

15. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценологическое значение). Новосибирск, 1980.
16. Преображенская Е.С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М., 1998.
17. Суховой Н.А. Особенности Экологии и этологии синиц (семейства *Parus*) в горно-лесном поясе заповедника "Столбы" в осенне-зимний период. // Тр. гос. заповедника "Столбы", Красноярск, 1999. № 17.
18. Держинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 1972.

UNUSUALS WAYS OF FOOD ACQUIRING BY SOME SPECIES OF BIRDS

A.A. Vinogradov

Tver State University

We describe here unusual ways of food acquiring by some species of common birds, observed in Tver region.

УДК 575.8:551.76(568.191;568.2)

НЕКОТОРЫЕ ДЕТАЛИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА КИСТИ РАННЕМЕЛОВОЙ ПТИЦЫ КОНФУЦИУСОРНИСА (*CONFUCIUSORNIS SANCTUS*: *CONFUCIUSORNITHIDAE*) И ИХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ТРАКТОВКА^{††}

А.В. Зиновьев

Тверской государственный университет

*Описываются некоторые особенности морфологии скелета кисти *Confuciusornis sanctus*. Отмечаются черты ее прогрессивного приспособления к полету и ведущая роль в этом третьего пальца. Впервые сообщается о наличии на базальной фаланге третьего пальца следов крепления как минимум двух первостепенных маховых перьев. Высказывается предположение об ограниченном использовании конфуциусорнисом передних конечностей для карабкания только в кронах деревьев. Не исключается использование им увеличенного когтя второго пальца в ритуальных целях.*

Последние два десятилетия стали настоящим прорывом в изучении ранней эволюции птиц. Если ранее наука ограничивалась данными по археоптериксу, нередко рассматривая его в качестве «промежуточного звена» от рептилий к птицам [11; 12; 19; 33], а также материалами по меловым зубатым птицам [29], то с начала 80-х гг. прошлого века на сцене появляется множество ископаемых пернатых существ. Первые же находки показали, насколько сложными были эволюционные пути, которыми шли

[†] Исследование осуществлено при поддержке гранта Министерства образования и науки РФ и Немечкой службы академических обменов (DAAD) в рамках программы «Михаил Ломоносов».

рептилии к освоению активного полета. В верхнемеловых отложениях Южной Америки были найдены кости птиц, которые показывали прогрессивные черты приспособления к полету, но достигнутые иным, чем у современных птиц, путем [37]. Названные «противоположными птицами» (энанциорнисами), они имели иное сочленение лопатки с коракоидом, негомологичную цевку, росли на протяжении всей жизни и, по видимому, даже не были теплокровными. Нет нужды перечислять все особенности энанциорнисов. Они, наряду с историей изучения этой группы, хорошо освещены в недавних работах Е.Н. Курочкина [2; 3; 28]. Этому автору принадлежит также первенство в описании меловой настоящей птицы, амбиортуса [1]. Находки других настоящих птиц из меловых отложений [9; 14; 17; 22; 33; 39; 41 и т.д.], а также замечательного триасового *Protoavis* [5; 6; 7] указали на существование в юрском периоде как минимум двух групп пернатых рептилий, осваивавших полет и приобретавших, в связи с этим, конвергентные черты [2; 3].

Большое количество меловых пернатых существ хорошей сохранности, обнаруженное в Китае с начала 90-х гг. прошлого века [42; см. обзор в 41], показало, насколько сложной и мозаичной была их эволюция в мезозойскую эру. Одним из ярких представителей таких «мозаичных» форм является *Confuciusornis sanctus*. Описанный в 1995 г. [24] по фрагментам скелета, он вскоре стал самым многочисленным по количеству находок. В настоящее время известны сотни^{††} экземпляров конфуциусорниса с хорошо сохранившимися отпечатками оперения [8]. Сочетание в конфуциусорнисе примитивных, продвинутых и апоморфных черт, разделяемых как с Ornithurae, так и с Sauriurae, заставили Е.Н. Курочкина [2; 3] поместить конфуциусорнитид в отдельную линию эволюции пернатых, выделившуюся из архозавров независимо от зауриуро- и орнитуроморф.

Многочисленные экземпляры конфуциусорниса позволили достаточно подробно описать не только детали его скелетной анатомии и гистологии, но также оперение и диету [8; 10; 13; 18; 23-26; 30-32; 36; 38; 40]. Тем не менее многие важные детали морфологии этой древней птицы еще ждут своего исследования.

Материал и методика. Нами исследован скелет передней конечности экземпляра *Confuciusornis sanctus* (MB.Av.1168), хранящегося в Палеонтологической коллекции позвоночных Музея естественной истории университета им. Гумбольдта (Paläontologische Sammlung, Museum für Naturkunde, Humboldt Universität zu Berlin). Наблюдения проводились с применением бинокулярного микроскопа Leica. Карандашные зарисовки выполнялись с помощью camera lucida.

Результаты и обсуждение. Берлинский экземпляр конфуциусорниса представлен практически полным скелетом, лежащим на вентральной стороне, с сохранившимися деталями оперения (рис. 1). Как и в случае с остальными конфуциусорнисами, трубчатые кости исследованного экземпляра сильно расплющены, что значительно затрудняет изучение рельефа их поверхности. Правые предплечье и кисть подведены под плечевую кость и, таким образом, недоступны для наблюдения. Поэтому все дальнейшие описания будут касаться скелета левого крыла.

При достаточно хорошо сохранившейся плечевой кости предплечья, к сожалению, сильно деформированы, особенно в дистальной четверти. Это не позволяет подробно исследовать детали рельефа, но доступные для наблюдения части вентральной поверхности локтевой кости не несут бугорков, которые у подавляющего большинства современных птиц служат для крепления фолликулярных связок второстепенных маховых. Это согласуется с наблюдениями других авторов [8].

^{††} По некоторым данным, даже тысячи [3].

Кости запястья и пястная кость второго^{§§} пальца, а также проксимальная половина пястной кости третьего пальца и почти вся пястная кость четвертого смещены и находятся в состоянии, не доступном для исследования. Остальные кости кисти сохранились хорошо, хотя и в несколько сдавленном состоянии (рис. 2; 3).



Рис. 1. Экземпляр *Confuciusornis sanctus* (MB.Av.1168) из Палеонтологической коллекции позвоночных Музея естественной истории университет им. Гумбольдта (Берлин).

Второй палец развернут к наблюдателю медиальной стороной. Длинная, субцилиндрическая и несколько сужающаяся дистально проксимальная фаланга несет на дистальном конце ямку для крепления коллатеральной связки (рис. 3: Ph1(II)). Крупная, серповидная когтевая фаланга несет на видимой, медиальной, стороне глубокую продольную борозду и имеет мощный флексорный отросток (рис. 3: Ph2(II)). Сохранившиеся две трети когтевого чехла (рис. 3: N(II)) указывают на превосходящие размеры этого когтя перед остальными двумя передней конечности. Хорошая, в большинстве случаев, [8; 24; 41], сохранность чехла второго пальца указывает, по-видимому, на его более мощное развитие в сравнении с роговыми чехлами третьего и четвертого пальцев. Отпечатки перьев крылышка, которое у орнитур ассоциировано со вторым паль-

^{§§} Поскольку в настоящее время трудно отнести конфуциусорниса к Sauriurae или Ornithurae, в наименовании пальцев мы следуем орнитурному варианту, при котором кисть состоит из второго, третьего и четвертого пальцев [4; 15; 20; 21].

цем, отсутствуют. Это характерно для всех конфуциусорнитид [41], а также для археоптерикса [34].

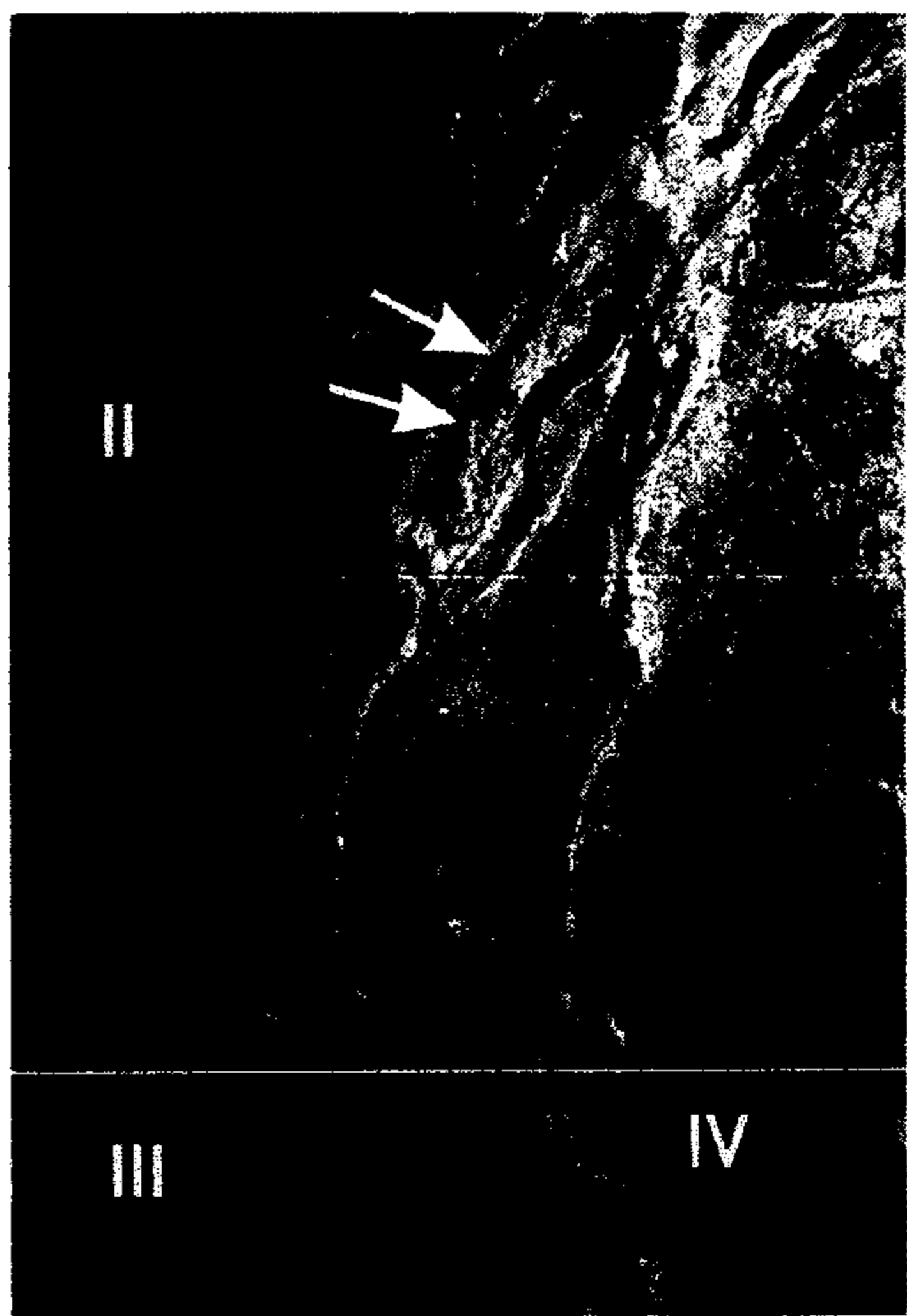


Рис. 2. Пальцы левого крыла *Confuciusornis sanctus*: латинскими номерами обозначены их порядковые номера, принятые в настоящей статье; стрелки указывают на бугорки, к которым, по всей видимости, крепились фолликулярные связки двух первостепенных маховых

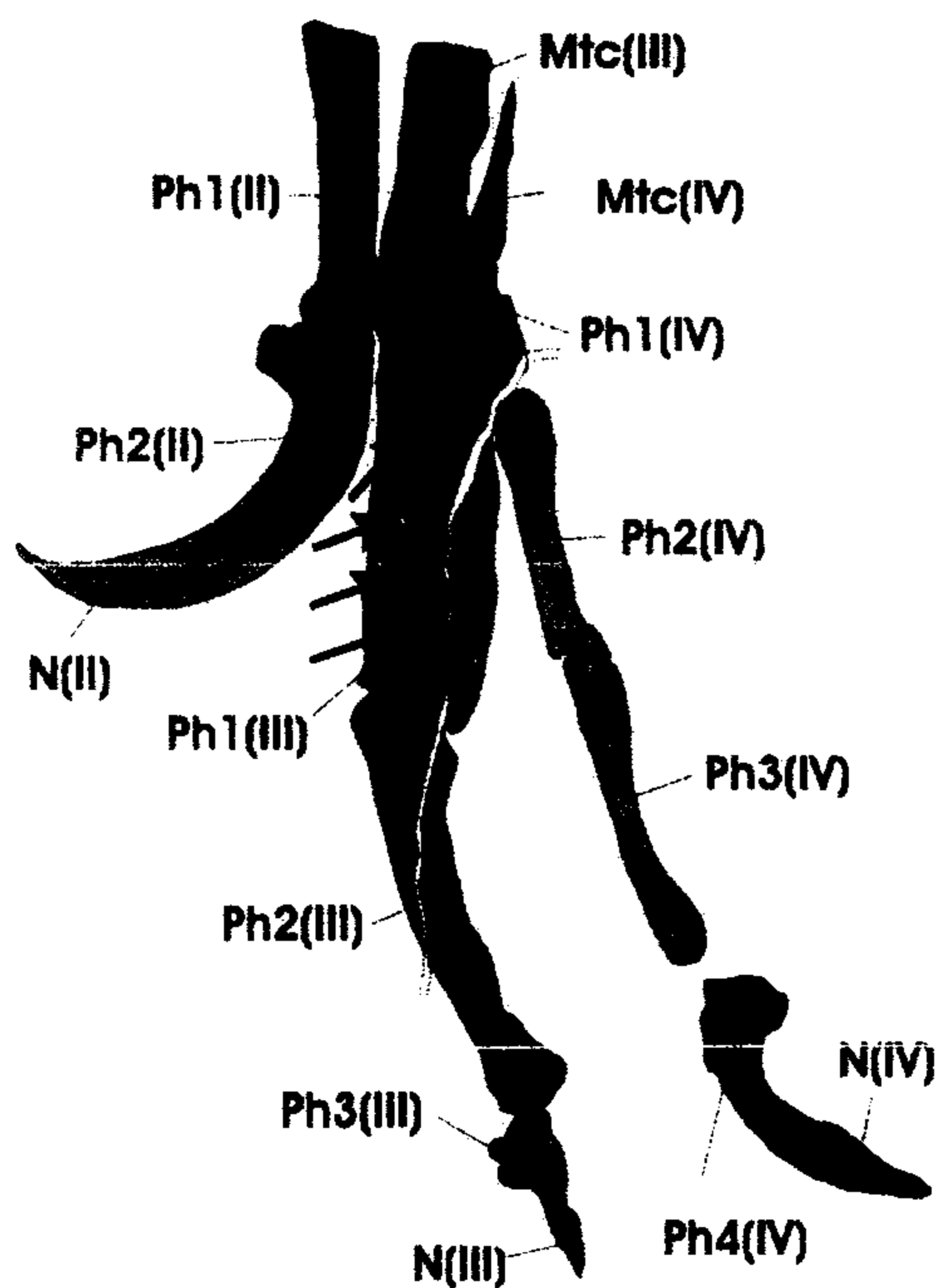


Рис. 3. Прорисовка сохранившейся части левой кисти берлинского экземпляра конфуциусорниса:

Mtc – метакарпальные элементы; Ph – фаланги; N – когтевые чехлы; арабскими цифрами обозначены номера фаланг, латинскими – пальцев; стрелки указывают на бугорки, расположенные вдоль изогнутого гребня

Третий палец, видимый, за исключение когтевой фаланги, с латеральной стороны, самый массивный из пальцев крыла. Это объясняется креплением к нему серии длинных первостепенных маховых перьев. Базальная фаланга отличается особой массивностью и несет на внешней поверхности специальную полочку для поддержки перьев [30] (рис. 3: Ph1(III)). Медиальнее нее находится направленный изгибом в сторону ведущего края фаланги гребень, на котором «прочитываются» четыре бугорка, средние из которых – самые заметные. Бугорки эти, по-видимому, служили некогда для крепления фолликулярных связок первостепенных маховых. Подобные детали строения базальной фаланги третьего пальца ранее не были описаны ни для одного из исследованных экземпляров конфуциусорниса, хотя на одной из иллюстраций в работе Жоу и Жанга [41: fig. 7] они видны. До появления специальной работы по оперению *Confuciusornithidae* мы не можем точно сказать, какое количество первостепенных маховых (*mid-digital primaries* в терминологии Хамфри и Кларка [27]) крепилось к этой фаланге. Вероятнее всего, не меньше двух. Столько же перьев было предложено Хайльманом для этой фаланги у археоптерикса [16, но ср. 34]. Промежуточная фаланга третьего пальца лишь немногим длиннее проксимальной, тоньше ее и изогнута (рис. 3: Ph2(III)). Степень сохранности ее поверхности у исследованного экземпляра не позво-

ляет судить о каких-либо следах крепления на ней первостепенных маховых перьев. Когтевая фаланга, видимая с медиальной стороны, необычно мала; признак, характерный для *Confuciusornithidae* [8] (рис. 3: Ph3(III)). Она слабо изогнута и несет в дистальной половине следы кератинового чехла (рис. 3: N(III)). Редукция когтевой фаланги третьего пальца лишней раз подтверждает его специализацию в качестве основного места крепления длинных первостепенных маховых и прекращение его использования для карабкания.

Четвертый палец, обращенный к наблюдателю латеральной стороной, состоит из короткой и практически прямоугольной проксимальной фаланги (рис. 3: Ph1(IV)), двух тонких, приблизительно равных по длине промежуточных фаланг (рис. 3: Ph2(IV), Ph3(IV)) и когтевой фаланги (рис. 3: Ph4(IV)). Последняя меньше когтевой фаланги второго пальца и также несет остатки кератинового чехла (рис. 3: N(IV)). Следов крепления первостепенных маховых на указанном пальце не обнаружено.

Скелет кисти конфуциусорниса, таким образом, показывает прогрессивное приспособление к полету, в котором ведущая роль отводится среднему, третьему пальцу. Базальная фаланга этого пальца несет следы крепления к ней как минимум двух первостепенных маховых перьев, а редукция когтевой фаланги указывает на полное «выключение» этого пальца из акта карабкания. Четвертый палец демонстрирует сходный тренд в этом направлении, хотя имеет еще большой по величине коготь. Второй палец, скорее всего свободный от оперения, сохраняет коготь, характерный для лазящих птиц [16]. Но и он, судя по укорочению базальной фаланги, мог использоваться не для карабкания по стволам деревьев, а в качестве зацепки при передвижении в кронах по типу птенца гоацина. Не исключено использование этого когтя и в ритуальных целях [31; 35].

Автор благодарен доктору Оливеру Хампе (Музей естественной истории университета им. Гумбольдта, Берлин) за предоставление доступа к экземпляру конфуциусорниса и создание благоприятной обстановки для его изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Курочкин Е.Н. Новый отряд птиц из Нижнего Мела Монголии // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. Гл. 2. С. 452–455.
2. Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85., вып. 3. С. 283–298.
3. Курочкин Е.Н. Базальная диверсификация пернатых // Эволюция биосферы и биоразнообразие: К 70-летию А.Ю. Розанова. М., 2006а. С. 219–232.
4. Burke A.C., Feduccia A. Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand // Science. 1997. V. 278. P. 666–668.
5. Chatterjee S. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 1991. V. 332. P. 277–342.
6. Chatterjee S. The rise of birds. 225 million years of evolution. Baltimore, 1997.
7. Chatterjee S. *Protoavis* and the early evolution of birds // Palaeontographica Abt. A. 1999. Bd. 54, Lfg. 1-3. S. 1–100.
8. Chiappe L.M., An J.S., Qiang J., Norell M.A. Anatomy and systematics of the *Confuciusornithidae* (Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1999. V. 242. P. 1–89.
9. Clarke J.A., Zhou Z., Zhang F. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui* // J. Anat. 2006. V. 208, No. 3. P. 287–308.
10. Dalsaett J., Zhou Z., Zhang F., Ericson P.G.P. Food remains in *Confuciusornis sanctus* suggest a fish diet // Naturwissenschaften. 2006. Bd. 93. S. 444–446.
11. Dames W. Über *Archaeopteryx* // Palaeont. Abh. 1884. Bd. 2. Hf. 3. S. 119–196.

12. Dames W. Über Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der *Archaeopteryx* // Sitz. Ber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. 1897. Bd. 38. S. 818–834.
13. De Ricqlès A.J., Padian K., Horner J.R., Lamm E.-T., Myhrvold N. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves) // J. Paleont. 2003. V. 23, No. 2. P. 373–386.
14. Dyke G.J., Van Tuinen M. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil records // Zool. J. Lin. Soc. 2004. V. 141. S. 153–177.
15. Feduccia A., Nowicki J. The hand of birds revealed by early ostrich embryos // Naturwissenschaften. 2002. V. 89, No. 9. S. 391–393.
16. Feduccia A. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx* // Science. 1993. V. 259. P. 790–793.
17. Feduccia A. The origin and evolution of birds. New Haven; London, 1999.
18. Guan J., Chiappe L.M., Hu S. A new specimen of *Confuciusornis sanctus* from Liaoning's Yixian Formation // Sel. Vertebr. Paleontol. Beijing Nat. Hist. Mus. 1997. V. 100. S. 102–106.
19. Heilmann G. The origin of birds. London, 1926.
20. Hinchliffe J.R. Developmental basis of limb evolution // Int. J. Dev. Biol. 2002. V. 46. P. 835–845.
21. Hinchliffe R. The forward march of the bird-dinosaurs halted? // Science. 1997. V. 278. P. 596–597.
22. Hope S. The Mesozoic radiation of Neornithes // Mesozoic birds above the heads of dinosaurs. Berkeley, Calif.-London, 2002. P. 339–388.
23. Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A., Zhang F. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis* // Nature. 1999. V. 399, No. 6737. P. 679–682.
24. Hou L., Zhou Z., Martin L.D., Feduccia A. A beaked bird from the Jurassic of China // Nature. 1995. V. 377, No. 6550. P. 616–618.
25. Hou L.-H. Morphological comparisons between *Confuciusornis sanctus* and *Archaeopteryx lithographica* // Six symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota, short papers. Beijing, 1995. P. 193–201.
26. Hou L.-N., Zhou Z.-H., Gu Y.-C., Zhang H. *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China // Chin. Sci. Bull. 1995. V. 40, No. 18. P. 1545–1551.
27. Humphrey P.S., Clark G.A. Jr. Pterylosis of the Mallard Duck // Condor. 1961. V. 63, No. 5. P. 365–385.
28. Kurochkin E.N. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // Archaeopteryx. 1995. Bd. 13. S. 47–66.
29. Marsh O.C. Odontornithes, a monograph on the extinct toothed birds of North America. Report US Geol. Explor. Fortieth Parallel. 1880. V. 7. P. 1–201.
30. Martin L., Zhou Z., Hou L., Feduccia A. *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica* // Naturwissenschaften. 1998. Bd. 85. S. 286–289.
31. Peters D.S., Qiang J. Musste *Confuciusornis* klettern? // J. Orn. 1999. Bd. 140, Hf. 1. S. 41–50.
32. Peters D.S. Das Exponat des Monats: Ein nahezu vollständiges Skelett eines urtümlichen Vogels aus China. Natur Mus. 1996. Bd. 126, Hf. 9. S. 298–302.
33. Petronievics B., Woodward A.S. On the pectoral and pelvic arches of the British Museum specimen of *Archaeopteryx* // Proc. Zool. Soc. Lond. 1917. V. 1917. P. 1–6.
34. Savile D.B. The primaries of *Archaeopteryx* // Auk. 1957. V. 74, No. 1. P. 99–101.
35. Stephan B. 1992. Vorkommen und Ausbildung der Fingerkrallen bei rezenten Vögeln // J. Orn. Bd. 133. S. 251–277.
36. Viohl G. Chinesische Vögel in Jura-Museum // Archaeopteryx. 1997. Bd. 15. S. 97–102.
37. Walker C.A. New subclass of birds from Cretaceous of South America // Nature. 1981. V. 292, No. 5818. P. 51–53.
38. Zhang F., Hou L., Quyang L. Osteological microstructure of *Confuciusornis*: preliminary report // Vertebr. Palasiatica. 1998. V. 36, No. 2. P. 126–135.
39. Zhou Z., Clarke J., Zhang F. Archaeoraptor's better half // Nature. 2002. V. 420. P. 285.

40. Zhou Z., Hou L. *Confuciusornis* and the early evolution of birds // *Vertebr. Palasiatica*. 1998. V. 36, No. 2. P. 136–146.

41. Zhou Z., Zhang F. Mesozoic birds of China – a synoptic review // *Frontiers Biol. China*. 2007. V. 2, No. 1. P. 1–14.

42. Zhou Z., Zhang J.Y. Preliminary report on a Mesozoic bird from Liaoning, China // *Chin. Sci. Bull.* 1992. V. 37, No. 16. P. 1365–1368.

SOME DETAILS OF HAND SKELETON MORPHOLOGY OF THE EARLY CRETACEOUS BIRD CONFUCIUSORNIS (CONFUCIUSORNIS SANCTUS: CONFUCIUSORNITHIDAE) AND THEIR MORPHO-FUNCTIONAL INTERPRETATION

A.V. Zinoviev

Tver State University

Some details of hand skeleton morphology of the Early Cretaceous bird Confuciusornis sanctus are described. The leading role of the third digit in progressive adaptation to flight is mentioned. Traces of insertion of at least two primaries to the proximal phalanx of the digit mentioned are reported for the first time. Limited use by Confuciusornis its forelimbs for climbing in canopies is hypothesized. Ritual role of the enlarged claw of the second digit is possible.

УДК: 597.552.511: 574.5

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ НА ПРИМЕРЕ ГОРНО-ТУНДРОВОГО ПРИТОКА ЛОСОСЕВОЙ РЕКИ (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА, БАССЕЙН РЕКИ УТХОЛОК)

Е.А. Кириллова, П.И. Кириллов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Исследовано изменение состава и плотности сообщества молоди лососевых в речном континууме небольшого горно-тундрового притока. Обсуждается воздействие различных биотических и абиотических факторов среды на состояние сообщества молоди лососевых. Показана исключительная роль притоков в формировании пополнения стад лососевых и поддержании их биоразнообразия.

Сообщество молоди лососевых – структурное и функциональное звено лососевой реки. Оно имеет сложную пространственно-временную динамику. Видовой состав его и плотность закономерно меняются от верховья реки к её устью. Кроме того, сообщество молоди лососевых крайне изменчиво во времени. Сложная пространственно-временная динамика обусловлена как биологией отдельных видов – компонентов сообщества рыб данной реки, так и множеством абиотических и биотических факторов среды (температура, водность реки, трофические условия).