

ARKive
www.arkive.org

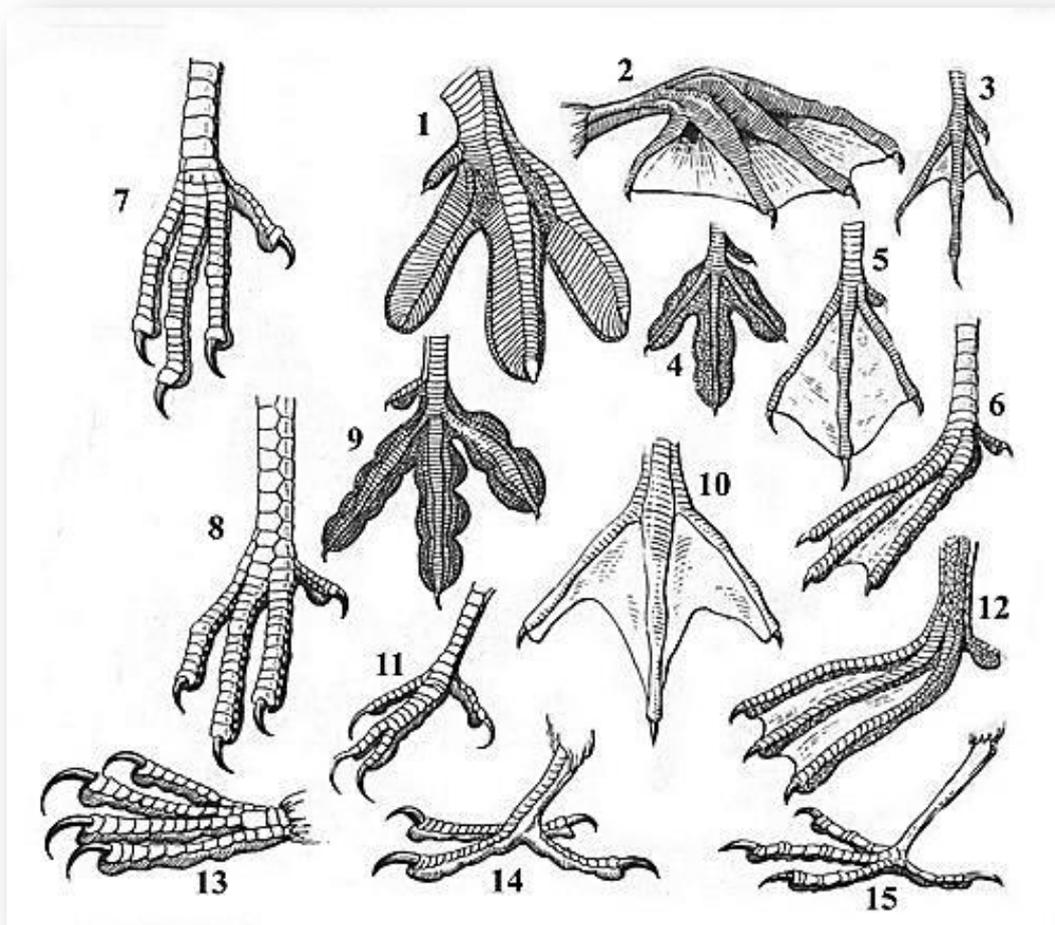


© Michael Nolan / SplashdownDirect.com

РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ СТОПЫ ПТИЦ

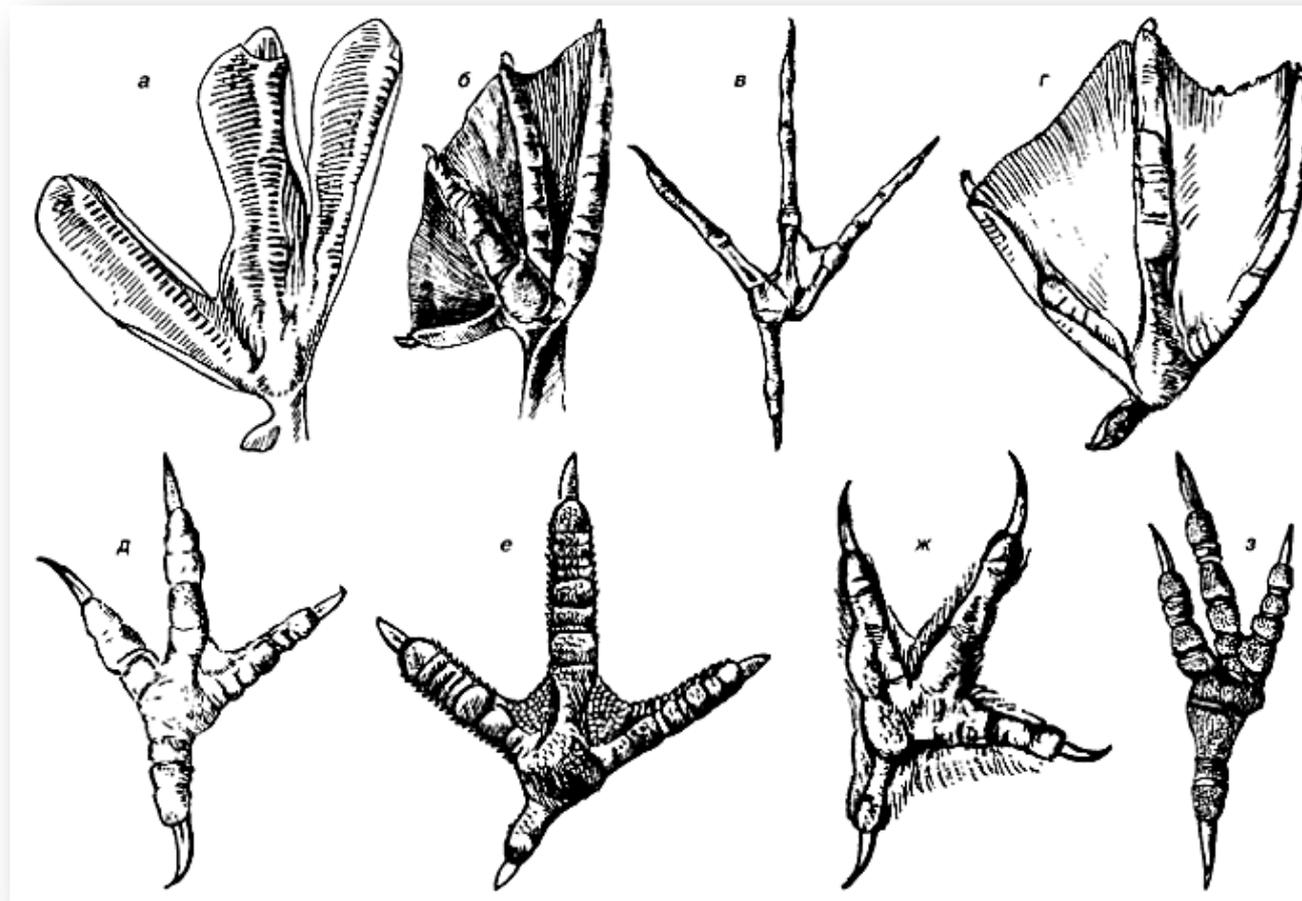
Никита Зеленков
ПИН РАН

Морфологический семинар
Кафедра зоологии позвоночных
Биологический факультет МГУ
31 октября 2013 г.



- 1 – поганка
- 2 – баклан
- 3 – крачка
- 4 – плавунчик (кулик)
- 5 – обыкновенная чайка
- 6 – сизая чайка
- 7 – голубь
- 8 – серая куропатка
- 9 – лысуха
- 10 – шилоклювка
- 11 – зимородок
- 12 – гагара
- 13 – стриж
- 14 – дятел
- 15 – дрозд

Современных птиц (Neornithes) отличает от других позвоночных уникальное разнообразие типов строения стопы – этот хорошо известный феномен обычно не обсуждается в контексте глобальной эволюции птиц. Только Курочкин и Богданович (2008а, б; Kurochkin, Bogdanovich, 2010; Богданович, 2013) отметили, что формирование птичьей анизодактильной стопы (с развернутым назад первым пальцем) произошло рано в филогенетической линии веерохвостых птиц, в то время как у энантиорнисовых птиц разворот первого пальца был неполный, а у археоптерикса и тероподных динозавров этот разворот и вовсе не произошел.



Традиционно первичной для птиц считается анизодактильная стопа, в которой первый палец (самый внутренний) повернут назад.

Анизодактильная стопа широко распространена у современных птиц и встречается во многих группах.

У наземных и околоводных птиц (традиционно помещаемых в основание филогенетического ствола Neornithes) стопа устроена довольно однообразно. По сути, все возможные вариации сводятся к наличию или отсутствию первого пальца.



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 I-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.

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 568.2(591.174)

К ПРОБЛЕМЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛЕТА ПТИЦ: КОМПРОМИССНЫЙ И СИСТЕМНЫЙ ПОДХОДЫ

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

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

E-mail: enkur@paleo.ru

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

E-mail: ibogdanovich@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.03.2007 г.

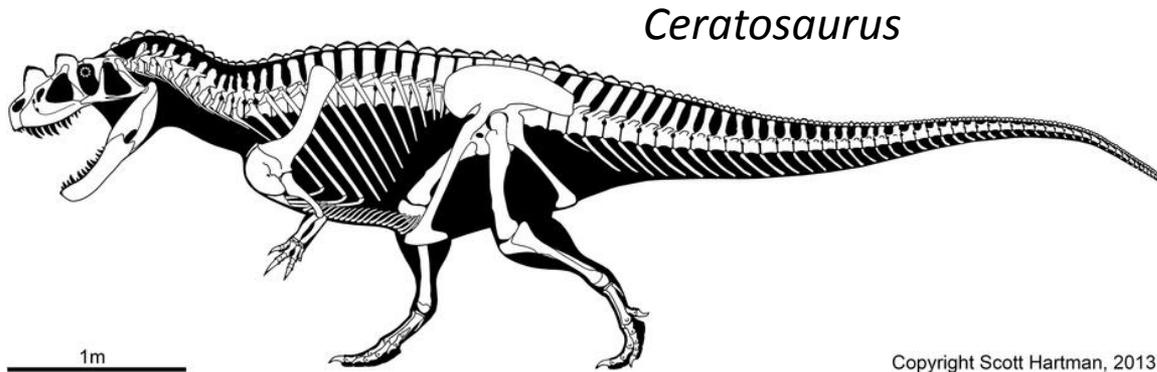
На основе эволюционно-морфологического анализа передних и задних конечностей современных и ископаемых птиц предлагается эволюционный сценарий новой компромиссной гипотезы происхождения полета у птиц и тероподных динозавров. Ключевыми адаптациями для обретения полета послужили бипедальность и универсальная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

И.А. Богданович (2000) предположил, что анизодактильная стопа предков птиц обеспечивала им дополнительную опору и позволила разгрузить хвост.

Освобожденный от опорной функции, хвост редуцировался.

Эта мысль также развивалась в работе Курочкина и Богдановича (2008).

Помимо опорной функции, анизодактильная стопа обеспечила птицам также способность к обхватыванию ветвей, что позволило им освоить древесный образ жизни уже на ранних стадиях своей эволюции.

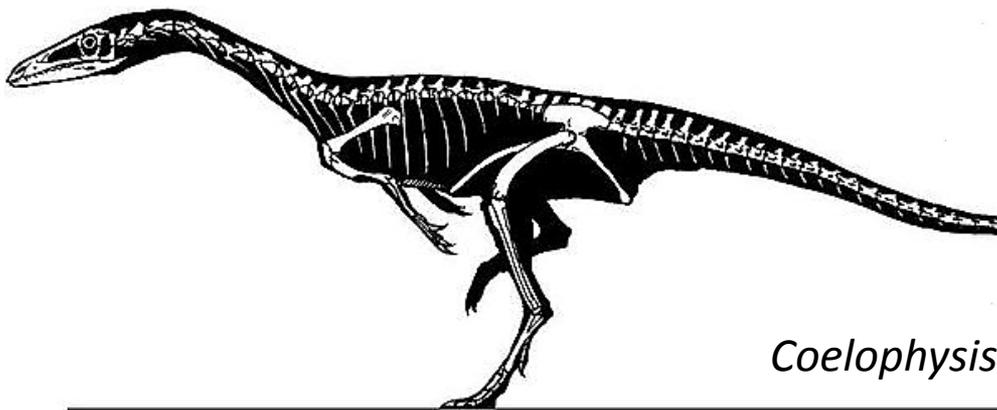


Ceratosaurus

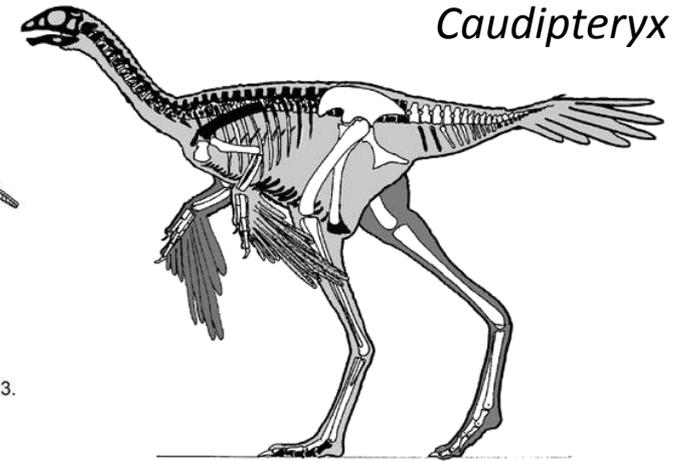
Copyright Scott Hartman, 2013.

Тероподы с “анизодактильной” лапой имеют полноценный хвост.

Уже для ранних теропод хвост не реконструируется как опора.

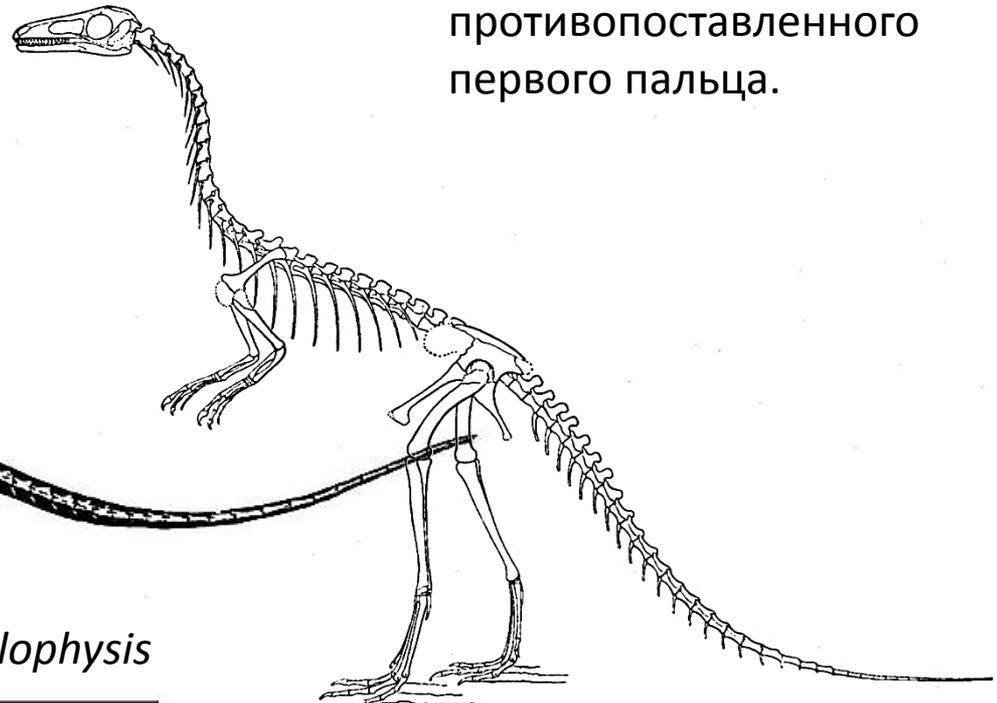


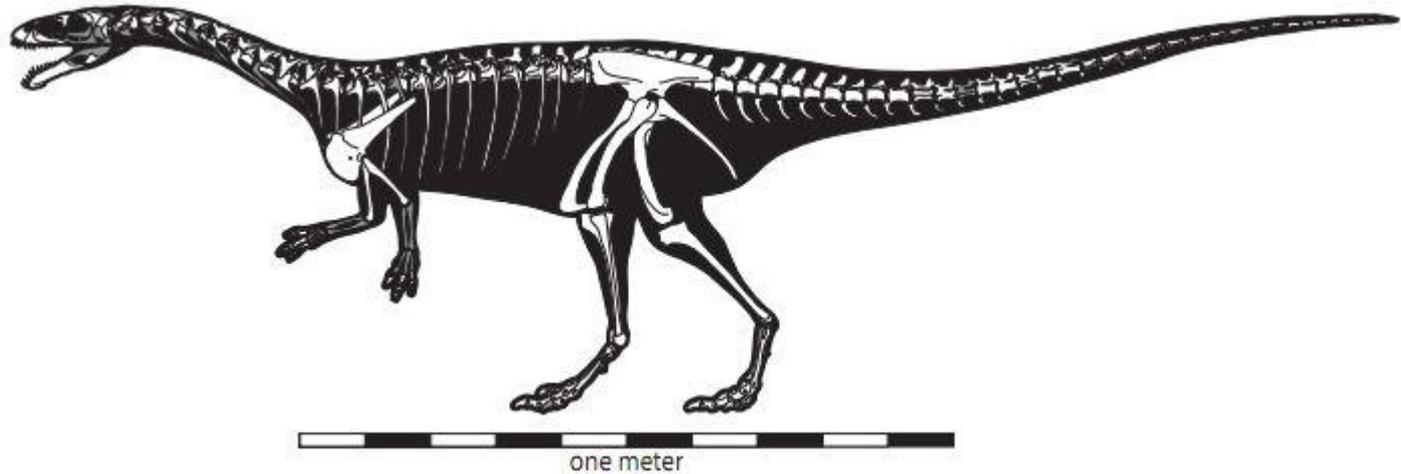
Coelophysis



Caudipteryx

Короткохвостые тероподы не имеют противопоставленного первого пальца.

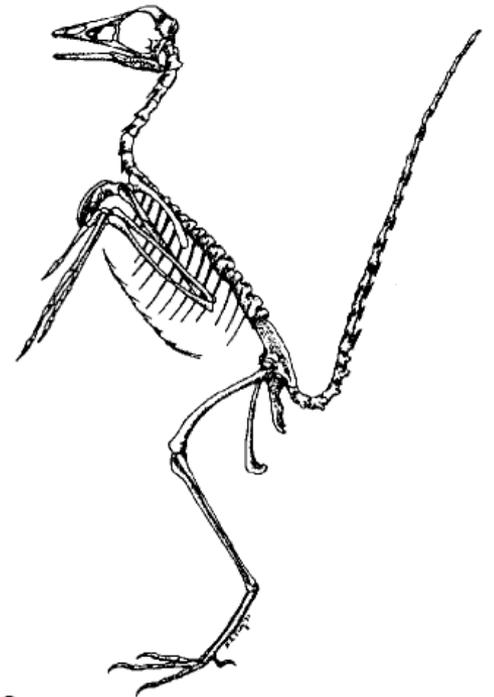




Masiakasaurus

Развернутый назад первый палец будет способствовать равновесию только при вертикальной ориентации тела животного.

Доказательств такой ориентации тела для теропод у нас пока нет.



^с
Archaeopteryx, реконструкция
Л. Мартина (Martin, 1987)

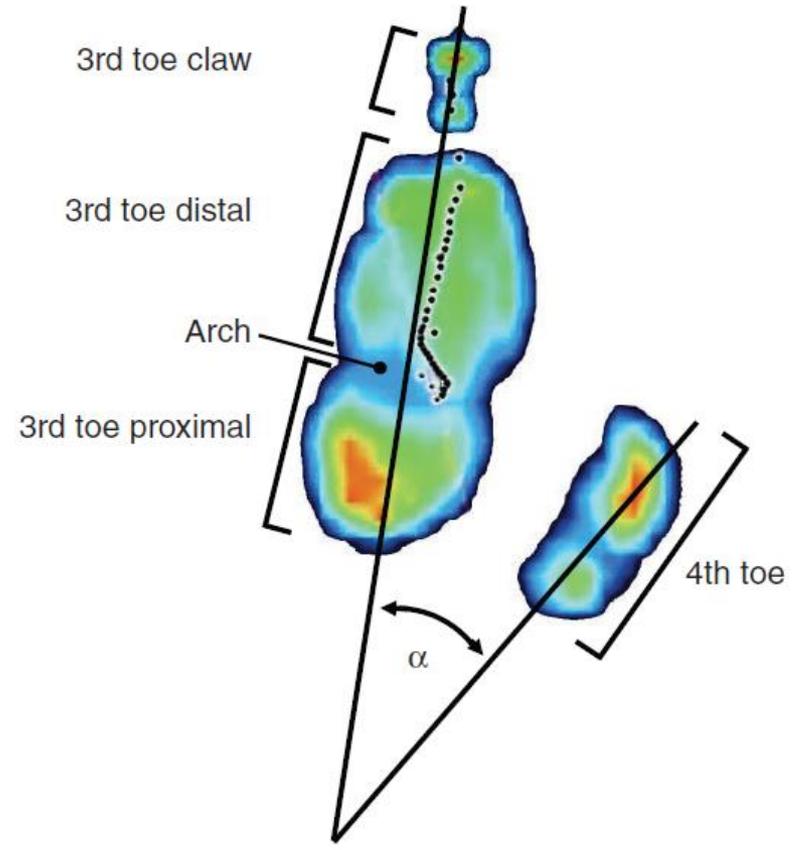
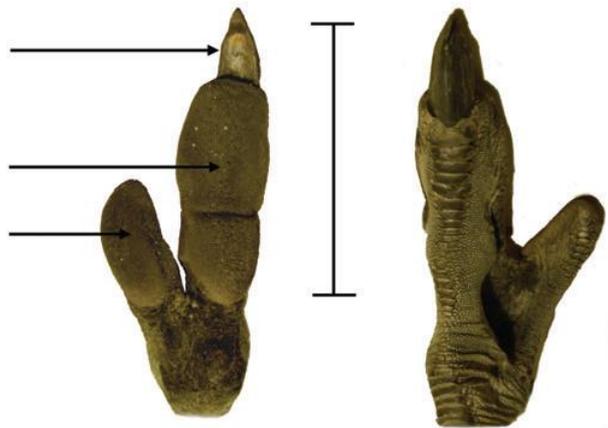
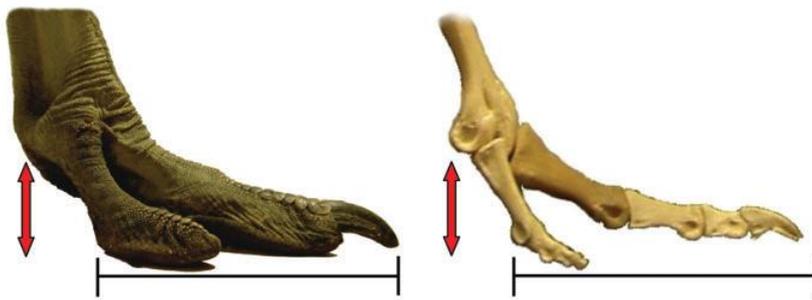


И все же такая схема не выглядит совсем уж невероятной.



Но это не значит, что у цапель вертикальная спина.

Это значит, что цапли могут комфортно находиться в этой позе благодаря морфологии стопы.



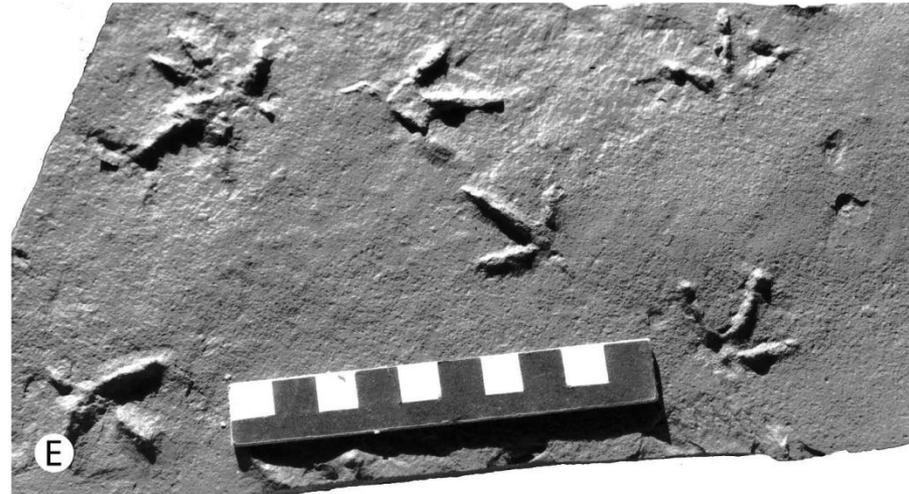
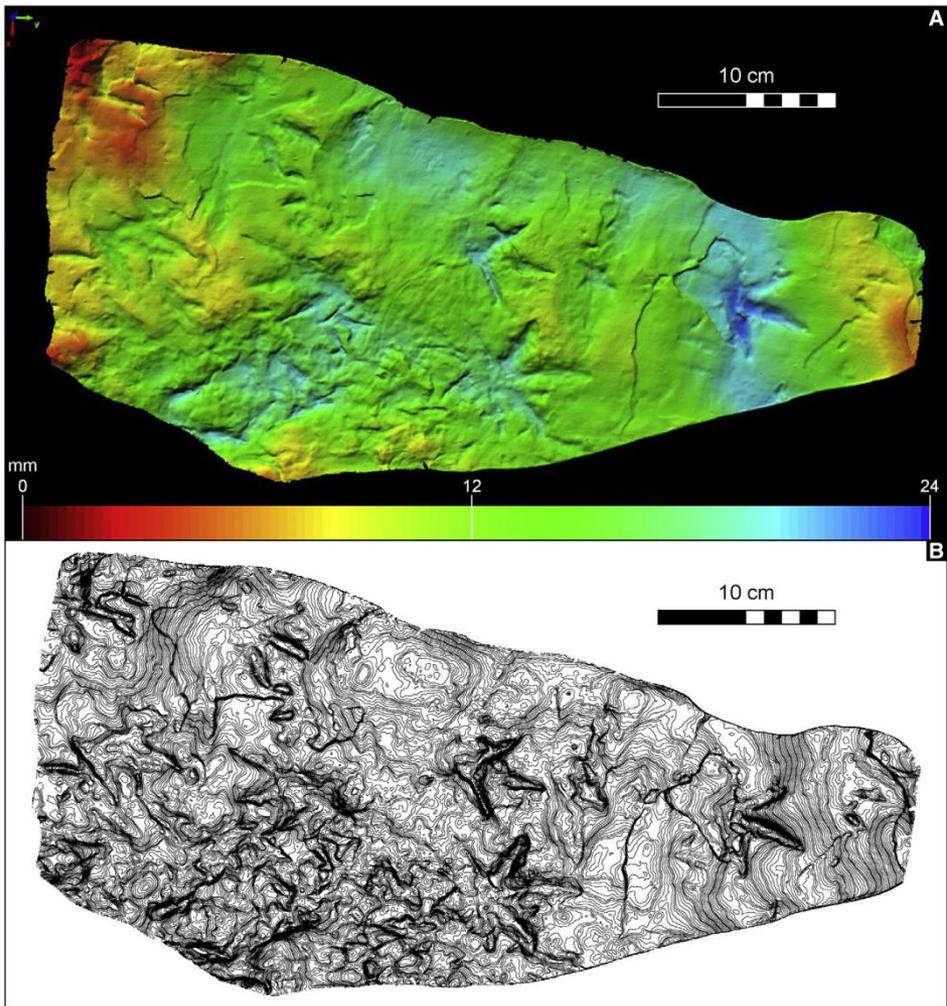
Но все же для успешной бипедальной локомоции нет необходимости в развороте первого пальца. Многие наземные птицы либо утрачивают его, либо он у них не участвует в локомоции.

Слева: лапа страуса.

Справа: распределение нагрузки при локомоции страуса (красным – наибольшая).

Из: Schaller et al., 2011





«Триассовые» следы птиц, на которые ссылался Е.Н. Курочкин – теперь показан их эоценовый возраст.

BRIEF COMMUNICATIONS ARISING

A Late Eocene date for Late Triassic bird tracks

ARISING FROM R. N. Melchor, S. De Valais & J. F. Genise *Nature* 417, 936–938 (2002)

Bird-like tracks from northwest Argentina have been reported as being of Late Triassic age¹. They were attributed to an unknown group of theropods showing some avian characters. However, we believe that these tracks are of Late Eocene age on the basis of a new weighted

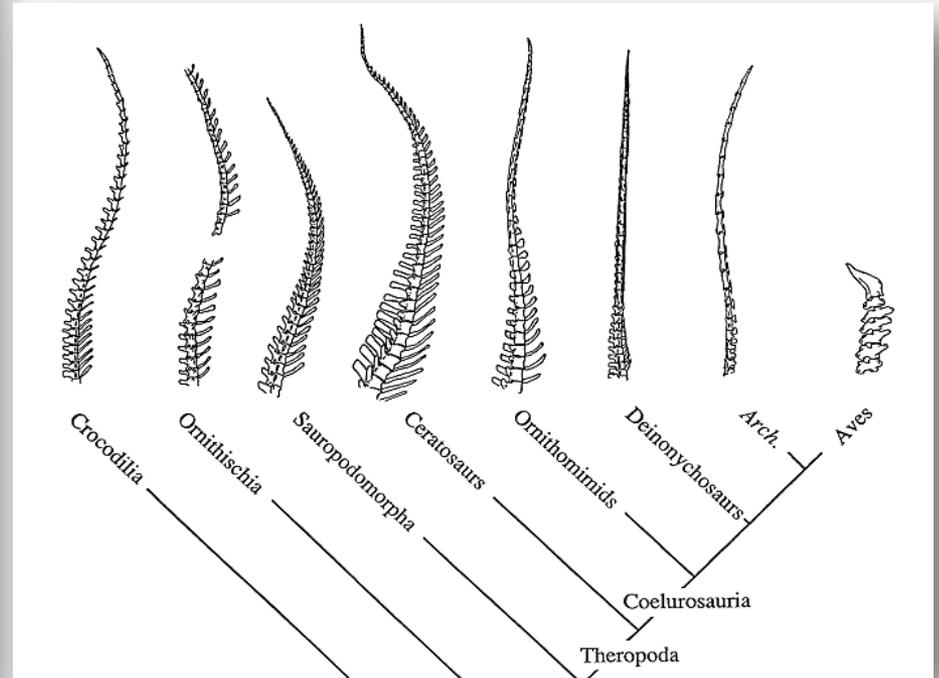
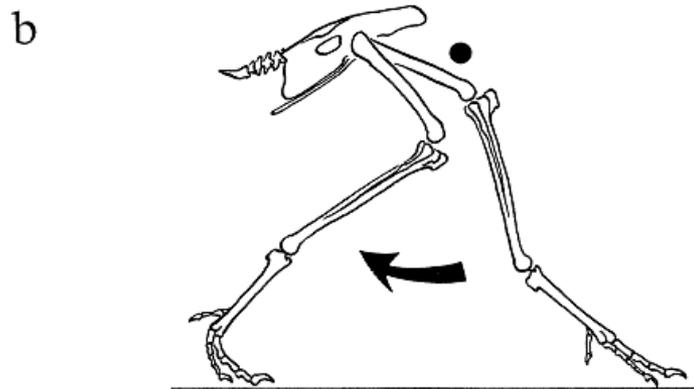
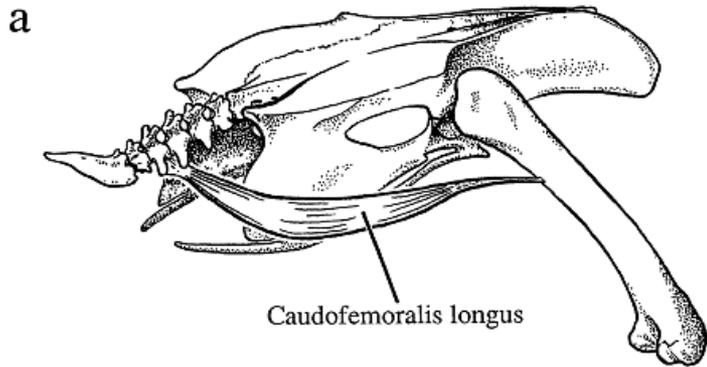
Therefore, we suggest that the maximum age for the bird tracks of the Laguna Brava Formation of northwest Argentina (including *G. dominguensis*) is Late Eocene (Bartonian/Priabonian²), and matches the known fossil record of birds. Recent studies^{3,4} documenting possible

Древнейшие птичьи следы –
 среднеюрская формация Guettioua
 (Марокко); батский ярус, более, чем 15
 млн. л. ранее *Archaeopteryx*



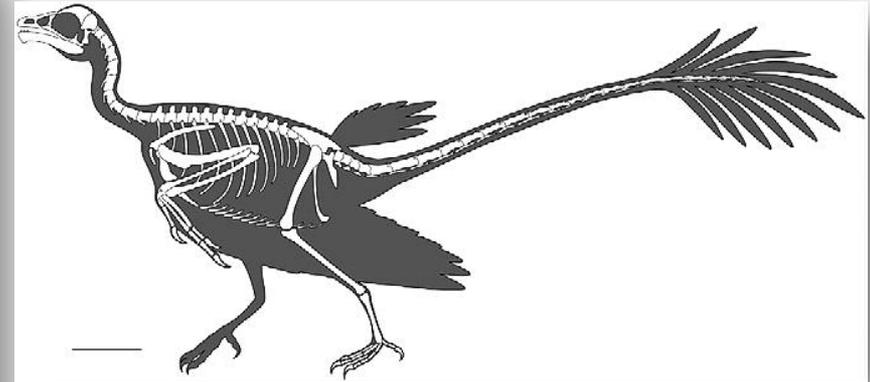
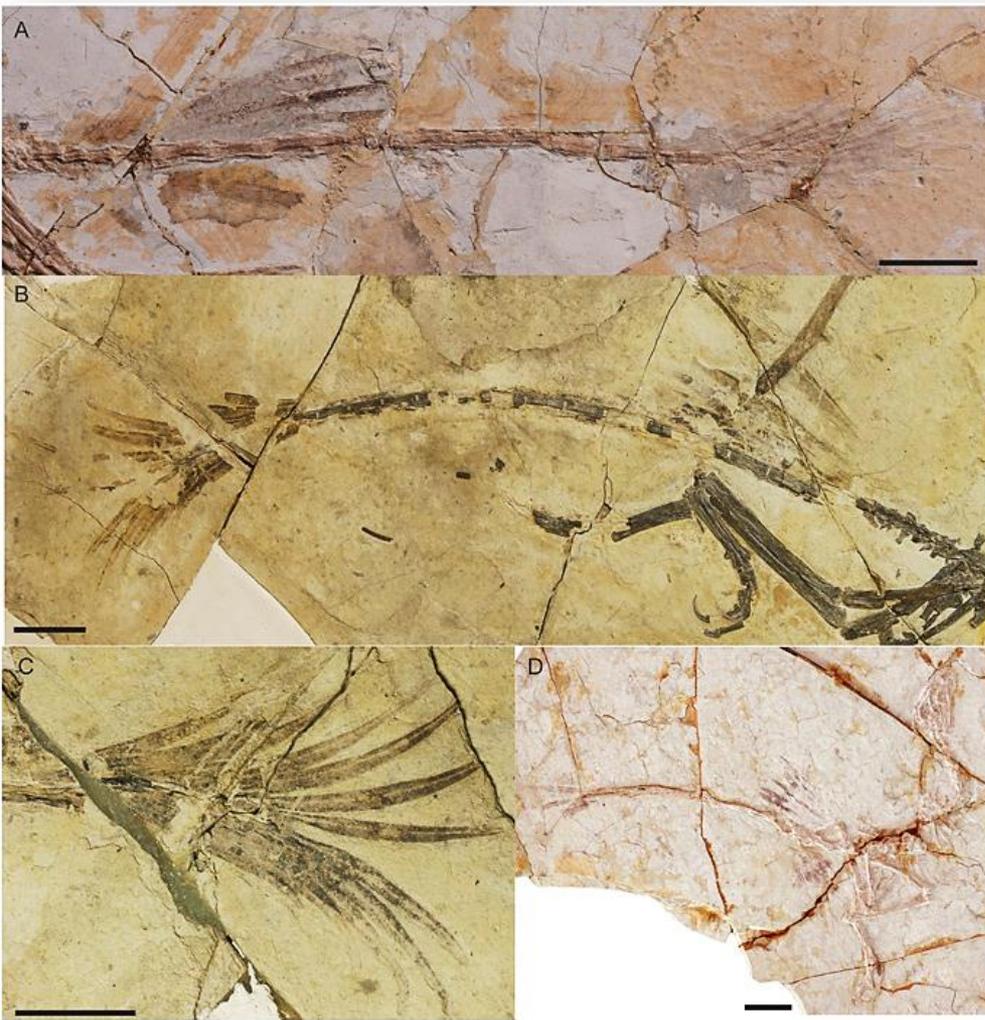
**Следы птиц и хищных
динозавров обычно
хорошо различимы.**





С. Гэйтси (Gatesy, 1990), напротив, считает, что редукция хвоста вызвана редукцией каудофеморального мускула – основного ретрактора бедренной кости у рептилий.

Горизонтальное положение бедра, характерное для птиц, делает невыгодной ретракцию с помощью каудофеморального мускула, который редуцируется вместе с хвостом. У близких птицам манирапторных динозавров хвостовые позвонки не несут следов крепления мощной мускулатуры.



Unique caudal plumage of *Jeholornis* and complex tail evolution in early birds

Jingmai O'Connor^{a,1}, Xiaoli Wang^{b,c}, Corwin Sullivan^a, Xiaoting Zheng^{b,c}, Pablo Tubaro^d, Xiaomei Zhang^f, and Zhonghe Zhou^{a,1}

^aKey Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China; ^bInstitute of Geology and Paleontology, Linyi University, Linyi City, Shandong 276005, China; ^cShandong Tianyu Museum of Nature, Pingyi, Shandong 273300, China; and ^dDivision Ornitología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia," Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, C1405DJR Buenos Aires, Argentina

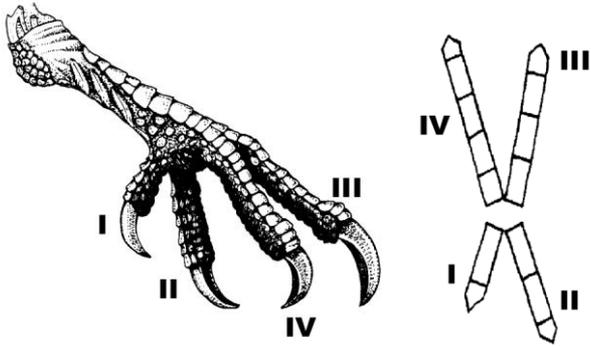
Contributed by Zhonghe Zhou, September 12, 2013 (sent for review July 2, 2013)

The Early Cretaceous bird *Jeholornis* was previously only known to have a distally restricted ornamental frond of tail feathers. We describe a previously unrecognized fan-shaped tract of feathers situated dorsal to the proximal caudal vertebrae. The position and morphology of these feathers is reminiscent of the specialized upper tail coverts observed in males of some sexually dimorphic neornithines. As in the neornithine tail, the unique "two-tail" plumage in *Jeholornis* probably evolved as the result of complex interactions between natural and sexual selective pressures and served both aerodynamic and ornamental functions. We suggest that the proximal fan would have helped to streamline the body and reduce drag whereas the distal frond was primarily ornamental. *Jeholornis* reveals that tail evolution was complex and not a simple progression from frond to fan.

lift, and thus were interpreted as ornamental (8). Here, we present a more complete description of the caudal plumage of *Jeholornis* based on a revised study of SDM 20090109 and several other published and unpublished specimens (Table 1), some of which preserve a previously undocumented pteryla (feather tract) on the proximal tail. The new specimens indicate a previously unrecognized degree of diversity in the tail plumage configurations of Mesozoic birds and demonstrate that tail evolution did not follow a simple path from the "frond-like" arrangement seen in *Archaeopteryx* and some derived nonavian theropods to the "fan-like" arrangement seen in ornithuromorphs. We describe the complete tail of *Jeholornis*, consider its possible functions, and discuss trends in tail evolution in both Mesozoic and living birds.

В связи с этим интересно недавнее (O'Connor et al., 2013) открытие у примитивных раннемеловых птиц *Jeholornis* двух хвостов. Проксимальный – на месте верхних кроющих хвоста, а дистальный – на кончике. Аэродинамические расчеты показывают, что проксимальный хвост создавал подъемную силу, а дистальный мог служить для демонстраций.

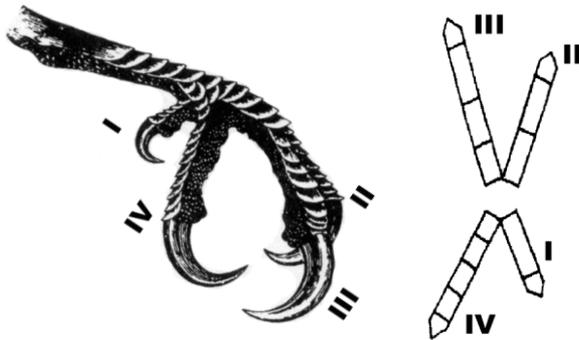
РАЗНООБРАЗИЕ СТРОЕНИЯ СТОПЫ У ЛЕСНЫХ ПТИЦ



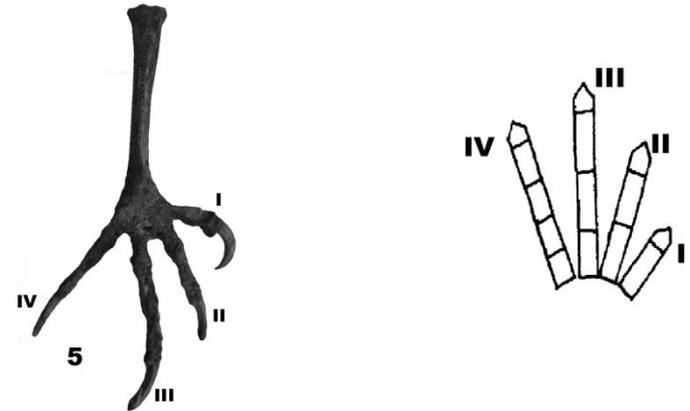
Гетеродактильная стопа
трогонов (из: Зиновьев, 2010)



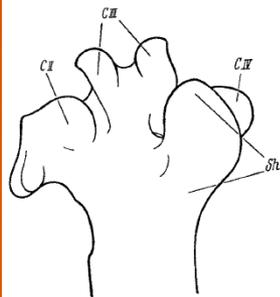
Широко распространенная среди лесных
птиц анизодактильная стопа.



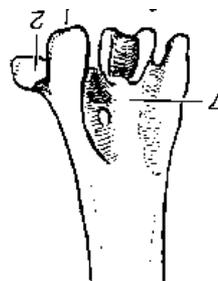
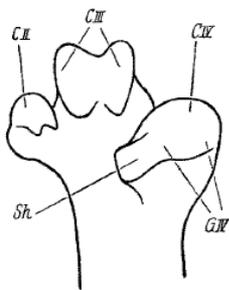
Зигодактильная стопа
дятлообразных

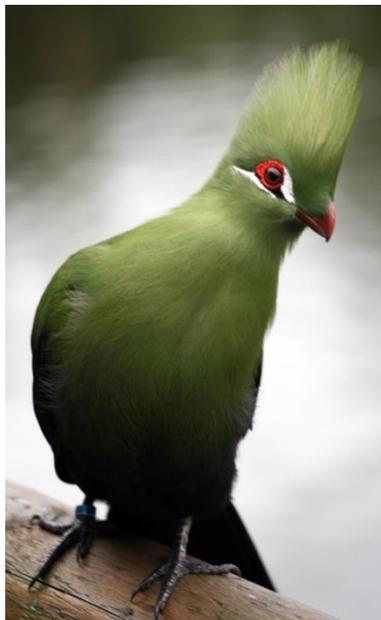


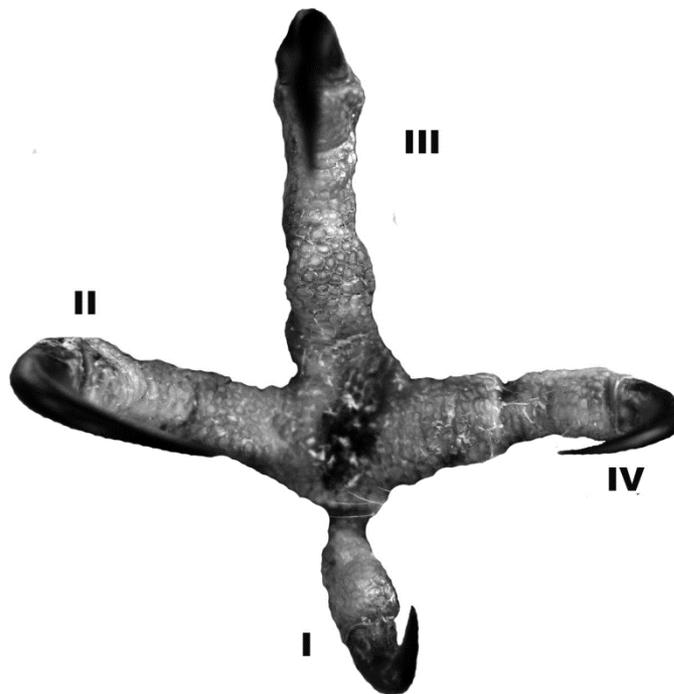
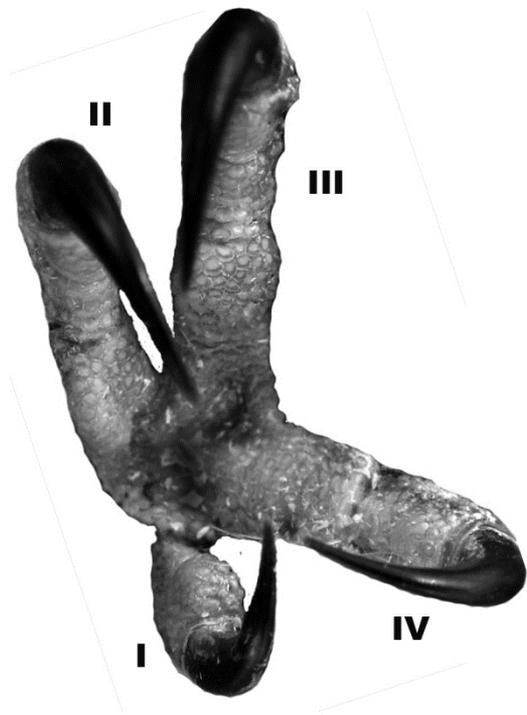
Пампродактильная (вариодактильная)
стопа птиц-мышей и пампродактильная
стопа стрижей



**Внешне одинаковая
зигодактильная стопа
у современных птиц
возникла независимо
три (или даже 4) раза:
попугаи, кукушки,
дятлообразные и
(скорее всего,
независимо) Galbulidae**



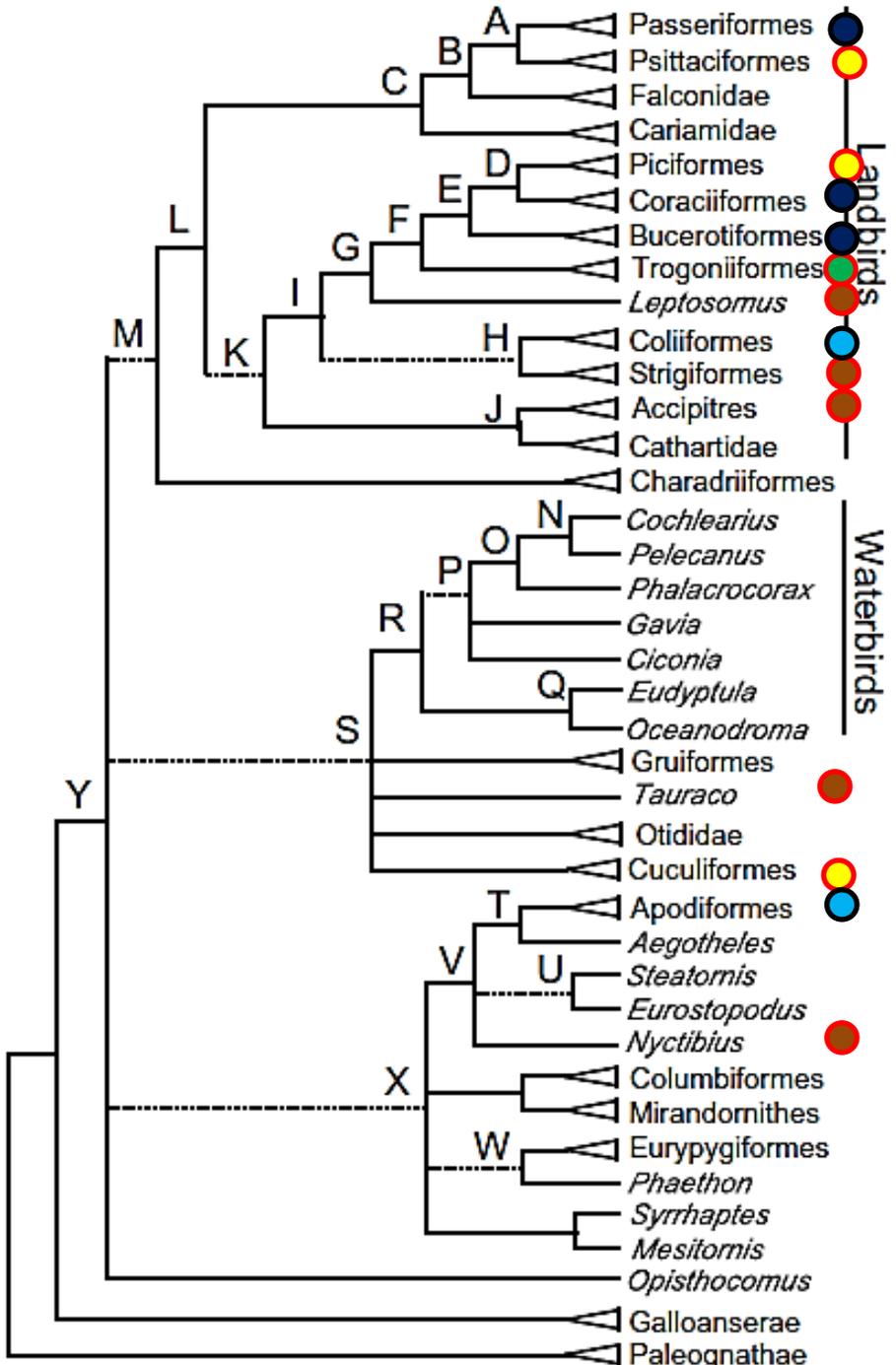




Семизигодактильная стопа мохноногого сыча:

В крайне развернутом положении IV пальца стопа фактически зигодактильная.

В переднем (боковом) положении и при отведении II пальца - стопа близка к анизодактильной.



Синдактильная лапа зимородка

- зигодактильная
- Семи-зигодактильная
- Гетеродактильная
- Пампродактильная
- Синдактильная

Множественное возникновение различных типов стопы в разных группах птиц, очевидно, не случайно.

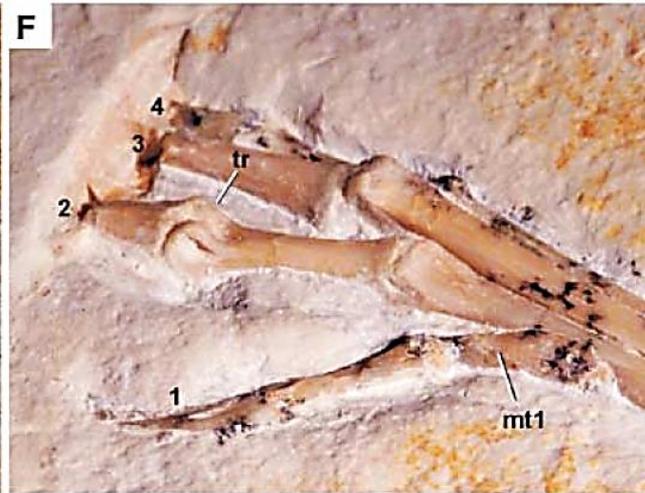
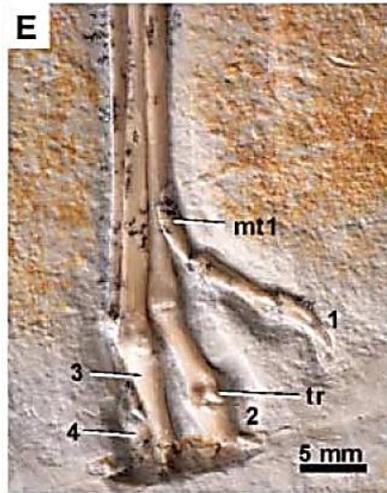
Неоднозначность строения стопы Archaeopteryx



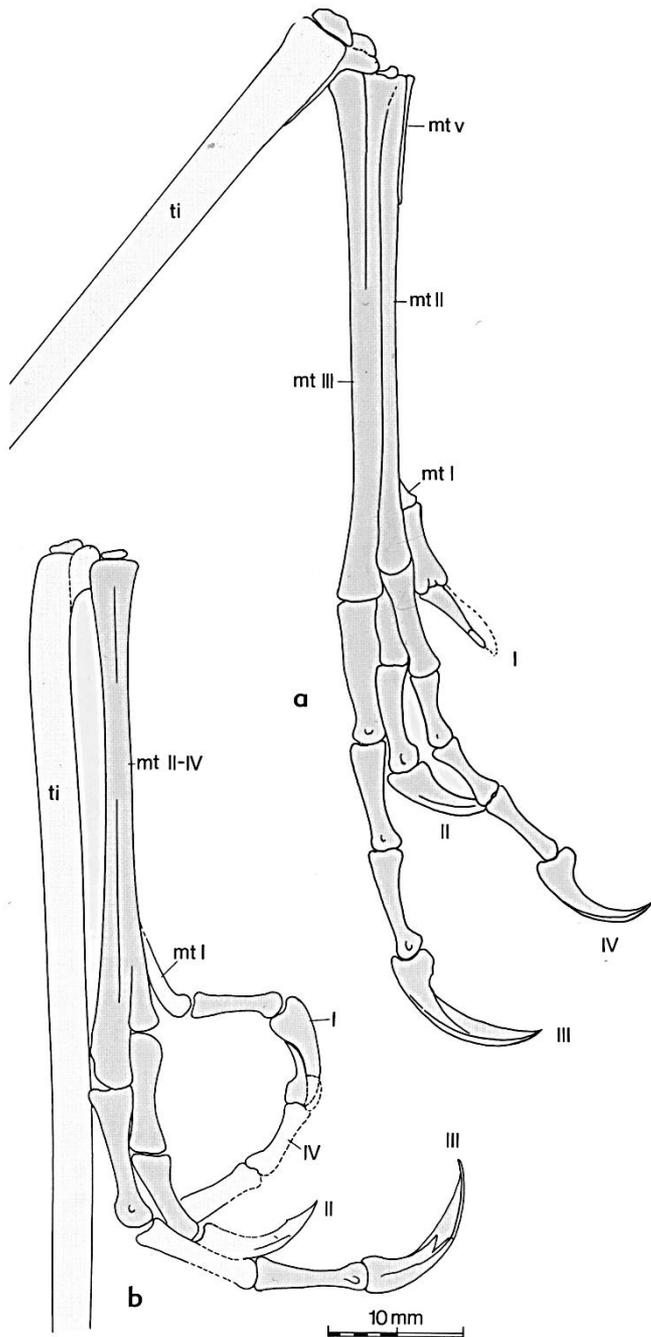
Лондонский экземпляр.



Берлинский экземпляр



Термополисский экземпляр.



Нет противопоставленного I пальца:

Mayr et al., 2005, 2007; Курочкин,
Богданович, 2008; Зиновьев, 2010

Мюнхенский экземпляр.

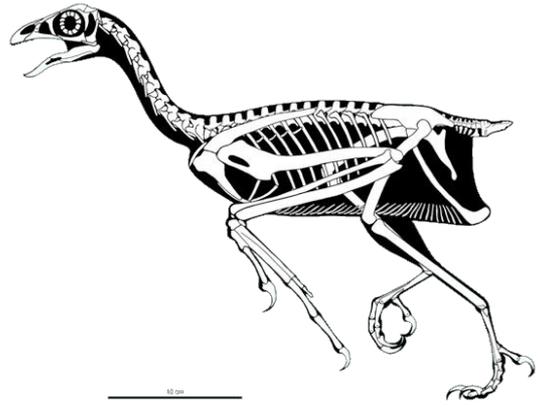
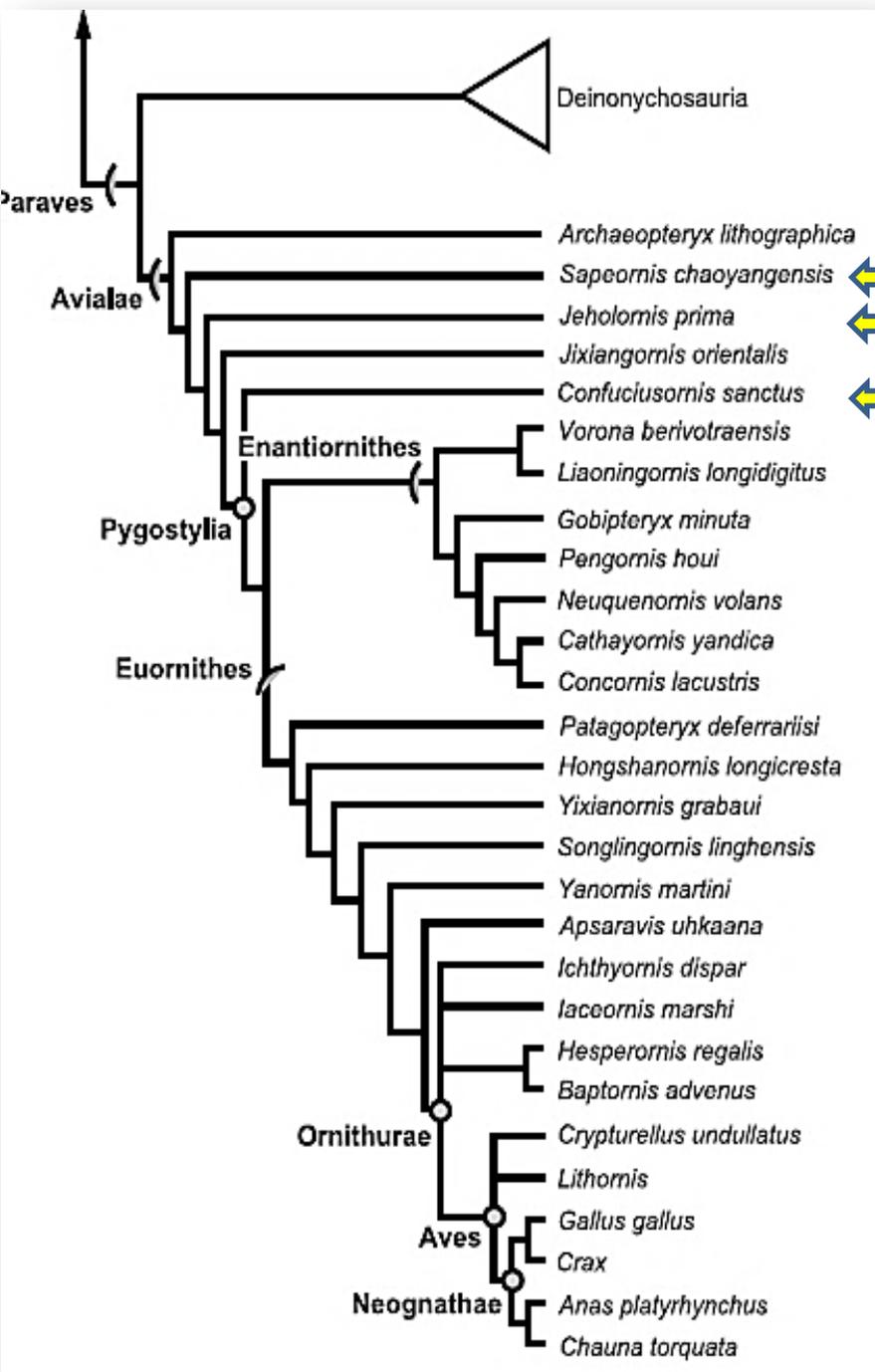
**На правой лапе первый палец
противопоставлен.**

На левой – как будто, нет.

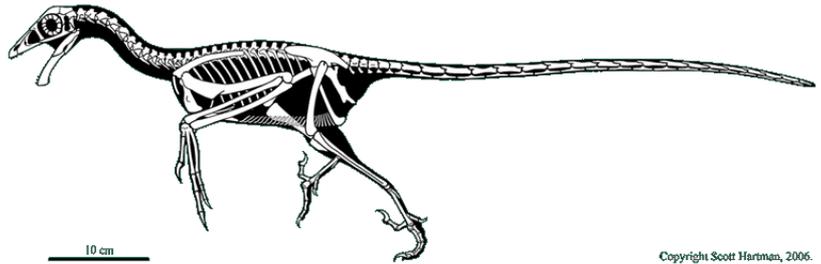
**Естественная подвижность или
онтогенетическая вариабильность?**

I палец противопоставлен остальным:

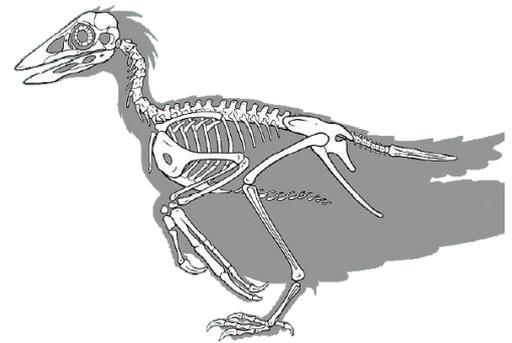
Wellnhofer, 2009; Feduccia et al., 2007;
Feduccia, 2012



Sapeornis



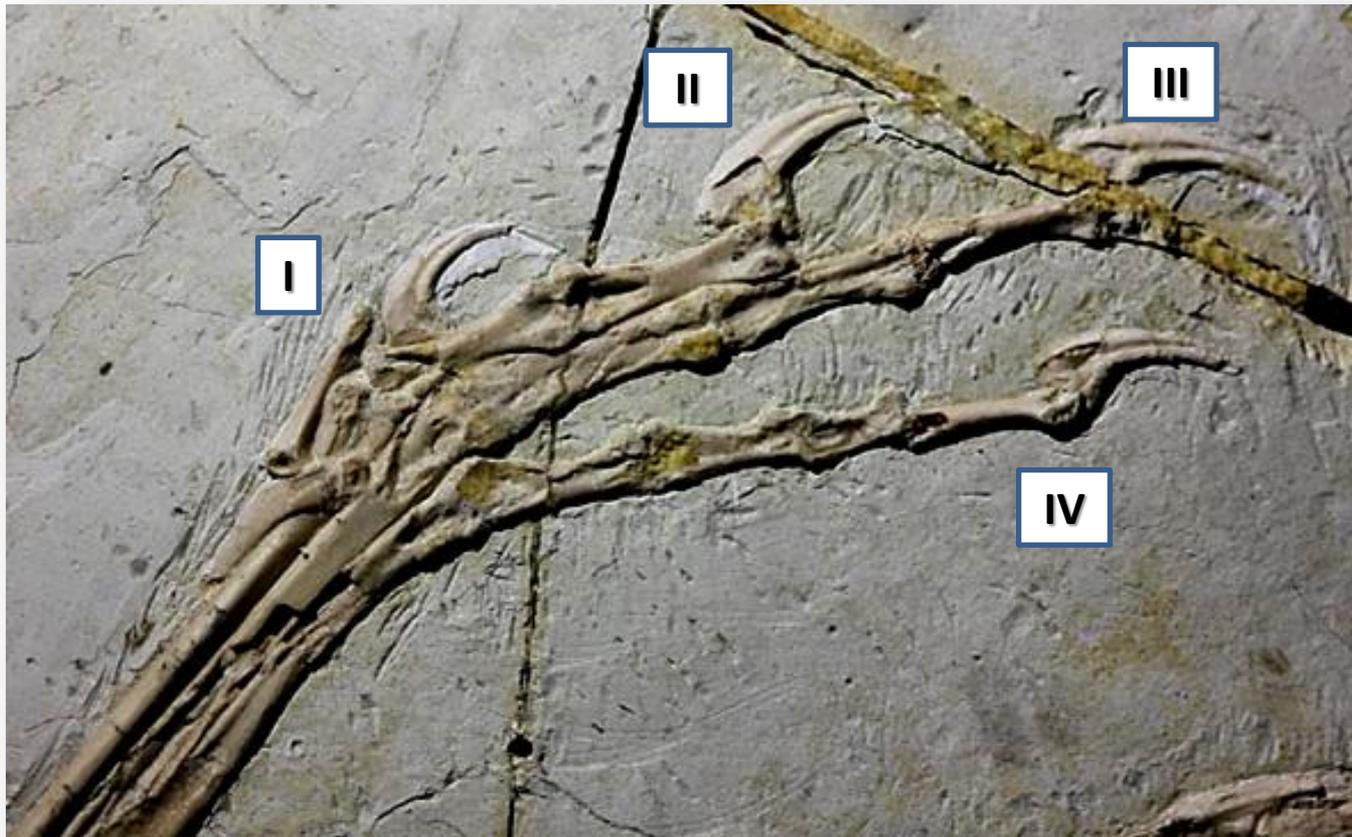
Jeholornis



Confuciusornis

Copyright Scott Hartman, 2006.

Jeholornis prima



**Неразвернутый первый палец стропы.
Лапа была не анизодактильная.**

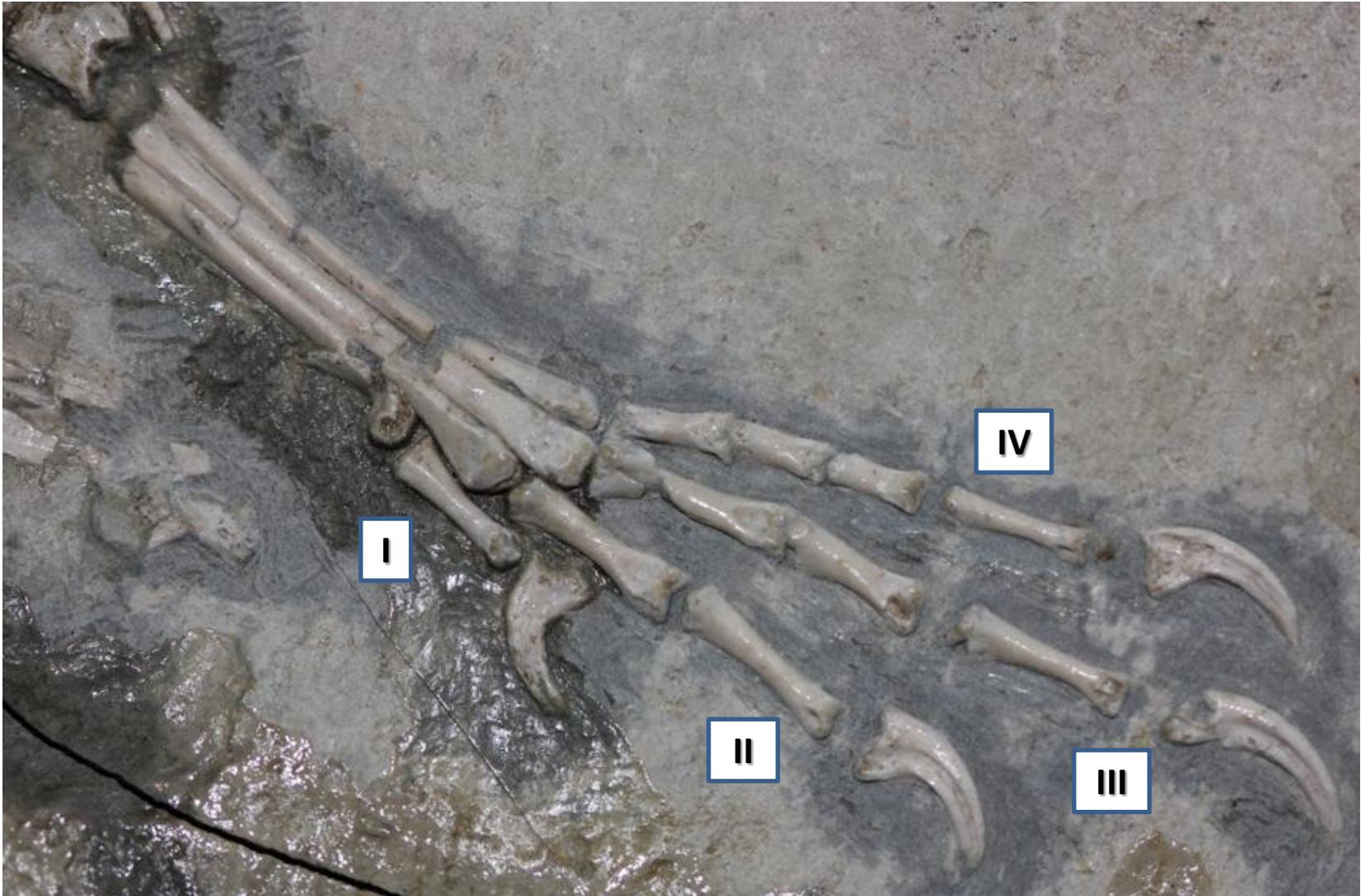
Sapeornis chaoyangensis



Первый палец противопоставлен передним, но первая метатарзалия крепится к медиальной поверхности метатарзуса.

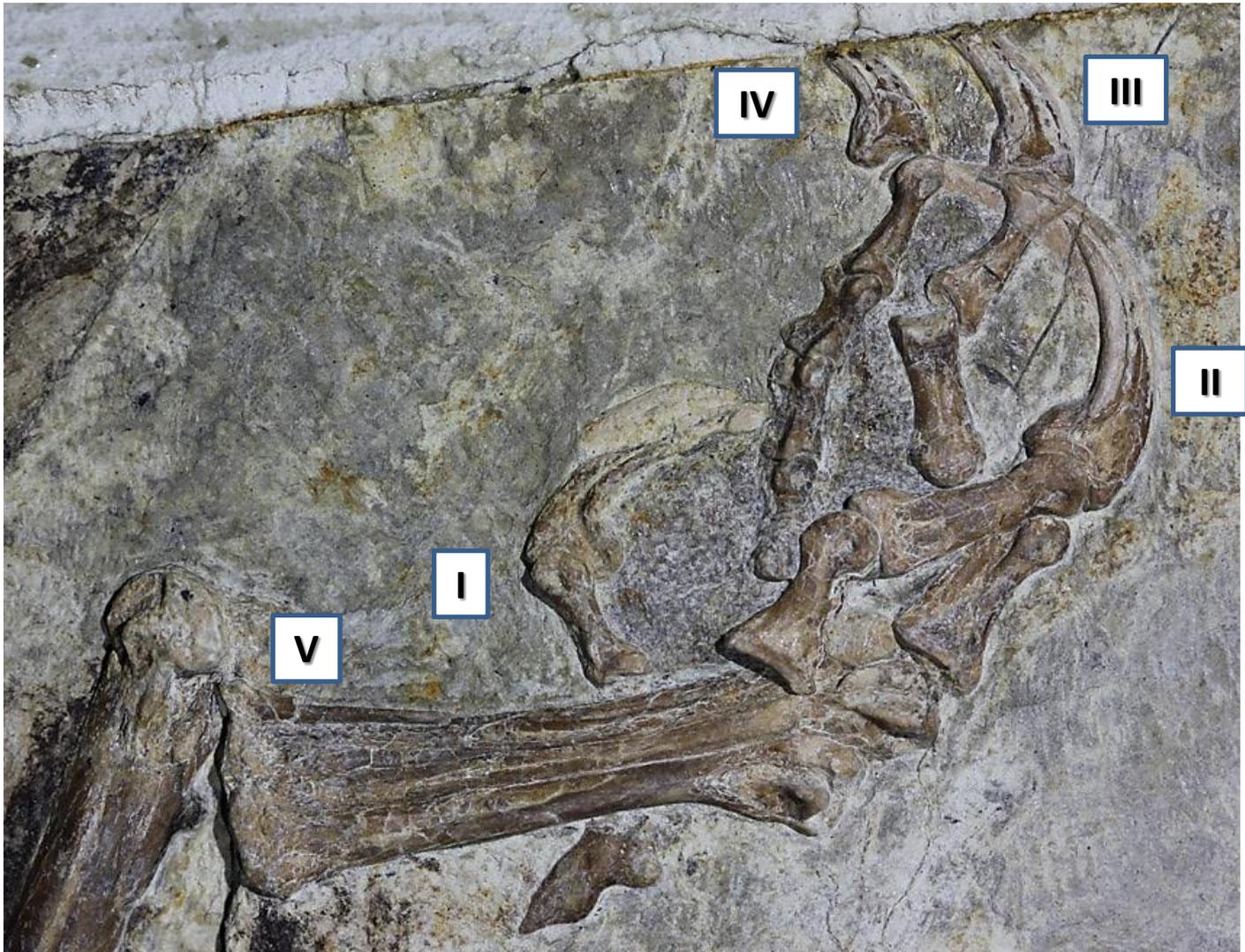
Sapeornis chaoyangensis



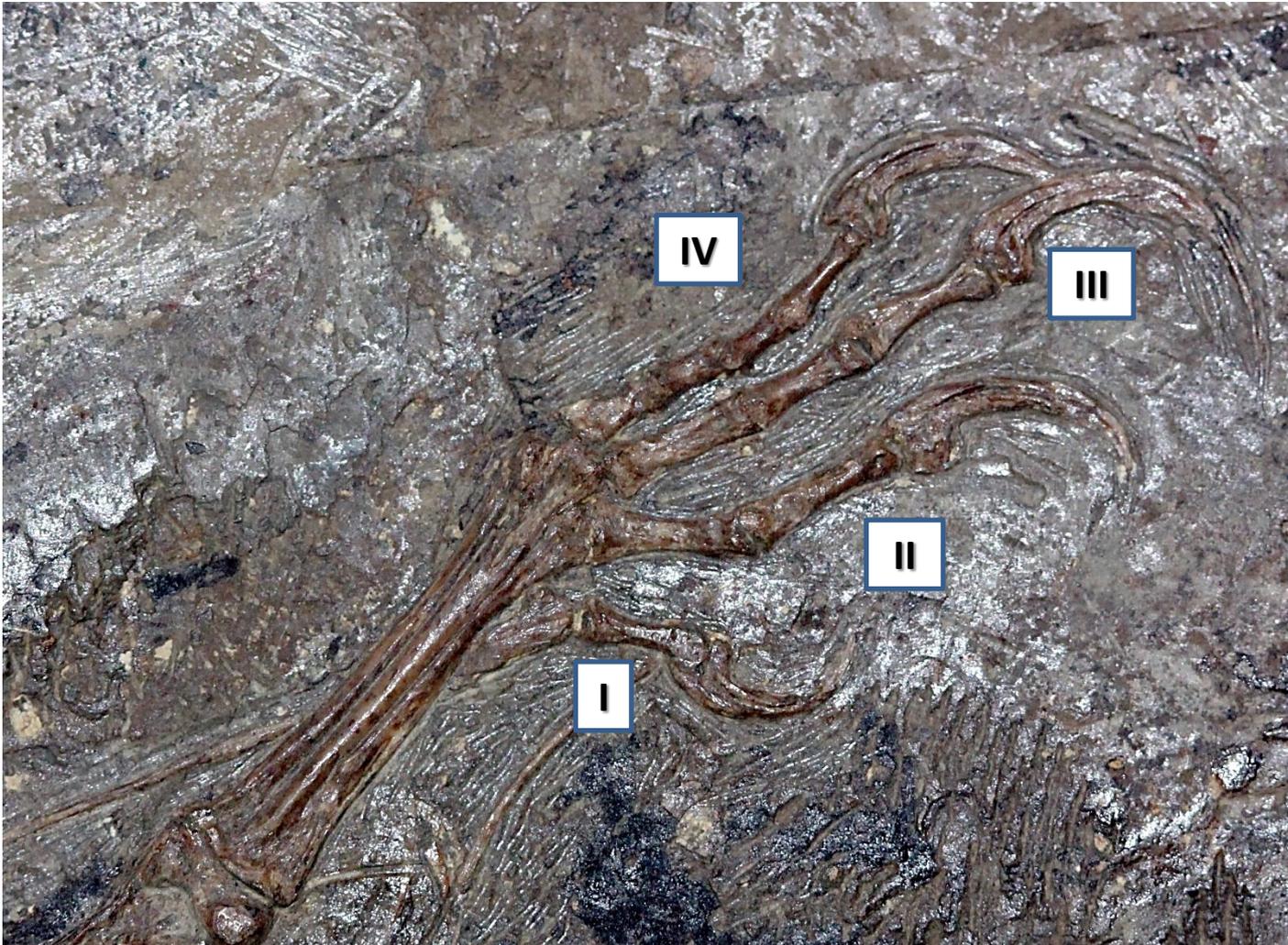


Отдельный род или молодой *Confuciusornis*?

Метатарзалии срастаются только проксимально, стопа грацильная.

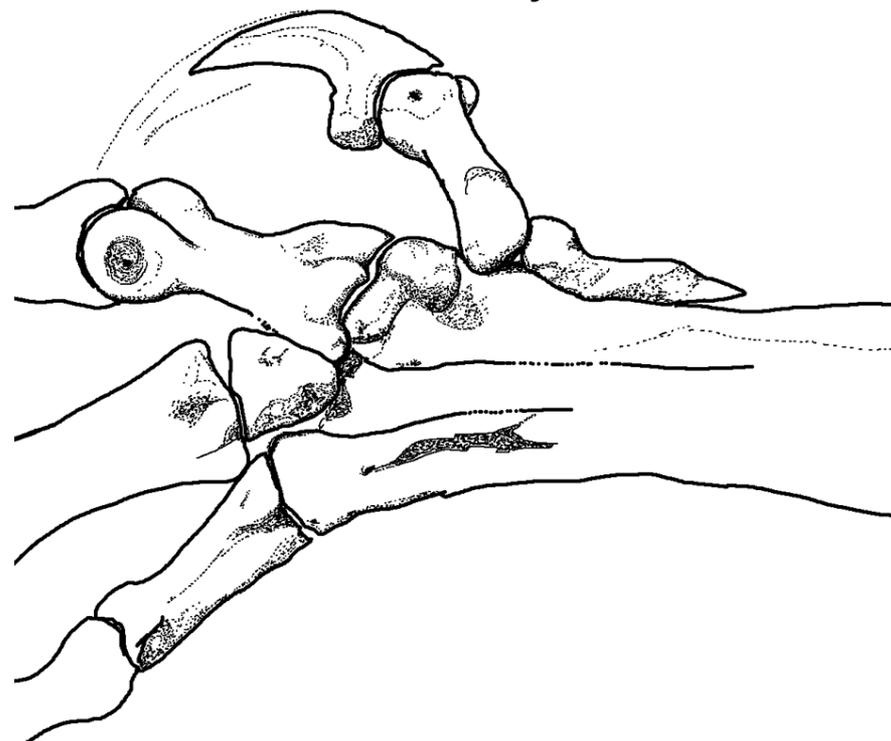
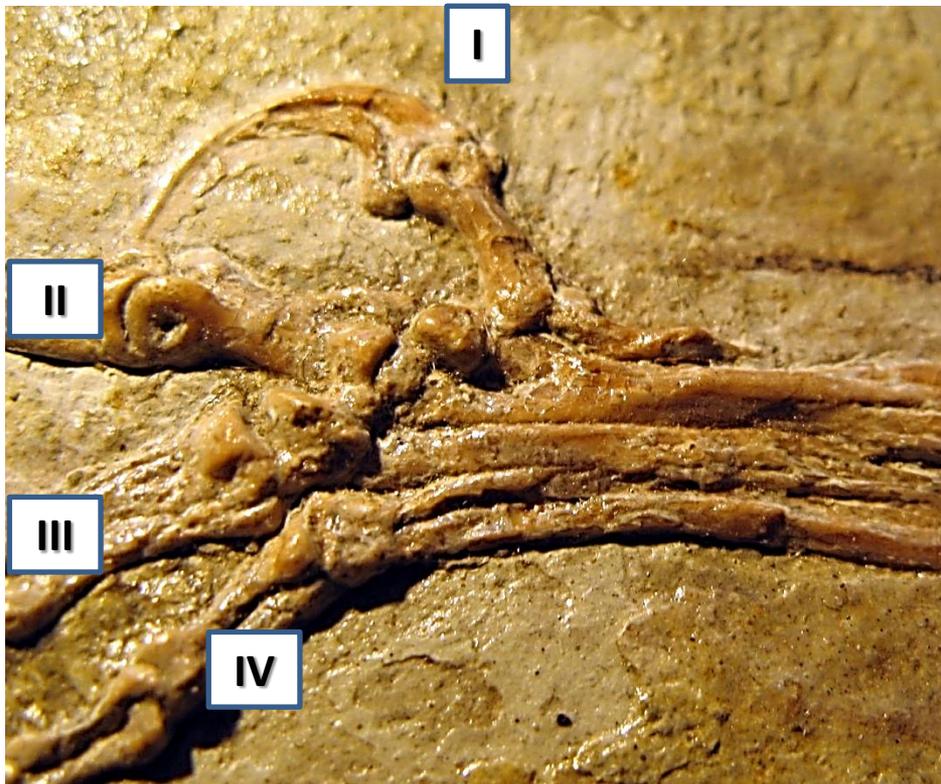


Робустная стопа *Confuciusornis*; метатарзалии начинают срастаться, цевка короткая; сохранение 5 метатарзалии. Противопоставленность I пальца.

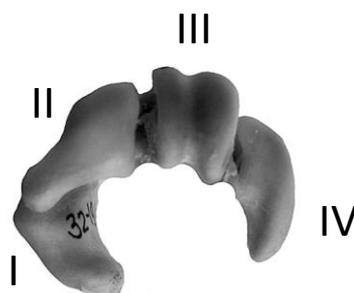


**При виде с дорсальной стороны I метатарзалия лежит
медиальнее метатарзуса.**

Confuciusornis sanctus



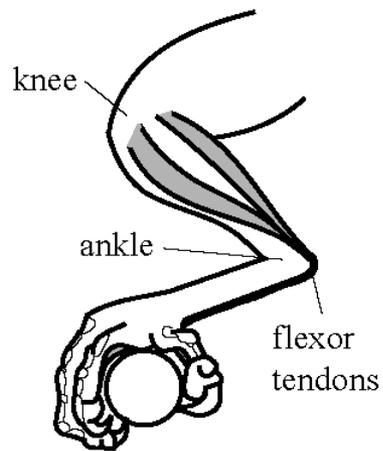
Метатарзалия I
Сбоку.



Тарзометатарзус.
С дистальной стороны.

Современный фазан.

При виде с плантарной стороны можно заметить, что I метатарзалия крепится с медиальной стороны метатарзуса и не ориентирована плантарно, как это характерно для настоящей анизодактильной стопы современных птиц .



Как обратил внимание А.В. Зиновьев, у конфуциусорниса первый палец приподнят над уровнем остальных, и поэтому их лапа не была обхватывающей.

Все же аналогия с куриными сомнительна. У куриных I палец противопоставлен остальным.



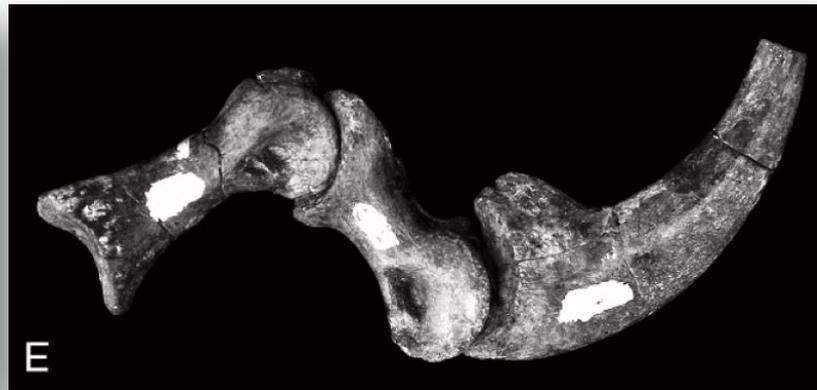
Стопа дromeозаврида



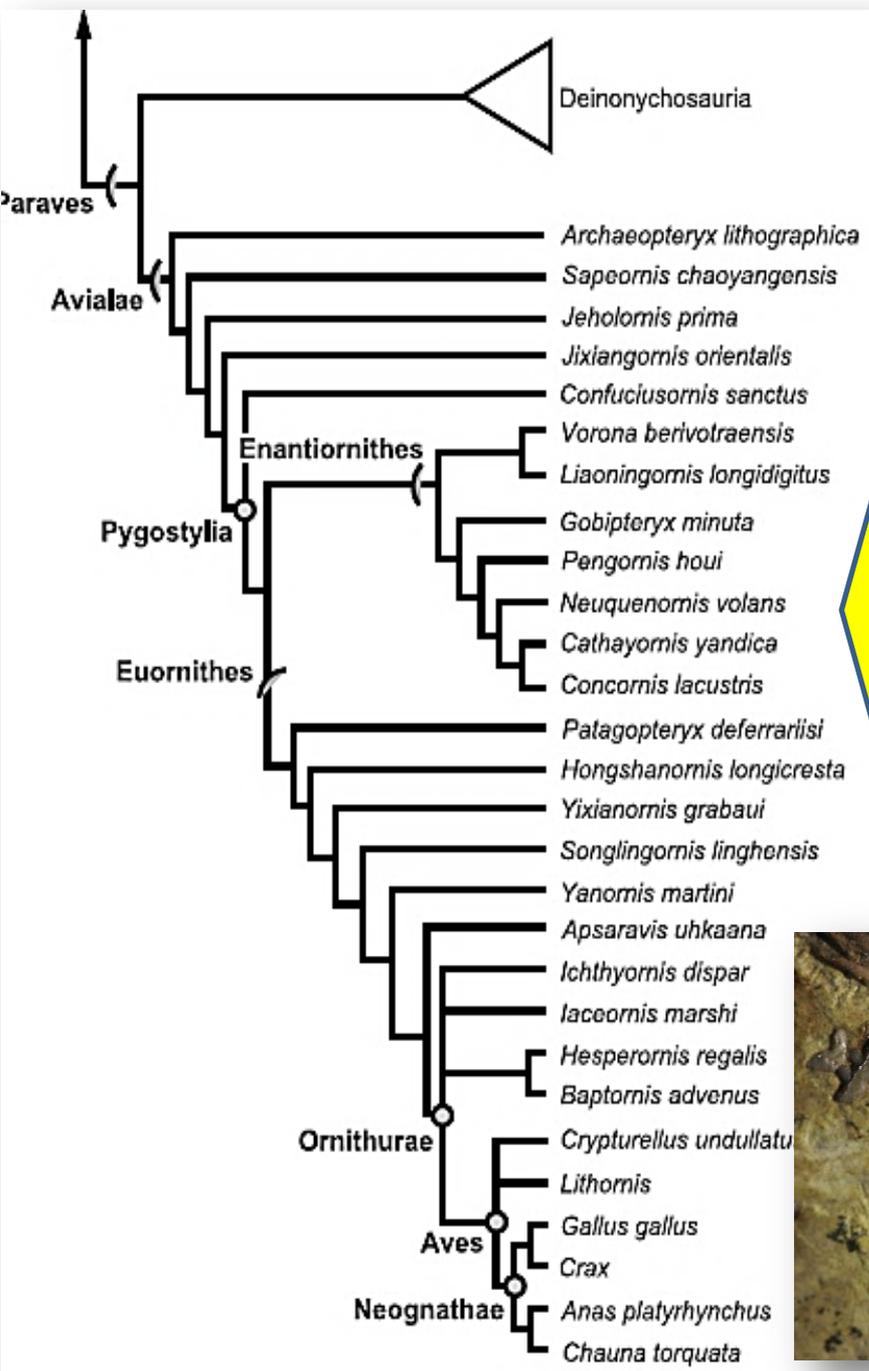
Confuciusornis sanctus Hou et al., 1995



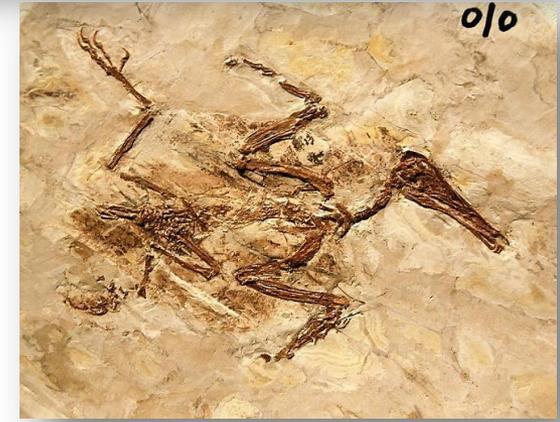
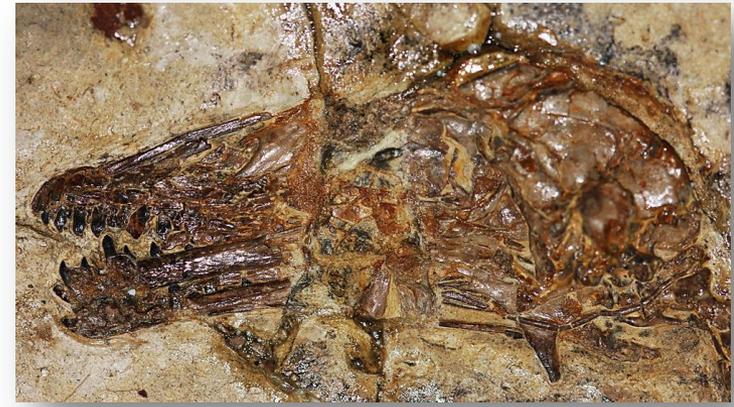
Rahonavis ostromi Forster et al., 1998

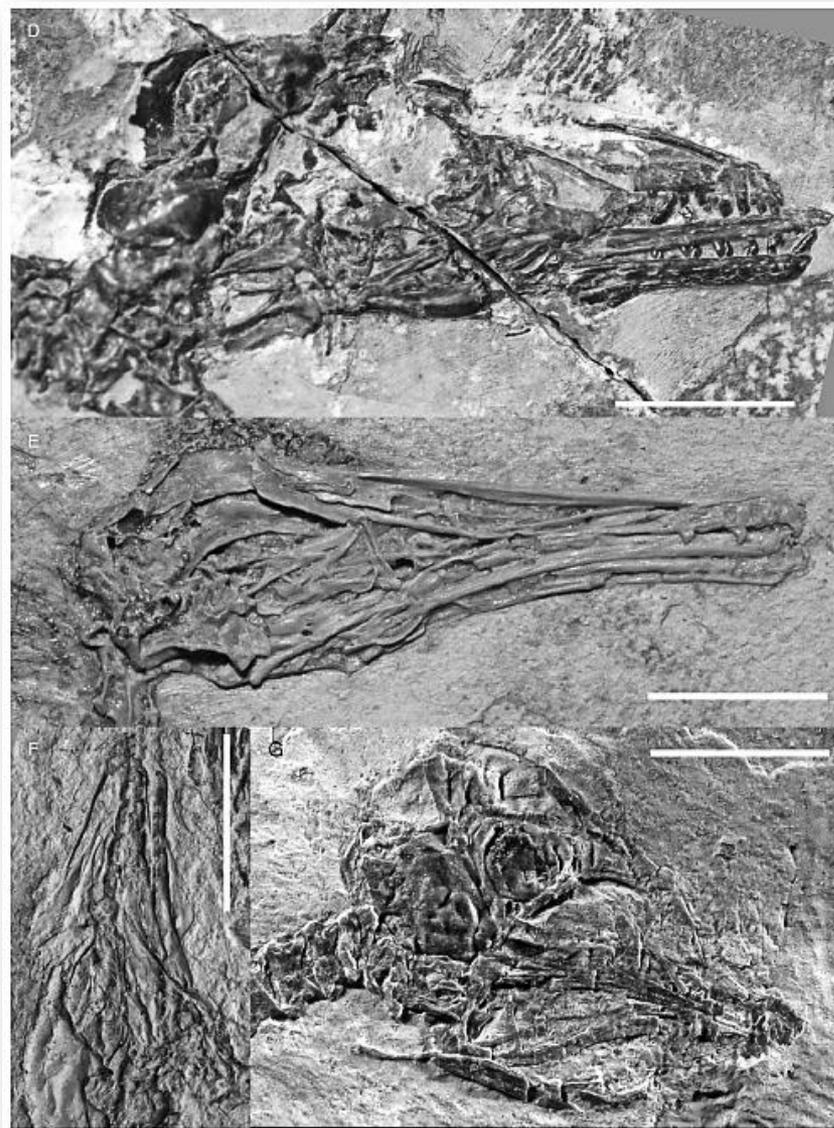
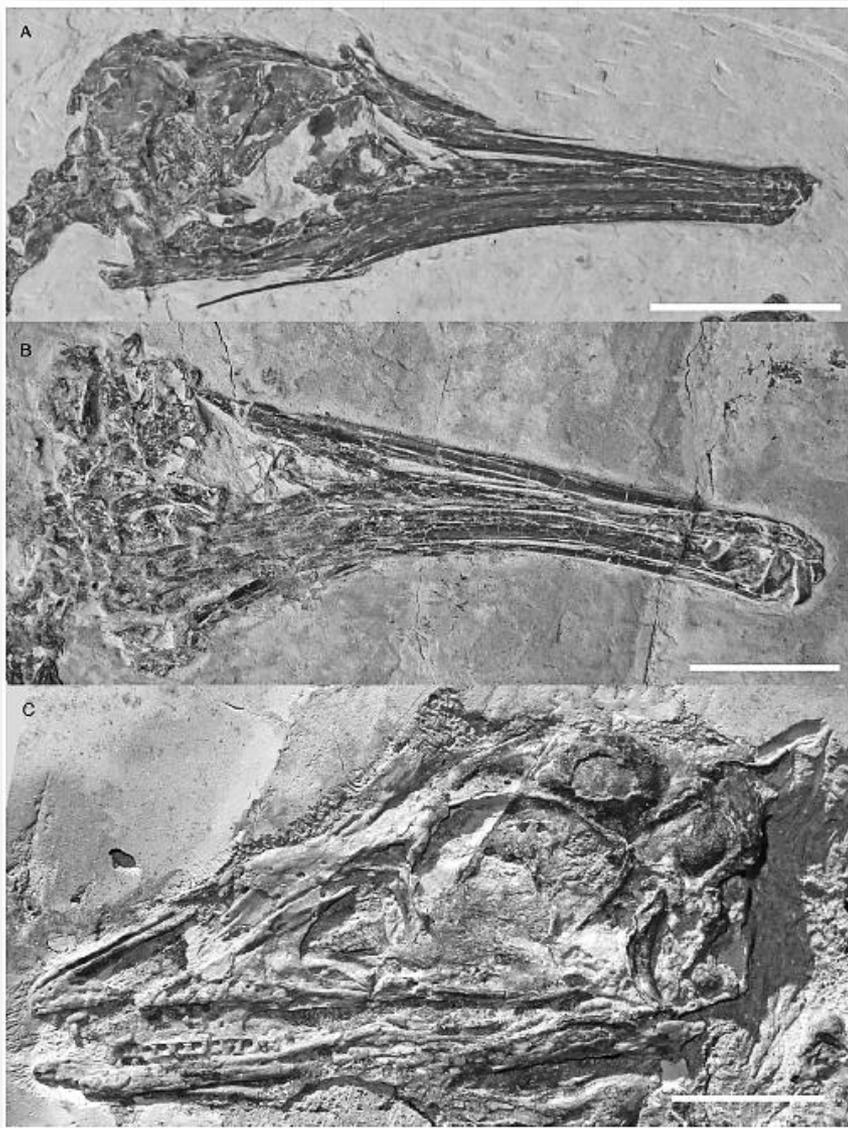


Neuquenraptor argentinus Novas et Pol, 2005



Enantiornithes





Энанциорнисы – довольно разнообразная группа, диверсификация которой, в основном, связана с модификациями строения черепа.

Строение стопы довольно однообразно.



Первый палец противопоставлен остальным, но лежит в медиальной плоскости. Первая метатарзалия не перекручена и крепится к медиальной стороне метатарзуса.



Concornis

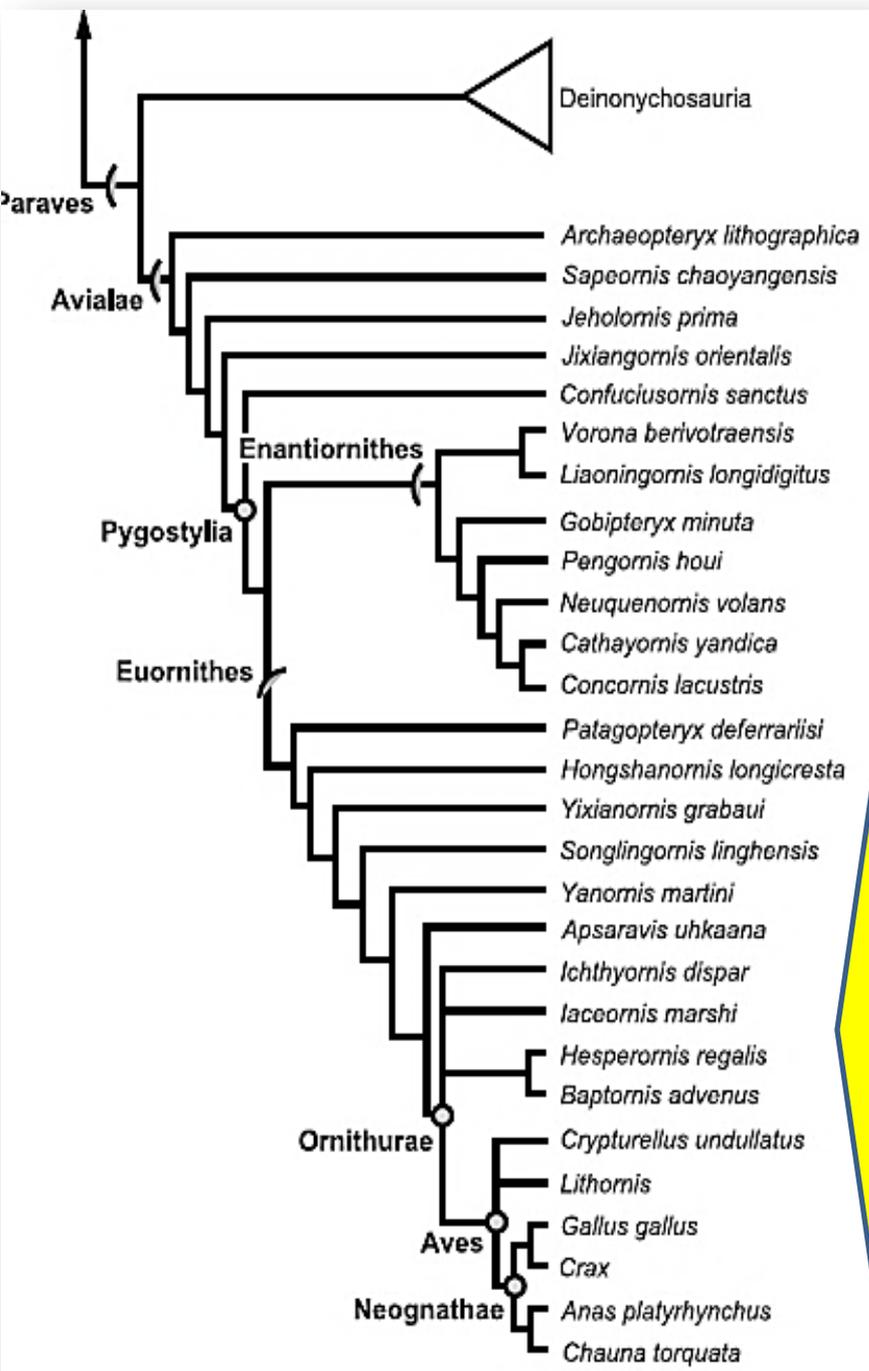


Rapaxavis



Неописанный вид.
С плантарной стороны.

У всех энантиорнисов первый палец противопоставлен остальным, но крепился к медиальной стороне метатарзуса, как ранее отмечали Курочкин и Богданович (2008).



Ornithurae



Yixianornis grabaui Zhou & Zhang, 2001



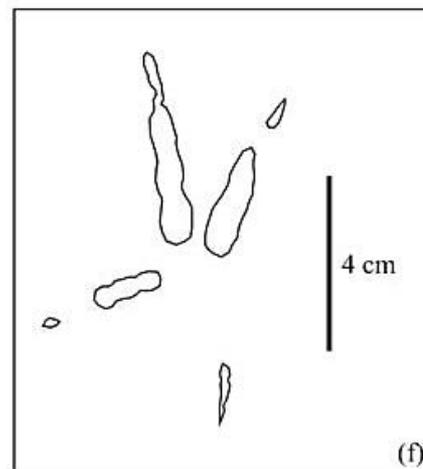
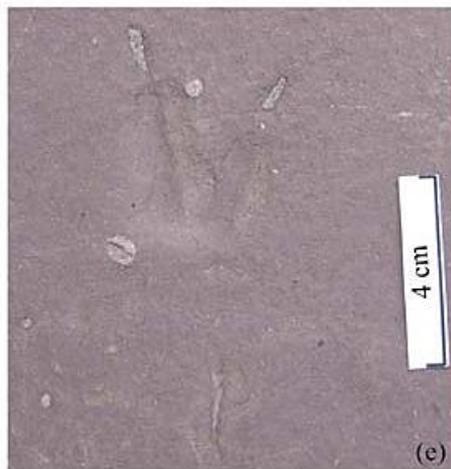
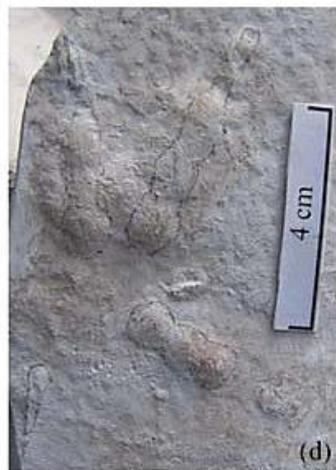
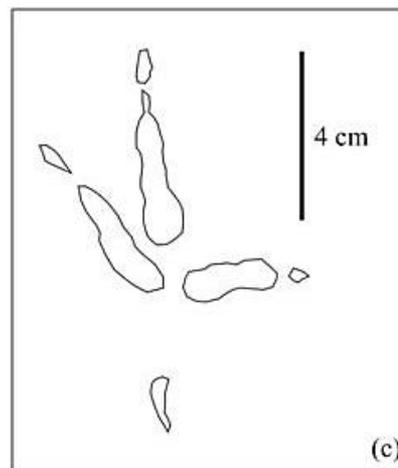
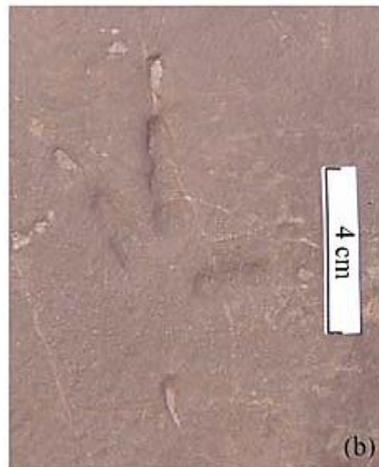
Полностью слитые метатарзалии примерно одинаковой толщины, полностью развернутый первый палец (анизодактильная стопа).



У плавающей птицы *Gansus* из раннего мела Китая первый палец полностью противопоставлен остальным.



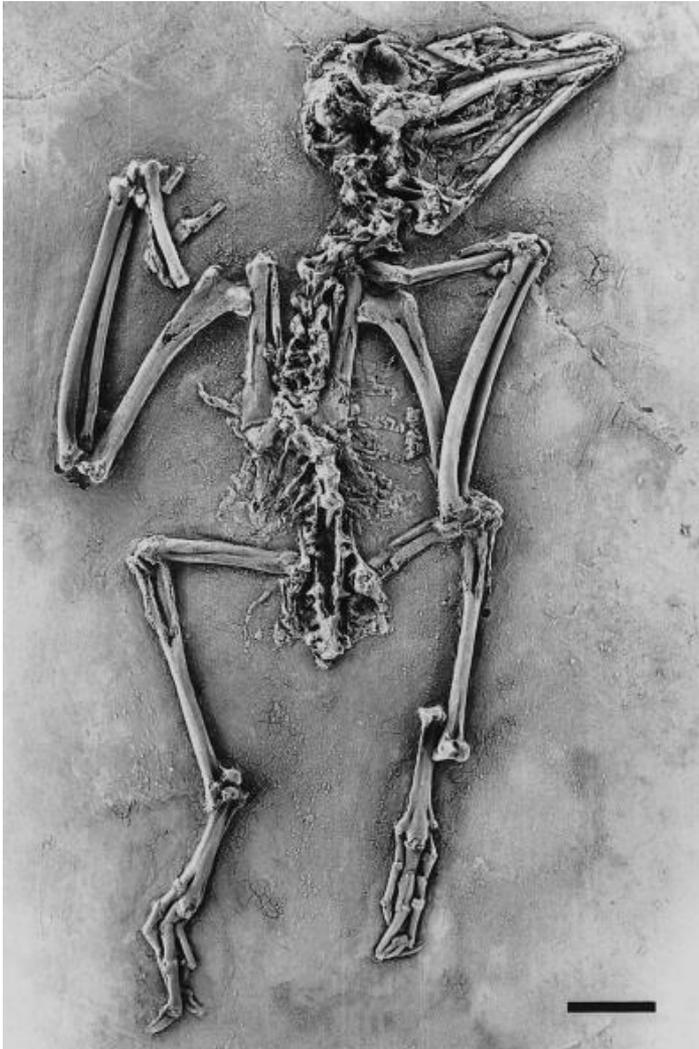
У плавающей птицы *Gansus* из раннего мела Китая первый палец полностью противопоставлен остальным.



**Следы «зигодактильной» птицы из раннего мела Китая.
Развернутость первого пальца свидетельствует о принадлежности
их к орнитурным птицам.**

**Семизигодактильные
совы и их следы**

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



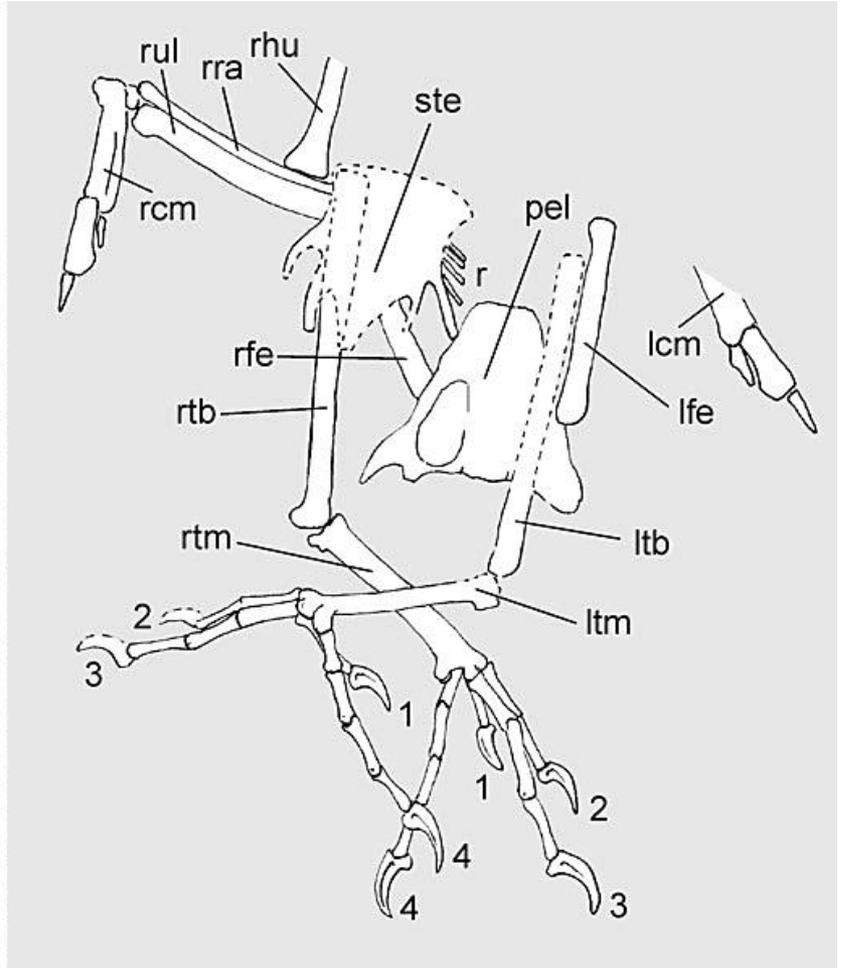
Halcyornithidae

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



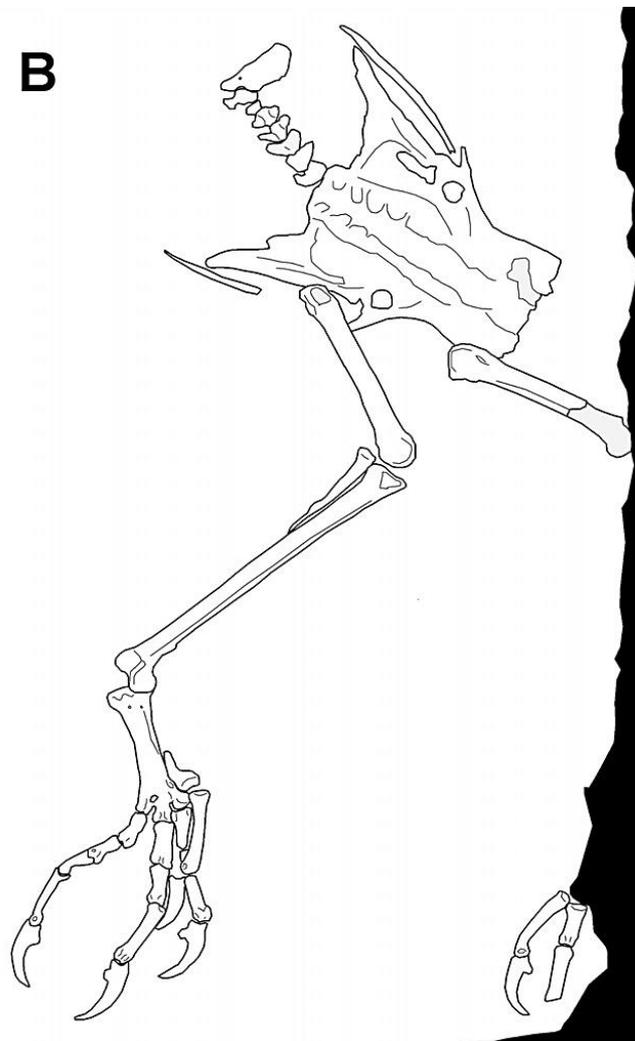
Zygodactylidae

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



Piciformes

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



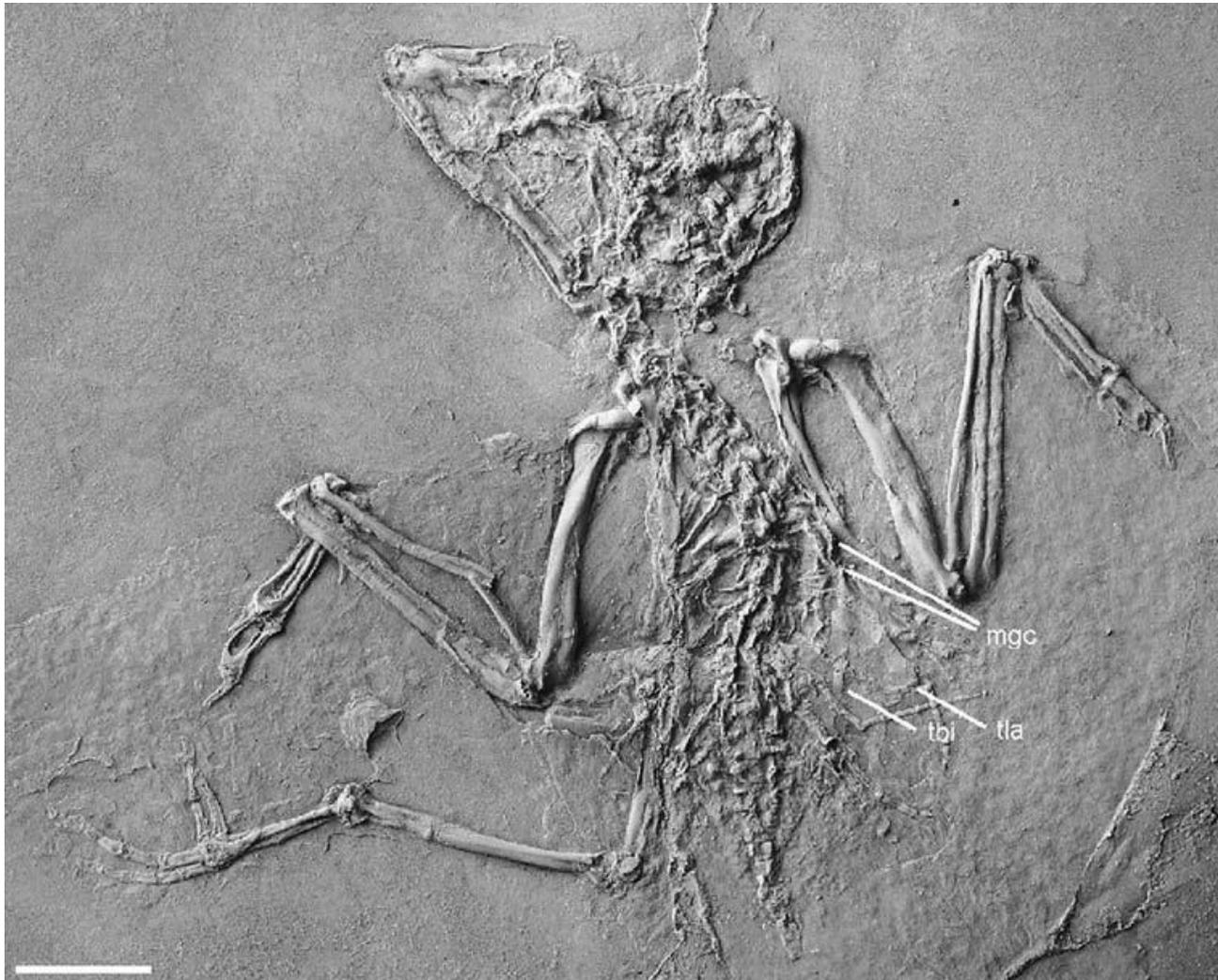
Psittaciformes

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



Strigiformes

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



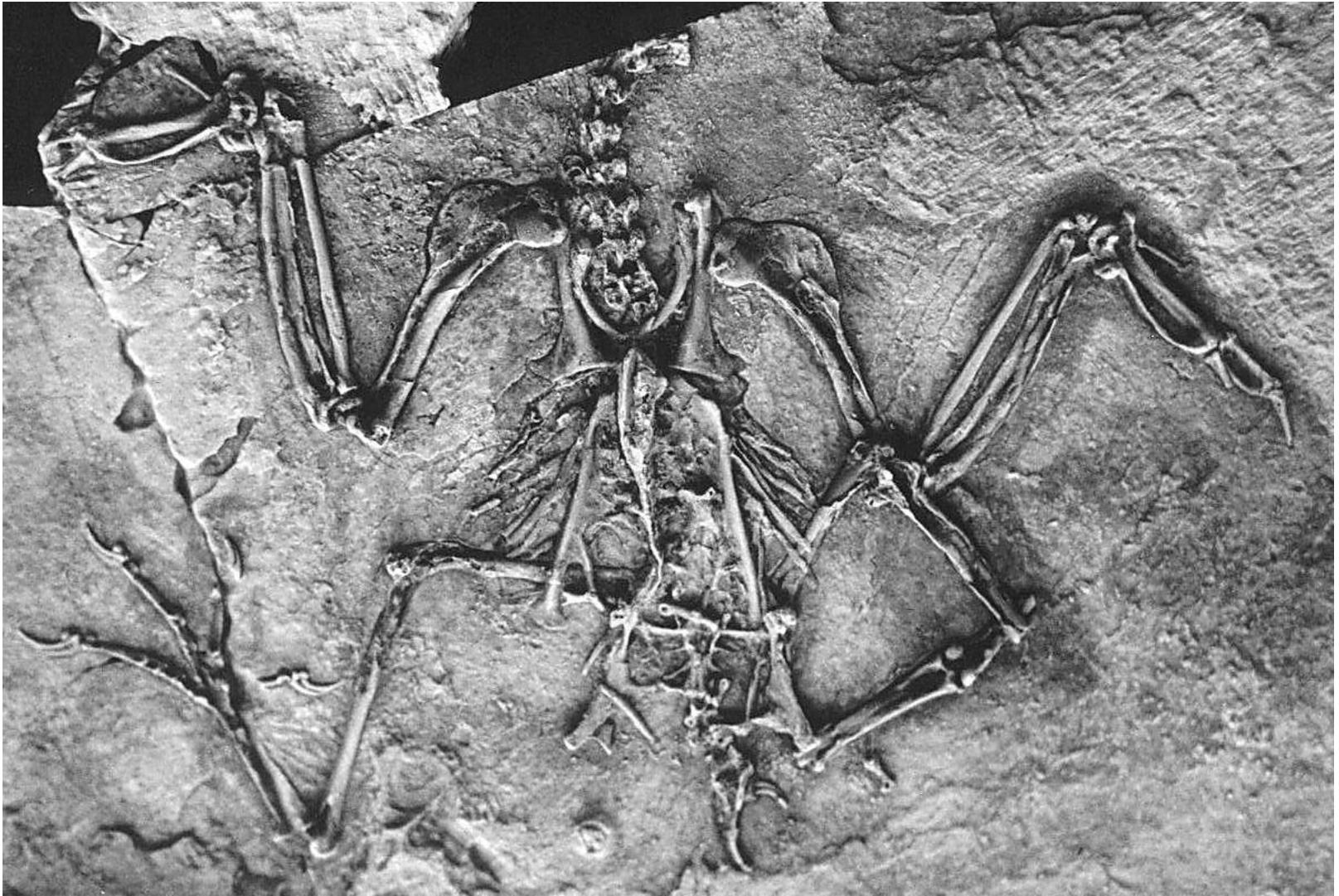
Trogoniformes

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



Птицы-мыши

РАСЦВЕТ РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ С МОДИФИЦИРОВАННОЙ СТОПОЙ В ПАЛЕОГЕНЕ



Sandcoleidae



Неполная консолидация метатарзуса у энантиорнисов может свидетельствовать о том, что опорой у этих птиц служила вся плантарная часть стопы, а не дистальная часть, как у веерохвостых птиц.



Настоящая анизодактильная стопа возникает у околоводных или наземных орнитур, а не у лесных энанциорнисов.

Наличие полностью противопоставленного первого пальца уже у древнейших веерохвостых и то, с какой легкостью трансформируется стопа в эволюции веерохвостых птиц, заставляют полагать, что **имелось какое-то морфологическое ограничение** в организации примитивных птиц, не позволившее им трансформировать стопу параллельным образом.

Таким ограничением может служить тот факт, что опора ранних птиц приходилась на всю плантарную поверхность. У веерохвостых птиц опора приходится на дистальную часть цевки, что позволяет перемещать первый палец назад, в след за ним и остальные пальцы.

Энанциорнисы и конфуциусорнисы могли быть древесными птицами, но при перемещении по ветвям деревьев они могли использовать стопу примерно так, как это делают современные птицы-мыши, у которых первая метатарзалия также крепится на медиальной стороне тарзометатарзуса.



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!

