

УДК 591.4+575.4 : 598.2

ТРАНСФОРМАЦИИ СТОПЫ В РАННЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ПТИЦ

И. А. Богданович

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

Получено 5 января 2000

Трансформации стопы в ранней эволюции птиц. Богданович И. А. — Недавняя находка *Protoavis texensis* (Chatterjee, 1995) отодвигает время происхождения птиц к триасу и свидетельствует в пользу текодонтного птичьего предка. Несмотря на переход к бипедализму, текодонты имели пятипалую стопу. Сохранение хорошо развитого и отведенного в сторону 1-го пальца с дальнейшим его разворотом назад могло быть селективным признаком благодаря двум функционально-селективным следствиям. Во-первых, отставленный назад низкорасположенный первый палец служил эффективной задней опорой, что было важно в период становления бипедализма, связанного с «переустановкой» центра тяжести тела. Это отчасти разгружало от опорной функции тяжелый хвост (характерный для текодонтов в целом) благоприятствуя его редукции. Во-вторых, указанное строение стопы (именно такое описано у *Protoavis*) обеспечивало эффективное выполнение хватательной функции. Таким образом, предполагаемая «предптица» была способна передвигаться как по земле, так и по ветвям с обхватыванием последних именно тазовыми, а не грудными, как предполагалось, конечностями.

Ключевые слова: птицы, эволюция, тазовая конечность.

Foot Transformations in Early Evolution of Birds. Bogdanovich I. A. — Recent find of *Protoavis texensis* (Chatterjee, 1995) shifts the avian origin time to the Trias and support a hypothesis of a thecodontian avian ancestor. In spite of bipedalism thecodonts had a five digits foot. Preservation of well developed and abducted hallux with its farther reversing could be selective because of two functional sequences. At first the reversed and lowly located hallux serves as an effective back support that was important while the perfection of bipedalism with a shift of body mass centre. It, in part, has dismissed heavy tail from supporting function and tends to its reduction. Besides this such a type of the foot is an effective perching mechanism. So the supposed “proavis” was able to move both on the ground and on the branches with perch of last just pelvic limbs, but not by pectoral as was suggested before.

Key words: birds, evolution, pelvic limb.

Изучение происхождения полета птиц и птиц как класса продолжается до настоящего времени, хотя первые оформленные теории появились в литературе более столетия назад. Возможно, неполнота палеонтологической летописи послужила причиной изначального появления двух по сути полярных решений этого вопроса. А именно — гипотез древесного (“arboreal”) (Marsh, 1877) и наземного (или бегающего, “cursorial”) (Williston, 1879) происхождения полета. В дальнейшем и та, и другая гипотезы получали подтверждения в работах разных исследователей. Мы не ставили своей задачей специально включаться в данную дискуссию. Однако при сравнительном изучении адаптивности тазовой конечности птиц рецентных видов вполне закономерно возникает интерес к вопросам ее эволюции, ее исходного типа, что напрямую связано с происхождением птиц в целом. Ни одна из существующих в настоящее время гипотез не имеет решающего преимущества (Kurochkin, 1995). Это обстоятельство в сочетании с наличием в литературе многочисленных палеонтологических, а также сравнительно- и функционально-морфологических данных по локомоторному аппарату птиц позволили нам высказать некоторые суждения о возможных морфоэкологических «особенностях» вероятного предка птиц.

На сегодня достаточно убедительными следует считать следующие положения: динозавровое происхождение археоптерикса; археоптерикс не является общим для всего класса птиц предком; действительный предок птиц значительно более древний, что подтверждает находка верхне-триасового Протоависа; общими предками для динозавров и птиц являются текодонтные рептилии, предположительно бипедальные псевдозухии (Дементьев, 1964; Татаринов, 1980; Курочкин, 1993; Ostrom, 1973, 1979; Martin, 1983; Padian, 1986; Chatterjee, 1995; Kurochkin, 1995 и др.).

Несмотря на переход к бипедализму, стопа псевдозухий остается пятипалой, отмечается лишь частичная редукция 5-го пальца (Romer, 1956). Дальнейшая редукция пальцев стопы отмечена у ящери- и птицетазовых динозавров, например, до трехпалости у *Struthiomimus* (Osborn, 1916). Вряд ли можно согласиться с Л. Д. Мартином

(Martin, 1983), расценивающим 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 (Coombs, 1978), с наличием длинного тяжелого хвоста. Считается, что он служил противовесом при беге (Nopsca, 1905, цит. по: Galton, 1971). Действительно, тяжелый хвост может уравнивать переднюю часть туловища при наклонной его ориентации. Именно в такой позе, по аналогии с бегущими на двух ногах ящерицами, изображается бегущий тероподный *Struthiomimus* (Osborn, 1916) или птицетазовый *Hypsilophodon* (Galton, 1971). Установлено, что для ящериц двуногий бег более экономичен, чем четвероногое передвижение (Snyder, 1952). Именно поэтому бипедализм у них отмечается как средство достижения высокой скорости передвижения и, 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. В отличие от ящериц у динозавров конечности работали не в сегментальной, а близкой к сагиттальной плоскости, а их бипедализм можно назвать полным, когда передвижение с любой скоростью происходит только на двух ногах (Суханов, 1968). И если медленную ходьбу нетрудно себе представить (при отчасти выпрямленном туловище) с длинным и тяжелым хвостом, то быстрый и особенно маневренный бег вряд ли будет достаточно эффективным способом передвижения. Во всяком случае, среди всего разнообразия наземных позвоночных, освоивших сравнительно быструю (не прыжковую) локомоцию, длинный тяжелый хвост сохранили только четвероногие ящерицы, а из бегающих бипедальных можно назвать лишь представителей класса птиц. По-видимому, здесь уместно подчеркнуть, что четвероногие имеют существенные преимущества для наземной локомоции, и достижение сходных локомоторных показателей для двуногих, лишенных передних конечностей в качестве пропульсивных, связано с большей выраженностью «бегательных» (“cursorial”) черт морфологии (Coombs, 1978). Отметим также, что ранжирование животных на «бегающих» (“cursorial”) и «поддерживающих» (“graviportal”) было использовано У. Грэгори (Gregory, 1912) для четвероногих. Использовать те же градации признаков при анализе и четвероногих, и двуногих (Coombs, 1978), на наш взгляд, можно лишь с учетом тех изменений в морфологии, которые обусловлены собственно переходом к опоре на две конечности. Этот вопрос, вероятно, заслуживает отдельного обсуждения с точки зрения биомеханики. В целом нам кажется маловероятным, что основной стратегией перехода к бипедализму было достижение скоростного передвижения. В отношении образа жизни двуногих динозавров (на примере *Struthiomimus*) некоторые гипотезы приведены в работе Г. Осборна (Osborn, 1916). В большей или меньшей степени освобожденным от опоры грудным конечностям отводится манипуляторная функция. Хотя такие черты (в особенности выраженные у другого хищного динозавра — *Ornitolestes*) как редукция 4-го и 5-го пальцев и их метакарпалий, а также плотное прилегание оставшихся пальцев друг к другу явно делают сильно ограниченной указанную функцию. Одна же 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 ее критика представлена Л. Д. Мартином (Martin, 1983). Истоки бипедализма этот автор видит не в совершенствовании собственно наземной локомоции, а передвижения по ветвям посредством прыжка и цепляния (“leaping and linking”). Ссылаясь на опыт приматологов, автор объясняет такой специализацией формирование некоторых «черт для бега», которые отмечены, например, у более древесного, чем наземного археоптерикса. Возможно,

такие черты тазовой конечности как удлинение тибиятарзуса и метатарзалий могут быть объяснены подобным образом. Однако трудно представить, чтобы приспособление грудной конечности к лазанию (цеплянию) было преадаптивным для преобразования в крыло, как иногда предполагается (Walker, 1977 и др.). Исходя из анализа работ по морфологическим адаптациям позвоночных к древесному образу жизни, приведенного 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 морфотипа «древесной» конечности в этих группах (Татаринов, 1987). Однако тенденции перестроек грудной конечности до состояния, отмеченного у *Protoavis*, кажутся несколько иными. Среди особенностей кисти характерны редукция пальцев до трех, расположенных в одной плоскости, срастание 3-й и 4-й метакарпалей, частичное срастание метакарпалей с карпалиями, 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). Формирование подобного комплекса признаков, на наш взгляд, слабо согласуется с выводом о прохождении такой конечностью древесной («лазающей») стадии. Кроме того, полет чисто древесного происхождения предполагает наличие фазы прыжка — планирования (Дементьев, 1940; Ostrom, 1969; Walker, 1977 и др.). Известно, что конвергентная эволюция по пути приспособления к планированию имеет общей закономерностью увеличение летательной перепонки (Татаринов, 1980). Классический пример такой конвергенции — шерстокрыл, летяга и сумчатая белка — может быть дополнен еще более отдаленными филогенетически «летающими» лягушкой и ящерицами.

Находки остатков бипедальных архозавров, заселявших открытые пространства с начала триаса (Рождественский, 1964), позволили Э. А. Ирисову (1992) предположить, что двуногая форма передвижения просто была наиболее приемлемой в условиях открытого ландшафта. Аргументов в пользу этого, однако, в работе не приведено. Таким образом, первопричина перехода к бипедальности (освобождение грудных конечностей от опоры) остается вопросом нерешенным.

Возвращаясь к функции тяжелого жесткого хвоста, можно предположить, что в период становления двуногой локомоции, которое сопровождалось «переустановкой» (изменением положения) общего центра тяжести тела, такой хвост мог выполнять роль хотя бы факультативной опоры. Это существенно облегчало сохранение равновесия при наличии направленных вперед пяти (текодонты) и, тем более, трех—четырёх (динозавры) пальцев. 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 тазовой конечности верхнетриасового Протоависа характерно наличие хорошо развитого hallux, который отчетливо противопоставлен трем передним пальцам (Chatterjee, 1995). На первых этапах бипедальной локомоции противопоставленность 1-го пальца, увеличивая статическую устойчивость животного путем увеличения площади опоры, функционально разгружало хвост, обуславливая возможность его частичной редукции. Такая редукция хвоста как излишнего противовеса предполагается в частности при беге предков птиц по склонам гор (Ирисов, 1992), хотя вряд ли последнее условие можно считать для нее предпочтительным.

Противопоставленность хотя бы одного хорошо развитого и расположенного на одном уровне с другими пальца является достаточным условием для выполнения об-

хватывающей функции (Bock, Miller, 1959), а Г. П. Дементьев (1940) считает, 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). В то же время, не требует доказательств, что птицы с наиболее распространенной анизодактильной стопой достаточно уверенно передвигаются и по земле, и по ветвям. Укороченный и приподнятый относительно передних пальцев hallux археоптерикса, очевидно, наследство более специализированных (по сравнению с *Protoavis*) динозавровых предков.

В цепочке перестроек стопы от пятипалой у текодонтот к четырех- и трехпалой 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 селективность (и завершение разворота 1-го пальца) вполне аргументировано, на наш взгляд, двумя возможными функционально-адаптивными следствиями. Во-первых, более эффективная переднезадняя балансировка тела по сравнению с таковой при помощи тяжелого хвоста; во-вторых, возможность 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 одного из примитивных в целом отряда курообразных (Vent, 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, P. 121). Вполне логично предположить, что прыжки (а также передвижение по земле) сопровождались машущими движениями грудных конечностей. Особенно, если учесть достаточно высокую вероятность появления перообразных структур еще у предков птиц, хотя вопрос оперенности *Protoavis* решается неоднозначно (Chatterjee, 1995; Kurochkin, 1995). 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. Это сходно с наземной локомоцией и также характерно для современных краксов (Vent, 1932), и требует больших мышечных усилий. В скелете *Protoavis* присутствуют черты, которые предполагают значительное развитие локомоторных мышц тазовой конечности. Среди них хорошо развитые пре- и постацетабулярные отделы подвздошной кости, седалищная кость, ее сращение с постацетабулярным отделом подвздошной кости с увеличением общей жесткости таза, хорошо выраженные кнемиальные гребни голени (Chatterjee, 1995).

Высший уровень освоения воздушной среды — активный полет — был реализован в 2 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 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. Как известно, многощелевое (в данном случае оперенное) крыло обладает заметно большим коэффициентом подъемной силы в сравнении со сплошным. Поэтому активный полет, зарождавшийся из порхающих движений оперенных 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. 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 определенный паритет между этими показателями.

Несомненно, что все изложенные выше рассуждения носят предположительный характер. Главное, что хотелось подчеркнуть, — возможное значение своеобразного универсализма тазовой конечности (характерного в частности для *Protoavis*) в происхождении и ранней эволюции птиц. Такой универсализм был потерян за счет 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 наиболее молодого и многочисленного отряда воробьиных.

Мы благодарны Е. Н. Курочкину за предоставленные литературные материалы.

- Дементьев Г. П. Птицы. Руководство по зоологии. — М. : Изд-во АН СССР, 1940. — Т. 6. — 856 с.
- Дементьев Г. П. Класс Aves // А. К. Рождественский, Л. П. Татаринев. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 660–697.
- Ирисов Э. А. Новая гипотеза о происхождении птиц // Рус. орнитол. журн. — 1992. — 1, № 1. — С. 51–56.
- Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. — Киев : Наук. думка, 1984. — 304 с.
- Курочкин Е. Н. Основные этапы эволюции класса птиц : Дис. ... док. биол. наук. — М., 1993. — 64 с.
- Рождественский А. К. Подкласс Archosauria // А. К. Рождественский, Л. П. Татаринев. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 493–497.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М. : Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.
- Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. — Л. : Наука, 1968. — 227 с.
- Татаринев Л. П. Семейство Scleromochlidae / А. К. Рождественский, Л. П. Татаринев. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. — М. : Наука, 1964. — С. 501.
- Татаринев Л. П. Современные данные о происхождении птиц // Орнитология. — 1980. — 15. — С. 165–178.
- Татаринев Л. П. Очерки по теории эволюции. — М. : Наука, 1987. — 250 с.
- Bent A. C. Life histories of North American Gallinaceous Birds // U. S. Nat. Mus. Bull. — 1932. — N 162. — 490 p.
- 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.
- Chatterjee S. The Triassic bird *Protoavis* // Archaeopteryx. — 1995. — 13. — P. 15–31.
- Coombs W. P., Jr. Theoretical aspects of cursorial adaptation in dinosaurs // Quart. Rev. of Biol. — 1978. — 53. — P. 393–418.
- Galton P. M. Hypsilophodon, the cursorial non-arboreal dinosaur // Nature. — 1971. — 231. — P. 159–161.
- Gregory W. K. Notes on the principles of quadropidal locomotion // Ann. New York Acad. Sci. — 1912. — 22. — P. 267–294.
- Kurochkin E. N. Synopsis of Mesozoic Birds and Early evolution of Class Aves // Archaeopteryx. — 1995. — 13. — P. 47–66.
- Marsh O. C. Introduction and succession of vertebrate life in America // Proc. Am. Assoc. Adv. Sci. — 1877. — P. 211–258.
- Martin L. D. The origin of birds and of avian flight // Current Ornithology. — New York ; London, 1983. — Vol. 1. — P. 105–129.
- Osborn H. F. Skeletal adaptations of Ornitholestes, Struthiomimus, Tyrannosaurs // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. — 1916. — 35. — P. 733–771.
- Ostrom J. H. The ancestry of Birds // Nature. — 1973. — 242. — P. 136.
- Ostrom J. H. Bird flight: How did it begin? // Am. Sci. — 1969. — 67. — P. 46–56.
- Padian K. The origin of Birds and the Evolution of Flight // Mem. Calif. Acad. Sci. — 1986. — 8. — P. 1–98.
- Romer A. S. The osteology of the Reptilia. — Chicago : Univ. of Chicago Press, 1956. — 772 p.
- Snyder R. C. Quadropidal and bipedal locomotion of the lizards // Copeia. — 1952. — 1. — P. 64–70.
- Thulborn R. A. Origin and evolution of ornithischian dinosaurs // Nature. — 1971. — 234. — P. 75–78.
- Walker A. D. Evolution of the pelvis in bird and dinosaurs // Problems in Vertebrate Evolution. — London : Academic Press, 1977. — P. 319–358.
- Williston S. W. Are birds derived from dinosaurs? // Kansas City Rev. Sci. — 1879. — P. 457–460.