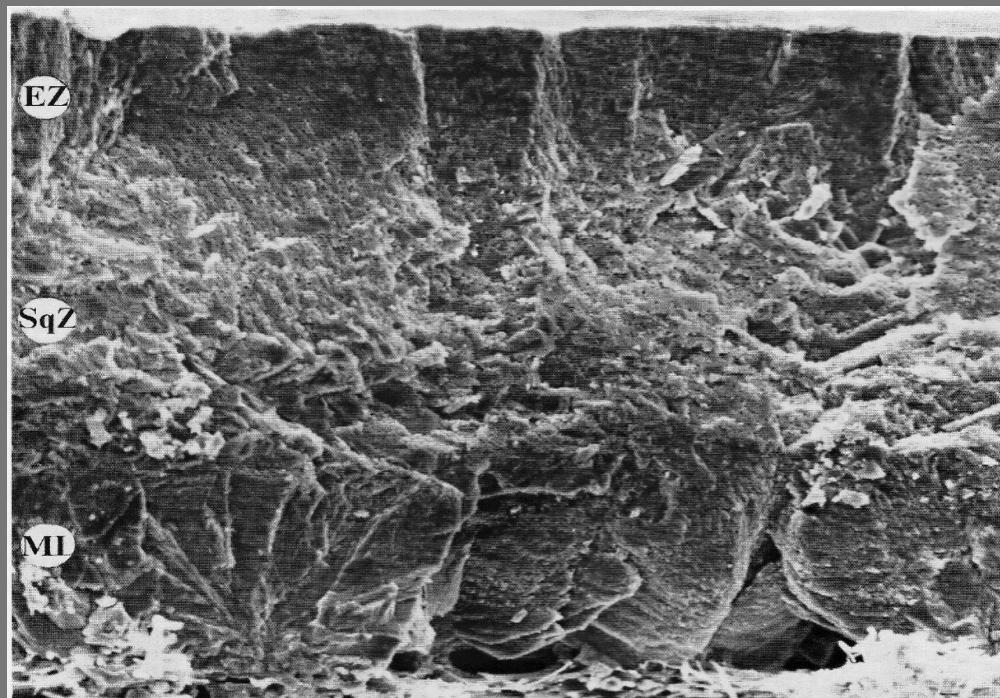


Phylogeny and macro-taxonomy of birds in terms of eggshell structure

Konstantin Mikhailov

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow
mikhailov@paleo.ru



SPECIAL PAPERS IN PALAEONTOLOGY · 56

Fossil and Recent eggshell in
amniotic vertebrates: fine structure,
comparative morphology
and classification



THE PALAEONTOLOGICAL ASSOCIATION

PRICE £35

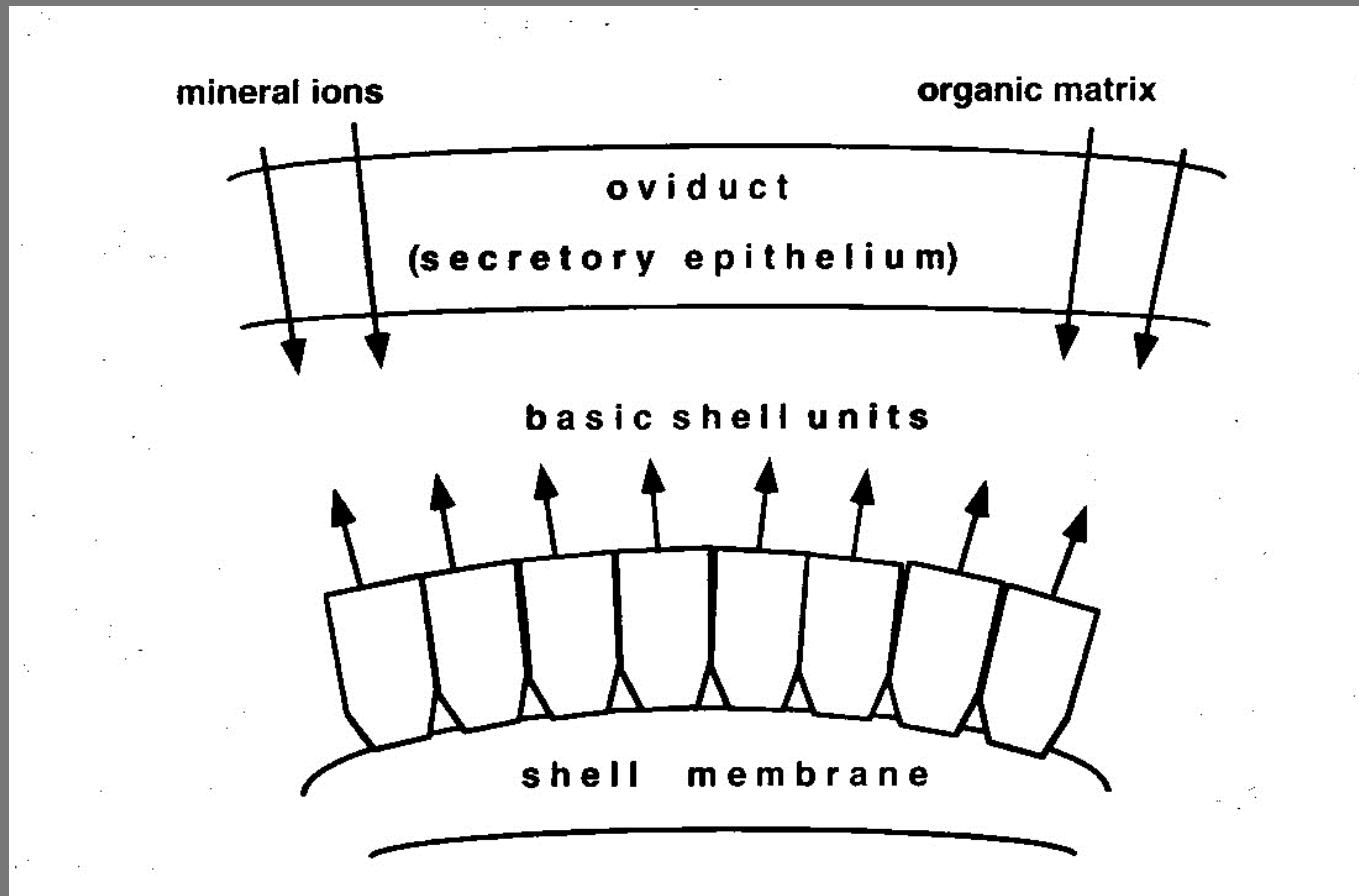
Avian Eggshells:
an Atlas of
Scanning Electron Micrographs

Konstantin E. Mikhailov



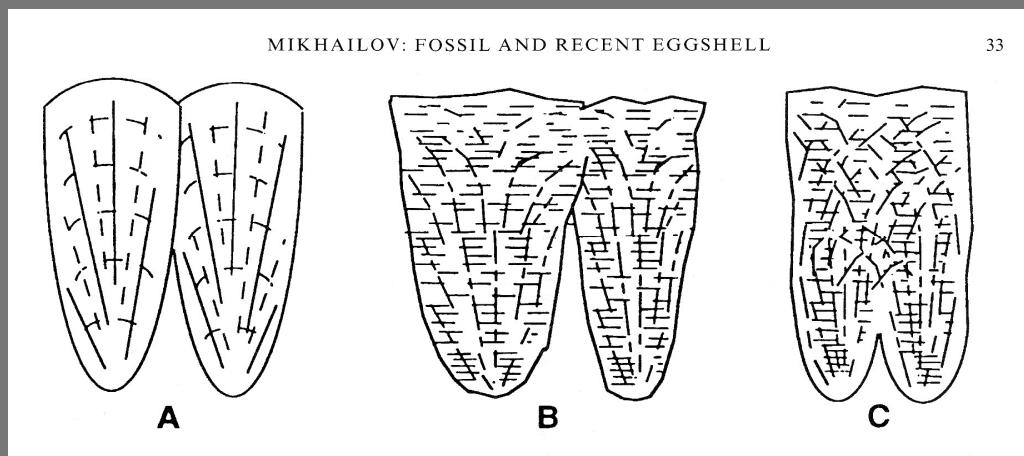
BRITISH ORNITHOLOGISTS' CLUB OCCASIONAL PUBLICATIONS. No. 3

1997



Morphology and general structure of the vertical shell units (VSU)

- A–C –simple one-layered eggshells (spherulitic type of VSU)



- D-E – complex two-layered eggshells with squamatic zone (ornithoid type of VSU)

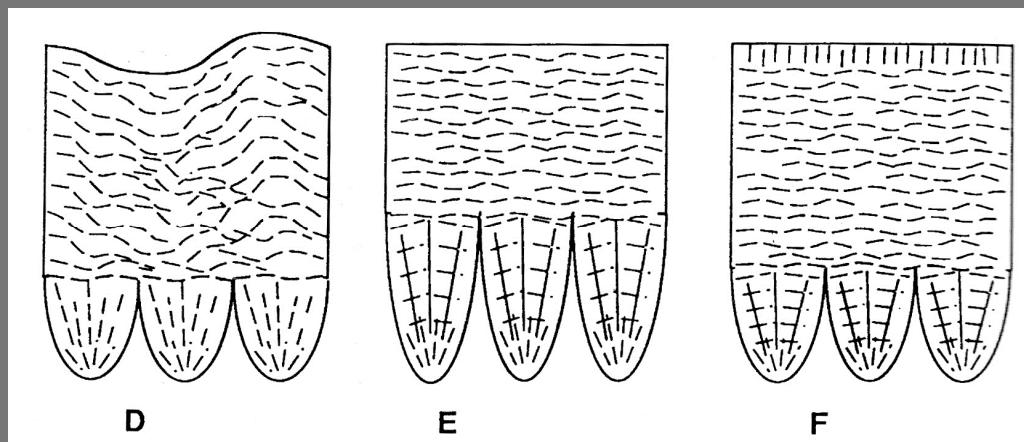
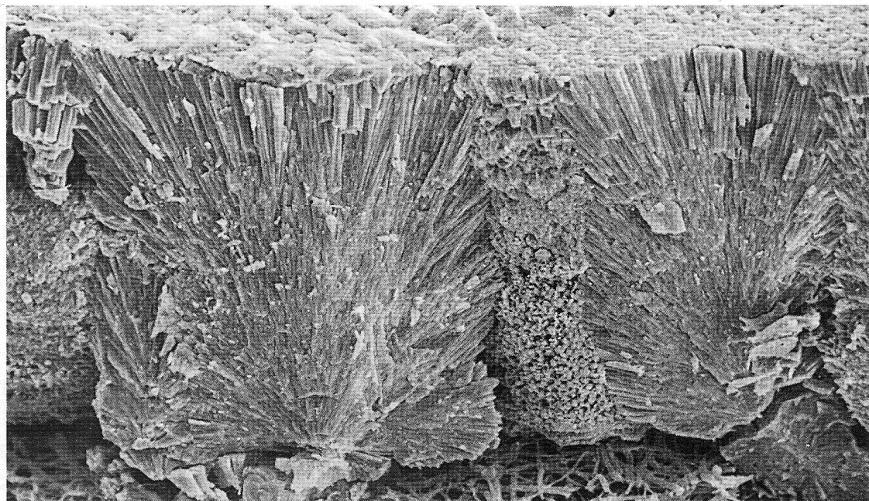
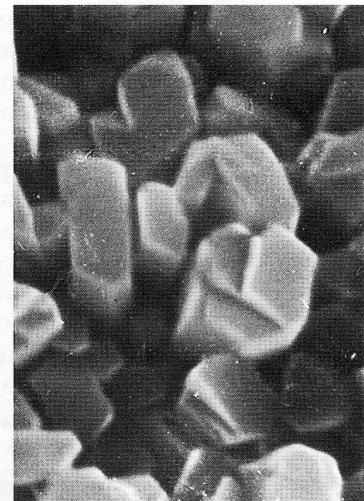


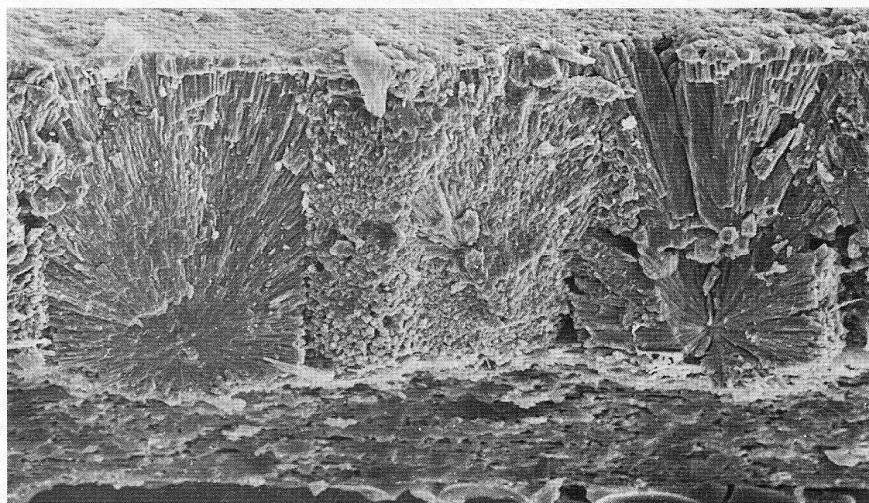
PLATE 2



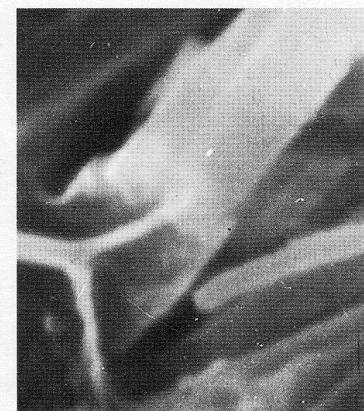
1



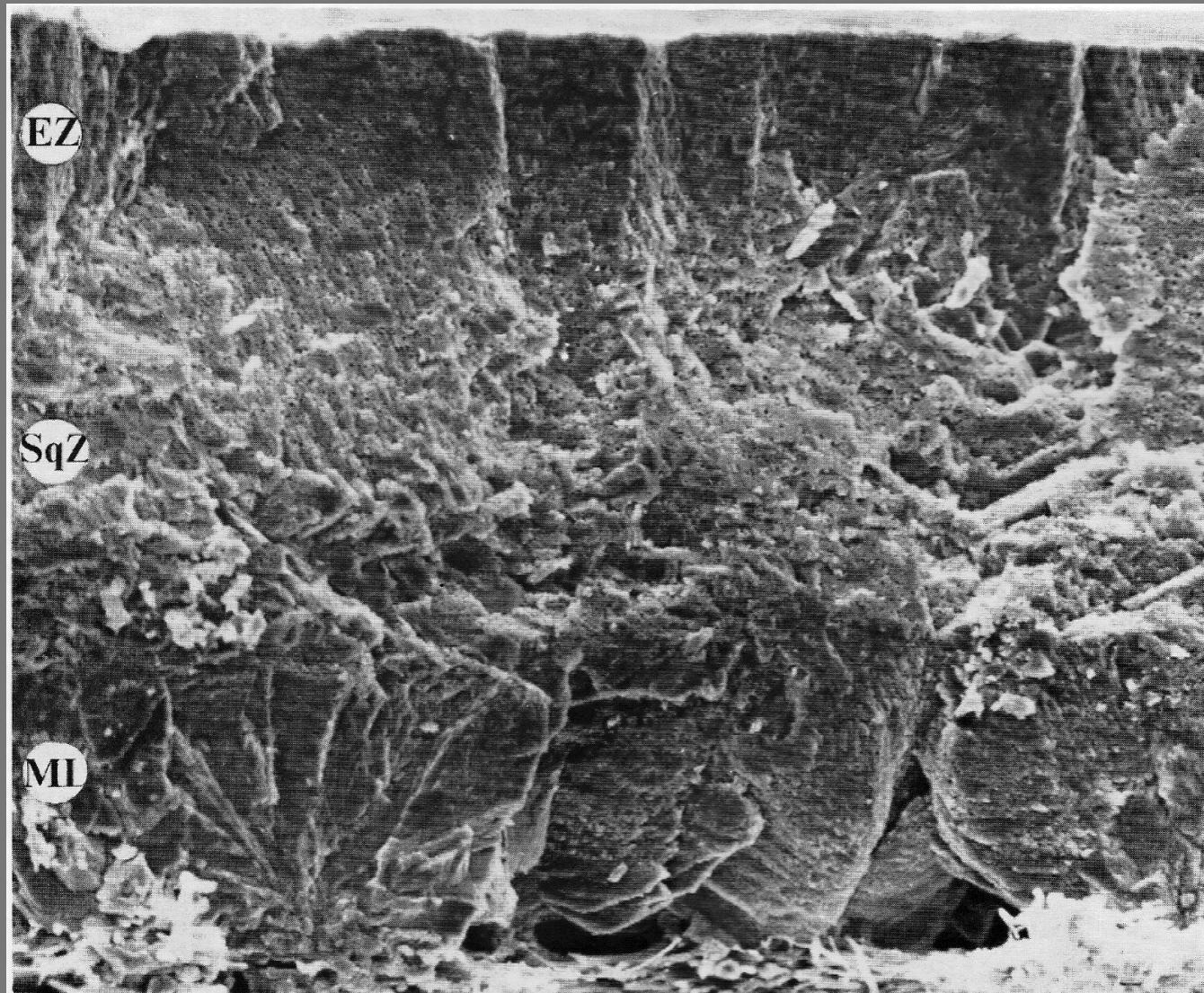
4



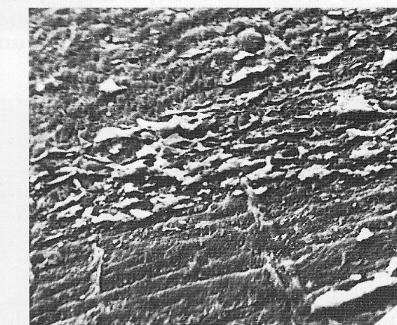
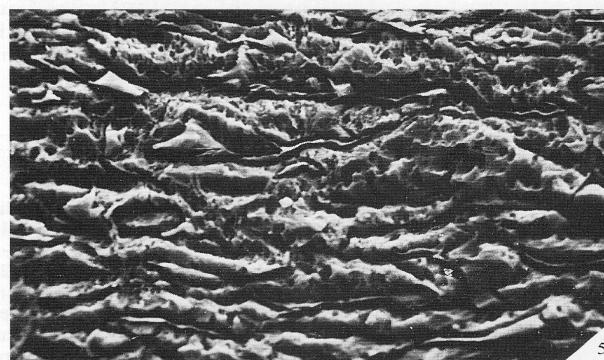
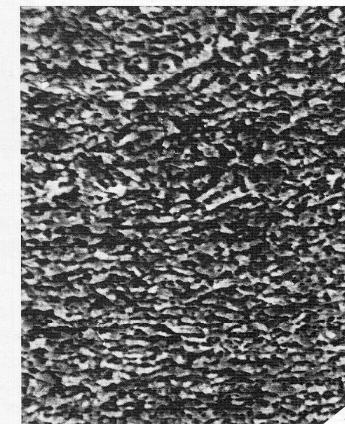
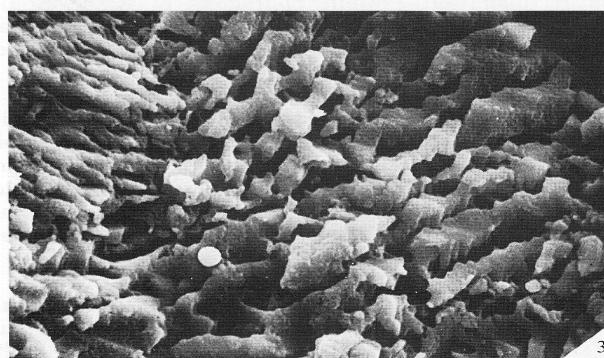
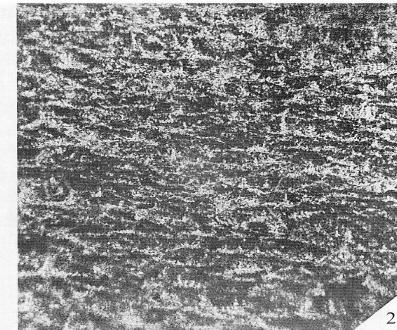
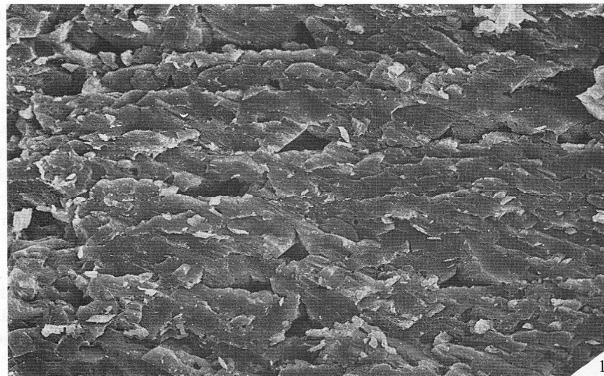
2



5

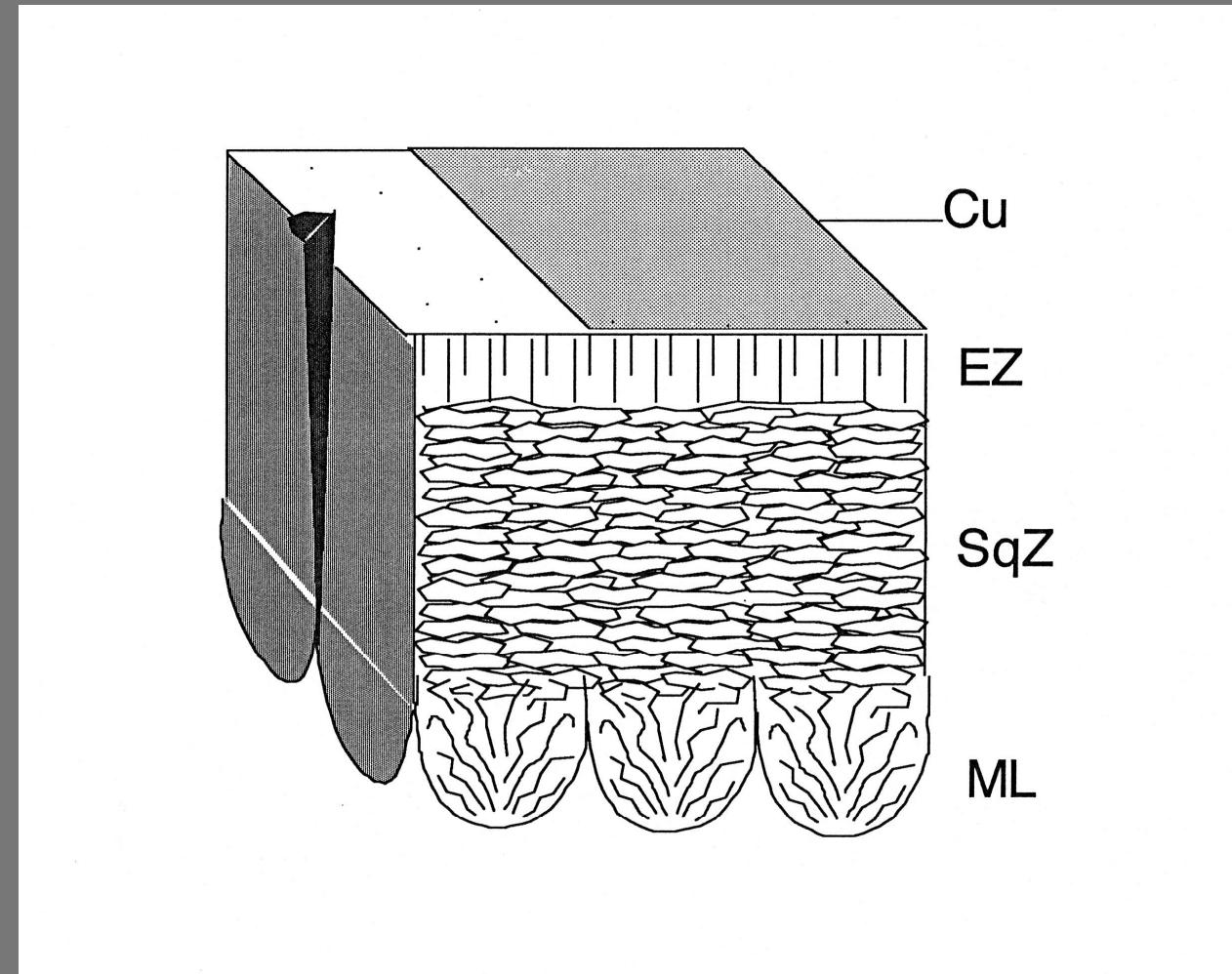


- Squematic ultrastructure (SqU) in the main (second) layer of ornithoid eggshells and the membranes of organic matrix within this layer.



GENERAL STRUCTURE OF AVIAN EGGSHELL

- Mineralised part of eggshell (3 layers) plus organic cuticle



GENERAL STRUCTURE OF AVIAN EGGSHELL

Figure 8. Stylised three-dimensional diagram of eggshell structure in grebes (group 4), with a thick phosphate cover.

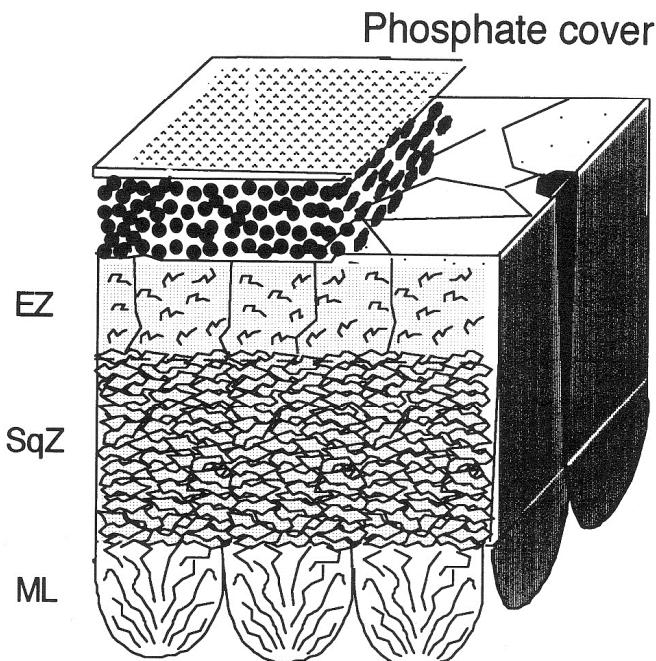
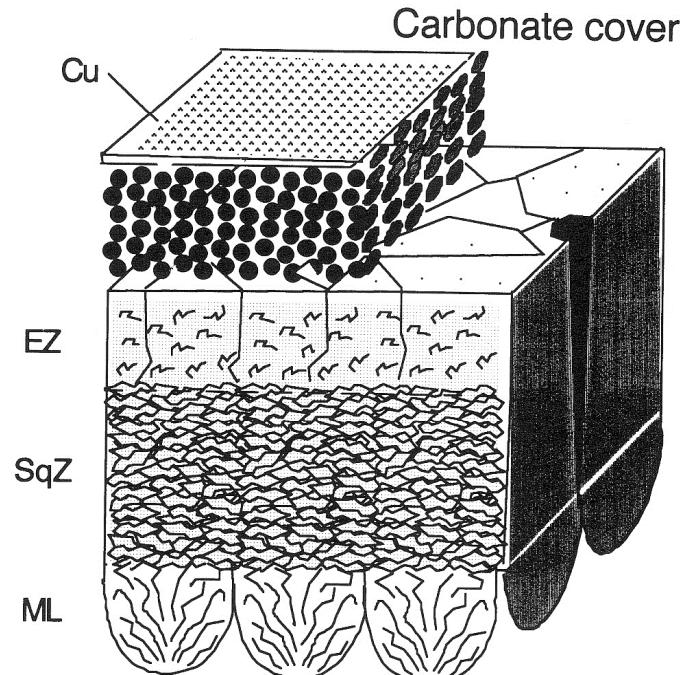
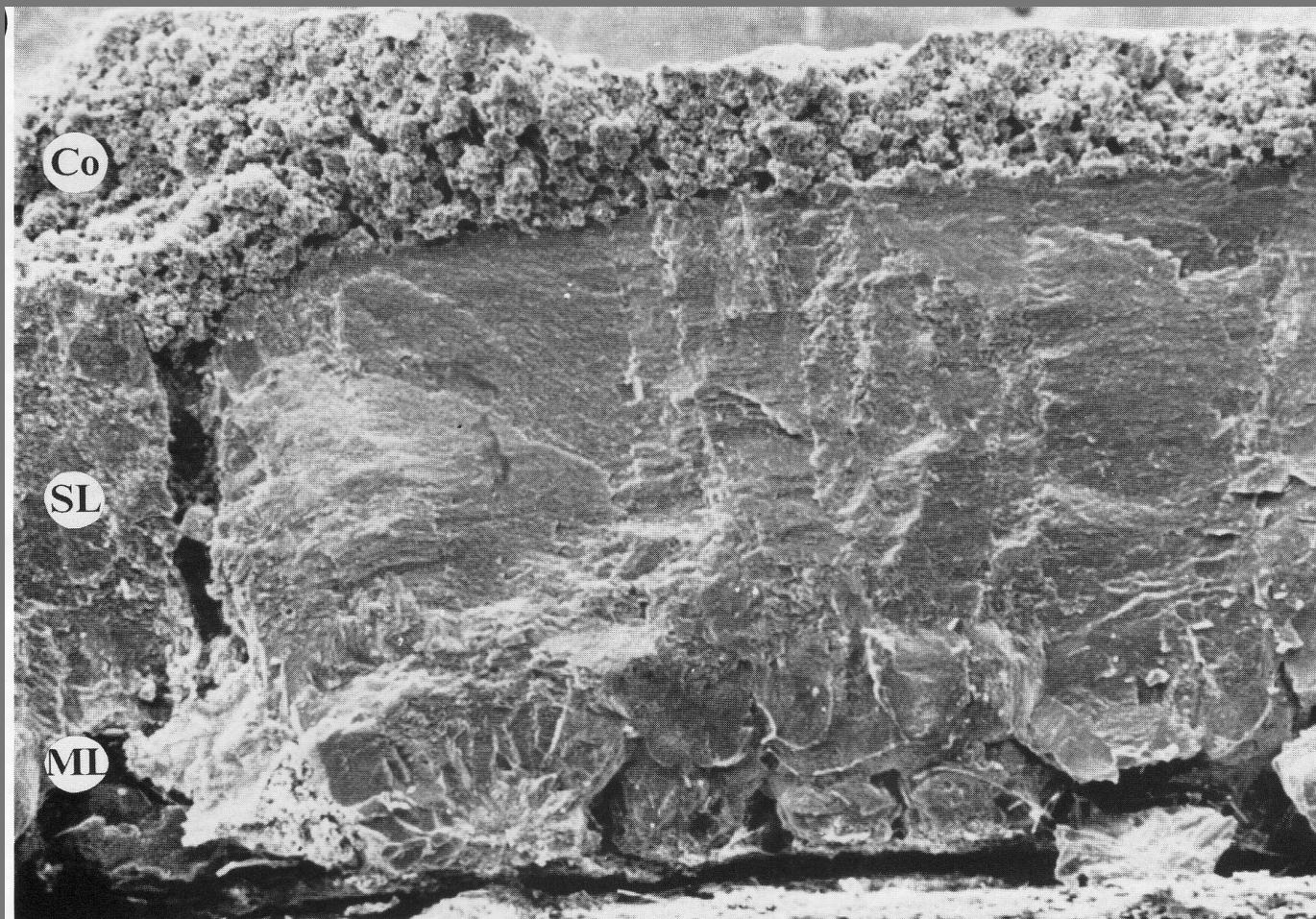


Figure 9. Stylised three-dimensional diagram of eggshell structure in pelecaniform birds (group 6), with a thick carbonate cover (except tropic-birds).



EGGSHELL WITH THICK CARBONATE COVER

Shoebill (*Balaeniceps rex*)



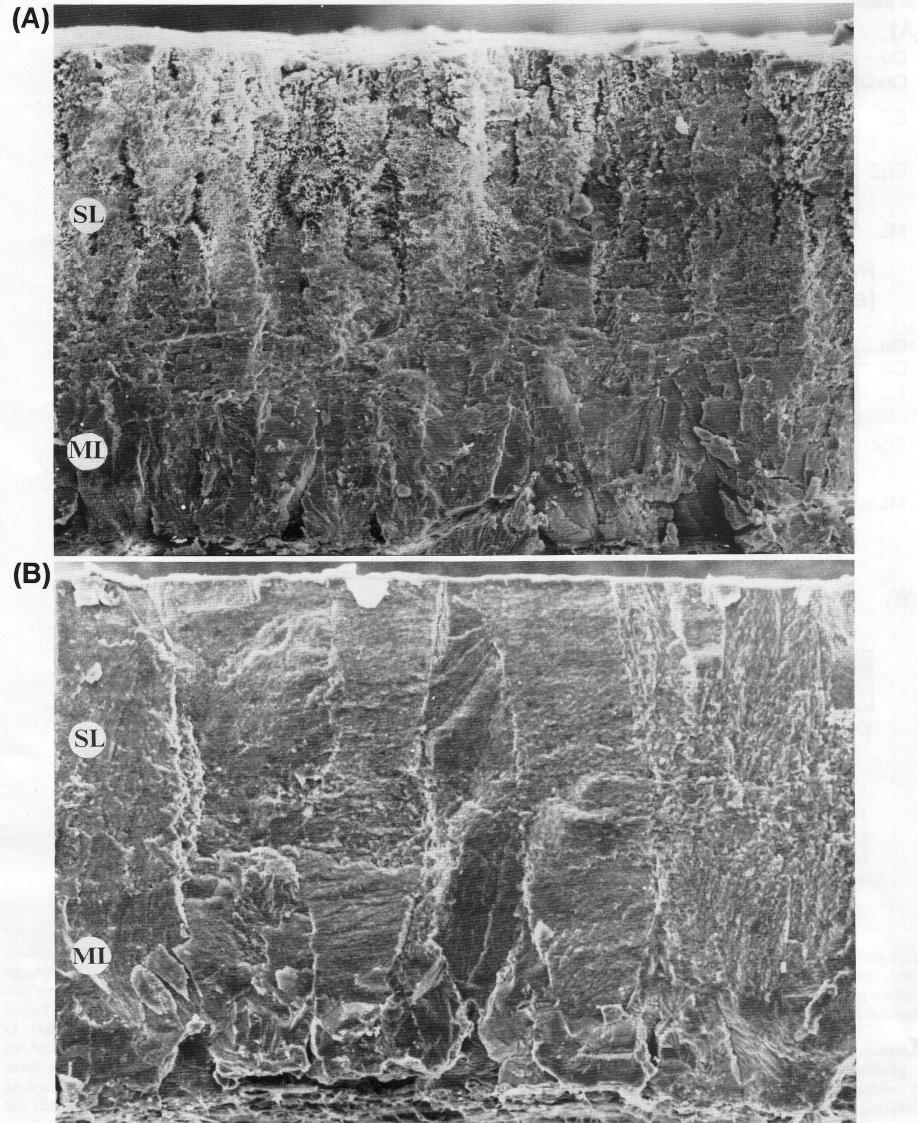
MODIFICATIONS IN AVIAN EGGSHELL STRUCTURE

- A. Microcanalization in the outer part of the spongy layer of some avian eggshell (all storks – family Ciconiidae)
 - in comparison with typical ...
- B. Neognathous eggshell (ibises - family Threskiornitidae)

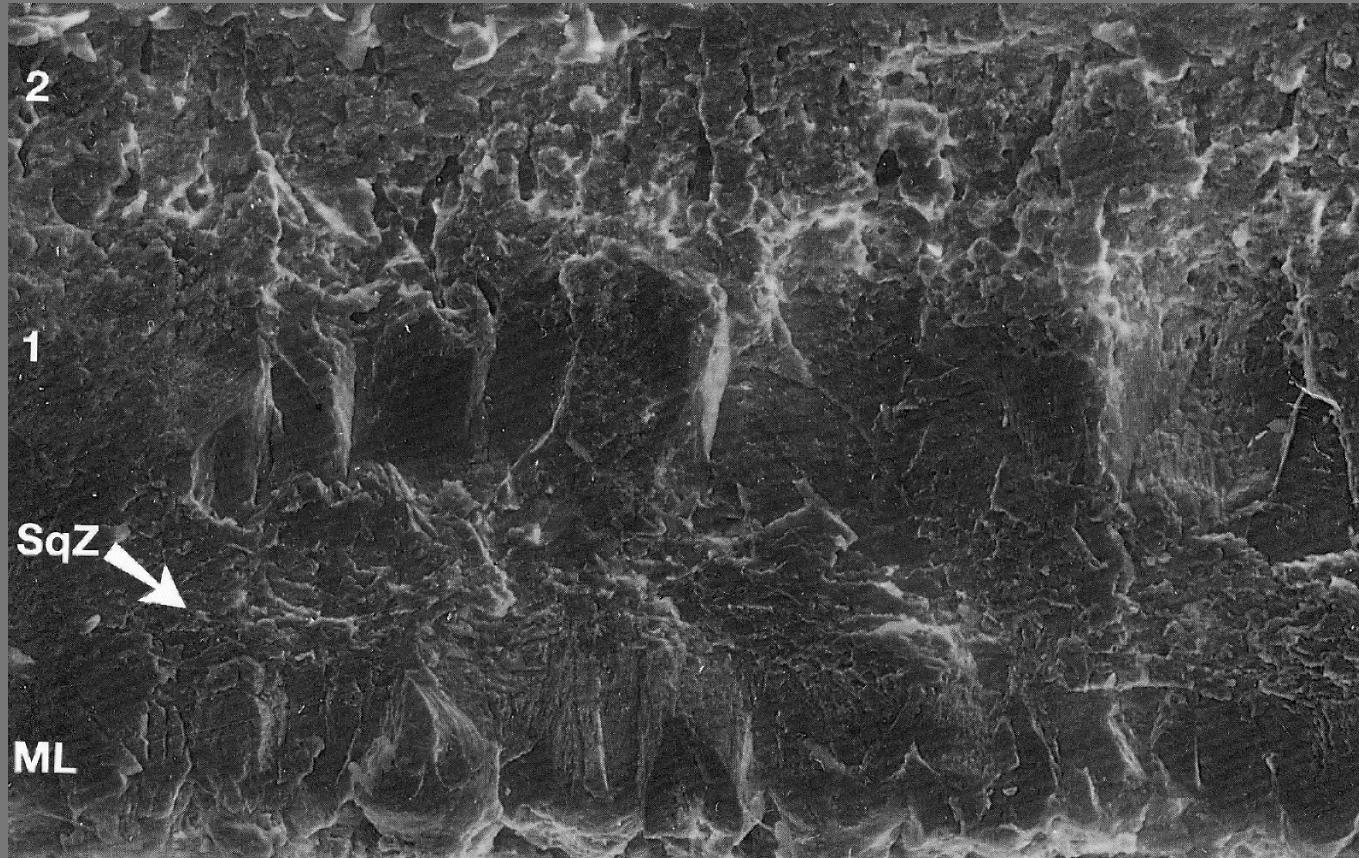
1766

Can. J. Zool. Vol. 73, 1995

Fig. 10. Shell structure, radial views (SEM). (A) *Mycteria leucocephala* (stork). Note the thick microcanalulated zone. $\times 300$. (B) *Lophotibis cristata* (ibis). $\times 300$. SL, single layer; ML, mammillary layer.

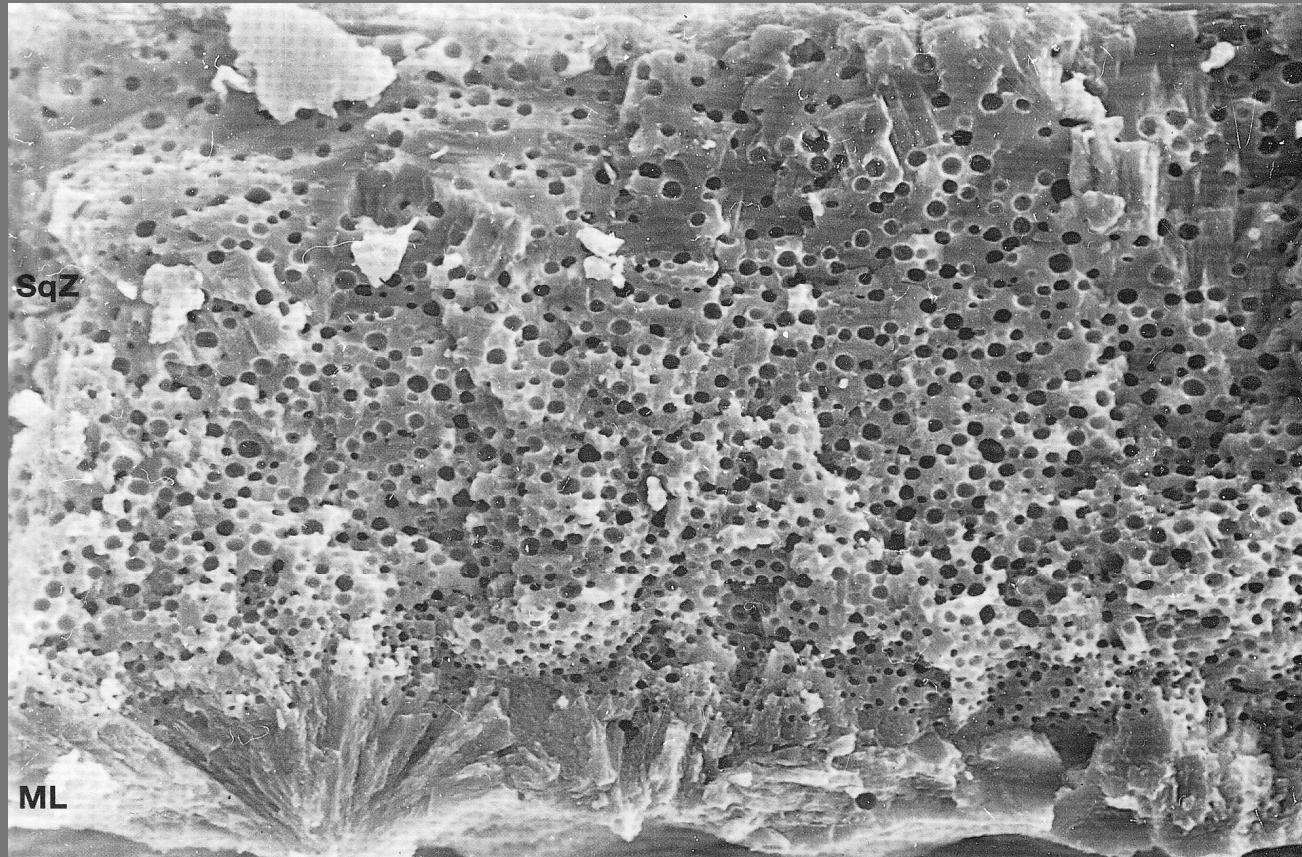


MODIFICATIONS IN AVIAN EGGSHELL STRUCTURE



Two new layers (1+2) in eggshell of all hawks
(Accipitridae + Pandionidae)

MODIFICATIONS IN AVIAN EGGSHELL STRUCTURE



Very strong vesiculation in eggshell of parrots
(Psittaciformes)

*Анализ строения скорлупы яиц птиц на уровне семейств и подсемейств (Mikhailov 1997, Kohring 1999) не выявляет различий в пределах любого «хорошего» традиционного отряда. Это позволяет использовать различия в «тонком» строении скорлупы в качестве независимого критерия для оценки гипотез филогенетического родства семейств в проблематичных макротаксонах ранга отряда и надотряда, предлагаемых на основе простого суммирования разнородных апоморфий.

*All members of well defined traditional orders exhibit the same eggshell structure.

*Two families of birds within the same order will not exhibit different eggshell structure. Such differences indicate substantial biological separation.

**Учитывая эволюционную инертность биоматериала скорлупы
(зарегулированность морфогенеза):**

***сходство в строении не более чем «не противоречит» гипотезе
родства.**

***Различия в строении позволяют усомниться в предполагаемом
особом родстве.**

Morphogenesis of eggshell structure is strongly canalized that implies inevitable structural parallelisms:

*Similarity in eggshell structure only admits hypothesis of relation (“permissible”).

*Difference in eggshell structure allow to have strong doubts in close relationship.

GENERAL VERSIONS OF AVIAN EGGSHELL STRUCTURE: “typicale neognathe” (left) and “ratite” (right)

RECENT AND HOLOCENE EGGSHELLS (GROUPS 1–26) 15

Figure 5. General eggshell structure of the heron-like type (“typical” neognath condition; left) and ratite-like type (right) in three-dimensional diagrams (see explanations in text).

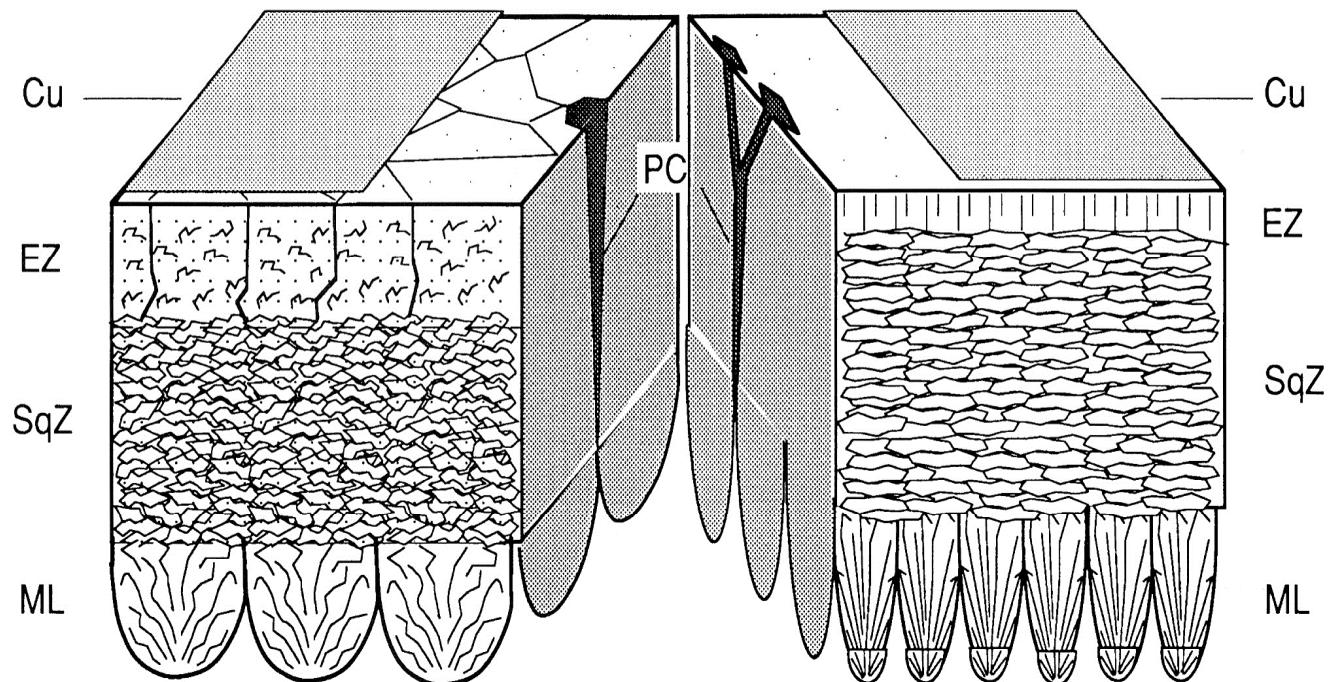
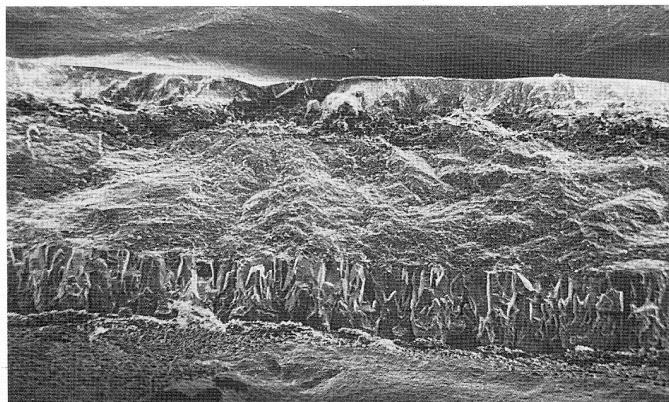
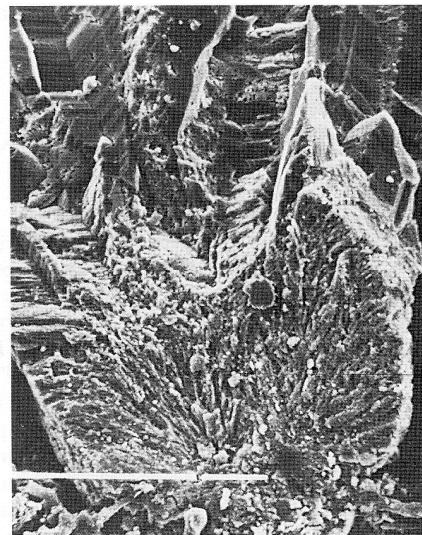


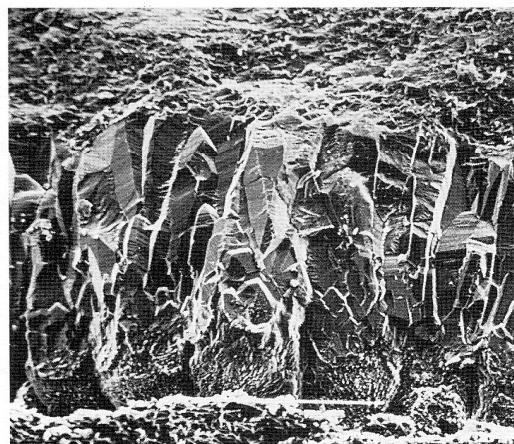
PLATE 4



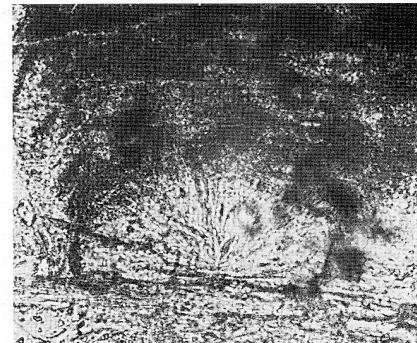
1



3

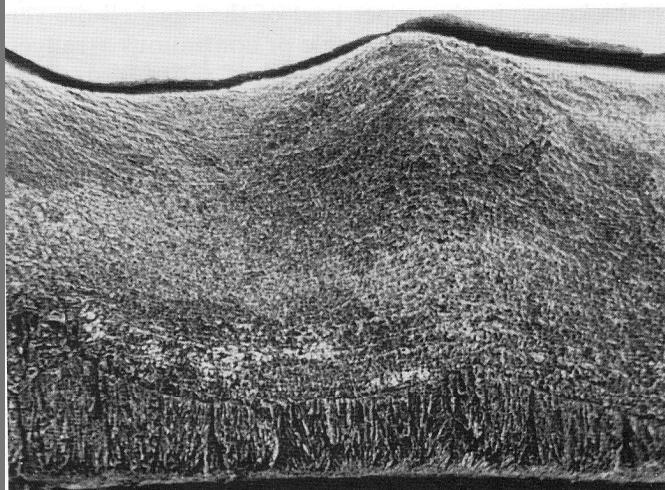


2

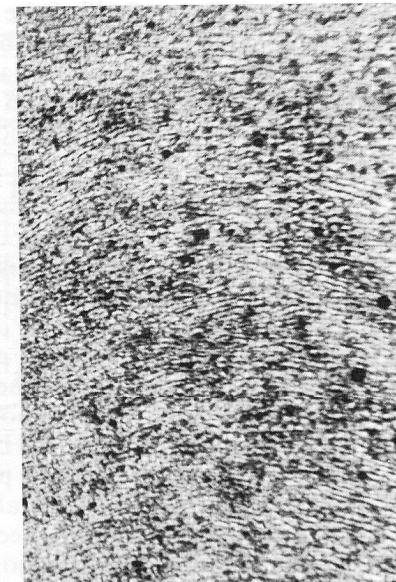


“RATITE” VERSION OF AVIAN EGGSHELL STRUCTURE
(Emu, *Dromaius novae-hollandiae*)

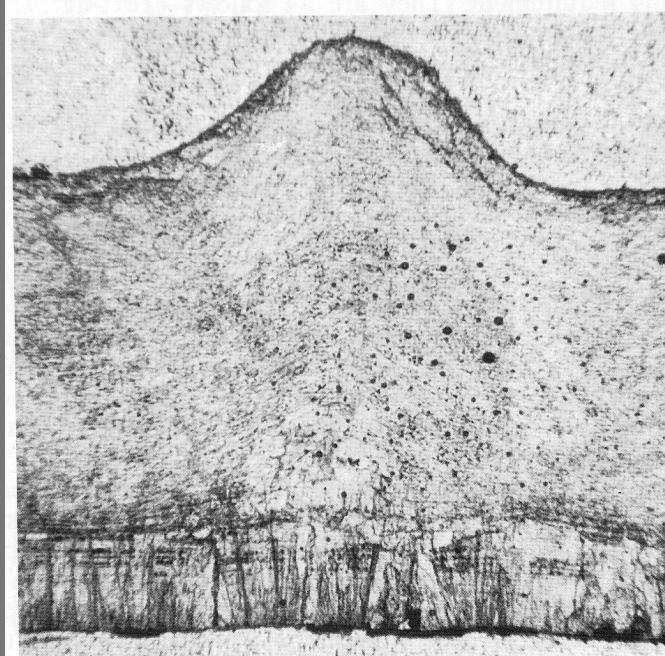
- “RATITE” VERSION OF AVIAN EGGSHELL STRUCTURE
- (*Macroolithus*, theropod dinosaurs, Upper Cretaceous of Kazakhstan)



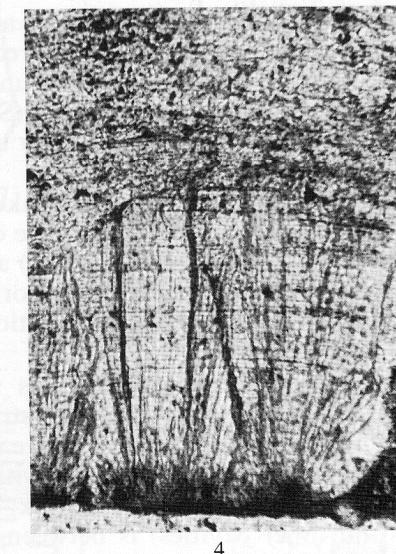
1



3



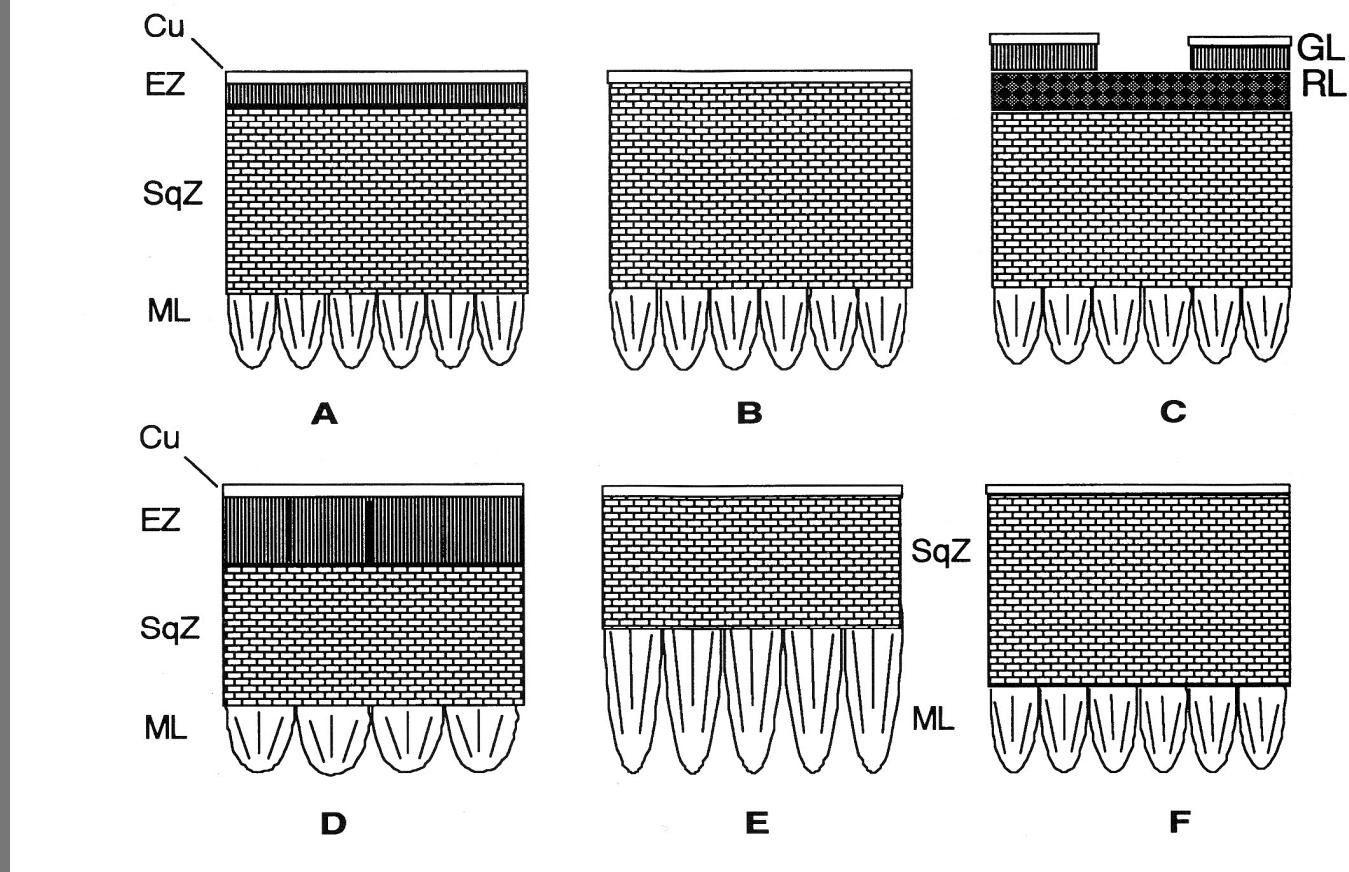
2



4

MODIFICATIONS OF “RATITE”-TYPE EGGSHELL STRUCTURE

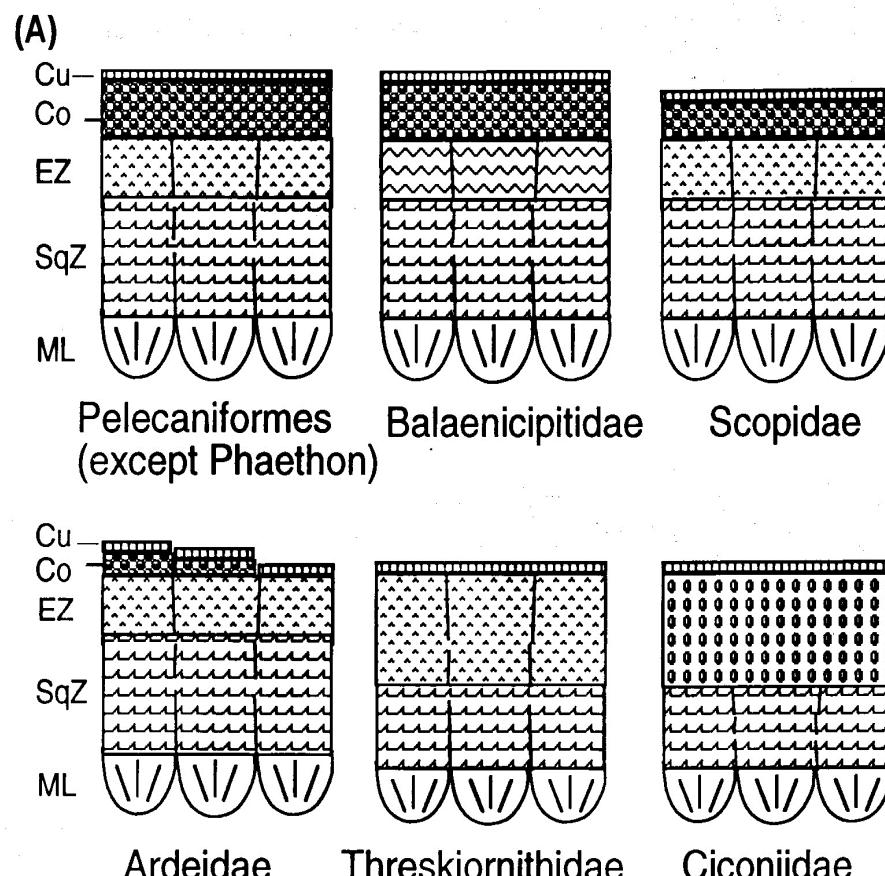
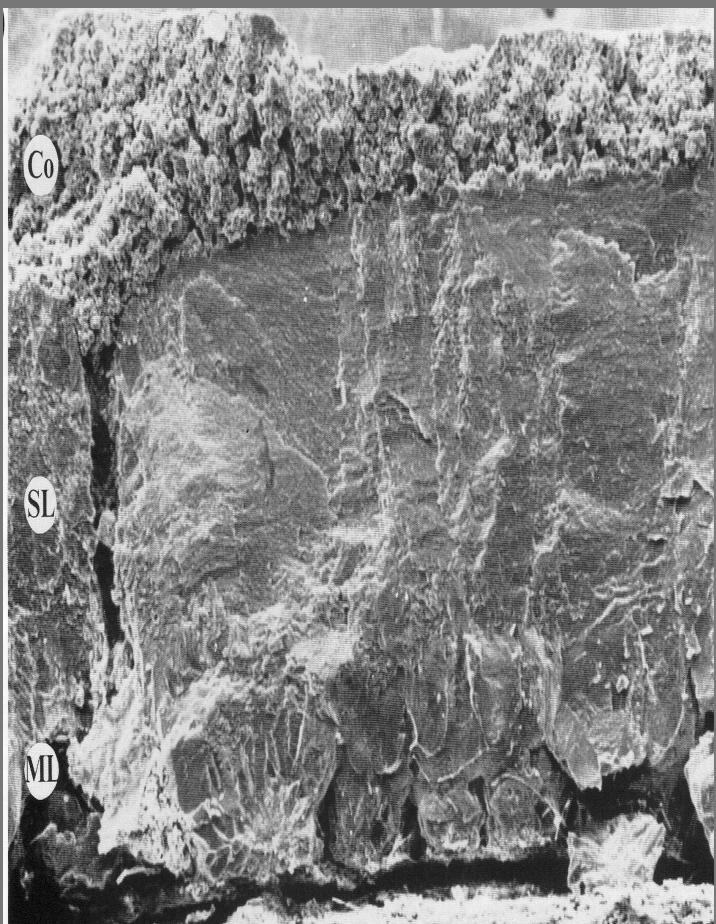
Figure 6. Stylised two-dimensional diagrams of the eggshell structure of the ratite-like type in radial sections: A – Struthioniformes, Rheiformes, Aepyornithiformes (group 1a); B – Dinornithiformes (group 1c); C – Casuariiformes (group 1b); D – Apterygiformes and Tinamiformes (group 1a); E – Enantiornithes (oofamily Laevisoolithidae; group 27); F – theropod dinosaurs (oofamily Elongatoolithidae; for comparison).



PHYLOGENETIC CONCLUSIONS

- *Eggshell structure admits **particular relations between anseriforms и galliforms.**
-
- ***Gallo-Anserae** shares similar eggshell structure with Ratitae and Enantiornithes and differs from the rest of neognaths.
- *Within Galliformes particular relations supported between Cracidae и Megapodiidae.
- *Within Ratitae particular relations supported between Dromaiidae и Casuariidae.

MODIFICATIONS OF EGGSHELL STRUCTURE in Pelecaniform and Ardeiform birds



PHYLOGENETIC CONCLUSIONS

- *Phaethontidae is somewhat separate from the main block of Pelecaniformes.
-
- *Shoebill and Hamerkop associate well with Pelecaniformes.
- *Ardeidae can be also close to this block.
- *Particular relations between herons and ibises are permissible.
- *Particular relations between storks and herons + ibises are doubtful.

Figure 8. Stylised three-dimensional diagram of eggshell structure in grebes (group 4), with a thick phosphate cover

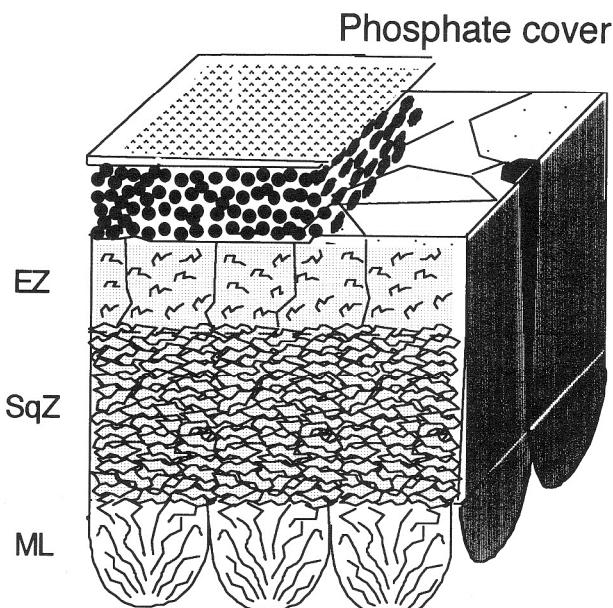
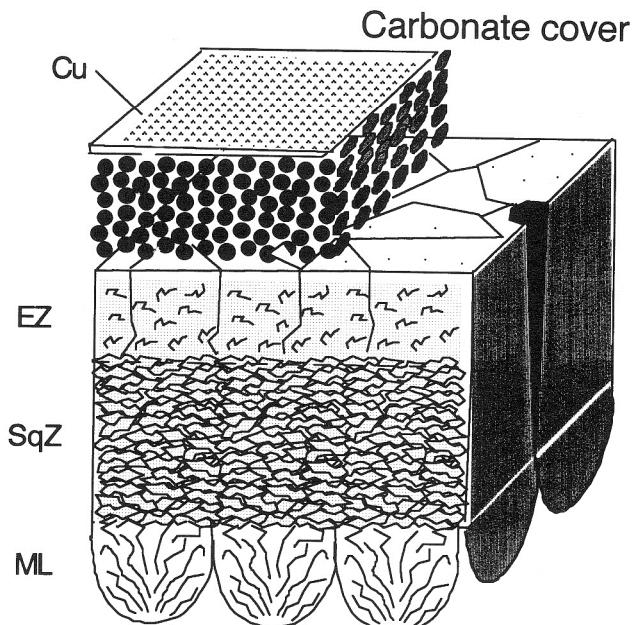
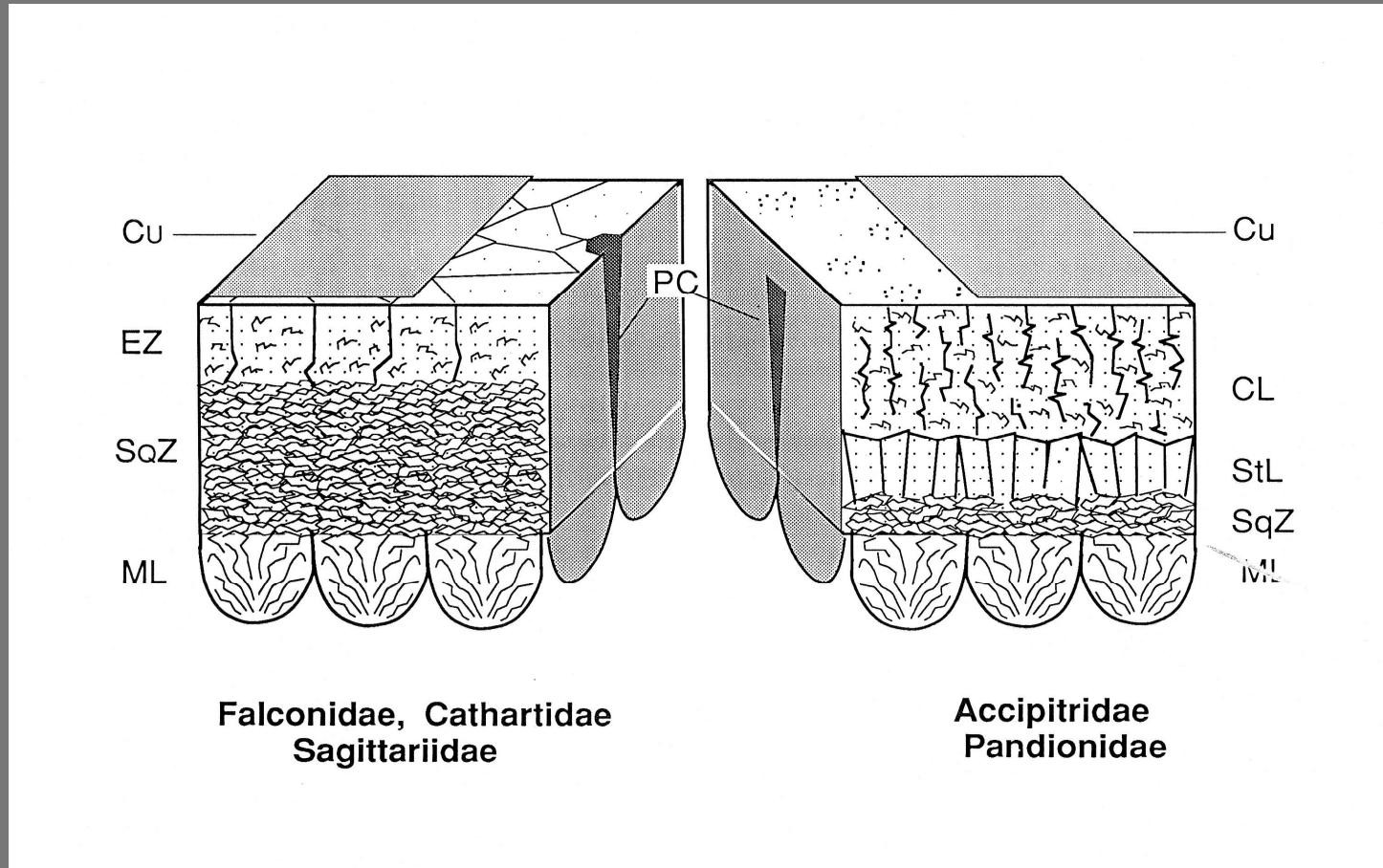


Figure 9. Stylised three-dimensional diagram of eggshell structure in pelecaniform birds (group 6), with a thick carbonate cover (except tropic-birds).



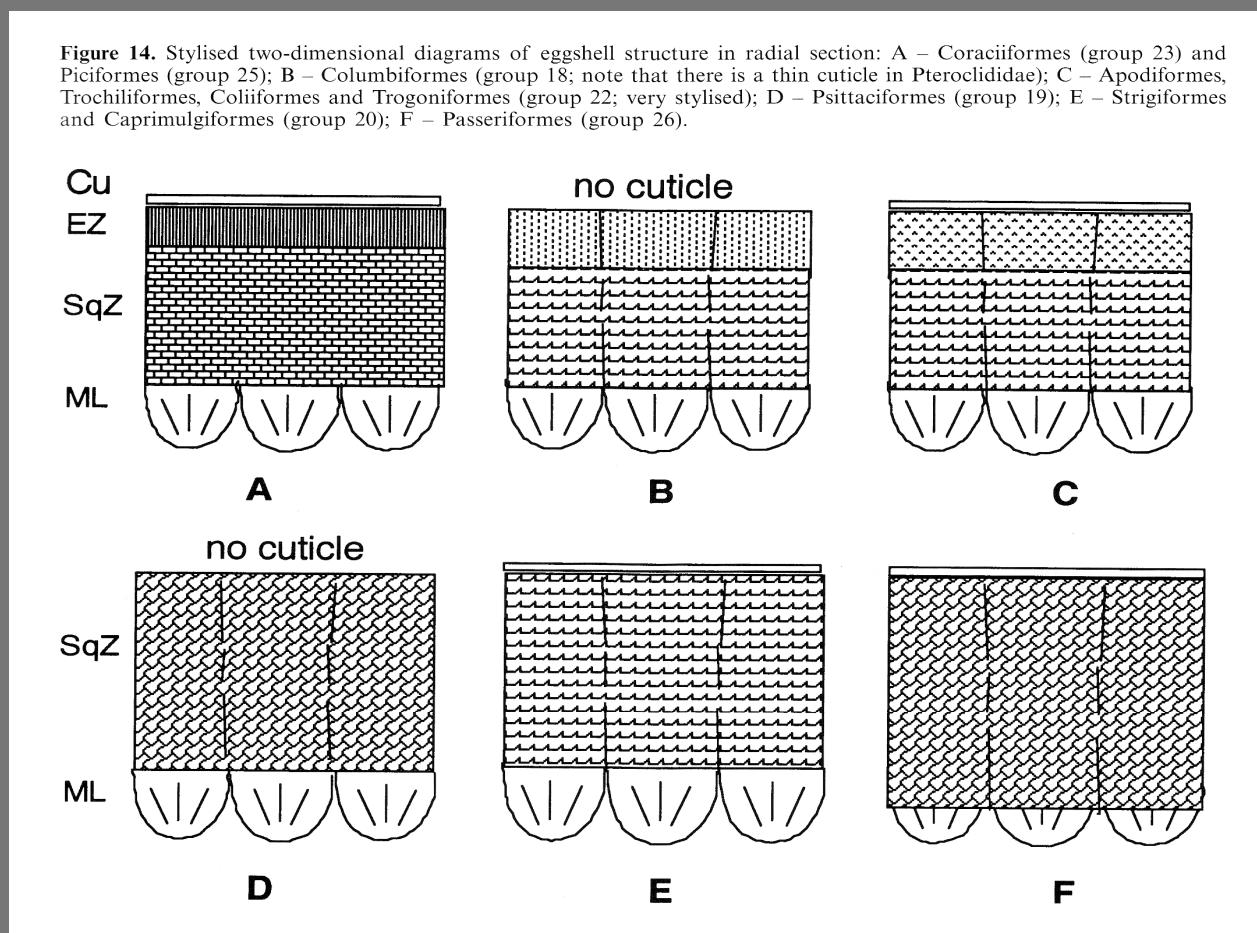
*Particular relation between Gaviidae and Podicipedidae is not supported.
*Particular relation between Podicipedidae and Phoenicopteridae is permissible.



*Accipitridae (+Pandionidae) is a unique taxon in terms of eggshell structure.

MODIFICATIONS OF EGGSHELL STRUCTURE in “forest group” neognaths

Figure 14. Stylised two-dimensional diagrams of eggshell structure in radial section: A – Coraciiformes (group 23) and Piciformes (group 25); B – Columbiformes (group 18; note that there is a thin cuticle in Pteroclidae); C – Apodiformes, Trochiliformes, Coliiformes and Trogoniformes (group 22; very stylised); D – Psittaciformes (group 19); E – Strigiformes and Caprimulgiformes (group 20); F – Passeriformes (group 26).



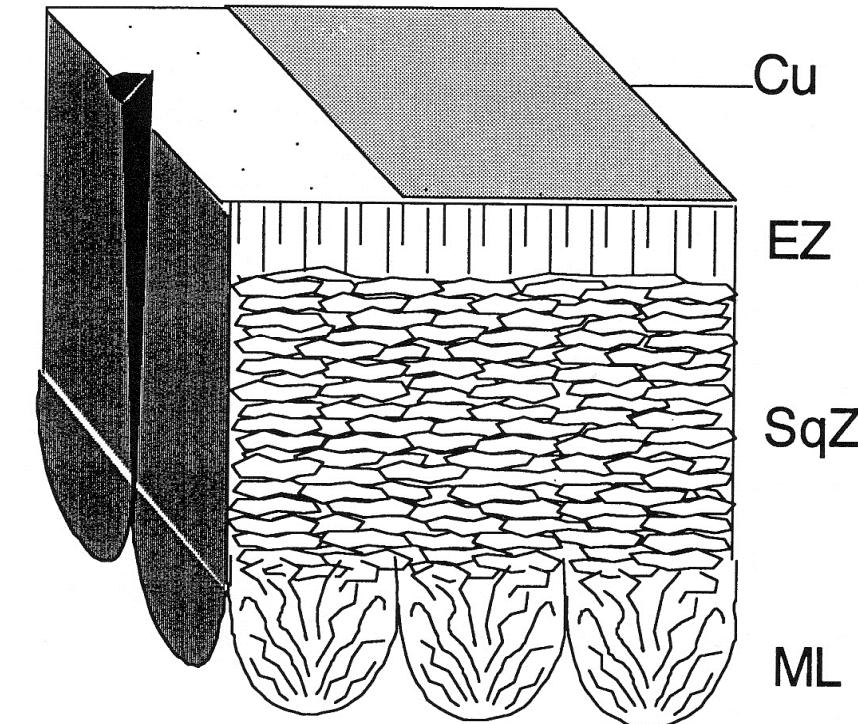
PHYLOGENETIC CONCLUSIONS

- *Relation between Strigiformes and Caprimulgiformes is permissible, as well as their shared relations with Psittaciformes.
- *Relations between Apodiformes, Trochiliformes, Troganiformes and Coliiformes permissible.
- *Relations between Musophagidae, Opistocomidae and Cuculiformes are permissible.
- *Special relation is permissible between Crotaphaginae и Geococcinae.

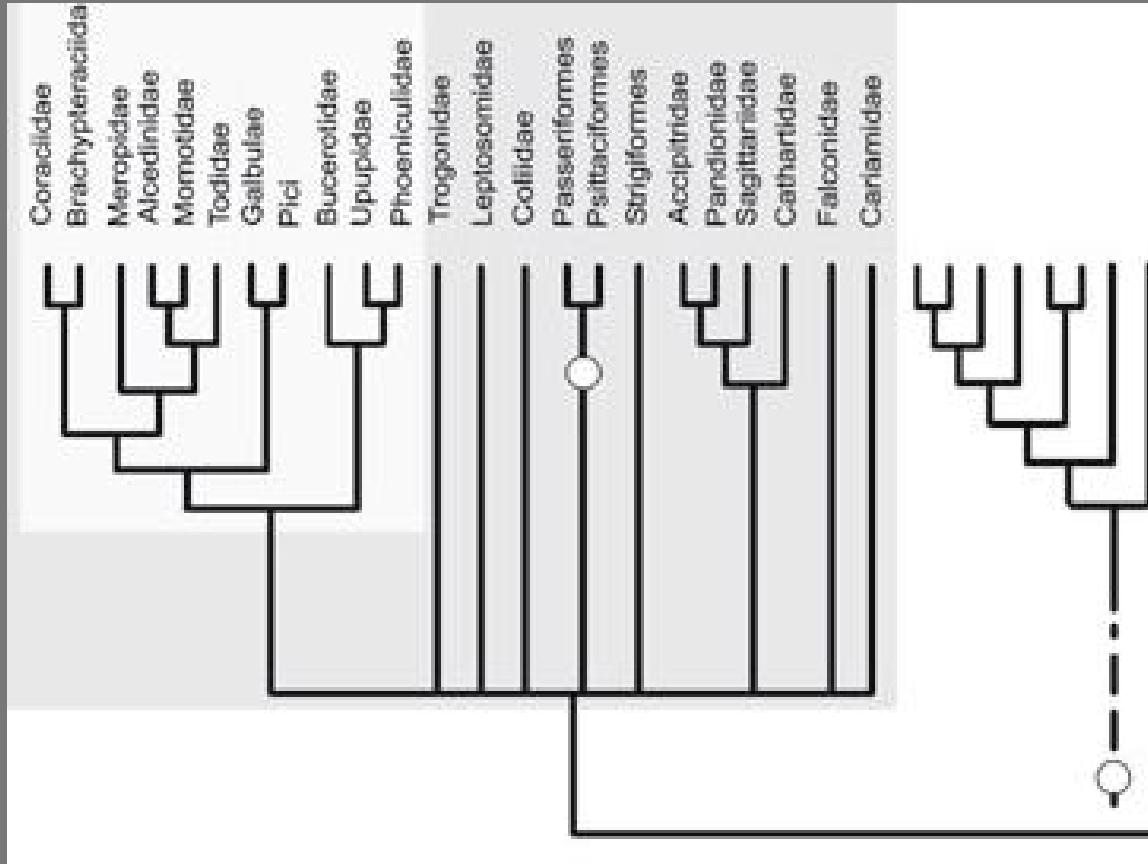
EGGSHELL STRUCTURE IN PICIFORMES AND CORACIIFORMES reveals characters of ratite morphotype

- *Coraciiformes and Piciformes do not reveal particular relations with Passeriformes.
- *Particular relation between Coraciiformes and Piciformes is permissible.

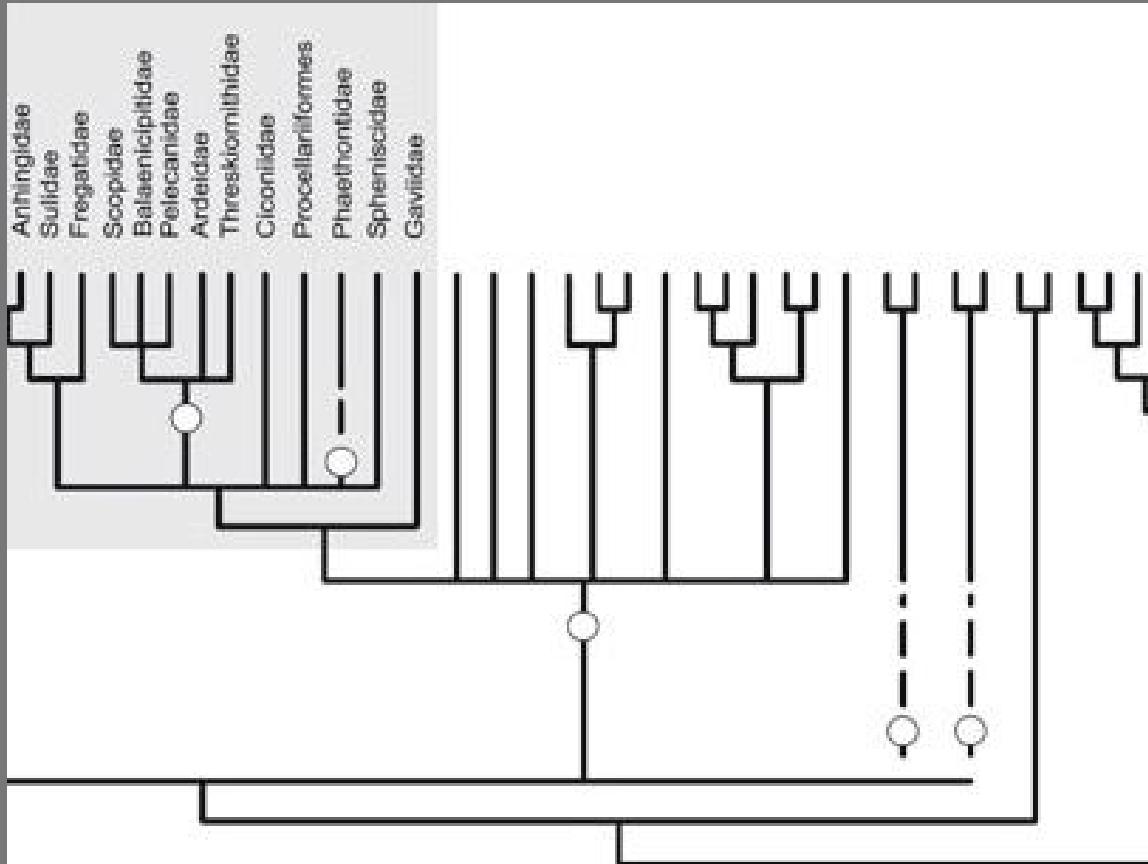
Figure 16. Stylised three-dimensional diagram of eggshell structure in coraciiform birds (group 23).



Для многих семейств характерно сходное «базовое неогнатическое» строение скорлупы (все Gruiformes, Charadriiformes, Lariformes; Falconidae, Cathartidae, Threskiornithidae), не позволяющее сказать что-либо более определенное кроме сомнения в их родстве с теми семействами, у которых выявляется иное «тонкое» строение скорлупы яиц



Gerald Mayr 2010
Summary phylogenetic hypothesis - 2010

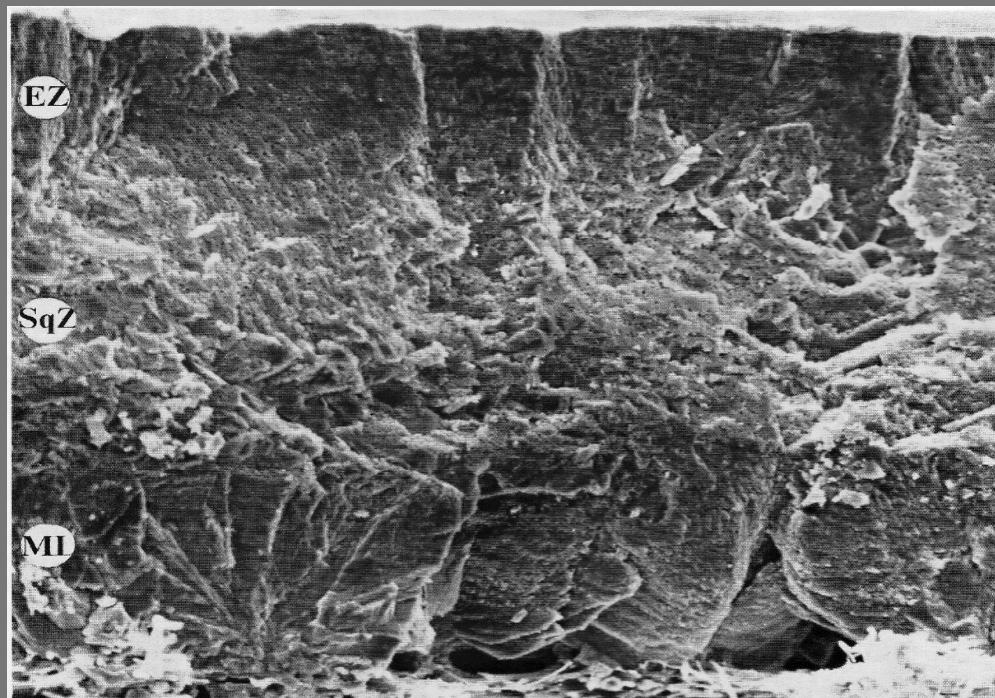


Gerald Mayr 2010
Summary phylogenetic hypothesis – 2010

Phylogeny and macro-taxonomy of birds in terms of eggshell structure

Konstantin Mikhailov

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow
mikhailov@paleo.ru



УДК 568.51576.12(4.013)

К.Е. Михайлов, Е.Н. Курочкин

СКОРЛУПА ЯИЦ ИСКОПАЕМЫХ STRUTHIONIFORMES
ИЗ ПАЛЕАРКТИКИ
И ЕЕ МЕСТО В СИСТЕМЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ
ОБ ЭВОЛЮЦИИ RATITAE

ВВЕДЕНИЕ

После первого описания целого яйца страуса А. Брандтом (Brandt, 1873) из Херсонской области с территории СССР было описано более 30 находок скорлупы яиц страусов из различных местонахождений (Бурчак-Абрамович, 1952, 1953; Бурчак-Абрамович, Конькова, 1967; Рошин, 1962; Иваньев, 1958, 1960 и др.). Большее их число известно с юга Украины (особенно из окрестностей Одессы), Молдавии, Туркмении, Забайкалья, отдельные описаны из Азербайджана, Таджикистана, Киргизии и Казахстана. При этом основным критерием сходства и различия служила толщина скорлупы, измеренная часто на 1—2 фрагментах. Скорлупа яиц и целые яйца страусов известны настолько время с территории Китая, Монголии, Индии (Andersson, 1923; Ян Сунь, 1959; Lowe, 1931; Bidwell, 1910), Венгрии (Kretzoi, 1953, 1952/55), Турции, Северо-Западной Африки (Марокко), Северной Африки (Египет), Южной Африки (Намибия) и с Канарских островов (Sauer, 1966, 1972, 1976; Sauer, Rothe, 1972; Sauer F., Sauer E., 1978). Особое значение имеет скорлупа с о-ва Лансароте (Канарские острова), которую на основе изучения структур поверхности Ф.Заузр и Р. Рот (1972) разделили на 2 типа — струтиоидную и эпиорнитоидную. В дальнейшем скорлупу яиц, напоминающих по своей структуре скорлупу мадагаскарских эпиорнисов, Заузр описал с территории Марокко и Турции (1976, 1979; Sauer F., Sauer E., 1978), Индии и Китая (1972) и обозначил ее как тип "A" — "эпиорнитоидная" скорлупа, в отличие от типа "S" — "струтиоидная" скорлупа. Вместе с этим он выделил "проблематичную" скорлупу, которую за неимением достаточного материала не отнес ни к типу "A", ни к типу "S" и рассматривал ее как "промежуточный" тип, связующий типы "A" и "S". Тогда встал вопрос о возможности существования эпиорнисов, достоверно известных лишь из плейстоцена Мадагаскара, в миоцене и плиоцене Евразии (?). Не исключал Заузр и возможности принадлежности скорлупы типа "A" настоящим страусам — Struthionidae. Работы Заузра составили целый этап в изучении скорлупы яиц бескилевых птиц.

В настоящей работе рассматривается вопрос о возможности таксономической интерпретации морфоструктурных особенностей поровых комплексов скорлупы яиц бескилевых птиц, анализируется зоогеография и стратиграфия находок скорлупы яиц бескилевых преимущественно из неогена Азии и рассматриваются пути исторического развития азиатских страусов. В следующей статье К.Е. Михайлова (см. наст. сб.) рассматривается скорлупа яиц страусов из плиоцена и сарматы Украины и Молдавии, что позволило сопоставить материалы по скорлупе яиц азиатских и восточноевропейских плиоценовых страусов и усовершенствовать типификацию скорлупы яиц бескилевых птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами изучена обширная коллекция скорлупы яиц бескилевых птиц из миоцена, плиоцена и плейстоцена Монголии и СССР, собранная в разные годы Советско-Монгольскими палеонтологической и геологической экспедициями, экспедициями Палеонтологического института АН СССР (ПИН) в Туркмении

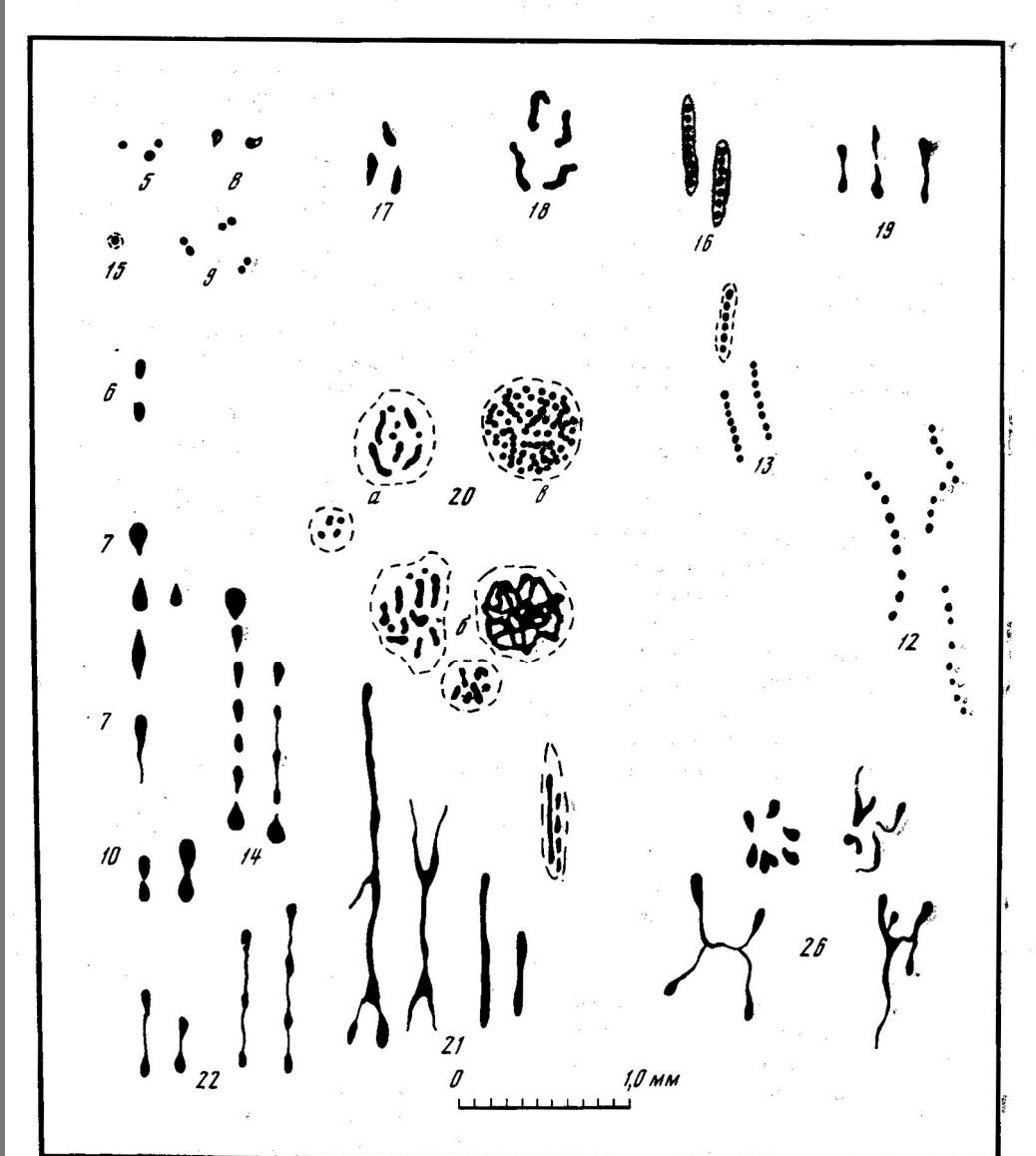
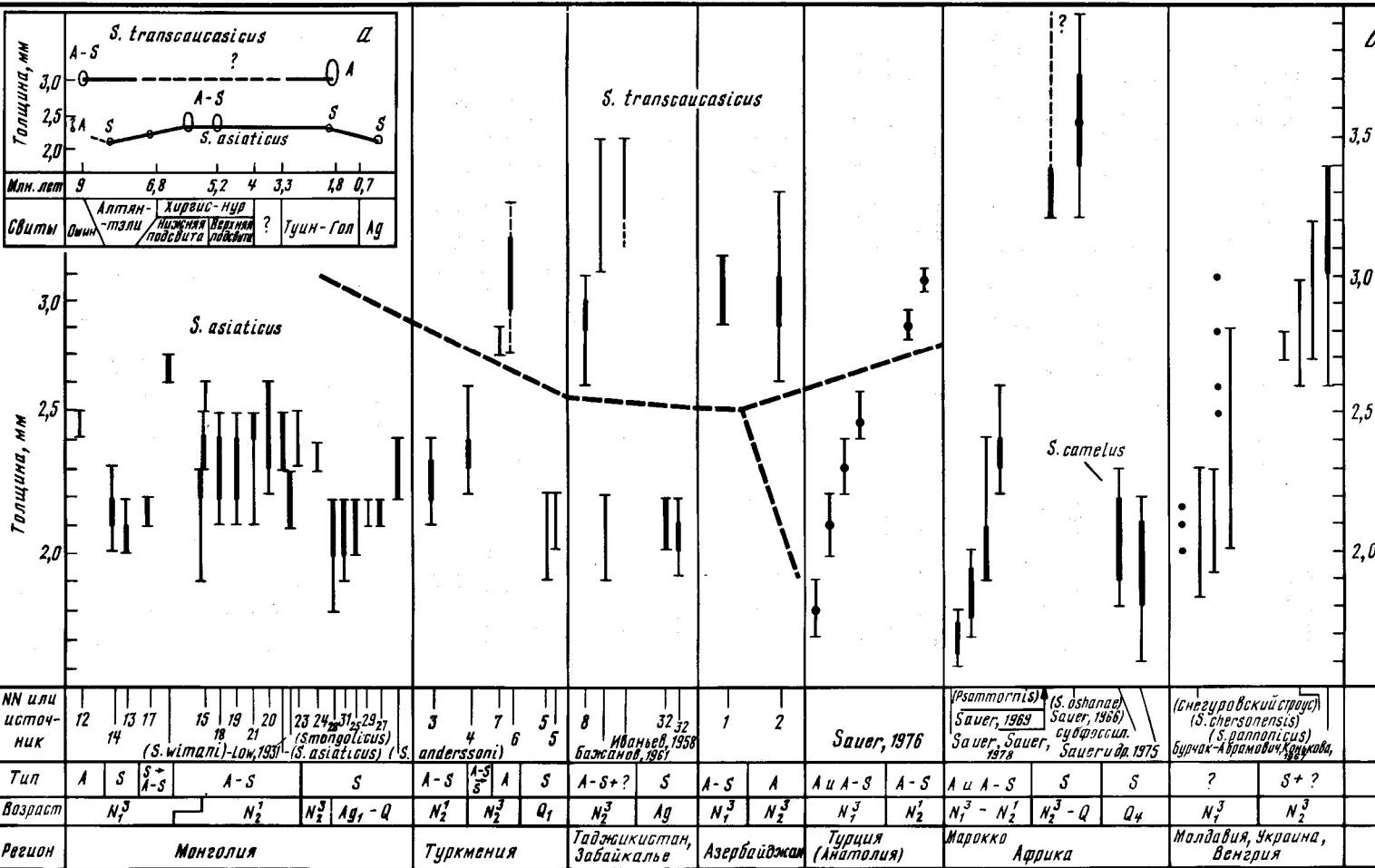
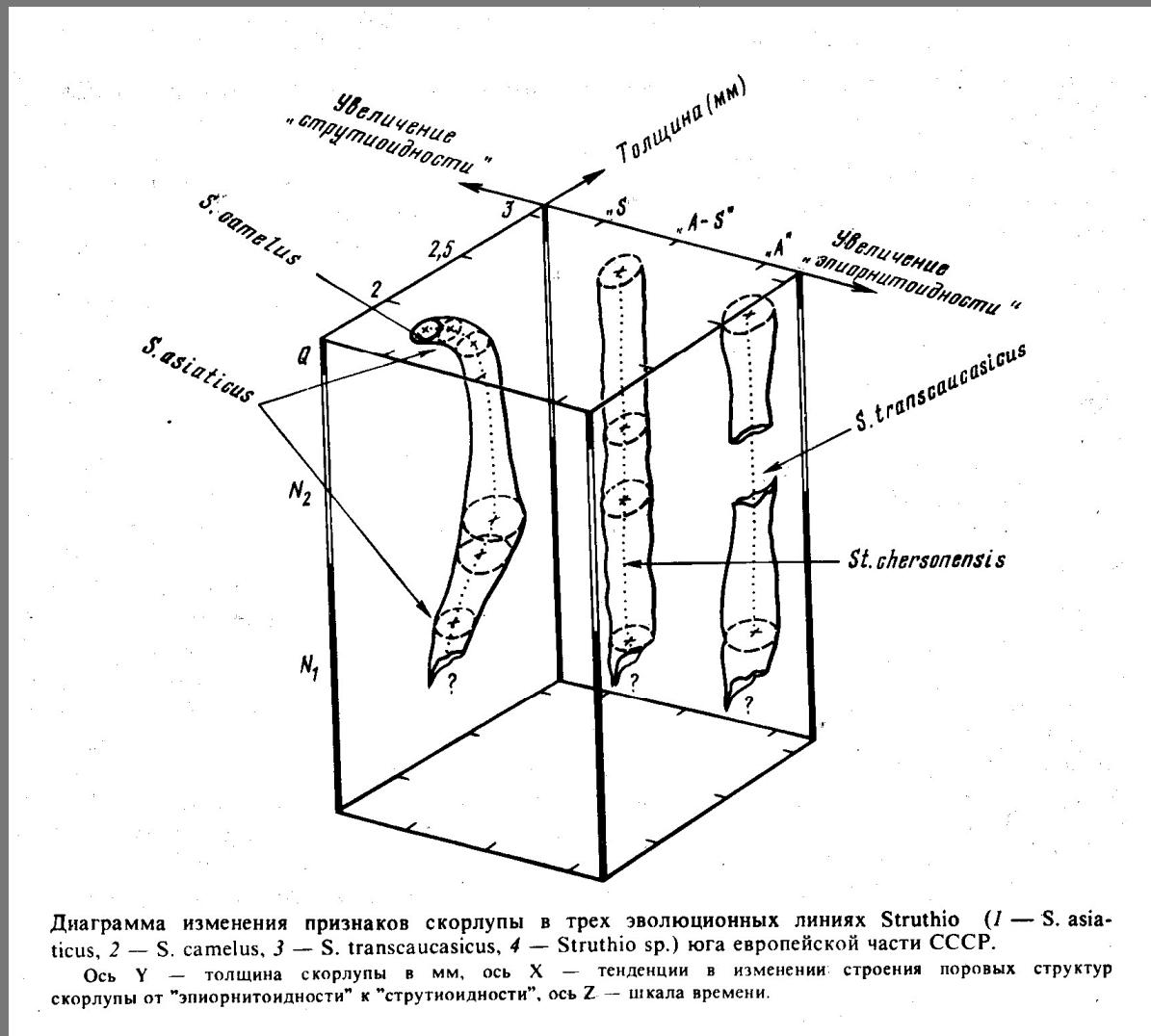


Рис. 2. Признаки поровых структур скорлупы яиц бескилевых птиц: форма пор и различные депрессии на поверхности скорлупы. Признак 20:

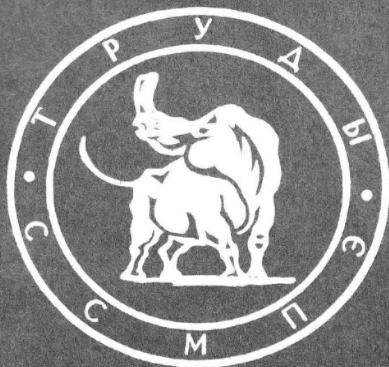
a — ископаемые страусы и субфоссильная скорлупа *S. camelus*; современные подвиды *S. camelus*: *b* — *S. c. australis*, *S. c. massaicus*, *B* — *S. c. molybdophanes*

Номера признаков на рисунке соответствуют таковым в тексте при описании признаков группы II, III.





ISSN 0320-2305



ИСКОПАЕМЫЕ РЕПТИЛИИ И ПТИЦЫ МОНГОЛИИ