

УДК 568.29

## ОПЫТ РЕКОНСТРУКЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОБЛИКА КОНФУЦИУСОРНИТИД (AVES, CONFUCIUSORNITHIFORMES, CONFUCIUSORNITHIDAE)

© 2009 г. А. В. Зиновьев

Тверской государственный университет

e-mail: m000258@tversu.ru

Поступила в редакцию 22.01.2008 г.

Принята к печати 03.04.2008 г.

На основе анализа данных по остеологии, роговым покровам и тафономии Confuciusornithidae предложена реконструкция экологического облика представителей этого семейства. Конфуциусорнисы, очертаниями напоминая современных фаэтонов, кормились, выхватывая на лету рыбу из поверхностного слоя воды пресноводных озер. Для отдыха и, возможно, гнездования они присаживались на растущие вокруг водоемов деревья, в передвижении среди ветвей которых им способствовал свободный от крылышка и снабженный хорошо развитым когтем второй палец крыла. Неспособные взлететь с земли, они помогали себе свободным от оперения четвертым пальцем кисти карабкаться по стволам деревьев. Пара удлинненных перьев хвоста служила для привлечения особей противоположного пола.

Птицы образуют один из самых привлекательных классов позвоночных. Научное исследование их ведется на протяжении многих столетий. С распространением во второй половине XIX в. в науке эволюционных взглядов встал вопрос о происхождении этой удивительной группы. Немалый интерес к теме вызвала сенсационная находка в 1861 г. в зольнгофенских литографских сланцах пернатого существа, археоптерикса, произведшего большой научный резонанс. К сожалению, научные дебаты об эволюции птиц на протяжении последующей сотни лет были подкреплены лишь небольшим количеством находок – несколькими скелетами археоптерикса из Баварии и меловыми зубатыми птицами из Канзаса (Marsh, 1872a–c, 1876, 1877, 1880 etc.). И вот в последние два десятилетия XX в. случился настоящий взрыв находок ископаемых птиц (обзоры см. Chiappe, 1995; Kurochkin, 1995, 2006; Chatterjee, 1997; Padian, Chiappe, 1998; Feduccia, 1999; Chiappe, Dyke, 2002, 2006; Курочкин, 2006). Особое место в их ряду занимают раннемеловые птицы из провинции Ляонин Китая. Китайскими исследователями был выпущен ряд обзоров, которые дают представление об истории, тафономии и разнообразии этих находок (Hou et al., 1995a, b; Hou, 1997, 2001; Zhang et al., 2003; Zhou, Zhang, 2004, 2007; Zhou, 2006a, b). Особое место среди них занимают конфуциусорнисы, сотни хорошо сохранившихся экземпляров которых были найдены в окрестностях деревень Сихетун (Sihetun) и Джианшангоу (Jianshangou) про-

винции Ляонин (Liaoning) Северо-Восточного Китая (Chiappe et al., 1999). Скелет и оперение конфуциусорнисов были описаны в деталях (Hou et al., 1995b, c, 1999a, b, 2002; Peters, 1996; Guan et al., 1997; Hou, 1997, 2001; Viohl, 1997; Martin et al., 1998; Zhang et al., 1998, 2006; Zhou, Hou, 1998; Peters, Ji, 1998; Chiappe et al., 1999; Ji et al., 1999; Göhlich, Mayr, 2001; Hou, 2001; De Ricqles et al., 2003; Зиновьев, 2007б) и к настоящему времени уже не вызывают серьезных дискуссий. Этого нельзя сказать о реконструкции их образа жизни. И хотя размышления об экологическом облике конфуциусорниса содержатся в упомянутых выше работах, они либо отрывочны, либо вступают в противоречие друг с другом (например, Chiappe et al., 1999 contra Martin et al., 1998).

В настоящей работе мы задались целью реконструировать экологический облик конфуциусорниса, который бы наилучшим образом удовлетворял имеющимся к настоящему времени данным по его остеологии, роговым покровам и тафономии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужил скелет *Confuciusornis sanctus* с отпечатками оперения (МВ.Ав.1168), хранящийся в коллекции Музея естественной истории университета Гумбольдта в Берлине (рис. 1). Были использованы также обширные литературные данные по остеологии, ро-



Рис. 1. *Confuciusornis sanctus* Hou et al., 1995 (MB.Av.1168).

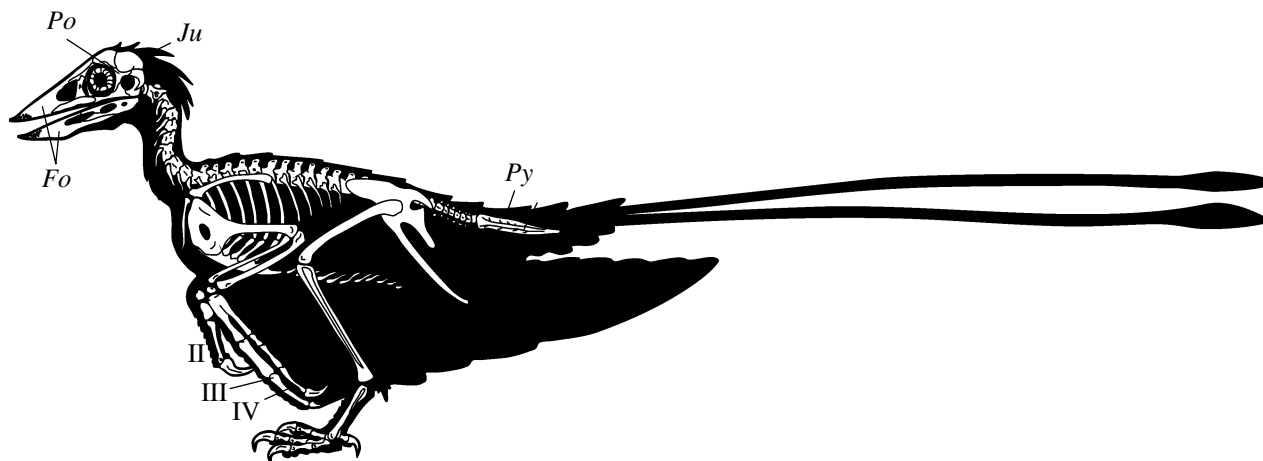
говым покровам и тафономии конфуциусорнитид.

Мелкие детали скелета и оперения конфуциусорниса изучались под бинокулярным микроскопом Leica. Зарисовка контуров производилась с использованием camera lucida.

Мы также пользовались результатами исследований, проведенных нами в 2004 г. над четырьмя экземплярами археоптерикса (Берлинским, Мюнхенским, Айхштеттским и Зольнгофенским).

## СИСТЕМАТИКА

К семейству Confuciusornithidae в настоящее время относят три рода с шестью видами (Zhou, Zhang, 2007). Сходство между собой представителей указанного семейства заставило ряд исследователей поставить под сомнение правомерность выделения в нем рода *Changchengornis* (Olson, 2000) и даже подразделение некоторых их представителей на отдельные виды (Chiappe et al., 1999). В отношении рода *Jinzhouornis* информации пока еще недостаточно (Hou et al., 2002). На-



**Рис. 2.** Реконструированный скелет *Confuciusornis sanctus* с очертаниями оперения и других роговых покровов (по: Chiappe et al., 1999, с изменениями). Добавлены: рамфотека (по: Hou et al., 1999b), роговые чехлы на когтях, удлиненные перья хвоста; придана большая независимость второму пальцу, третий палец полностью включен в оперение крыла (по: Зиновьев, 2007б); убраны крючковидные отростки (см. Olson, 2000). Обозначения: *Fo* – ямки на верхнечелюстной и зубной костях; *Po* – заглазничная кость; *Py* – пигостиль; *Sq* – чешуйчатая кость. II–IV – порядковые номера пальцев передней конечности.

ша экологическая реконструкция применима как минимум к четырем видам двух родов конфуциусорнисов: *Confuciusornis sanctus*, *C. dui*, *C. suniae* и *Changchengornis hengdaoziensis* (Hou et al., 1995b, 1999b; Hou, 1997; Ji et al., 1999).

### ЧЕРЕП

Череп конфуциусорниса (*C. sanctus*) являет мозаику примитивных и продвинутых черт. Хотя реконструкции черепа этого животного разными исследователями несколько отличаются друг от друга (Hou et al., 1995b, 1999b; Martin et al., 1998; Peters, Ji, 1998; Chiappe et al., 1999), почти все они подтверждают контакт заглазничной кости с чешуйчатой (рис. 2, *Po*, *Sq*), указывающий на примитивную конфигурацию височного отдела черепа. Примитивной особенностью можно считать также акинетичность черепа (Chiappe et al., 1999; Hou et al., 1999b), хотя некоторые исследователи допускают наличие у конфуциусорниса прокинетизма (Hou et al., 1995c; Martin et al., 1998; Olson, 2000). В то же время, к продвинутым чертам можно отнести увеличение лобных костей за счет редукции теменных и односторонность квадратной кости (Hou et al., 1999b).

Особое место среди продвинутых черт занимает клюв конфуциусорниса. Более мощные, в сравнении с таковыми археоптерикса, передчелюстная и зубная кости лишены зубов. Передняя треть их покрыта ямками и бороздками (Hou et al., 1999c) (рис. 2, *Fo*). Ямки и каналы, в которых помещались сосуды и чувствительные тельца, заставили уже самых первых исследователей при-

знать наличие у конфуциусорниса рогового клюва (Hou et al., 1995a-c).

Отпечатки других роговых структур (когтей, перьев) у тех же экземпляров указывают, без сомнения, на более “мягкую” структуру рогового чехла клюва конфуциусорниса, что полностью соответствует наличию на костном основании клюва ямок для чувствительных телец. Это свойство, отмеченное также Д. Петерсом и К. Джи (Peters, Ji, 1999), ставит под сомнение растительность конфуциусорниса, предложенную Л. Ху с соавторами (Hou et al., 1999c).

Отсутствие зубов никак нельзя считать адаптацией к растительноядению, поскольку у архозавров они исчезали неоднократно и зачастую по совсем другим причинам (обзор независимого исчезновения зубов в группах, близких к конфуциусорнису, см. в Chiappe et al., 1999). В то же время мощный, но чувствительный клюв, покрытый относительно нежной рамфотекой, вряд ли бы подошел для разгрызания растительных объектов. Наоборот, в этих случаях требуется мощная рамфотека, которая сохранялась бы в ископаемом состоянии наряду с когтями и перьями. Хорошим свидетельством растительноядности конфуциусорниса могли бы быть гастролиты, но они не найдены ни у одного из многих сотен известных экземпляров.

На какой же способ добычи пищи, в таком случае, указывает череп конфуциусорниса? Во-первых, чувствительный клюв с мягкой рамфотекой указывает на использование его для поиска и захватывания пищи (преимущественно мягкой, а, значит, животного происхождения) в недоступ-

ных для зрения местах. Во-вторых, мощность челюстей – показатель большой нагрузки, которая приходилась на них при добыче жертвы; в этой связи особенно мощная нижняя челюсть показывает, что на нее приходилась наибольшая нагрузка.

Поскольку клюв конфуциусорниса короток, то можно предположить, что он мог использоваться для поимки жертвы в верхних слоях воды или мягкого субстрата. Такой способ добычи пищевых объектов подтверждается вздернутостью клюва (Peters, Peters, 1997), усиленной формой рамфотеки, отпечатки которой были найдены у экземпляра *Confuciusornis dui* (Hou et al., 1999b) (рис. 2).

### ПОЯС ПЕРЕДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Пояс передних конечностей и сами конечности несколько напоминают таковые археоптерикса (Martin et al., 1998; Chiappe et al., 1999; Hou et al., 1999a) и других так называемых презанционированных базальных птиц (*Sapeornis*, *Jeholornis*) (Elzanowski, 2006). Практически неразвитый киль, своеобразное строение ключицы, короткость предплечья, отсутствие *for. triosseum* заставило ряд исследователей усомниться в способности этих ранних птиц к активному полету (см. обзор в Feduccia, 1999, а также Senter, 2006). Однако асимметричные маховые перья, мощный дельтопекторальный гребень (он особенно велик у конфуциусорниса), достаточно большая грудина указывают на способность этих птиц к активному полету (рис. 2).

Как и археоптерикс, конфуциусорнис имел когти на передних конечностях. Наибольшего размера достигал коготь второго пальца, о чем можно судить не только по размеру фаланги, но также по роговому чехлу. Коготь четвертого лишь немного уступал второму по величине. Этого нельзя сказать о когте третьего пальца. Когтевая фаланга его мала, флексорный бугорок слабо развит, а роговой чехол почти не имеет изгиба. В то же время скелет этого пальца и его метакарпальный элемент самые мощные (рис. 2).

Лучшее развитие третьего пальца и редукция когтя на нем, без сомнения, указывают на его ведущую роль в качестве места опоры необычно длинных первостепенных маховых перьев и потери им исходной, хватательной функции. Этого нельзя сказать о двух других пальцах. Не только мощные когтевые фаланги с хорошо развитыми флексорными бугорками, но и плотные (потому сохраняющиеся в ископаемом состоянии), загнутые и заостренные на концах роговые чехлы указывают на их активное использование (Зиновьев, 2007б). Такое строение когтей передних конечностей среди современных птиц наблюдается у птенца гоацина, который использует их для карабканья в ветвях. И хотя ряд птиц сохраняют во

взрослом состоянии на кисти один или даже несколько когтей (Nitzsch, 1811; Jeffries, 1881; Shufeldt, 1881; Pycraft, 1903; Wetmore, 1920; Fisher, 1940; Stephan, 1992), они всегда скрыты оперением и в общих чертах напоминают коготь третьего пальца конфуциусорниса.

На использование *C. sanctus* второго и четвертого пальцев крыла для целей, не связанных с полетом, указывает также их относительная свобода. Второй палец лишен крылышка (Zhou, Zhang, 2007). Связи четвертого пальца с какими-либо перьями также не установлено; на многих экземплярах он отведен от третьего.

### ПОЯС ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Таз конфуциусорниса напоминает таз археоптерикса, хотя лобковые кости у первого лежат практически параллельно седалищным. Мы не согласны с реконструкцией положения лобковых костей у археоптерикса, данной Л. Мартином с соавторами (Martin et al., 1998: фиг. 2к). Внимательное исследование нескольких экземпляров археоптерикса показало, что лобковые кости археоптерикса были направлены скорее вниз, чем назад, как это показано на реконструкции П. Вельнхофера (Wellnhofer, 1985).

Интерес представляет замечание Л. Чиappe с соавторами (Chiappe et al., 1999). Они отметили небольшой антитрохантер на каудолатеральном краю ацетабулюма *C. sanctus*. Это указывает на близкое к горизонтальному положение бедра конфуциусорниса, сходное с современными птицами и расходится с представлениями о “приматоподобном” положении птицы, высказанными в ряде работ (например, Hou et al., 1995b, 1996; Martin et al., 1998).

На характер наземной локомоции конфуциусорниса могло бы указать соотношение длин сегментов задней конечности. К сожалению, подобное соотношение у конфуциусорниса, а также у джехолорниса и сапеорниса не соответствует таковому ни одной из экологических групп современных птиц (Elzanowski, 2006). Потому прямого сравнения провести нельзя. Однако относительная короткость тибiotарзуса и тарзометатарзуса не позволяют назвать конфуциусорниса ни хорошим бегуном, ни способным ходить по мелководью. На то, что *C. sanctus* практически не передвигался по земле, указывают его загнутые когти с латерально сдавленными и заостренными на концах роговыми чехлами (рис. 2). Мы считаем этот признак более важным, чем относительную длину фаланг третьего пальца и длину заднего пальца, на которые делается акцент в ряде работ (Hopson, Chiappe, 1998; Chiappe et al., 1999). Даже у бегущих воробьиных птиц (*Motacillidae*, *Alaudidae*), многие из которых не теряют связи с деревьями, происходит уменьшение кривизны когтей, а задний коготь и вовсе выпрямляется, напоминая

шпору (Зиновьев, 1999). Воробьиные птицы – не очень корректный пример для оценки связи ископаемых птиц с кронами деревьев. Этой группой был приобретен свой, специализированный вариант передвижения в кронах, при котором удлиненный задний палец противостоит передним трем при балансировании во время прыжков с ветви на ветвь (Зиновьев, 2006, 2007а). Многие другие группы древесных видов имеют более короткий задний палец (см. обзор в Raikow, 1985). Короткий и несколько приподнятый задний палец конфуциусорниса, таким образом, указывает лишь на его неспособность активно передвигаться в кронах с использованием задних конечностей для поперечного охвата насеста, но отнюдь не запрещает ему двигаться вдоль более толстых ветвей или неподвижно сидеть поперек них (как это делают, например, Tetraoninae). Не следует также забывать, что как минимум второй, свободный от крылышка, палец передних конечностей мог использоваться конфуциусорнисом в качестве страховки при балансировании в ветвях.

### ПОЗВОНОЧНИК

Шейные позвонки сильно раздавлены на большинстве экземпляров конфуциусорниса, чтобы судить о тонких деталях их строения. Киаппе с соавторами (Chiappe et al., 1999), исследовавшие большое количество экземпляров, хранящихся в Китае, сообщают о наличии семи или восьми шейных позвонков. Они подтверждают данные Петерса (Peters, 1996) о гетероцельности, по меньшей мере, краниальной суставной поверхности шейных позвонков (сравни: Martin et al., 1998). Это указывает на сходный с современными птицами характер движений в шейном отделе. В то же время сильно редуцированные остистые отростки не позволяют предположить сильных нагрузок, приходившихся на надклювье или подклювье конфуциусорниса сверху, как это мы наблюдаем у водорезов (Frieling, 1936; Zusi, 1962).

Грудной отдел *C. sanctus* состоит из 12 позвонков, что на два позвонка меньше, чем у археоптерикса (Martin et al., 1998; Chiappe et al., 1999). Такая компактизация, несомненно, связана с лучшей адаптацией к полету. В то же время увеличивается количество синсакральных позвонков (семь против пяти у археоптерикса); очевидно за счет включения в него двух грудных. Распространение вперед подвздошной кости с вовлечением в контакт с ней еще двух грудных позвонков связано со смещением центра тяжести конфуциусорниса краниально, как за счет лучшего развития летательной мускулатуры, так и за счет редукции хвоста.

В скелете хвоста сохраняется около семи свободных позвонков (см. обзор других мнений в Chiappe et al., 1999), в то время как остальные сливаются в длинный пигостиль (рис. 2). Остистые и

поперечные отростки свободных хвостовых позвонков хорошо развиты и свидетельствуют о достаточно мощной хвостовой мускулатуре. Гребни пигостиля, образованные слиянием остистых и поперечных отростков составляющих его позвонков, формируют две полочки, на которых могли лежать очины двух длинных центральных рулевых, найденные у многих экземпляров конфуциусорниса (обзор см. в Zhang et al., 2006). Образование пигостиля также свидетельствует о формировании у конфуциусорниса независимого механизма управления рулевыми перьями (Baumel, 1988; Gatesy, Dial, 1996), повышающего эффективность хвоста при контроле полета в сравнении с длинным хвостом археоптерикса.

### ОПЕРЕНИЕ

Уже при первом описании конфуциусорниса сообщалось о наличии у него контурных перьев (Hou et al., 1995b, c). Последовавшие затем многочисленные находки позволили в деталях изучить оперение этой птицы (Martin et al., 1998; Chiappe et al., 1999). Все тело ее, за исключением цевки, стопы и, возможно, участка у основания клюва было покрыто контурными перьями, по-видимому, не отличимыми от таковых современных птиц (Zhou, Hou, 1998) (рис. 2). Л. Хоу (Hou, 2001) сообщает также о наличии у конфуциусорниса пуховых перьев, что делает его оперение еще более сходным с оперением Neornithes. Необычайно длинные первостепенные маховые заострены на вершинах и имеют асимметричные опахала. Оперение конфуциусорниса вполне соответствует таковому активно летающего существа.

Некоторую загадку представляет хвост. Рулевые перья его столь коротки, что заставили некоторых исследователей усомниться в их наличии (Chiappe et al., 1999, сравни: Hou et al., 1995b). Два центральных пера хвоста у приблизительно 10% найденных экземпляров удлинены (Martin et al., 1998) и превышают длину тела (рис. 2). Структура их отличается от структуры перьев современных птиц тем, что на большем своем протяжении, вплоть до дистальной четверти (до конечного ланцетообразного расширения), они не имеют выраженных очина и боронок. Сходные перья есть у некоторых современных птиц (например, Paradisaeidae) с той разницей, что их структура однообразна на всем протяжении (Chiappe et al., 1999). Однако, состояние, которое мы наблюдаем у конфуциусорниса, отнюдь не является запрещенным. Нечто подобное наблюдается у энанциорниса *Protopteryx* (Zhang, Zhou, 2000; Zhou, Zhang, 2001, 2004).

Длинным центральным хвостовым перьям конфуциусорниса трудно подобрать другое объяснение помимо принадлежности их к чертам полового диморфизма. Наличие аналогов среди современных птиц (например, *Anas acuta*, *Clangula hyemalis*, Pha-

etontidae) заставило большинство исследователей согласиться с этой идеей, рассматривая экземпляры с длинными перьями как самцов (Martin et al., 1998; Hou et al., 1999c; Hou, 2001 etc.). Хотя со стопроцентной уверенностью это утверждать нельзя (см. дискуссию у Chiappe et al., 1999).

### БИОТОП

Конфуциусорнис, наряду с энанциорнисовыми Eoeantionis (Hou et al., 1999a) и Longirostravis (Hou et al., 2004), и базальным орнитурным Liaoningornis, принадлежит ко второму этапу иррадиации биоты Джехол (Jehol Biota) (Zhou, 2006b). Датированный приблизительно 125 млн. лет, по числу и важности находок новых видов, как беспозвоночных, так и позвоночных животных, а также по разнообразию растений (среди которых – ранние цветковые) этот этап наиболее богат (см. подробный обзор биоты и список литературы в Chang et al., 2003 и Zhou et al., 2003).

Замечательное разнообразие биологических объектов оказалось быстро захороненным (часто благодаря вулканическим извержениям) в отложениях многочисленных мелких пресноводных водоемов (Guo et al., 2003; He et al., 2004). Присутствие в этих отложениях большого количества непотревоженных длительной транспортировкой древесных видов наземных позвоночных (Zhou, 2004) косвенно указывает на богатые леса, окружавшие пресноводные водоемы, а также на спокойный гидрологический режим. Остатки этих лесов представлены в отложениях представителями разных порядков, среди которых доминируют голосеменные. Палеоботанические и седиментологические исследования показывают чередование умеренно-засушливых и умеренно-влажных сезонов (Zhou et al., 2003; Barrett, Hilton, 2006).

### ПРЕДПОЛАГАЕМЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ КОНФУЦИУСОРНИСА

Одновременное захоронение на ограниченной территории большого количества экземпляров конфуциусорниса (до 40 экз. на 100 м<sup>2</sup>: Chiappe et al., 1999) заставляет предположить его стайный образ жизни; мнение, разделяемое большинством авторов (Martin et al., 1998; Peters, Ji, 1999; Hou, 2001; Zhou, Zhang, 2003; Zhou et al., 2003). Однако мы не можем с уверенностью говорить о колониальности этой птицы, приравниваемой в ряде работ к стайности (Zhou et al., 2003; Dalsätt et al., 2006). Все что мы можем утверждать, основываясь на данных тафономии и степени сохранности объектов, это то, что стая конфуциусорнисов погибла над или на поверхности пресноводного озера. Предположение Петерса и Джи (Peters, Ji, 1999) о том, что конфуциусорнисы, скорее всего, кормились здесь, нам кажется вполне обоснованным. Однако вряд ли они делали это, плавая по

поверхности; возможность, которую не исключают указанные авторы. И причиной тому не только достаточно мощные, загнутые и заостренные когти задних конечностей, не характерные для плавающих птиц. Основываясь на изложенных выше особенностях строения передних конечностей можно предположить, что конфуциусорнис вообще вряд ли был способен взлететь с воды. Поэтому он мог добывать пищу только в полете, выхватывая ее из поверхностного слоя воды (рис. 3, а). Свидетельством тому – строение его клюва. Добычей преимущественно служили мелкие рыбы, остатки одной из которых недавно были найдены у одного из экземпляров *C. sanctus* (Dalsätt et al., 2006). Возможно также, что конфуциусорнис мог изредка хватать добычу на берегу, как это предположил А. Эльжановский (Elzjanowski, 2002).

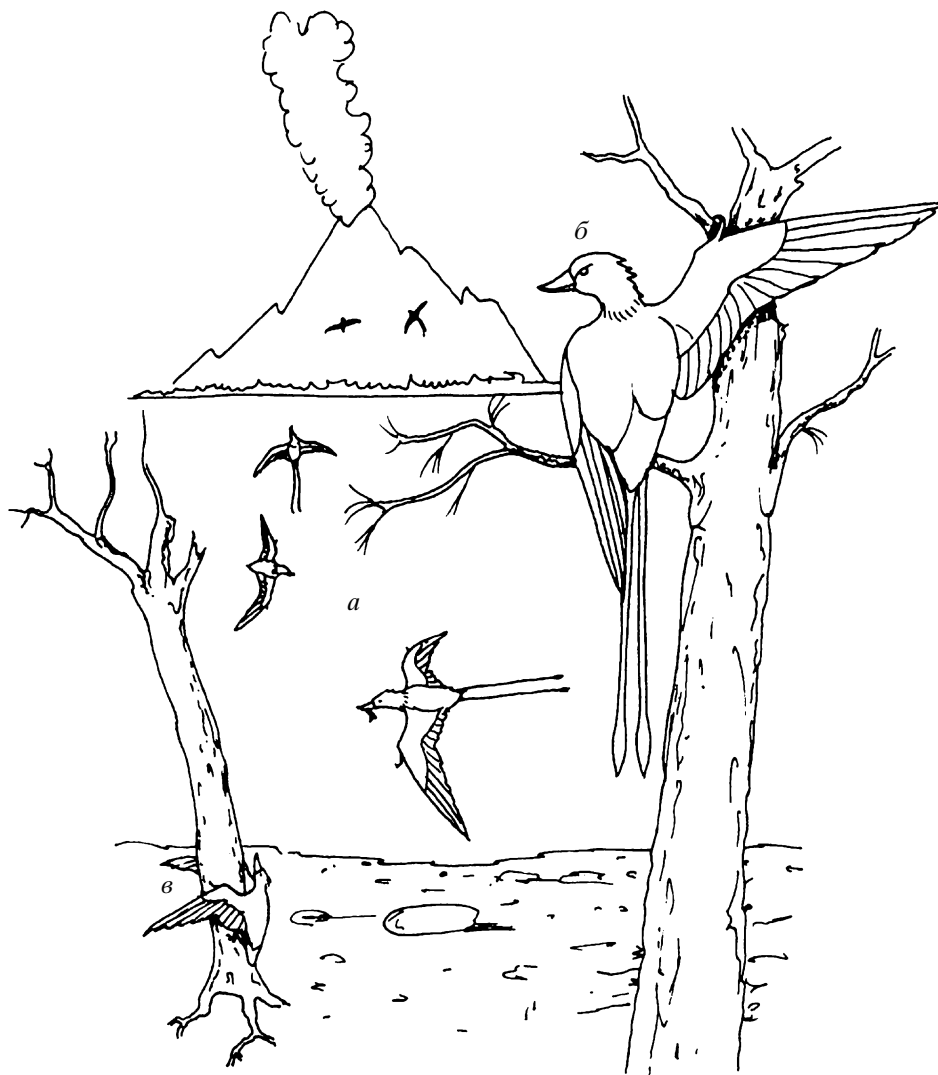
Очень удачным нам кажется сравнение конфуциусорниса с фаэтоном (Phaetontidae), приведенное в работе Петерса и Джи (Peters, Ji, 1999). Сходны не только длинные заостренные крылья и короткий хвост, выдающие в обеих птицах адаптацию к динамичному полету на открытом пространстве. Сходны также удлиненные центральные рулевые. И хотя они не идентичны по структуре, можно предполагать их одинаковую функцию у обоих видов, функцию привлечения особей противоположного пола (Balmford et al., 1993; Veit, Jones, 2003).

После полета конфуциусорнис, очевидно, сидел на ветви окружавших озера деревьев. Он не прыгал по ветвям напоподобие воробьиных птиц, а сидел на насесте или передвигался в кроне напоподобие птенца гоацина, цепляясь за ветви когтем второго пальца передних конечностей (рис. 3, б). В ветвях же, вероятно, находилось и гнездо конфуциусорниса. О колониальности его можно говорить лишь в том случае, если множество гнезд находилось на соседних деревьях, но таких данных нет.

Конфуциусорнис вряд ли часто карабкался по стволам деревьев, как это делал археоптерикс (Зиновьев, 2007в). Однако крупный коготь четвертого пальца указывает на то, что конфуциусорнис мог его использовать для лазания по стволам. Возможно, он пользовался этим, когда по какой-то причине приземлялся на землю, откуда взлететь не мог. Тогда он карабкался по стволу вверх (рис. 3, в), откуда взлететь не составляло труда.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Дэвиду Унвину и Оливеру Хампе (Музей естественной истории университета им. Гумбольдта, Берлин) за предоставление доступа к экземплярам археоптерикса и конфуциусорниса и создание благоприятной рабочей обстановки, Е.Н. Курочкину (Палеонтологический институт



**Рис. 3.** Реконструкция фрагмента раннемелового ландшафта провинции Ляонин с конфуциусорнисами. Обозначения: *а* – охотящиеся особи; *б* – отдыхающая особь; *в* – особь, карабкающаяся по стволу дерева.

им. А.А. Борисяка РАН) за конструктивные замечания по содержанию статьи.

Исследования были поддержаны совместными грантами Минобразования РФ и Немецкой службы академических обменов (DAAD) по программе “Михаил Ломоносов” за 2004/2005 и 2007/2008 г.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Зиновьев А.В.* Задняя конечность птиц как орган двуногой локомоции. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1999. 19 с.

*Зиновьев А.В.* Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2006. С. 221–222.

*Зиновьев А.В.* Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. биол. 2007а. Т. 112. № 3. С. 20–26.

*Зиновьев А.В.* Некоторые детали строения скелета кисти раннемеловой птицы конфуциусорниса (*Confuciusornis sanctus*: Confuciusornithidae) и их морфофункциональная трактовка // Вестн. ТвГУ. Сер. биол. экол. 2007б. Т. 22(50). Вып. 6. С. 94–100.

*Зиновьев А.В.* Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2007в. 53 с.

*Курочкин Е.Н.* Базальная диверсификация пернатых // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 219–232.

*Balmford A., Thomas A.L.R., Jones I.L.* Aerodynamics and the evolution of long tails in birds // Nature. 1993. V. 361. P. 628–631.

- Barrett P.M., Hilton J.M. The Jehol Biota (Lower Cretaceous, China): new discoveries and future prospects // *Integr. Zool.* 2006. V. 1. № 1. P. 15–17.
- Baumel J.J. Functional morphology of the tail apparatus of the pigeon (*Columba livia*) // *Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol.* 1988. V. 110. P. 1–115.
- Chang M.M., Chen P.-J., Wang Y.Q., Wang Y. The Jehol Biota. The emergence of feathered dinosaurs, beaked birds and flowering plants. Shanghai: Shanghai Sci. Tech. Publ., 2003. 207 p.
- Chatterjee S. The rise of birds: 225 million years of evolution. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 1997. 328 p.
- Chiappe L.M. A diversity of early birds // *Natur. Hist.* 1995. V. 6. P. 52–55.
- Chiappe L.M., An J.S., Ji Q., Norell M.A. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China // *Bull. Amer. Museum Natur. History.* 1999. V. 242. P. 1–89.
- Chiappe L.M., Dyke G.J. The Mesozoic radiation of birds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 91–124.
- Chiappe L.M., Dyke G.J. The early evolutionary history of birds // *J. Paleontol. Soc. Korea.* 2006. V. 22. № 1. P. 133–151.
- Dalsätt J., Zhou Z.-H., Zhang F.-C., Ericson P.G.P. Food remains in *Confuciusornis sanctus* suggest a fish diet // *Naturwiss.* 2006. V. 93. P. 444–446.
- De Ricqlès A.J., Padian K., Horner J.R. et al. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves) // *J. Paleontol.* 2003. V. 23. № 2. P. 373–386.
- Elzanowski A. Biology of basal birds and the origin of avian flight // *Proc. 5th Symp. Soc. Avian Paleontol. Evol. Beijing: Sci. Press,* 2002. P. 211–226.
- Elzanowski A. Limb eco-morphology of the most primitive birds // *J. Ornithol. Abstracts. XXIV Internat. Ornithol. Congr. Berlin: Springer Verl.,* 2006. P. 111.
- Feduccia A. The origin and evolution of birds. New Haven, L.: Yale Univ. Press, 1999. 480 p.
- Fisher H.I. The occurrence of vestigial claws on the wings of birds // *Amer. Midland Natur.* 1940. V. 23. P. 234–243.
- Frieling H. Funktionell-anatomische Untersuchungen am Scherenschnabel (*Rynchops nigra intercedens* Saunders) // *J. Ornithol.* 1936. Bd 84. № 3. S. 434–441.
- Gatesy S.M., Dial K.P. From frond to fan: Archaeopteryx and the evolution of short-tailed birds // *Evolution.* 1996. V. 50. № 5. P. 2037–2048.
- Göhlich U.B., Mayr G. Zu Besuch bei *Confuciusornis* & Co. in Nordost-China // *Natur. Museum.* 2001. Bd 131. № 11. S. 401–409.
- Guan J., Chiappe L.M., Hu S. A new specimen of *Confuciusornis sanctus* from Liaoning's Yixian Formation // *Sel. Vertebr. Paleontol. Beijing Natur. History Museum.* 1997. V. 100. P. 102–106.
- Guo Z., Liu J., Wang X. Effect of Mesozoic volcanic eruptions in the western Liaoning Province, China on palaeoclimate and palaeoenvironment // *Sci. China Ser. D-Earth Sci.* 2003. V. 46. P. 1261–1272.
- He H., Wang X.-L., Wang F. et al. Timing of the Jiufotang Formation (Jehol Group) in Liaoning, northeastern China and its implications // *Geoph. Res. Lett.* 2004. V. 31. № 12. P. L12605.
- Hopson J.A., Chiappe L.M. Pedal proportions of living and fossil birds indicate arboreal or terrestrial specialization // *J. Vertebr. Paleontol.* 1998. V. 18. № 3. P. 52A.
- Hou L.-H. Mesozoic birds of China. Taiwan: Nan Tou, 1997. 228 p.
- Hou L.-H. Mesozoic birds of China. Taiwan: Phoenix Valley Prov., 2001. 153 p.
- Hou L.-H., Chiappe L.M., Zhang F.-C., Chuong C.M. New Early Cretaceous fossil from China documents a novel trophic specialization for Mesozoic birds // *Naturwiss.* 2004. V. 91. P. 22–25.
- Hou L.-H., Martin L.D., Zhou Z.-H., Feduccia A. Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from Northeastern China // *Science.* 1996. V. 274. № 5290. P. 1164–1167.
- Hou L.-H., Martin L.D., Zhou Z.-H., Feduccia A. Archaeopteryx to opposite birds – missing link from the Mesozoic of China // *Vertebr. Palasiat.* 1999a. V. 37. № 2. P. 88–95.
- Hou L.-H., Martin L.D., Zhou Z.-H. et al. A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis* // *Nature.* 1999b. V. 399. P. 679–682.
- Hou L.-H., Zhou Z.-H., Gu Y.-C., Sun Y.-T. Introduction to Mesozoic birds from Liaoning, China // *Vertebr. Palasiat.* 1995a. V. 33. № 4. P. 261–271.
- Hou L.-H., Zhou Z.-H., Gu Y.-C., Zhang H. *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China // *Chin. Sci. Bull.* 1995b. V. 40. № 18. P. 1545–1551.
- Hou L.-H., Zhou Z.-H., Martin L.D., Feduccia A. A beaked bird from the Jurassic of China // *Nature.* 1995c. V. 377. № 6550. P. 616–618.
- Hou L.-H., Zhou Z.-H., Zhang F., Gu Y.-C. Mesozoic birds from western Liaoning in China. Liaoning: Liaoning Sci. Tech. Publ. House, 2002. 120 p.
- Jeffries J.A. On the claws and spurs on birds' wings // *Proc. Bost. Soc. Natur. History.* 1881. V. 21. P. 301–306.
- Ji Q., Chiappe L.M., Ji S.-A. A new Late Mesozoic confuciusornithid bird from China // *J. Vertebr. Paleontol.* 1999. V. 19. № 1. P. 1–7.
- Kurochkin E.N. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // *Archaeopteryx.* 1995. V. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N. Parallel evolution of theropod dinosaurs and birds // *Entomol. Rev.* 2006. V. 86. Suppl. 1. P. S45–S58.
- Marsh O.C. Discovery of a remarkable fossil bird // *Amer. J. Sci. Ser. 3.* 1872a. V. 3. P. 56–57.
- Marsh O.C. Notice of a new and remarkable fossil birds // *Amer. J. Sci. Ser. 3.* 1872b. V. 4. P. 344.
- Marsh O.C. Preliminary description of *Hesperornis regalis*, with notices of four other species of Cretaceous birds // *Amer. J. Sci. Ser. 3.* 1872c. V. 3. P. 360–365.
- Marsh O.C. Notice of new *Odontornithes* // *Amer. J. Sci. Ser. 3.* 1876. V. 11. P. 509–511.
- Marsh O.C. Characters of the *Odontornithes*, with notice of a new allied genus // *Amer. J. Sci. Ser. 3.* 1877. V. 14. P. 85–87.
- Marsh O.C. *Odontornithes*, a monograph on the extinct toothed birds of North America // *Rep. U.S. Geol. Expl. 40 Paral.* 1880. V. 7. P. 1–201.



- Martin L., Zhou Z.-H., Hou L.-H., Feduccia A.* Confuciusornis sanctus compared to Archaeopteryx lithographica // Naturwiss. 1998. V. 85. P. 286–289.
- Nitzsch C.L.* Über das Nägelglied der Flügelfingers, besonders des Daumens // Osteographische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig: Reclam, 1811. Bd 5. S. 89–97.
- Olson S.L.* Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the late mesozoic of North-eastern China. Review of the book by Chiappe, L.M., Ji, G., Norell, M.A. // Auk. 2000. V. 117. № 3. P. 836–839.
- Padian K., Chiappe L.M.* The origin and early evolution of birds // Biol. Rev. 1998. V. 73. № 1. P. 1–42.
- Peters D.S.* Das Exponat des Monats: Ein nahezu vollständiges Skelett eines urtümlichen Vogels aus China // Natur. Museum. 1996. Bd 126. № 9. S. 298–302.
- Peters D.S., Ji Q.* The diapsid temporal construction of the Chinese fossil bird Confuciusornis // Senckenb. Lethaea. 1998. V. 78. № 1/2. P. 155–158.
- Peters D.S., Ji Q.* Musste Confuciusornis klettern? // J. Ornithol. 1999. Bd 140. № 1. S. 41–50.
- Peters D.S., Peters W.S.* Anpassung – Kernpunkt oder Mißverständnis der Evolutionstheorie? // Bausteine der Evolution. Symposium Übersee-Museum Brehem. Gelsenkirchen: Schwelm, 1997. S. 73–82.
- Pycraft W.P.* The claws on the wings of birds // Knowledge. 1903. V. 26. P. 221–224.
- Raikow R.J.* Locomotor system // Form and function in birds. N. Y. – L.: Acad. Press, 1985. V. 3. P. 57–146.
- Senter P.* Scapular orientation in theropods and basal birds // Acta Palaeontol. Pol. 2006. V. 51. № 2. P. 305–313.
- Shufeldt R.W.* The claws of the index digit of the Cathartidae // Amer. Natur. 1881. V. 15. P. 906–908.
- Stephan B.* Vorkommen und Ausbildung der Fingerkrallen bei rezenten Vögeln // J. Ornithol. 1992. Bd 133. S. 251–277.
- Veit A.C., Jones I.L.* Function of tail streamers of Red-tailed Tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) as inferred from patterns of variation // Auk. 2003. V. 120. P. 1033–1043.
- Viohl G.* Chinesische Vögel in Jura-Museum // Archaeopteryx. 1997. Bd 15. S. 97–102.
- Wellnhofer P.* Remarks on the digit and pubis problems of Archaeopteryx // The beginning of birds. Proc. Intern. Archaeopteryx Conf. Eichstätt: Bronner & Daentler, 1985. P. 113–122.
- Wetmore A.* The wing claw in swifts // Condor. 1920. V. 22. № 6. P. 197–199.
- Zhang F.-C., Hou L.-H., Quyang L.* Osteological microstructure of Confuciusornis: preliminary report // Vertebr. Palasiat. 1998. V. 36. № 2. P. 126–135.
- Zhang F.-C., Zhou Z.-H.* A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers // Science. 2000. V. 290. P. 1955–1959.
- Zhang F.-C., Zhou Z.-H., Hou L.-H.* Birds // The Jehol Biota. Shanghai: Shanghai Sci. Tech. Publ., 2003. P. 129–149.
- Zhang F.-C., Zhou Z.-H., Dyke G.J.* Feathers and 'feather-like' integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs // Geol. J. 2006. V. 41. № 3–4. P. 395–404.
- Zhou Z.-H.* Vertebrate radiations of the Jehol Biota and their environmental background // Chin. Sci. Bull. 2004. V. 49. P. 754–756.
- Zhou Z.-H.* Adaptive radiation of the Jehol Biota and its evolutionary background // Originations and radiations – evidences from the Chinese fossil record. Beijing: Sci. Press, 2006a. P. 705–732, 943–945.
- Zhou Z.-H.* Evolutionary radiation of the Jehol Biota: chronological and ecological perspectives // Geol. J. 2006b. V. 41. № 3–4. P. 377–393.
- Zhou Z.-H., Barrett P.M., Hilton J.* An exceptionally well preserved Lower Cretaceous ecosystem // Nature. 2003. V. 421. P. 807–814.
- Zhou Z.-H., Hou L.-H.* Confuciusornis and the early evolution of birds // Vertebr. Palasiat. 1998. V. 36. № 2. P. 136–146.
- Zhou Z.-H., Zhang F.-C.* Origin of feathers – perspectives from fossil evidence // Sci. Prog. 2001. V. 84. № 2. P. 87–104.
- Zhou Z.-H., Zhang F.-C.* Jeholornis compared to Archaeopteryx, with a new understanding of the earliest avian evolution // Naturwiss. 2003. V. 90. P. 220–225.
- Zhou Z.-H., Zhang F.-C.* Mesozoic birds of China: an introduction and review // Acta Zool. Sin. 2004. V. 50. № 6. P. 913–920.
- Zhou Z.-H., Zhang F.-C.* Mesozoic birds of China – a synoptic review // Frontiers Biol. China. 2007. V. 2. № 1. P. 1–14.
- Zusi R.L.* Structural adaptations of the head and neck in the Black Skimmer *Rynchops nigra* Linnaeus. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1962. V. 3. 101 p.

## An Attempt to Reconstruct the Lifestyle of Confuciusornithids (Aves, Confuciusornithiformes)

A. V. Zinoviev

**Abstract**—The lifestyle of some representatives of the family Confuciusornithidae is reconstructed based on the analysis of osteological data, horn structures, and taphonomy. Confuciusornithids, which resemble extant *Phaethon* in general appearance, fed on fish, catching them from the surface layer of freshwater lakes. They rested and probably nested in trees growing near the basin. When moving in the tree canopy, they used the second digit of the wing, free from an alula and equipped with a well-developed claw. Unable to take off from the ground, they used the fourth digit of the forearm, which was free from feathers, for climbing tree trunks. A pair of elongated caudal feathers (rectrices) were probably used to attract mates.

Key words: Aves, Confuciusornithidae, reconstruction of lifestyle.