

ВОЗМОЖНОЕ АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОТКРЫТОГО ТАЗА ПТИЦ И НОВАЯ ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛЕТА

С.А. Лопарев

Possible adaptive significance of the open pelvis of birds and a new hypothesis of the origin of flight. - S.A. Loparev. - Berkut. 5 (2). 1996. - There are three hypotheses of the origin of avian pelvis. All of them have some weak points. We propose a hypothesis on the origin of backward orientation of pubis intended for containing a big postembryonic yolk mass. This structure exists in overwhelming majority of recent species and corresponds with relatively big (when compare with adult birds) dimensions of new born nestlings as well as with short term and high rate of their development. Existing hypotheses on the origin of flight underrate the energetics of take-off flight. We suppose that the origin of flight lies in the following row of events. 1) In coastal or littoral habitats some forms use to escape from danger by flapping the "protowings" on water. Normally these "protowings" are used for quite different purpose. 2) On the base of such behavior a gliding flight originates. Legs and wings are used in succession as propelling agents. 3) Subsequently "a flight above the screen" is formed. This type of flight requires less energy and permits transportation on a long distance. 4) Only after all of these stages forward horizontal flight is formed. All other types of flight originate later within bird species adapted to different habitats and possessed substantial reserve of power for rapid take-off flight and for change of flight regimes. We propose a system of characters of class *Aves* in the process of formation. In addition to generally accepted avian features it includes: relatively small dimensions, small number of eggs in a single clutch, asynchronous development and successive laid of eggs, the most rapid within tetrapodes rate of growth and short term of development. There is a rather rigid system of links among the majority of these characters which promotes improvement of flight and complication of behaviour.

Key words: morphology, evolution, pelvis, development, flight.

Пути происхождения класса птиц, наиболее существенных их морфологических приспособлений (перьевой покров, характерная забота о потомстве, полет) — один из самых сложных и запутанных вопросов филогении. Он осложняется еще и крайней немногочисленностью палеонтологических остатков. Большинство исследователей, в основном палеонтологов и эволюционистов, для решения вопроса чаще всего разбираются морфологические особенности, в первую очередь скелета, как современных птиц, так и возможных родственных вымерших форм (Дементьев, 1965; Рауп, Стенли, 1974; Коуэн, 1982; Курзанов, 1987; Грант, 1991; Кэрролл, 1993). Реже, в основном орнитологами, анализируются адаптивные возможности, морфология и экология современных форм. Анализируются количественные соотношения видов птиц различной экологии внутри отрядов, обычно принимаемых как более примитивные, и между отрядами, а также сравнение немногих известных вымерших форм с современными (Познанин, 1957; Дементьев, 1965; Татарин, 1980). До последнего времени недооценивалось существенное различие между классами птиц и рептилий по уровню метаболизма, степени развития головного мозга и высшей нервной деятельности, весьма существенно влияющим на экологию и поведение форм. Кроме этого, значительную неопределенность в вопрос вносят существенные различия во взглядах на энергетику, экологию и эволюцию морфологических особенностей мезозойских рептилий (Рауп, Стенли, 1974; Коуэн, 1982; Кэрролл, 1993).

Происхождение характерного строения таза

Гипотезы-обоснования

Для всех современных птиц характерно наличие так называемого "открытого" таза и образование

сложного синсакрума. Наиболее характерные черты этой структуры — срастание удлинённых подвздошных костей с многими позвонками, разворот их параллельно позвоночнику в почти горизонтальное положение и образование "крыши" тазовой полости. Седалищные кости из обычного рептильного (сохраняющегося и у млекопитающих) положения отодвигаются в стороны и назад и в подавляющем большинстве прирастают к подвздошным. Симфиз между их направленными назад и вниз отростками отсутствует. Лобковые кости из обычного для рептилий и млекопитающих передне-нижнего положения отодвигаются резко назад и слегка в стороны, занимая положение параллельно седалищным. У значительной части птиц они в большей или меньшей степени срастаются с седалищными. Симфиз между ними тоже отсутствует, исключение — африканский страус (*Struthio camelus*). Однако, будучи более длинными, чем седалищные, лобковые кости сохраняют свободные концы (у большинства видов с небольшими расширениями), которые могут в зависимости от физиологического состояния особи несколько менять свою ориентацию. В подавляющем большинстве руководств (Шимкевич, 1922; Шмальгаузен, 1938; Наумов, Карташев, 1979; Кэрролл, 1993) такое строение таза объясняется необходимостью откладки крупных яиц и прохождением их через выводные каналы в твердой скорлупе. В некоторых из работ (Шмальгаузен, 1938; Наумов, Карташев, 1979; Коуэн, 1982; Кэрролл, 1993) признается возможным удобство подобной структуры при двуногом передвижении, а в последнее время предполагается связь с интенсификацией дыхания — неограниченная подвижность брюшной стенки (Наумов, Карташев, 1979).

Признавая значение деталей строения птичьего таза для всех этих процессов, мы, тем не менее, склонны объяснять происхождение и формирование

его иной причиной, причем признаем ее ведущей. Только впоследствии сформированный птичий таз способствовал выполнению всех вышеперечисленных функций. Причина эта — откладка яиц с чрезвычайно большим количеством желтка, особенно у более примитивных выводковых птиц и втягивание значительных количеств остаточного желтка перед вылуплением через пупочный канал в брюшную (тазовую) полость, где этот желток в первые несколько суток жизни занимает до 2/3 объема, составляя до 30–38 % веса суточного птенца, например, у куриных. Морфоэкологические связи этого явления, его влияние на энергетику ранних стадий и особенности роста мы рассмотрим ниже, а перед этим попробуем проанализировать правомочность альтернативных объяснений.

Необходимость иметь развернутые назад седалищные и лобковые кости для прохождения по родовым каналам крупных яиц в твердой скорлупе не выдерживает критики, поскольку относительный вес (объем) яиц у большинства птиц составляет от 5 до 15 % веса тела, что примерно соответствует относительному весу новорожденных млекопитающих, у части из которых (человек!) имеются значительных объемов голова, или длинные и неудобные при рождении конечности (копытные). Оставляя в стороне китообразных, вес новорожденных у которых может быть до трети веса тела матери (таз китообразных редуцирован), и подковоносов из рукокрылых, у которых вес новорожденных может достигать до 30 % и более веса самки (у подковоносов редуцированы лобковая и седалищная кости) (Бобринский и др., 1965; Мосияш, 1985), остановимся на остальных рукокрылых, имеющих нормальный таз закрытого типа (тазовое кольцо) с лобковым и седалищным симфизами, и тем не менее рождающих детенышей, составляющих в среднем около 20 % веса самки (Бобринский и др., 1965; Соколов, 1973; Курсков, 1978). Кроме этого можно вспомнить гекконов (виды родов *Gymnodactylus*, *Alsophylax*, *Crossobamon*), откладывающих два крупных яйца в известковой скорлупе и при этом сохраняющих нормальное строение таза (Карр, 1975; Кудрявцев и др., 1991). Наиболее относительно крупное яйцо, составляющее по некоторым данным 20–30 % веса самки, откладывают киви (*Apteryx sp.*) (Карташев, 1974), несколько меньше этот показатель у некоторых куликов. У перевозчика (*Actitis hypoleucos*) 4 яйца — 117 % веса самки, у песочников (*Calidris minuta*, *C. subminuta*, *C. alpina*) — 121 %, у ряда других куликов — 90–100 %. Крупные яйца у мелких чаек и крачек — 3 яйца до 70 % веса самки, однако такие крупные яйца у птиц — не такое уж частое явление (Дементьев, 1940; Карташев, 1974; Дольник, Дольник, 1982). И самое главное — яйцо при откладке проходит между хвостовыми позвонками и седалищными и лобковыми костями, таким образом расхож-

дение последних в стороны, как и разворот в стороны подвздошных костей может способствовать эволюционному увеличению яиц, но вот разворот последних назад из нижнего или передне-нижнего положения явно сужает этот просвет, в связи с чем и исчезают симфизы седалищной (кроме эму (*Dromaius novaehollandiae*)) и лобковой (кроме африканского страуса) костей (Шмальгаузен, 1938; Дементьев, 1940). Таким образом, у вышеупомянутых страусообразных сохраняется закрытый канал для выведения яиц при общем для птиц повороте костей назад. Сохранение симфиза в данном случае можно объяснить небольшими относительно общего размера птицы яйцами, хотя и самыми крупными в абсолютном значении среди современных птиц. Остальные птицы в период яйцекладки увеличивают расстояние между концами разошедшихся лобковых костей, кроме этого, сами кости приобретают несколько большую гибкость и подвижность. Прощупывая концы лобковых костей через брюшную стенку у живой особи, возможно определение физиологического состояния (готова к яйцекладке или нет) не только у домашней птицы (Дементьев, 1940; Бракин, Сидорова, 1984), но и у многих диких видов (Флинт и др., 1986). В некоторых случаях в негнездовой период так можно отличить самцов от самок.

Таким образом, если эволюционное исчезновение симфизов лобковой и седалищной костей можно связать с крупными яйцами, то разворот их назад как будто даже противоречит этому.

Роль своеобразного таза птиц в дыхании, учитывая существенные отличия дыхательного акта птиц и млекопитающих, невозможно оценить без сложных физиологических методик. Особенности дыхания вымерших птицеподобных форм динозавров нам неизвестны, и поэтому мы не беремся подтверждать или опровергать данную версию.

Что касается бипедализма, т. е. передвижения преимущественно или исключительно на задних конечностях, то оно достаточно широко распространено среди современных и вымерших форм млекопитающих (Соколов, 1973) и рептилий (Коуэн, 1982; Кэрролл, 1993). Ни у кого из млекопитающих, как прыгающих на задних ногах с синхронным и асинхронным отталкиванием (кенгуру, тушканчики), так и способных к шаговому передвижению на задних конечностях (некоторые виды тушканчиков) не наблюдается тенденции к изменению формы таза. К непродолжительному бегу на задних конечностях способны некоторые современные ящерицы — василиски (*Basiliscus sp.*), плащеносная ящерица (*Chlamydosaurus kingi*), однако и у них таз типично трехлучевого рептильного типа. В то же время у современных крокодилов, несмотря на препублический таз (с направленными вперед лобковыми костями) отсутствует лобковый симфиз (Шимкевич, 1922). Среди вымерших групп репти-

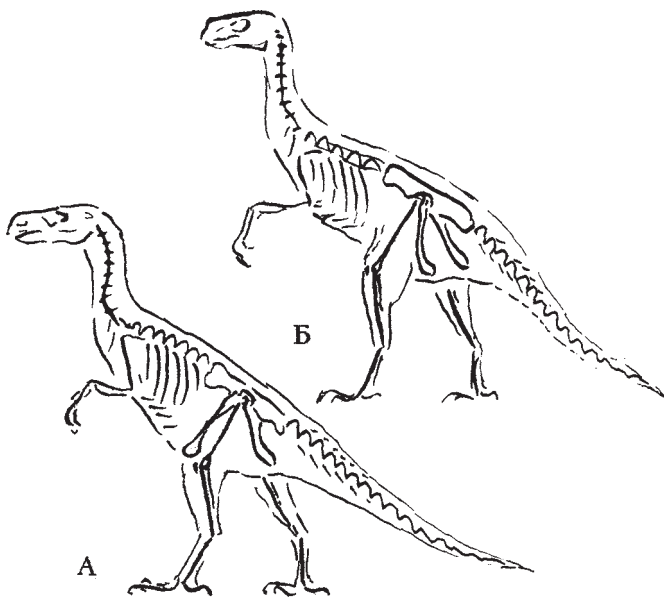


Рис. 1. Строение скелета ящеротазового (А) и птицетазового (Б) динозавров.

Fig. 1. Structure of the skeleton in dinosaurs: *Saurischia* (А) and *Ornithischia* (Б).

лий обращают на себя внимание формы, относимые к двум группам динозавров — ящеротазовых (*Saurischia*) и птицетазовых (*Ornithischia*), первые из которых имели типично рептильный таз с направленными вперед и вниз локтевыми костями, образующими в районе симфиза массивное утолщение — “башмак”, хотя у некоторых из них, в первую очередь у двуногих, происходило расширение подвздошной кости и прирастание ее к значительному количеству позвонков. У второй группы подвздошные и локтевые кости отогнуты назад, как у птиц. У некоторых форм подвздошная кость срастается с немногими (4–6) позвонками, у других расширяется и охватывает большее число позвонков. У ряда специализированных форм (особенно более крупных поздних — игуанодонтов, стегозавров) как двуногих, так и четвероногих, развивается направленный вперед предлобковый отросток, который занимает положение, сходное с локтевой костью ящеротазовых. И среди первых, и среди вторых описаны формы, передвигающиеся исключительно в двуногом положении. Некоторые из них, по-видимому, были способны к быстрому и маневренному бегу (Рауп, Стенли, 1974; Коуэн, 1982). Положение отдельных частей позвоночного столба и грудной клетки было сходным с птичьим. Сходством обладала длинная и подвижная шея и легкий ажурный череп, у ряда форм челюсти, по-видимому, одевал клюв (Кэрролл, 1993). Сходство ряда ящеротазовых форм с бегающими птицами было настолько велико, что они получили название *Ornithomimidae* и *Avimimidae*. Особенно высокое сходство

отмечено в скелете задних конечностей, что вероятнее всего обуславливало и сходство мускулатуры. В то же время среди птицетазовых, несмотря на меньшее общее сходство, встречались, особенно среди “примитивных” ранних, формы, весьма сходные с птицами по строению задних конечностей (*Heterodontosaurus*, *Hypsilophodon*), таза (*Scelidosaurus*, *Protoceratops*, *Homalocephale*), часть из которых передвигалась преимущественно или исключительно на задних конечностях, часть использовала исключительно четвероногое передвижение. Несмотря на ряд попыток объяснения подобных различий в строении таза динозавров (Romer, 1956; Galton, 1969; Charig, 1972; Walker, 1977; Santa Luca, 1980, цит. по: Кэрролл, 1993), большинство ученых так или иначе связывают их с локомоцией и реже с объемом брюшной полости (кишечника). Единого мнения так и не сложилось. Однако наличие сходных по габитусу и локомоции форм с разным строением таза само по себе опровергает такую связь (рис. 1). Существенным отличием, правда, всех этих форм, кроме, видимо, *Avimimus*, является более вертикальное положение конечностей,

чем у современных птиц, особенно направленное вниз, а не вперед, бедро, а также значительно меньшая ширина таза, связанная с направлением хотя и широких подвздошных костей косо вниз, а не в стороны, как у птиц, что создавало все-таки заметно меньший объем тазовой полости. Таким образом, связывать характерное положение локтевых и седалищных костей птиц с двуногостью видимо все-таки нет оснований. Как хорошо показал Курзанов (1987), смещению локтевой и седалищной костей сначала вниз, а потом назад не только у птиц, но и у птицеподобных динозавров предшествовало изменение положения бедра и выход его в нормальном (при стоянии) положении вперед от локтевой кости. Это заставило бегающих авимимид изменить расположение и места прикрепления мускулатуры, связанной с бедром, и освободило в значительной степени, а возможно и полностью, локтевую кость от функции прикрепления мускулатуры, связанной с бедром и способствовало дальнейшей возможности изменения ее положения. По-видимому, такая же ситуация сложилась при развитии ранних бегающих предков птиц, хотя палеонтологические остатки, на которых можно было бы показать этот процесс, отсутствуют. Обоснований подобного поворота бедра несколько, но нам кажется, что наиболее существенное — в изменении положения центра тяжести при статической позе, который смещается вперед при уменьшении массы либо укорочении хвоста. С данной проблемой столкнулись как авимимиды, так и птицы (но не орнитомимиды и другие бегающие динозавры с развитым хвостом).

Еще меньше вероятность связи птичьего таза с полетом, так как у летающих птерозавров (*Pterosauria*) таз имел обычное строение (см. также летучие мыши).

Предлагаемое нами объяснение строения таза

Таким образом, рассмотрев предыдущие гипотезы, мы видим, что они не могут быть во всяком случае ведущими в становлении своеобразного для птиц (и ряда динозавров) строения таза. В то же время, вскрывая 1–3-суточных птенцов выводковых птиц, можно обнаружить высокую степень приспособленности данного строения таза с широкими, почти горизонтально поставленными подвздошными костями, широко разнесенными вертлужными впадинами и отодвинутыми назад вверх лобковыми и седалищными костями к вмещению огромного запаса желтка (рис. 2, 3). Этот запас желтка способен поддержать существование птенца иногда до недельного возраста (при оптимальной температуре) без питания (Хейнрот, 1947). Подобный запас желтка, более или менее выраженный, имеют все выводковые птицы. У птенцовых (воробьиные, голуби) он намного меньше, даже у только что вылупившихся птенцов и составляет менее 5 % веса тела (Дементьев, 1940; Хейнрот, 1947; Флинт и др., 1986). Эти различия отражают две экологически разные стратегии эволюции птиц. Типичных птенцовых родители обогревают постоянно и с первых же часов начинают кормить. Запас желтка в такой ситуации практически не нужен, и почти весь желток, находящийся в яйце, еще на ранних стадиях развития идет на построение тела зародыша. Соотношение желтка к белку в яйцах таких птиц 1:2,5 – 1:4 (голуби), 1:3 (дрозды, ласточки), 1:4 (домовый воробей (*Passer domesticus*)) (Дементьев, 1940). У видов же выводковых соотношение от 1:2 до 1:0,5. При этом часть желтка расходуется в первой трети эмбрионального развития (зародышевый период) на построение тела, а остальная часть (более 2/3) не используется во время эмбрионального роста, когда в предплодном и плодном периоде зародышевого развития эмбрион строит свое тело за счет белка яйца и незадолго перед вылуплением втягивается в брюшную полость, создавая запас на первые дни жизни (Дементьев, 1940; Флинт и др., 1986). Этот запас особенно велик у современных форм, забота родителей о вылупившихся птенцах у которых отсутствует и птенцам приходится самостоятельно обучаться питанию, защитным реакциям и поддерживать температурный баланс. Речь идет о сорных курах (*Megapodus eremita*, *Leipoa ocellata*, *Telegallus sp.*). Соотношение желтка к белку у этих птиц 1:0,5; 1:0,66 соответственно (Хейнрот, 1947). У видов, самостоятельно питающихся с первого дня жизни и находящихся в достаточно жестких температурных условиях, соотношение ниже, например, у гуся – 1:0,9–1:0,97. У видов,

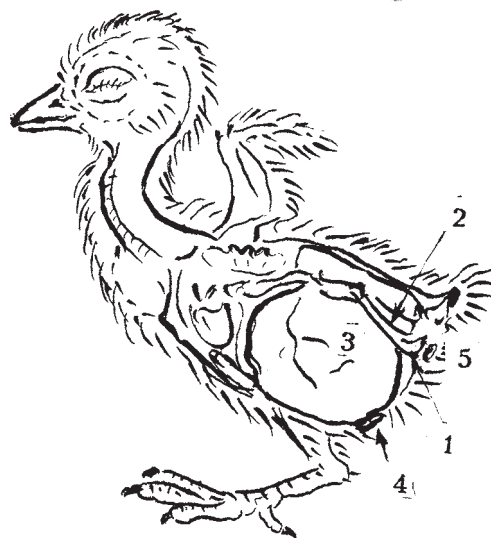


Рис. 2. Размещение запаса желтка у суточного цыпленка:

Fig. 2. Placing of yolk supplies in one-day chicken:

- | | |
|----------------------|------------------|
| 1 — лобковая кость | pubis; |
| 2 — седалищная кость | pinbone; |
| 3 — втянутый желток | drawn yolk; |
| 4 — пупочное кольцо | navel ring; |
| 5 — отверстие клоаки | cloacal foramen. |

первые дни которых проходят в более оптимальных условиях и родители их могут помогать кормодобыванию, соотношение еще ниже: цесарка (*Numida meleagris*) — 1:1,2; индюк (*Meleagris gallopavo*), домашняя утка (*Anas platyrhynchos*) — 1:1,4; коростель (*Crex crex*) — 1:1,6. У курицы (*Gallus domesticus*), как одомашненного вида, соотношение варьирует — 1:1,7–1:2. У современных птиц в силу широкой адаптивной радиации встречаются все сочетания черт “выводковости” и “птенцовости” вплоть до характерного для чаек и крачек рождения зрячих опушенных и способных к некоторой терморегуляции птенцов, которых все же выкармливают родители до подъема на крыло. Тем не менее, общепринятым считается, что выводковый тип развития для птиц исходен. Наиболее критическим в таких случаях является первый период после вылупления, за который птенцы должны освоить способы поиска и потребления корма и защиты от опасности, хотя в этом им могут помогать родители. При птенцовом типе развития этот критический период исчезает и вся энергия, потребляемая птенцами с кормом, идет на рост тела. У птенцовых развитие и рост идут быстрее. У сходных по размерам и весу сизого голубя (*Columbia livia*) и серой куропатки (*Perdix perdix*), стартующих с примерно равных весовых значений, окончательный вес и размер достигается соответственно к 30–40 и 100–120 дню (Поярков, 1955). У наиболее мелких выводковых этот период не меньше 5 недель, у крупных — до 6 месяцев, в то время как достижение окончатель-

ных линейных размеров даже у самых крупных птенцовых не более 2 месяцев. У большинства птенцовых более длинный период занимает лишь развитие крупных партий полетного пера (Дементьев, 1940; Чельцов-Бебутов, 1982).

Аналогичный птичьему запас желтка имеется при выдуплении в яйцах черепах и крокодилов, и этот запас тоже расходуется в критический ранний период до перехода на автономное питание. У крокодилов их может хватить иногда на месяц (Даревский, Орлов, 1988), а у черепах, возможно, и на больший срок, но это связано с пойкилотермностью данных видов. У змей и ящериц относительный вес желтка в яйце тоже велик, однако это связано, по-видимому, с тем, что в плодный период развития белок слабо используется для построения тела животного. Запасы желтка при рождении у этих групп незначительны. Высокая постоянная температура тела птиц создает дополнительные сложности и сокращает период, обеспечиваемый питательными веществами втянутого желточного мешка и приводит к необходимости увеличения его объема. У современных крокодилов и черепах при их пропорциях тела как взрослых, так и молоди, не создавалось особых трудностей при помещении значительных объемов остаточного желтка (у черепах внутри панциря, у крокодилов между последними ребрами и отодвинутым назад тазовым поясом). У современных птиц, как и у их ранних форм (насколько мы можем судить по археоптериксу (*Archaeopteryx lithographica*) при коротком туловищном отделе размещение значительных объемов желтка становится сложным, особенно после развития массивной грудины, простирающейся далеко назад. Единственным способом было отодвинуть назад и в стороны элементы тазового пояса. Казалось бы, эта проблема раннего постэмбрионального периода не должна существенно влиять на морфологию взрослых форм, но для птиц как класса в целом одной из характернейших особенностей является детерминированный рост. Пожалуй не найдется ни одной другой группы позвоночных, имеющей такое соотношение размеров новорожденных и взрослых форм (близкое соотношение можно найти только у тоже летающих летучих мышей).

Практически все птицы начинают пользоваться полетом только после достижения линейных размеров взрослой формы. Несколько затушевывают эту важнейшую закономерность несовершенная система промеров птиц, где один из основных — длина крыла с учетом маховых перьев и использование для определения размеров весовых показателей, которые у молодых птиц обычно ниже, чем у взрослых. Хотя есть ряд видов и даже групп, у которых птенцы перед первыми в своей жизни полетами весят больше взрослых за счет больших запасов жира — трубконосые, стрижи, ласточки (Чельцов-Бебутов, 1982). И несколько выпадают

из общей закономерности куриные птицы, у которых в связи с особенностями возрастного развития оперения способными к короткому полету оказываются особи, значительно не достигшие окончательных размеров (Хейнрот, 1947). Все остальные виды к началу этапа активного полета оказываются с полностью сросшимися элементами костей, особенно костей крыла, а в большинстве случаев и со значительно пневматизированными участками скелета (Дементьев, 1940; Дольник, 1975; Флинт и др., 1986). По-видимому, продолжение линейного роста и полет — вещи в эволюционном плане несовместимые. Об этом говорят, во-первых, отсутствие линейного роста после начала полета у рукокрылых (Бобринский и др., 1965; Соколов, 1973; Мосияш, 1985) и отсутствие следов линейного роста на костных остатках птерозавров (Кэрролл, 1993).

Второй особенностью птиц как класса является лимитирование у них максимальных, к тому же не очень крупных размеров. Уже давно показана невозможность активного полета у птиц весом более 10–12 кг (Дементьев, 1940; Гладков, 1949; Кокшайский, 1966; Шмидт-Ниельсен, 1978). Мало того, более поздними работами показано, что оптимальный вес для активно летающей птицы лежит в пределах 0,1–1 кг (Кокшайский, 1970; Шмидт-Ниельсен, 1987), а возможно даже в пределах 0,1–0,5 кг (Цвельх, 1983), поскольку более крупным летающим формам приходится формировать специальные морфологические приспособления (увеличение площади крыла, разрезные устройства конца крыла) для покрытия дефицита мощности полетной мускулатуры (Гладков, 1949; Кокшайский, 1966; Якоби, 1966). Птицы весом более килограмма либо редко и несистематически пользуются полетом (дрофы, журавли, куриные), либо переходят к различным типам планирующего полета (трубноносые, аисты, хищники-падальщики), либо полет занимает в их бюджете времени крайне незначительную долю, поскольку энергозатраты на него у таких видов непропорционально велики (Дольник, 1982; Чельцов-Бебутов, 1982). Данное утверждение не касается периода миграций, в течение которого птицы расходуют запасенный в значительных количествах жир и таким образом имеют отрицательный энергобаланс (Дольник, 1975). В целом большинство крупных видов современных птиц относится к высокоспециализированным формам. С другой стороны, наиболее примитивные ранние птицы не могли быть слишком мелкими (типа современных воробьиных) т. е. менее 100 г, т. к. таким формам при полете сложнее преодолевать возникающие завихрения воздуха и ветер (Гладков, 1949; Якоби, 1966; Цвельх, 1983), но, что более важно, у таких мелких современных птиц тоже очень напряженный энергобаланс в связи с противоречием между постоянно поддерживаемой высокой температурой тела и малыми размерами, при которых сохранение тепла превраща-

ется в сложную проблему (Шмидт-Нильсен, 1987; Межжерин, 1988). Таким образом, ранние формы птиц, еще плохо летающие, со слабой полетной мускулатурой, не могли быть слишком крупными, но они не могли быть и слишком мелкими в связи с низкой энерговооруженностью (метаболизм ближе к рептильному, чем к птичьему типу) и, возможно, менее совершенными термоизолирующими качествами покровов.

Следующим существенным моментом для птиц являлась необходимость как можно большего сокращения периода зависимости от родителей (во время гнездования птицы “привязаны” к определенному месту), т. к. до достижения окончательных размеров птицы не могли пользоваться полетом. Все это привело к формированию у птиц, пожалуй, максимально известных среди позвоночных относительных скоростей роста (Шмальгаузен, 1938; Дементьев, 1940; Хейнрот, 1947; Межжерин, 1988). Так, у дроздов, жаворонков, славков линейный рост костных элементов заканчивается иногда к 6–9 дню жизни, и даже у средних по размерам голубей и врановых линейный рост (не учитывая оперения) прекращается к 15–20 дню жизни. Вторым способом сократить период гнездования было увеличение “стартовых значений” для постэмбрионального роста, т. е. увеличение объема и энергетических запасов яйца. Из этого противоречия (крупные размеры яйца и вылупляющегося эмбриона и небольшие окончательные размеры взрослой особи, не меняющиеся с возрастом) сформировалась ситуация, при которой не было времени и “запаса” линейных размеров, за счет которых изменялась бы существенно морфологическая структура, характерная для ранних этапов. В некоторых случаях современные птицы при вылуплении имеют линейные показатели ряда частей тела, характерные для взрослых птиц (лапа некоторых чаек (*Larus minutus*) и крачек (*Sterna hirundo*, *S. albifrons*, род *Chlidonias*), цевка ряда мелких чистиковых (*Alce*, *Cepphus*, *Aethia*). Кроме того, увеличенное пространство брюшной — тазовой — полости после использования эмбрионального желтка занималась разросшимся желудком и кишечным трактом у подрастающих особей, а у взрослых позволяла без особого напряжения и “ущемления прав” желудочно-кишечного тракта формировать в яичнике во время размножения крупные яйцеклетки, поскольку при размножении у птицы накладываются друг на друга процессы быстрого роста яйцеклеток в яичнике, формирование белковой и скорлуповой оболочки у находящихся в нижнем отделе яйцевода яиц, причем эти процессы возможны только при интенсивном поступлении питательных веществ и энергии, т. е. опять-таки при максимально эффективной работе пищеварительного аппарата (Дементьев, 1940; Дольник, Дольник, 1982; Флинт и др., 1986). Хорошо известна зависимость яйценоскости, объема яиц, качества желтка и скорлупы и даже ее окраски от интенсивного и сбалан-



Рис. 3. Суточные гусята с втянутым (норма) и невтянутым (нарушение) желтком.

Fig. 3. One-day goslings with the drawn (norm) and not drawn (breach) yolk.

сированного питания. Так, например, третьи яйца в кладках чайковых, четвертые — у куликов (группы с детерминированным количеством яиц в кладке) и последние яйца в гнездах воробьиных бледнее и тусклее окрашены, вплоть до совсем белых, и часто мельче по размеру. В то же время, большинство современных рептилий в период роста и формирования яиц, а также на период размножения ограничивают себя в питании либо полностью прекращают питаться, используя накопленные заранее питательные вещества. Крупные размеры эмбрионов у птиц привели к более сложному и дифференцированному развитию в период инкубации и к смещению ряда морфологических изменений на этот период. Так, формирование типичного птичьего таза из возникающей вначале трехлучевой, сходной с рептильной, закладки происходит у куриного, например, эмбриона на восьмой день (Шимкевич, 1922). Втягивание же желтка, как всякая вязкой структуры, происходит в течение нескольких последних дней инкубации и обычно идет параллельно уже начавшемуся легочному дыханию. При этом пупочное отверстие, окруженное кольцевой мускулатурой, имеет значительный диаметр. На этом этапе инкубации довольно велик процент гибели эмбрионов, кроме того, у части их так и не происходит полного втягивания, и пупочное отверстие не закрывается (рис. 3). Такие птенцы, даже нормально вылупившись, без дополнительных хирургических операций обречены на гибель. Таким образом, становится понятным своеобразие темпов роста некоторых структур в постэмбриональном развитии птиц.

У групп, мало пользующихся полетом во время гнездования (пластинчатоклювые, пастушковые, журавли), особенно при необходимости самостоя-

тельного передвижения и питания, резко отстает в развитии грудина и плечевой пояс, давая возможность на ранних этапах развития увеличить объем тазово-брюшной полости. С этим же связано, видимо, отсутствие существенных отличий по строению и пропорциям таза и грудины между птенцовыми и выводковыми, так как, хотя птенцовым и нет необходимости в размещении остаточного желтка, для них весьма важно на ранних этапах размещения крупного, активно функционирующего желудочно-кишечного тракта и лишь в дальнейшем развитие грудного пояса конечностей, так как они покидают гнездо с помощью полета.

Исходя из всего вышеизложенного мы считаем более соответствующей реальности гипотезу происхождения характерного для птиц строения таза, и в первую очередь отведенные назад лобковые и седалищные кости, первоначально для сохранения на раннем этапе жизни значительных запасов желтка при крупных рождающихся птенцах, жестко лимитированных некрупных размерах взрослой особи, при минимальном времени интенсивного роста.

Происхождение полета

Гипотезы-обоснования

Происхождению полета у птиц и связанных с ним приспособлений посвящено очень много работ, хотя до последнего времени все они так или иначе основываются большей частью на анализе макро- и даже микроскопических признаков археоптерикса (Ostrom, 1978; Feduccia, 1985; Hecht et al., 1985, цит. по: Кэрролл, 1993). У ряда авторов анализируется строение крыла и кисти (анализ этих работ у Курзанова (1987)). Неоднократно анализировался позвоночник, особенно его шейный, очень подвижный у птиц отдел, и строение черепа, обладающего выраженной подвижностью — стрептостилией (анализ у Татаринова (1980) и Кэрролла (1993)) в то время как редукция хвоста и прогрессивное развитие грудины обсуждаются чаще умозрительно, например, Коуэн (1982) Кэрролл (1993). Считается доказанным происхождение ранних форм птиц и археоптерикса как по всей вероятности уклоняющейся формы от ящеротазовых предков, так как по новейшим данным (Татаринов, 1980; Кэрролл, 1993) лобковая и седалищные кости у него не заняли еще типично птичьего положения. Многие современные данные говорят о возможном наличии высокого уровня метаболизма у ряда динозавров, по видимому высокой постоянной температуры тела и как необходимое следствие этого, особенно важное для мелких форм, развитие термоизолирующих покровов. Тем не менее остаются все еще слабо аргументированными возникновение следующих морфологических адаптаций птиц.

1) Наличие летательной поверхности только на передних конечностях, приспособленных в первую очередь для активного гребного полета, и отсутствие

подобной поверхности вдоль боков тела, как у всех летающих форм, прошедших стадию планирующего полета. У птиц такая поверхность могла бы формироваться и перьями, как показано, например, на рисунке гипотетического предка у Хейльмана (цит. по: Карташев, 1974); хотя наличие такой перепонки или опахала трудно согласуется с характерным для большинства современных семейств птиц, связанных с древесной растительностью, способом ухода за оперением головы и клювом, производимым задней конечностью через крыло, причем эти способы очень устойчивы в пределах систематических групп.

2) Сохранение на задних конечностях противопоставленного первого пальца и формирование хватательного или лазательного типа задней конечности, естественного и необходимого при прохождении “древесной” стадии, но трудно объяснимого в случае происхождения от быстро бегающих по открытому пространству форм (у современных бегающих птиц и у быстро бегающих вымерших рептилий сокращается число пальцев).

Как известно, к настоящему времени имеется две основные гипотезы происхождения полета у птиц — планирующего полета и прыжка в воздух после длительного бега. Третья, менее распространенная, высказана Остромом (John H. Ostrom, цит. по: Коуэн, 1982). Она связывает начало полета с хлопающими движениями при поимке крупной добычи. Недостатки и достоинства этих гипотез неоднократно обсуждались и приводили в той или иной степени к “гибридизации” их в попытках объяснить трудносовместимые у птиц признаки приспособления к древесному и бегающему образам жизни, что приводит к постулированию “древесной” и “бегающей” стадий. Однако большинство авторов, как ранее, так и в настоящее время, почему-то обсуждают только вопрос происхождения полета “сверху вниз” или “снизу вверх”, совершенно игнорируя тот факт, что полет в первую очередь обеспечивает передвижение на значительные расстояния (как минимум несколько сот длин тела) в горизонтальном направлении, в первую очередь от наземных хищников. Кроме того, как сейчас хорошо известно, взлетный режим в 2–4 раза более энергоемкий, чем устоявшийся горизонтальный полет.

Принимаемые постулаты

Нами при объяснении принимаются следующие основные положения эволюционной теории (Рауп, Стенли, 1974; Северцов, 1981; Грант, 1991; Кэрролл, 1993). Какой-либо признак, особенно приводящий к выраженным морфологическим структурам, на всем протяжении своего формирования должен отвечать определенной функции, хотя возможно и не соответствующей той, которая впоследствии станет для него основной. “Переходные формы” обычно бывают немногочисленными и занимают часто ограниченные районы обитания, в которых происходит эволюция и существенная перестройка функционирования организмов. Только после формирования

нового адаптивного типа они могут широко распространяться (гипотеза смены адаптивных зон).

Существенную роль в эволюции, как сито отбора, играют критические периоды жизни вида, которые могут повторяться нерегулярно, иногда раз в десятилетия, и занимать весьма ограниченное время, но приводить к вымиранию 90–98 % популяции с сохранением форм, преадаптированных к данным критическим ситуациям. Хорошие примеры подобного влияния приводит Верещагин (1981, 1986), описывая вымерзание нутрий в Азербайджане и приспособление к нырянию для питания в норме неныряющих речных уток. Весьма часто, если не всегда, группа видов, а чаще вид или даже отдельная популяция, осваивает новую адаптивную зону, не имея особых морфологических приспособлений, только за счет изменения поведения, иногда используя при этом имеющиеся морфологические структуры “не по назначению” (преадаптация) и только в дальнейшем начинает развивать морфологические структуры, более полно приспособляющие ее к новому способу жизни: защиты от врагов, добывания корма, переживания неблагоприятных условий и т. д. (Дьюсбери, 1981). Кроме этого, в развитии многих морфологических признаков, иногда касающихся разных систем органов, играет большую роль развитие обратных связей, когда развитие какого-либо признака требует наличия соответствующих адаптаций в другой системе органов, но само по себе способствует появлению таких адаптаций.

Предлагаемая нами гипотеза

Первое, что нам необходимо убедительно объяснить — это происхождение перьевого покрова птиц (и, возможно, некоторых птицеподобных форм динозавров). Перьевого покров в развитой форме — великолепный термоизолятор и контурное оперение птиц в сочетании с пухом или хотя бы с пуховой частью контурного пера — сложная структура, требующая достаточно длинного периода совершенствования, на протяжении которого, особенно на ранних стадиях, уже будучи подвижным, но чешуеподобным, не могла участвовать в терморегуляции. По нашему мнению пероподобные чешуйки рептилий, возникших задолго до появления птиц, у некоторых (текодонт?) использовались для изменения формы (контура) тела, так как сейчас использует ряд современных рептилий раздувание тела (хамелеоны), углов рта (ушастая круглоголовка), специальных воротников и выростов (плащеносная ящерица), горлового мешка (вараны), игуаны (особенно рода *Anolis*). Подобная практика могла использоваться во внутривидовых демонстрациях либо при попытке напугать врага (Карр, 1975). У современных птиц это широко распространенная форма поведения. Достаточно вспомнить птенцов сов (*Asio flammeus*, *Bubo bubo*) в позе угрозы. Подобные чешуйчатые структуры (типа удлиненных чешуек

на горле — воротника ящериц рода *Lacerta*), не неся еще термоизолирующей функции, могли сильно увеличиваться в размерах, дифференцироваться на различных участках тела и привести к “протоперьевому” покрову, который в дальнейшем начал использоваться по своей основной сейчас функции термоизолятора. Этот процесс мог происходить как в линии, приведшей к птицам, так и в других. В это же время, по-видимому, формируется особенность линьки птиц, резко отличающий ее от линьки рептилий. Это касается отдельно выпадения и роста перьев и сдвигания тонкого слоя эпидермиса на слабо ороговевающий, хотя и сухой, как у рептилий, коже. Кроме того, быстрый рост и достижение взрослого размера привели к сокращению количества линек; если у рептилий до достижения половозрелости и размеров, близких к взрослым, проходит не менее 8–10, а чаще более 20 линек, то у птиц их число сократилось, по-видимому, до 4–5 (следы этого — два последовательных пуховых покрова, мезоптиль, или промежуточное оперение у некоторых форм и юношеский наряд, практически всегда отличимый от окончательного).

Двуногие формы оперенных мелких рептилий, покрытых уже хорошо функционирующим контурным оперением, но еще без дифференцированных маховых и рулевых, могли обитать в разных биотопах. Одними из наиболее кормных экотонов во все периоды эволюции были прибрежные участки и мелководья, в том числе открытые, где подобные формы могли охотиться в мелкой воде на глубине нескольких сантиметров на беспозвоночных (креветки и т. п.) и позвоночных (личинки земноводных, рыбы). При такой охоте возможно использование как передних конечностей (длиннорукие целурозавры?), так и челюстного аппарата головы, расположенной на длинной гибкой шее. Каждый, кто рассматривал подводную жизнь морских или пресноводных мелководий, знает, что удобнее всего это делать в собственной тени. Ряд современных птиц (цапли — *Ardea*, *Egretta*, *Bubulcus*) используют для создания тени собственные крылья (Кокшайский, 1966). Мелкие оперенные предки птиц, способные изменять ориентацию своих перьев в целях термоизоляции, могли это делать и для увеличения площади тени. Но наиболее удобно было использовать удлиненные перья на передних конечностях, т. к. они могли складываться, это не мешало быстрому двуногому передвижению, не создавало аэродинамических сил, уменьшающих сцепления с почвой при беге. Не мешали эти довольно крупные структуры пользованию когтями передних лап для ухода за оперением, питанию и т. д., но при больших размерах затрудняли пользование передними конечностями при ловле добычи, и эта функция переходила постепенно к подвижной шее и челюстям, в той или иной степени превращающимся в удлиненный “клюв” с зубами или покрытый роговыми

образованиями. Так как добыча попадалась разного размера, для ее расчленения использовались когти передних и задних лап, что было удобно при коротком теле, но для заглатывания большей части обычной добычи выгоднее было развивать подвижность верхней челюсти — стрептостилию.

В качестве альтернативных методов использования широких с удлинёнными перьями “протокрыльев” можно привести использование их в качестве зонтика для защиты и согревания молодняка либо для каких-либо брачных демонстраций. Однако использование для обоснования реконструкций вымерших форм брачных демонстраций и возможных связанных с ними морфологических структур — способ совершенно неблагодарный. Например, кто бы мог по скелету павлина (*Pavo cristatus*), аргуса (*Argusianus argus*) или райских птиц восстановить хотя бы длину и характер рулевых и надхвостья или третьестепенных маховых, не говоря уже об окраске их оперения.

В обсуждаемый период имелось немалое количество хищных рептилий, превосходивших по размеру этих охотников на мелководьях. Можно было для уменьшения пресса хищничества увеличиться в размерах, что могло привести к линии орнитомимид, но такие формы уже никогда не смогли бы взлететь (обсуждение размеров см. выше). Мелкие формы могли прятаться либо убежать. Открытые мелководья во все времена часто соседствовали с пятнами прибрежной растительности, каким бы ни было систематическое положение образующих ее растений (хвощи, каламиты, голо- и покрытосеменные). В юрском периоде, к которому наиболее вероятно приурочены обсуждаемые события, в составе прибрежных ценозов могли присутствовать все эти группы (Рауп, Стенли, 1974), однако, какими бы особенностями ветвления и архитектоники кроны ни обладали прибрежные формы, в них всегда после паводков в пресноводных сообществах либо после штормов в приморских нагромождалось значительное количество разнонаправленного растительного материала (завалы, аналогичные современным заламам тростника). В таких местах мелким формам удобно прятаться от хищников, но при этом почти обязательным условием является наличие цепких хватательных конечностей для передвижения в этом “трехмерном” мире. Не исключено, что в таких защищенных условиях было удобно располагать и места размножения. По окраинам таких зарослей самки могли водить выводки подобно современным крокодилам и аллигаторам (Даревский, Орлов, 1988), не обладая способностью последних к защите своего потомства. Вероятно, именно к этому этапу приурочено появление сложного явления насиживания у птиц. Обладая высокой температурой тела и (уже) термоизолирующими покровами, птицы сформировали из свойственного многим рептилиям охранно-терморегулирующего поведения около отло-

женной кладки настоящее насиживание с передачей кладке высокой — 36–38 °С — температуры, что сокращало и стабилизировало время развития. При этом не было необходимости к зарыванию кладки. При появлении опасности насиживающая самка (мелкая!) спасалась бегством и эти два фактора привели к развитию у птиц как класса окрашенных, чаще всего криптически, яиц. Наличие же у некоторых “примитивных” отрядов неокрашенных яиц можно отнести к развитию этих групп в процессе дальнейшей эволюции в местообитаниях, свободных от наземных хищников (острова). Отдаленным современным экологическим аналогом таких ранних нелетающих форм можно признать камышницу (*Gallinula chloropus*), хотя она, как растительноядная форма, не использует способ охоты “в тени”.

В некоторых случаях между кормовыми песчаными мелководьями и спасительными зарослями могли оказываться глубокие протоки, либо хищник отрезал ближайший путь бегства. Что в подобных случаях могло происходить, хорошо иллюстрирует домашняя курица, брошенная в пруд. Не обладая способностью к полету, эти формы пытались “бежать по воде” как современные ящерицы василиски (*Basiliscus plumifrons*), но в отличие от них, они обладали еще одним способом поддерживать над водой тело — хлопая передними конечностями с развитыми “протомаховыми” перьями. Не приспособленная к подобному передвижению современная курица передвигается к берегу достаточно успешно. Ловчий ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*) весом 900 г, тоже не будучи околородной птицей, с помощью такого хлопающего по поверхности воды полета выносит на берег за 70–100 м крикву (*Anas platyrhynchos*) весом более килограмма. Из такого типа спасения от опасности мог развиваться полуполет — глиссирование. Среди современных птиц он достаточно широко распространен (Кистяковский, 1967). Им пользуются нелетные птенцы уток, способные развить скорость до 10 м/сек. К нему прибегают при спасении от опасности пастушковые. Без этапа такого полета невозможен взлет у всех представителей отрядов гагар, поганок и подотряда чистиковых. При утрате способности к полету островных форм этот тип передвижения исчезает последним. У южноамериканских уток-пароходов (*Tachyeres sp.*) при значительной редукции веса грудной мускулатуры сохранился полет-глиссирование. Для этого полета в целом можно иметь меньшую площадь крыльев и менее развитую полетную мускулатуру.

Здесь, по-видимому, необходимо объяснить появление синхронного удара передними конечностями. Обычно попадая в нестандартную ситуацию, в которой у животного не было опыта, оно пытается реализовать, иногда весьма полно, почти весь свой двигательный репертуар. Например, не только собака, никогда не попадавшая на глубину, но и не

встречавшийся на протяжении своей эволюции как вида с водой сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*), попадая на глубокую воду, пытаются двигаться как на земле: либо прыжками, т. е. действуя синхронно передними и задними конечностями, либо совершая бегущие движения, как на рыси, поочередно правыми задними и левыми передними соответственно. Однако, первый способ движений приводит только к выныриванию и заныриванию после каждого толчка и только второй позволяет держаться на поверхности воды, хотя для освоения стиля плавания наземных млекопитающих “по-собачьи” проходит несколько уроков. У современных птиц, попадающих в сходную ситуацию, включаются одновременно механизмы бега (задние конечности) и полета. У предков птиц тоже включался механизм бега на задних конечностях, но если они начинали взмахивать передними конечностями асинхронно, “полета” по поверхности воды не получалось, и единственно возможным способом поддержать переднюю часть тела над водой стал синхронный удар-взмах передними конечностями (каким бы задачам он не служил виду ранее).

Следующим этапом, по-видимому, мог быть полет над экраном. Современные птицы, используя его (лебеди, чайки, цапли и даже врановые) при равных мышечных усилиях заметно увеличивают скорость, а значит та же скорость могла быть достигнута при меньших мышечных усилиях. Способные к такому полету “протоптицы” могли передвигаться между берегом и близлежащими островами, использовать его при сезонных перемещениях и при поиске мест концентрации корма. У ряда современных видов при необходимости эти три типа полета легко переходят один в другой. Так, например, лысуха (*Fulica atra*), неплохо летающий вид, на зимовках при весе 800–900 г часто пользуется активным полетом для перемещения между местами кормежки и отдыха, но в некоторых случаях ей выгоднее накопить значительное количество жира для страховки от неблагоприятных условий кормодобывания в море (шторм). При этом при весе около 1 кг она может пользоваться только полетом над экраном, а при 1200–1300 г — только глиссированием. Для повседневной активности на зимовке этого оказывается достаточно, а перед весенней миграцией лысухи уменьшают вес до 800–900 г (Верещагин, 1986).

Однако, для прохождения этих двух периодов становления активного полета предки птиц не должны были выходить за обусловленные уровнем метаболизма рамки размеров и веса в 100–500 г. При таких малых размерах и значительном количестве хищников в окружающих экосистемах полет-бегство мог иметь решающее значение в выживании группы, поскольку увеличивать плодовитость обладающие крупными яйцами птицы не могли (Дольник, Дольник, 1982).

Что же касается биомеханики, хлопающего и глиссирующего полета, то при хлопках передними конечностями по поверхности воды задача их — поддержать над водой переднюю часть тела, роль же движителя, толкающего птицу вперед, принадлежит гребущим или бегущим задним ногам. При таком передвижении способ взмаха и кривая, описываемая кистевой частью, особого значения не имеют и могут варьировать. При настоящем глиссировании передняя кромка крыла при взмахах, даже если крыло еще не оформлено, как у птенцов современных водоплавающих, поворачивается вниз и вперед для более мощного удара о воду. По мере увеличения скорости такого бега-полета концевая часть крыла начинает создавать, как у всех современных птиц, тяговую силу за счет асимметрии опахал первостепенных маховых, и постепенно роль движителя переходит при глиссировании к крыльям. Ноги же, ударяя по воде, поддерживают над поверхностью тяжелую заднюю часть птицы. Эти два этапа, по нашему мнению, прошли все птицы, прежде чем перешли к полету над экраном.

Собственно, при полете над экраном “машущая” техника полета ничем не отличается от полета большинства современных форм, а экран только помогает экономить часть еще явно недостаточной мощности мышц. Такой полет мог быть только полетом-бегством или “транзитным” полетом, т. е. полетом из точки А в точку Б, несомненно совершаемым в одном режиме с затрудненным взлетом и посадкой. Примерно в это время возможно отделение от общего анцестрального ствола пингвинов, перешедших к “полету” под водой и, возможно, разных групп бескилевых. Причем, исходя из строения таза, как минимум африканские страусы, нанду и казуаровые явно неродственны между собой. Полет под водой пингвинов — специализация очень своеобразная, вовсе не похожая на использование крыльев при нырянии, например, чистиковыми, крылья которых при подводной гребле полностью не расправляются и выполняют движения, совершенно отличные от полета.

Из транзитного полета над экраном возник “транзитный” полет в одном режиме, уже не связанный с поверхностью воды и возможный на разной высоте над любой поверхностью, однако сохранялся затрудненный взлет, часто со способностью взлетать только с воды или с суши после разбега. По-видимому, этот этап прошли все группы птиц, однако сейчас трудно найти виды с таким полетом. Его сохранили некоторые крупные птицы разных групп и некоторые специализированные формы (гагары, поганки, ряд пастушковых, некоторые крупные гусеобразные. Именно к этому периоду эволюции ранних птиц, а возможно, и к более ранним этапам, по-видимому следует отнести удивительно единообразные во всем классе приспособления к миграции — миграционное беспокойство, ги-

перфагию, миграционное ожирение, а также систему зрительной ориентации и навигации. Так как именно цели миграции мог обеспечивать еще достаточно напряженный энергетически полет, в целом невыгодный в “обыденной” жизни птицы.

К этому периоду становления полета, т. е. к напряженному полету со значительными энергозатратами или полету над экраном, возможно, относится очень жесткая элиминация особей вида или уже группы видов, если они осваивали периодически пригодные для жизни и размножения места обитания. Именно на границе постоянно пригодных к жизни тропиков и субтропиков и районов с явной сезонностью могли находиться благоприятные в летний период и богатые кормом уголья, слабо осваиваемые пойкилотермными рептилиями. Ранние птицы, обладая более высоким уровнем метаболизма, меньше страдали от резких изменений погоды на границах сезонов. Кроме того, способность к полету, пусть даже очень энергоемкому, могла спасти жизнь при катастрофических погодных катаклизмах (снегопады, появление льда). Мы считаем возможным приурочить раннюю эволюцию птиц к северным побережьям моря Тетис. Позднее, при заселении южных берегов этого водоема в пределах Гондваны птицы дали как околородные, так и сухопутные бегающие и кустарниковые, а в дальнейшем и древесные формы.

Все это выявляет у птиц сложный комплекс взаимосвязанных адаптаций, позволяющих при откладке крупных яиц (более мелкие оказывались невыгодными в связи с быстрым ростом и ограниченным периодом гнездования и роста) и мелкими окончательными размерами тела решить основную задачу любой группы — выживание. При небольших размерах взрослых особей обычно наблюдается высокий процент элиминации данной формы. Ответом на это чаще является увеличение плодовитости. У птиц этот ответ, по крайней мере на ранних этапах, был невозможен, т. к., в отличие от рептилий, они не могли откладывать много яиц. Хотя современный рекорд для птиц 24 или 26 яиц в кладке (принадлежащий серой куропатке) соизмерим с плодовитостью ряда средних размеров рептилий и мелких млекопитающих, среди современных птиц очень мало форм, у которых число яиц в кладке более 10. Учитывая значительное количество видов и даже групп (семейства и отряды) с фиксированной плодовитостью в 1–4 яйца и многочисленные тропические формы с нефиксированной, но также низкой плодовитостью, средняя плодовитость класса птиц по-видимому составит не более 5 яиц. В связи с этими обстоятельствами птицам пришлось пойти по пути стратегии, направленной на увеличение энергетического вклада в каждого воспроизводимого потомка. Это должно было приводить к увеличению продолжительности жизни и уменьшению элиминации взрослой формы. Кроме того, хотя для птиц и

нет принципиального запрета к внутриутробному вынашиванию потомства (типа яйцеживорождения), но при этом на свет мог бы появляться только один или возможно два потомка. Хотя такая плодовитость у современных птиц и известна, она характеризует обычно либо крайне специализированные (чистиковые), либо крупные формы, имеющие мало врагов (крупные пингвины, журавли, крупные хищники). Для ранних форм птиц, еще плохо летающих, это был нереальный путь. Поэтому птицам пришлось при некотором уменьшении размера кладки по сравнению со сходными по размерам рептилиями и резком увеличении размеров яиц откладывать кладку асинхронно, т. е. яйца созревают и откладываются поочередно — ситуация, которая отсутствует у рептилий. При наличии вождения выводка вылупившихся молодых необходима была синхронизация их развития, что дополнительно стимулировало эволюцию явления насиживания, т. е. создания вне организма условий, близких к внутриутробным. А необходимость за короткий период сформировать ряд яиц с большими запасами питательных веществ могла стимулировать повышение уровня метаболизма.

Теперь рассмотрим с этих позиций археоптерикса или близкую к нему неизвестную форму (если археоптерикс — уклонившаяся ветвь) в случае обитания ее в трехмерном мире леса. Если и можно себе представить обитание, кормежку и спасение от врагов планирующим полетом взрослой формы, то при попытке реконструировать характер ее гнездования мы наталкиваемся на непреодолимые трудности. Во-первых, при постройке или выборе гнезда (дупло и т. п.) к нему необходимо неоднократно возвращаться, что требует полета “вверх”, то же необходимо и при кормлении птенцов. При отсутствии грудины с килем и мощных мышц это крайне маловероятно. Возможно, конечно, гнездование этой формы на земле и вождение там выводка, однако это практически снимает на длительный срок (более месяца) все адаптивные преимущества планирующего полета среди ветвей.

Если мы примем гипотезу происхождения полета из глиссирования, станут понятными высокая доля околородных и водных форм в “примитивных” отрядах птиц, отсутствие среди них древесно-лазающих форм, относительно крупные (для птиц) размеры большинства видов и выводковость как первичная черта. При этом возможно выделение ветви пингвинов, не проходивших этапа полета в воздухе, а развивших киль на груди только при “полете” под водой. С открытых мелководий оперенные и имеющие крылья птицы могли заселить открытые пространства типа степей, тоже не проходя стадию полета в воздухе и сохранив маховые, кстати, симметричные, в отличие от всех остальных птиц, со стадии “охоты под зонтиком”. Третья ветвь могла начать заселение различных типов лесов, используя

как плацдарм прибрежные заросли, где у них естественно сохранялись хватательные задние конечности. Если мы в свете данной гипотезы проанализируем морфологию археоптерикса, то увидим ряд совпадений. Бегательные задние конечности с сохранившейся способностью к захвату и когти на крыльях позволяли ему существовать в прибрежных зарослях. Характерное для летающих птиц строение маховых объяснимо одинаковыми требованиями к ним при полете и глиссировании, при котором, возможно, и не нужна была слишком мощная грудная мускулатура. Да и находки этого вида в морских отложениях косвенным образом подтверждают прибрежные районы его обитания.

Резюмируя, мы считаем возможным происхождение полета из полета над экраном и глиссирования при спасении от опасности некрупных оперенных форм, обитающих на стыке биотопов прибрежных зарослей и открытых мелководий. При этом сочетании у форм, обнаруживающих добычу с помощью зрения, могли развиваться приспособления, расширяющие отбрасываемую тень за счет удлинения перьев на передних конечностях при сохранении способности к бегу и лазанию в зарослях. Во всяком случае, эта гипотеза объясняет наличие соответствующих морфологических приспособлений при невозможности их использования в современной привычной роли, а также первичность для птиц активного машущего полета.

Взаимосвязь признаков в период становления класса птиц

В качестве основных признаков, характеризующих класс птиц, обычно приводят: 1) полет, 2) перьевой покров, 3) высокий уровень метаболизма и гомойотермность при высокой температуре тела, 4) усиление заботы о потомстве, включающее насиживание, вождение и кормление потомства. Реже, но упоминают высокий уровень высшей нервной деятельности и прогрессивное развитие головного мозга (признак 5). Учитывая, что перьевой покров обеспечивает полет и сохранение температуры тела при минимальных дополнительных затратах энергии, можно было бы и не выделять его в качестве самостоятельного признака, но он удобен чисто морфологически. Мы предлагаем, особенно при обсуждении отличий ранних птиц от развитых рептилий, учитывать и другие признаки, характеризующие класс птиц: 6) детерминированные некрупные размеры взрослой формы, 7) увеличение размеров яйца, 8) уменьшение числа яиц в кладке, 9) неодновременное созревание яиц, 10) ускорение темпов роста при быстром достижении взрослых размеров.

Эти признаки образовывали при дифференциации птиц как класса достаточно жесткую систему со значительным числом обратных связей, благодаря которым у птиц выработались признаки, которые мы сейчас считаем типично птичьими, хотя, возможно, ряд из них присутствовал у близких по происхождению групп динозавров.

Рассмотрим взаимодействие этих признаков-адаптаций в процессе становления птиц как отдельной группы. Высокий уровень метаболизма и теплокровность при высокой температуре тела позволяли переходить к полету, который, в свою очередь, требовал этих признаков. Полет также требовал мелких размеров формы, прибегающей к нему, особенно при еще слабом развитии летательной мускулатуры и, в свою очередь, только некрупные размеры позволяли летать хотя бы изредка и совершенствоваться способы полета. Но детерминированные некрупные размеры при значительном прессе хищников требовали увеличения выживания потомства. Это могло быть достигнуто двумя способами: при г-стратегии увеличением плодовитости, т. е. в нашем случае увеличением количества откладываемых яиц. Ряд современных форм птиц прибегает к этому методу (куриные, утки, ряд воробьиных (*Paridae*, *Sittidae*)), но ранние птицы выходили из положения по пути К-стратегии, т. е. увеличением выживаемости небольшого числа потомков. Это требовало усиления заботы о потомстве, в том числе интенсификации насиживания, более тщательной заботы о выводке, вождения и кормления его. Усиление заботы о потомстве позволяло уменьшить число яиц до нескольких (по-видимому не более 2–4, как у некоторых современных гекконов, у которых к тому же сходное соотношение размеров яйца и взрослой особи). При этом, возможно, у птиц еще наблюдалось одновременное откладывание яиц одной кладки. В свою очередь, уменьшение числа яиц в кладке требовало усиления заботы о потомстве. Пресс наземных хищников наиболее существенно сказывался в период откладки яиц, насиживания и вождения нелетных птенцов. Это требовало сокращения гнездового периода, что могло быть обеспечено в первую очередь усилением темпов роста, и, возможно, более быстрым достижением окончательных размеров, пригодных для полета. Усиление темпов роста было возможно только при усилении заботы о потомстве, в первую очередь кормлении. Сокращение гнездового периода и сроков роста было возможно и при увеличении величины яиц, и, как следствие, стартового размера птенца. Однако, увеличение размеров яйца шло вразрез с требованиями полета взрослой формы, и птицы выработали механизм последовательной откладки яиц. При небольшой кладке это позволяло сохранить привязанность к месту кладки (гнезду) и в дальнейшем насиживанию. Неодновременное созревание яиц, таким образом, позволяло еще более увеличить размеры яйца, так как для формирования каждого следующего яйца использовались новые порции пищи, а не запасы питательных веществ, как у рептилий. Сложность синхронизации созревания крупных фолликулов в парных яичниках и, по-видимому, еще большая сложность синхронного формирования белковых и скорлуповых оболочек

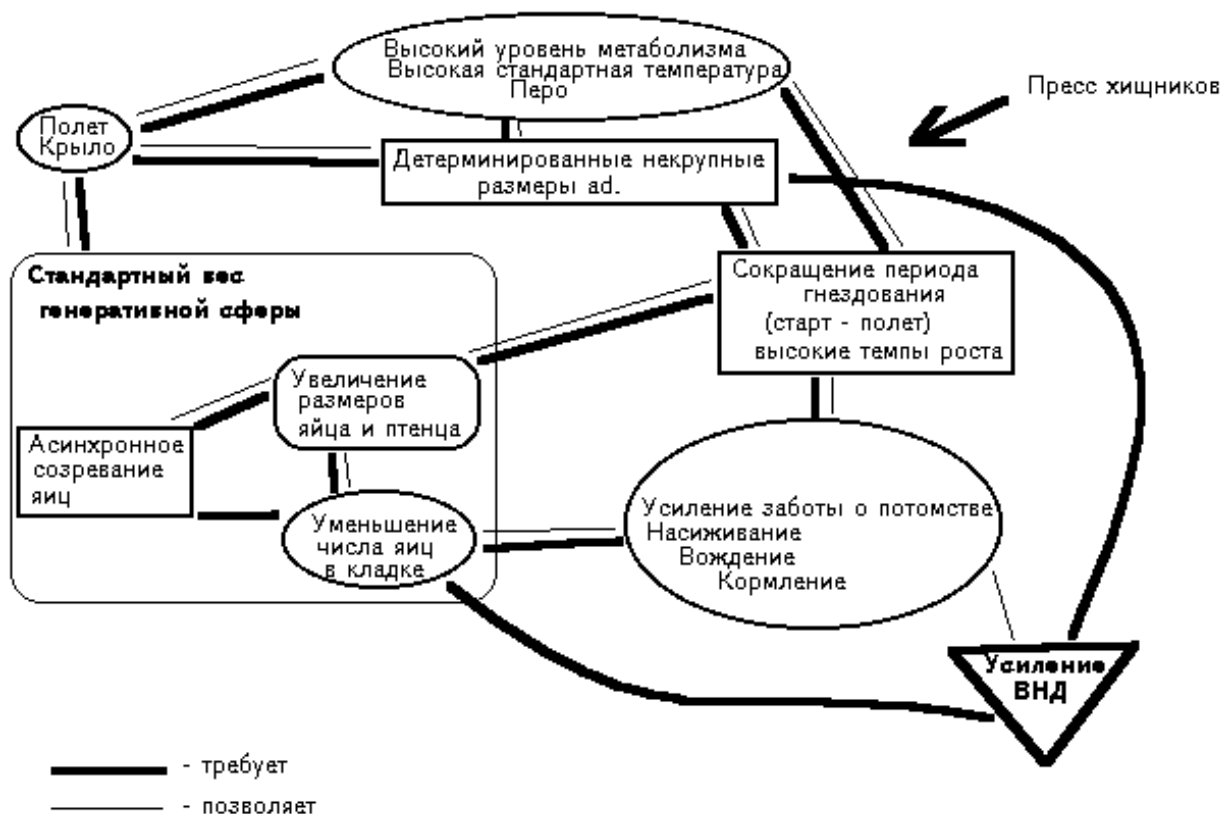


Рис. 4. Схема взаимосвязи признаков в период становления класса птиц.

Fig. 4. Scheme of the correlation of signs in period of formation of the class birds.

перед откладкой яиц заставила птиц отказаться сначала от парных яйцеводов, а потом и яичников. К чему приводит одновременное созревание двух яйцеклеток, хорошо видно у современных высокопродуктивных пород кур, где часто встречаются двухжелтковые яйца с практически нулевым выходом живых цыплят. Формы с одним яйцеводом и одним яичником, таким образом, получали преимущества только при асинхронном созревании и неодновременной откладке яиц. Неодновременная откладка яиц позволяла сохранять способность к полету взрослой формы и некрупные размеры взрослой формы, а также при уменьшенном количестве яиц в кладке, быстрому переходу от откладки яиц к насиживанию и вождению. Таким образом, все перечисленные выше признаки могли “работать” и быть адаптивными только в комплексе. Кроме того, усиление заботы о потомстве требовало повышения уровня высшей нервной деятельности для увеличения выживаемости как молодняка, так и взрослой формы. Причем это привело как к развитию сложных инстинктов, так и к способности к научению, сохранению и обработке информации взрослой особью и передачи ее молодняку. Взаимосвязь данных признаков см. на схеме (рис. 4). В продвинутых группах птиц за счет улучшения летных качеств и дальнейшего усиления заботы о потомстве жесткость связей между рассмотренными признаками ослабляется. При этом становятся возможными уве-

личение размеров взрослой формы, уменьшение числа яиц в кладке (до одного) и увеличение его (до 10–15), удлинение срока гнездового периода, удлинение и укорочение срока взросления и длительности жизни взрослой особи.

В свете рассмотренной схемы связей обращает на себя внимание параллелизм в способах доведения потомства до жизнеспособных стадий у млекопитающих и птиц, а также некоторых рыб и рептилий, хотя решения сходных задач достигаются разными способами. У некоторых хрящевых и костных рыб, а также некоторых рептилий потомство развивается в организме матери до довольно крупных размеров, чаще только за счет крупного яйца, но иногда и за счет организма матери. У ряда этих животных наблюдается охрана выводка и вождение его до довольно крупных размеров. Очень редко, но наблюдается кормление выводка взрослой особью естественными кормами и у единичных видов за счет организма самки. Ни у кого из этих групп данные приспособления не присутствуют в комплексе. Передача потомству приобретенных форм поведения практически отсутствует.

У млекопитающих эмбрионы развиваются в организме матери при высокой постоянной температуре за счет организма матери. Для большинства млекопитающих характерно согревание выводка и вождение его до достижения достаточно крупных размеров. Наблюдается кормление выводка естест-

венными кормами и всегда питание на ранних этапах за счет организма матери (молоком). Обычна высокая информационная связь и передача навыков потомству.

У птиц развитие происходит хотя и вне организма матери, но под ее контролем при создании ею высокой константной температуры. Условия в гнезде под насиживающей птицей сходны с внутриутробными, хотя развитие эмбриона идет за счет крупного яйца. Характерны охрана и вождение потомства фактически до достижения взрослых размеров и самостоятельности. Практически у всех птиц наблюдается кормление специфическими естественными кормами, либо первое время за счет организма взрослой особи веществами, сходными по составу с молоком (голуби, пингвины, фламинго). Наблюдается высокая информационная связь и передача приобретенных навыков потомству.

Выводы

1. На формирование характерного для птиц таза, и в первую очередь разворота назад и в стороны лобковых и седалищных костей, влияло явление втягивания в брюшную полость птенца через широкий пупочный канал значительного объема желтка — необходимого запаса для повышения выживаемости в первые дни жизни у гомойотермных выводковых птиц. Этому способствовали крупные размеры птенца, некрупные — взрослой формы, малое время и быстрые темпы роста.

2. Развитие пера из чешуйчатого покрова предшествовало полету и первоначально его подвижность использовалась для демонстраций (зрительное увеличение объема тела), и только затем перьевой покров принял на себя функцию термоизоляции.

3. Местом формирования ранних форм птиц являлись прибрежные мелководья с сочетанием открытых мест и зарослей, что обусловило способность к двуногому бегу с сохранением способности к лазанию.

4. Развитие маховых перьев (еще непригодных для полета) стимулировалось использованием их для создания тени при визуализации добычи (типа современной охоты “под навесом” цапель).

5. Первым полетом был машущий (хлопающий) полет-глиссирование по поверхности воды, не требующий развитой несущей поверхности крыльев и особо сильных полетных мышц, использующийся для спасений от опасности в зарослях.

6. В силу выгоды, хотя и крайней кратковременности, полуполета-глиссирования при спасении от наземных хищников он получил дальнейшее развитие, причем сначала как полет над экраном, требующий меньших энергозатрат, а потом как транзитный полет — самый распространенный тип полета среди всех групп птиц.

7. В период становления птиц как класса возник ряд адаптаций организованных в систему с обрат-

ными связями и включающий как общепринятые: способность к полету, высокий уровень иетаболизма, усиление заботы о потомстве, так и считавшиеся менее существенными: некрупные детерминированные размеры взрослых, быстрые темпы роста молодых, асинхронность откладки очень небольшого количества относительно крупных яиц. Эта система позволяла и заставляла совершенствовать полет и повышать уровень высшей нервной деятельности как наиболее существенные адаптации, позволяющие снижать смертность при выраженной К-страгегии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. (1965): Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 1-379.
- Верещагин Н.К. (1981): Записки палеонтолога. Л.: Наука. 1-164.
- Верещагин Н.К. (1986): Зоологические путешествия. Л.: Наука. 1-199.
- Вракин В.Ф., Сидорова М.В. (1984): Анатомия и гистология домашней птицы. М.: Колос. 1-287.
- Гладков Н.А. (1949): Биологические основы полета птиц. М.: МОИП. 1-248.
- Грант В. (1991): Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир. 1-486.
- Даревский И.С., Орлов Н.Л. (1988): Редкие и исчезающие животные. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: Высшая школа. 1-463.
- Дементьев Г.П. (1940): Руководство по зоологии. Птицы. М.-Л. 6: 1-856.
- Дементьев Г.П. (1965): Систематика птиц. Современное состояние и некоторые проблемы. - Итоги науки. Зоология. М. 5-56.
- Дольник В.Р. (1975): Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 1-397.
- Дольник В.Р. (1982): Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц. - Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л.: АН СССР. 124-153.
- Дольник Т.В., Дольник В.Р. (1982): Продукция и продуктивная энергия при откладке яиц у птиц. - Там же: 3-36.
- Дьюсбери Д. (1981): Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир. 1-479.
- Карр А. (1975): Рептилии. М.: Мир. 1-190.
- Карташев Н.Н. (1974): Систематика птиц. М.: Высшая школа. 1-368.
- Кистяковский А.Б. (1967): Полет над экраном и глиссирование птиц. - Вестн. зоол. 2: 3-8.
- Кокшайский Н.В. (1966): Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель). - Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука. 169-223.
- Кокшайский Н.В. (1966): Некоторые соображения о бионических исследованиях в орнитологии. - Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука. 5-25.
- Кокшайский Н.В. (1970): Энергетика полета насекомых и птиц. - Ж. общ. биол. 5: 527-549.
- Коуэн Р. (1982): История жизни. Киев: Н. думка. 1-217.
- Кудрявцев С.В., Фролов В.Е., Королев А.В. (1991): Террариум и его обитатели. М.: Лесн. пром-сть. 1-349.
- Курзанов С.М. (1987): Авимимиды и проблема происхождения птиц. М.: Наука. 1-93.
- Курсков А.Н. (1978): Рукокрылые охотники. М.: Лесн. пром-сть. 1-136.
- Кэрролл Р. (1993): Палеонтология и эволюция позвоночных. М.: Мир. 2: 1-280.
- Межджерин В.А. (1988): Рассказы об экономии природы. Киев: Вища школа. 1-173.

- Мосяш С.С. (1985): Летающие ночью. М.: Знание. 1-159.
- Наумов Н.П., Каргашев Н.Н. (1979): Зоология позвоночных. М.: Высшая школа. 2: 1-271.
- Паевский В.А. (1985): Демография птиц. Л.: Наука. 1-285.
- Познанин Л.П. (1957): Опыт эколого-систематического исследования эволюции птиц. - *Вопр. экологии*. Киев.: КГУ. 269-276.
- Поярков Д.В. (1955): К экологии серой куропатки в степных районах европейской части СССР. - *Уч. зап. каф. зоол. Моск. гос. пед. ин-та*. М. 38: 157-215.
- Рауп Д., Стенли С. (1974): Основы палеонтологии. М.: Мир. 1-390.
- Северцов А.С. (1981): Введение в теорию эволюции. М.: МГУ. 1-318.
- Соколов В.Е. (1973): Систематика млекопитающих. М.: Высшая школа. 1-432.
- Татаринов Л.П. (1980): Современные данные о происхождении птиц. - *Орнитология*. М.: МГУ. 15: 165-178.
- Флинт В.Е., Габузов О.С., Сорокин А.Г., Пономарева Т.С. (1986): Разведение редких видов птиц. М.: Агропромиздат. 1-206.
- Хейнрот О. (1947): Из жизни птиц. М.: ИЛ. 1-214.
- Цвельх А.Н. (1983): Скорость полета и размеры птиц. - *Вестн. зоол.* 6: 67-71.
- Чельцов-Бебутов А.М. (1982): Экология птиц. М.: МГУ. 1-127.
- Шимкевич В. (1922): Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. Москва-Петроград. 1-620.
- Шмальгаузен И.И. (1938): Основы сравнительной анатомии. М.: Учпедгиз. 1-487.
- Шмидт-Ниельсен К. (1978): Как работает организм животного? М.: Мир. 1-140.
- Шмидт-Ниельсен К. (1987): Размеры животных: почему они так важны. М.: Мир. 1-259.
- Якоби В.Э. (1966): Морфоэкологические приспособления к скоростному полету у птиц. - *Механизмы полета и ориентации птиц*. М.: Наука. 64-81.



Украина (Ukraine),
252040, г. Киев,
ул. Васильковская, 8, кв. 203.
С.А. Лопарев.

Замітки

Беркут

5

Вип. 2

1996

230

О ГНЕЗДОВАНИИ ДЕРБНИКА В ОКРЕСТНОСТЯХ НОВОСИБИРСКА

About the Merlin breeding in environs of Novosibirsk. - **T.K. Jusupov. - *Berkut*. 5 (2). 1996.** - The Merlin was considered only a migrating species. A pair bred in outskirts of Novosibirsk in 1993. The clutch had 5 eggs. Their measures are given.

Дербник (*Falco columbarius*) для г. Новосибирска и его окрестностей известен как редкий пролетный вид по единичным встречам во время миграций (Цыбулин С.М. (1985): Птицы диффузного города (на примере Новосибирска). Новосибирск. 1-169; Козлов Н.А. (1988): Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения). Новосибирск. 1-158).

В 1993 г. в окрестностях Новосибирского Академгородка (Каинская заимка) нами установлено гнездование одной пары дербников. При обследовании сосново-березового колка, расположенного среди полей-перелесков Экспериментального хозяйства СО РАН, 27.05 найдено жилое гнездо. Оно размещалось в прошлогоднем гнезде серой вороны (*Corvus cornix*) на березе примерно в 7 м от земли. В нем было 1 яйцо, которое обогревалось самкой. В последующие дни с интервалом в 1,5-2 суток были снесены еще 4 яйца. Последнее — 4.06. Размеры яиц (мм): 1) 41,1 x 31,8; 2) 41,2 x 32,1; 3) 41,5 x 31,5; 4) 40,3 x 32,1; 5) 42,1 x 32,2 ("болтун"). Средние показатели: 41,18±0,34 x 31,94±0,13.

Таким образом, дербник изредка гнездится в окрестностях Новосибирска, но, по-видимому не каждый год и заметно уступает по численности

таким видам, как чеглок (*F. subbuteo*) и пустельга (*F. tinnunculus*).

Т.К. Джусупов

Россия (Russia),
630004, г. Новосибирск
Вокзальная магистраль, 11.
Новосибирский краеведческий музей.
Т.К. Джусупов.

КУЛИК-СОРОКА — НОВИЙ ВИД ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ПРУТ-ДНІСТРОВСЬКОГО МЕЖИРІЧЧЯ

The Oystercatcher is a new species for the north-west part of the Prut-Dniester interfluve. - **I.V. Skilsky, V.V. Buchko, I.S. Shkolny. - *Berkut*. 5 (2). 1996.** - 2 birds were observed on the Dniester near the village of Velyka Slobidka of Khmelnytsky region 5.07.1996.

5.07.1996 р. 2 особини кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*) спостерігалися поблизу с. Велика Слобідка Кам'янець-Подільського р-ну Хмельницької обл. Птахи шукали поживу на мілководді р. Дністер. Вони підпустили спостерігачів на байдарках на відстань близько 20 м.

І.В. Скільський, В.В. Бучко, І.С. Школьній

Україна (Ukraine),
274001, м. Чернівці,
вул. Буковинська, 9, кв. 4.
І.В. Скільський.