ostrich. — 1998. — 69. — P. 206.
- Kurochkin E. N., Bogdanovich I. A. On the origin of avian flight: compromise and system approaches // Biology Bulletin. — 2008. — 35, N 1. — P. 1–11.
- Kurochkin E. N., Bogdanovich I. A. The origin of feathered flight // Paleontological J. — 2010. — 44, N 12. — P. 1570–1588.
- Leo S. Mechanic und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserralle (Rallus aquaticus), Teichhuhn (Gallinula chloropus) und Blasshuhn (Fulica atra) // Journ. Ornithol. — 1959. — Bd. 100, N 1. — S. 3–24.
- Long C. A., Zhang G. P., George T. F., Long C. F. Physical theory, origin of flight, and synthesis proposed for birds // J. Theoretical Biology. — 2003. — 224. — P. 9–26.
- Lowe P. R. Studies and observations bearing on the phylogeny of the Ostrich and its allies // Proc. Zool. Soc. London. — 1928. — P. 185–247.
- Lacasa-Ruiz A. Hypothetical beginnings of feathers in continental aquatic palaeoenvironments // Terra nova. — 1993. — 5. — P. 612–615.
- Marsh O. C. Introduction and succession of vertebrate life in America // Proc. Am. Assoc. Adv. Sci. — 1877. — P. 211–258.
- Marsh O. C. Odontornithes, a monograph of the extinct toothed birds of North America // Report of the U.S. Geol. Explor. Of the Forties Parallel. — 1880. — 7. — P. 1–201.
- Martin L. D. The origin of birds and of avian flight // Current Ornithology. — New York ; London ; 1983. — Vol. 1. — P. 105–129.
- Martin L. D., Stewart J. D., Whetstone K. N. The origin of birds: structure of tarsus and teeth // Auk. — 1980. — 97, N 1. — P. 86–93.
- Martin L. D., Stewart J. D., Whetstone K. N. The origin of birds: structure of tarsus and teeth // Auk. — 1980. — 97, N 1. — P. 86–93.
- Martin L. D., Tate J. Jr. The skeleton of Baptornis advenus (Aves: Hesperornithiformes) // Smith. Contrib. Paleobiol. — 1976. — 27. — P. 35–66.
- Martin L. D. A basal archosaurian origin of birds // Acta Zoologica Sinica. — 2004. — 50. — P. 978–990.
- Mayr E., Amadon D. A classification of recent birds // Amer. Mus. Nov. — 1951. — N 1496. — P. 1–42.
- McGowan C. The wing musculature of the Brown kiwi Apteryx australis mantelli and its bearing on ratitae affinities // J. Zool., London. — 1982. — 197. — P. 173–219.
- McGowan C. The wing musculature of Weca (Gallirallus australis), a flightless rail endemic of New Zealand // J. Zool., London. — 1986. — A210, N 3. — P. 305–346.
- Middleton K. M. The morphological basis of hallal orientation in extant birds // J. Morphology. — 2001. — 250. — P. 51–60.
- Middleton K. M., Gatesy S. M. Theropod forelimb design and evolution // Zool. Journ. Linn. Soc. — 2000. — 128. — P. 149–187.
- Miller A. H. Structural modification in the Hawaiian Goose (Nesochen sandvicensis). A study in adaptive evolution // Univ. California Publ. Zool. — 1937. — 42. — P. 1–80.
- Mivart G. The genesis of species. — New York : D. Appleton and Company, 1871 (Conversion 2004). — 314 p.
- Müller G. B., Streicher J. Ontogeny of the syndesmosis tibiofibularis and the evolution of the bird hind limb: a caenogenetic feature triggers phenotypic novelty // Anatomy and Embryology. — 1989. — 179. — P. 327–339.
- Nomina Anatomica Avium. — London : Acad. Press, 1979. — 637 p.
- Nopcsa F. British Dinosaurs // Geological magazine. — 1905. — 2, N 5. — P. 203–208.
- Nopcsa F. Ideas on the origin of flight // Proc. Zool. Soc. London. — 1907. — 15. — P. 223–226.
- Nopcsa F. On the origin of Flight in Birds // Proc. Zool. Soc. London. — 1923. — 93, is. 2. — P. 463–477.
- Norell M. A., Makovicky P. J. Important features of the dromaeosaurid skeleton. II: information from the newly collected specimen of Velociraptor mongoliensis // American Museum Novitates. — 1999. — N 3282. — 45 p.

- O'Farell B., Davenport J., Kelly T. Was Archaeopteryx a wing-in-ground effect flier? // *Ibis*. — 2002. — **144**. — P. 686–688.
- Osborn H. F. Skeletal adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurus // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* — 1916. — **35**. — P. 733–771.
- Osborn H. F. Reconsideration of the evidence for a common Dinosaur Avian stem in the Permian // *American Naturalist*. — 1900. — **34**. — P. 777–799.
- Ostrom J. H. Archaeopteryx and the origin of birds // *Biol. J. Linn. Soc.* — 1976. — **8**. — P. 91–182.
- Ostrom J. H. Bird flight: How did it begin? // *Am. Sci.* — 1979. — **67**. — P. 46–56.
- Ostrom J. H. How bird flight might have come about // *Dinofest International: Proc. Symposium sponsored by Arizona St. Univ., 1996, Phoenix / Eds D. L. Wolberg, E. Stump, G. D. Rosenberg.* — Philadelphia : Academy of Natural Sciences, 1997. — P. 301–310.
- Padian K. Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buakland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) based on new material in the Yale Peabode Museum // *Postilla*. — 1983 a. — **189**. — P. 1–44.
- Padian K. A. functional analysis of flying and walking in pterosaurs // *Paleobiology*. — 1983 b. — **9**. — P. 218–239.
- Padian K., Chiappe L. M. The origin and early evolution of birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* — 1998. — **73**. — P. 1–42.
- Parrish J. M. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia // *Hunteria*. — 1986. — **1**, N 2. — P. 1–35.
- Parrish J. M. The origin of crocodilian locomotion // *Paleobiology*. — 1987. — **13**. — P. 396–414.
- Paul G. S. *Predatory dinosaurs of the World*. — New York : Simon and Schuster, 1988. — 299 p.
- Paul G. S. *Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. — Baltimore : Johns Hopkins Univ. Press, 2002. — 460 p.
- Peters D. S. Warum die Laufer unter den Sperling vogeln ihre Hinterzehen behalten // *Natur und Mus*. — 1989. — **119**, N 6. — S. 177–183.
- Peters D. S. Anagenesis of early birds reconsidered // *Senckenbergiana lethaea*. — 2002. — **82**, N 1/2. — P. 347–354.
- Picasso M. B. J. The hind limb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae) // *Anat. Histol. Embryol.* — 2010. — **39**, N 5. — P. 462–472.
- Prange H. D., Anderson J. F., Rahn H. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals // *American Naturalist*. — 1979. — **113**, N 1. — P. 103–122.
- Preuschoft H. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are the biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? // *J. anatomy*. — 2004. — **204**, N 2. — P. 363–384.
- Rayner J. M. V. Cursorial gliding in protobirds: an expanded version of a discussion contribution // *The beginning of birds / Eds J. H. Ostrom, M. K. Hecht, G. Viohl, P. Wellnhofer.* — Eichstätt : Brönnner & Daentler KG, 1985. — P. 289–302.
- Raikow R. J. Evolution of diving adaptations in stiff-tail ducks // *Univ. Calif. Publ. Zool.* — 1970. — **94**. — P. 1–52.
- Raikow R. J. Locomotor system // *Form and function in birds / Ed. A. S. King, J. McLelland.* — London : Acad. Press, 1985 a. — Vol. 3. — P. 57–146.
- Raikow R. J. Systematic and functional aspects of the locomotor system of the scrub-birds, Atrichornis, and Lyrebirds *Menura* (Passeriformes) // *Records of the Australian Museum*. — 1985 b. — **37**. — P. 211–228.
- Reilly S. M., Elias J. A. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speeds and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm // *J. Exp. Biol.* — 1998. — **201**. — P. 2559–2574.
- Rewcastle S. C. Stance and gait in tetrapods: an evolutionary scenario // *Symp. Zool. Soc. Lond.* — 1981. — N 48. — P. 239–267.
- Romer A. S. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* — 1923. — **48**. — P. 605–617.
- Romer A. S. The pelvic musculature of Ornithischian dinosaurs // *Acta zool.* — 1927. — **8**. — P. 225–275.
- Romer A. S. *The osteology of the Reptilia*. — Chicago : Univ. of Chicago Press, 1956. — 772 p.
- Schulin R. Zur adaptiven Bedeutung der “mechanischen Vorteile” der M. Gastrocnemius bei Anatiden // *Rev. suisse zool.* — 1982. — **89**, N 4. — S. 829–836.
- Schweitzer M. H., Zheng W., Organ C. L. et al. Biomolecular characterization and protein sequences of the campanian *Hadrosaur B. canadensis* // *Science*. — 2009. — **324**. — P. 626–631.
- Seeley H. G. An epitome of the evidence that pterodactyles are not reptiles, but a new subclass of vertebrate animals allied to birds (Saurornia) // *Annals and Magazine of Natural History*. 3d ser. — 1866. — **17**. — P. 321–331.
- Senter P. Forelimb function in *Ornitholestes hermanni* Osborn (Dinosauria, Theropoda) // *Palaeontology*. — 2006 a. — **49**. — P. 1029–1034.
- Senter P. Comparison of forelimb function between *Deinonychus* and *Bambiraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae) // *J. Vertebr. Palaeontol.* — 2006 b. — **26**. — P. 897–906.
- Sereno P. C., Arcucci A. B. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints // *N. Jb. Paläont. Abh.* — 1990. — **180**, N 1. — P. 21–52.

- Shufeldt R. W. On the classification of certain groups of birds // *Amer. Nat.* — 1903. — **37**. — P. 33–64.
- Sibley C. G., Ahlquist J. E. Phylogeny and classifications of birds. — New Haven : Yale Univ. Press, 1990. — 976 p.
- Snyder R. C. Quadrupedal and bipedal locomotion of the lizards // *Copeia*. — 1952. — **1**. — P. 64–70.
- Snyder R. C. Adaptations for bipedal locomotion of lizards // *Amer. Zoologist*. — 1962. — **2**, N 2. — P. 191–203.
- Soni V. C., Saxena M. Walking gait evidence in pelvic girdle of pigeon and dove // *Geobios*. — 1980. — **7**. — P. 269–299.
- Stapel S. O., Leunissen J. A. M., Versteeg M. et al. Ratites as oldest offshoot of avian stem — evidence from α -crystallin A sequences // *Nature*. — 1984. — **311**, N 20. — P. 257–259.
- Stolpe M. Physiologisch — anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // *J. Ornithol.* — 1932. — **80**. — S. 161–247.
- Stolpe M. Colymbus, Hesperornis, Podiceps: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // *Ornithol. Abt. Zool. Mus. (Berlin)*. — 1935. — **83**. — S. 115–128.
- Storer R. W. Adaptive radiation in birds // *Biology and comparative physiology of birds* / A. J. Marshall. — New York : Acad. Press, 1960. — **1**. — P. 15–55.
- Tarsitano S., Hecht M. K. A reconsideration of the reptilian relationships of Archaeopteryx // *Zool. J. Linn. Soc.* — 1980. — **69**. — P. 149–182.
- Taylor C. R., Schmidt-Nielsen K., Raab J. L. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals // *Amer. Physiol.* — 1970. — **219**. — P. 1104–1107.
- Thulborn R. A. Origin and evolution of ornithischian dinosaurs // *Nature*. — 1971. — **234**. — P. 75–78.
- Thulborn R. A. The avian relationships of Archaeopteryx, and the origin of birds // *Zool. J. Linn. Soc.* — 1984. — **82**. — P. 119–158.
- Thulborn R. A., Hamley T. L. A new palaeoecological role for Archaeopteryx // *The beginning of birds* / Eds J. H. Ostrom, M. K. Hecht, G. Viohl, P. Wellnhofer. — Eichstätt : Brönnner & Daentler KG, 1985. — P. 81–89.
- Tucker W. B. Some observations on Dr Lowe's theory of the relationships of the struthionians to the dinosaurs and to other birds // *Proc. of the 8th Intern. Ornithol. Congr.* — Oxford, 1938. — P. 222–224.
- Unwin D. Joggers or waddlers? // *Nature*. — 1987. — **327**, N 6117. — P. 13–14.
- Unwin D. Innovation in the locomotory abilities of pterosaurs and their evolutionary implications // *Abstracts of ICFM-7* // *J. Morphology*. — 2004. — **N 3**. — P. 334.
- Vickers-Rich P., Chiappe L. M., Kurzanov S. The enigmatic birdlike dinosaur *Avimimus portentosus* // *Mesozoic Birds: above the heads of dinosaurs* / Eds L. M. Chiappe, L. M. Witmer. — Berkeley : Univ. California Press, 2002. — P. 65–86.
- Vaurie C. The birds of Palearctic fauna. Non-Passeriformes. — London : H. F. & G. Witherby Limited, 1965. — 763 p.
- Walker A. D. New light on the origin of birds and crocodiles // *Nature*. 1972. — **237**. — P. 257–263.
- Walker A. D. Evolution of the pelvis in bird and dinosaurs / *Problems in Vertebrate Evolution*. — London : Academic Press, 1977. — P. 319–358.
- Walker A. D. A revision of *Sphenosuchus acutus* Houghton, crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (late Triassic or early Jurassic) of South Africa // *Philosophical Trans. Royal Soc. London*. — 1990. — **B 330**: **1**. — 120 p.
- Wedel M. J. Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs // *Integrative Zoology*. — 2006. — **2**. — P. 80–85.
- 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 L. M. Chiappe, L. M. Witmer. — Berkeley : Univ. California Press, 2002. — P. 3–9.
- Witmer L. M. Palaeontology: An icon knocked from perch // *Nature*. — 2011. — **475**, N 7357. — P. 458–459.
- Woodward A. S. On a new dinosaurian reptile (*Scleromochlus taylori* nov. gen., sp.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin // *Quart. J. Geol. Soc. London*. — 1907. — **63**. — P. 140–144.
- Xu X., Zhang F. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus // *Naturwissenschaften*. — 2005. — **92**. — S. 173–177.
- Xu X., Wang X.-L., Wu X.-C. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian formation of China // *Nature*. — 1999. — **401**, N 675. — P. 262–266.
- Xu X., Norell M. A., Wang X. L. et al. A basal troodontid from the early Cretaceous of China // *Nature*. — 2002. — **415**, N 6873. — P. 780–784.
- Xu X., Cheng Y., Wang X., Chang C. Pygostyle-like structure from Beipiaosaurus (Theropoda, Therizinosauridae) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China // *Acta Geologica Sinica*. — 2003 a. — **77**, N 3. — P. 294–298.
- Xu X., Zhou Z., Wang X. et al. Fourwinged dinosaurs from China // *Nature*. — 2003 b. — **421**, N 6921. — P. 335–340.
- Xu X., You H., Du K., Han F. An Archaeopteryx-like theropod from China and the origin of Avialae // *Nature*. — 2011. — **475**, N 7357. — P. 465–470.

- Zinoviev A. V.* Notes on the hind limb myology of the ostrich (*Struthio camelus*) // *Ornitologia*. — 2006. — **33**. — P. 53–62.
- Zinoviev A. V.* Notes on hind limb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // *J. Vert. Paleont.* — 2009. — **29**, N 3 (Suppl.). — P. 207a.
- Zhang F., Zhou Z., Xu X., Wang X.* A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits // *Naturwissenschaften*. — 2002. — **89**. — P. 394–398.