

УДК 575.8:551.76(568.191;568.2)

Базальная диверсификация пернатых

Е.Н. Курочкин

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: enkur@paleo.ru

Класс птиц стал базой для разработки многих важных концепций в современной биологии. Зоогеографическое районирование суши было основано на территориальных комплексах птиц. Многие закономерности микроэволюции оказались познаны на птицах в 1940–1960-х гг. Разработка филогении, основанной на структурах белков яйца и на гибридизации ДНК, впервые в объеме всего класса среди позвоночных животных была выполнена на птицах соответственно 40 и 20 лет назад. Прошлая история птиц до недавних пор оставалась одним из самых бедных разделов палеонтологии, но в минувшие 20 лет были открыты новые группы ископаемых птиц, разные формы перообразных покровов у тероподных динозавров, косвенные свидетельства существования птиц в позднем триасе. Все это показывает, что ранняя эволюция птиц была сложной и многообразной.

Ключевые слова: параллельная эволюция, филогения, базальная диверсификация, ранняя эволюция, птицы, тероподные динозавры, Aves, Theropoda, Neornithes, Enantiornithes, *Archaeopteryx*, *Protoavis*, мезозой, кайнозой, ключевые этапы.

Сегодня проблема происхождения и ранней эволюции птиц стоит среди наиболее значимых в современной палеонтологии (Розанов, 1999). И действительно, она оказалась на острие наиболее горячих дискуссий между разными школами эволюционистов и палеонтологов. От того, в какую сторону будут развиваться эти дискуссии, зависит будущее понимание многих ключевых закономерностей теории макроэволюции. Птицы становятся моделью и для разработки методологии в изучении филогении животных. От решения проблемы происхождения и родственных связей птиц во многом зависит признание эволюционно-морфологической или кладистической методологии исследования исторического развития органического мира, хотя нам представляется, что будущее филогенетики лежит в консенсусе наиболее прагматичных подходов обоих этих направлений.

Еще совсем недавно ранние этапы эволюции птиц представлялись едва ли не самой темной стороной филогенеза позвоночных. Давно установлено и принято, что птицы произошли от рептилий. Но вот от каких? Ответ на этот вопрос формировался на основе сугубо гипотетических построений. По сути дела, более 100 лет палеонтологи и эволюционисты располагали только одним древнейшим оперённым существом — археоптериксом из верхней юры Германии. На его изучении и основывались все гипотезы о происхождении и родственных связях птиц. Другими свидетельствами древнейших этапов их эволюции палеонтология фактически не располагала. И вот, с начала 1980-х гг. случился настоящий взрыв новых данных о древнейших представителях этой группы позвоночных и их родственниках.

Первые важные находки были сделаны в Южной Америке, где в отложениях верхнего мела открыли абсолютно прежде неизвестную группу древних птиц, названную энанциорнисами (Walker, 1981). В это же время из нижнемеловых отложений Монголии был описан амбиортус (*Ambiortus*) — древнейшая настоящая птица (Курочкин, 1982). А вскоре различных новых мезозойских птиц стали открывать практически ежегодно на разных материках. Сейчас по числу и сенсационности подобных находок безусловно лидирует китайская палеонтология, регулярно описывающая новые формы примитивных пернатых. Но, как часто случается, новые находки не только не прояснили, но на первых порах даже усложнили понимание ранней эволюции класса птиц.

Китай стал центром рождения новых фактов по нашей проблеме в последние 10 лет. Недаром туда устремились, вкладывая крупные средства, западные музеи и университеты. Однако теперь в первоописаниях китайские палеонтологи стараются сохранять приоритет, а уже потом публикуют совместно с западными учеными более детальные данные о новых формах.

С открытием во второй половине XIX в. археоптерикса и зубатых птиц в верхнем мелу Северной Америки сразу завязались споры между корифеями эволюционизма о происхождении и родственных связях птиц. Одни доказывали их происхождение от динозавров, другие с ними не соглашались. В конце концов возобладала гипотеза о происхождении птиц от псевдозухий — мелких текодонтов поздней перми и раннего триаса — как наиболее вероятных предках птиц. Наиболее детально её разработал датчанин Г. Хейльман в книге, вышедшей в английском переводе в 1926 г. (Heilmann, 1926). В то же время, не совсем были забыты и гипотезы о происхождении птиц от древнейших крокодилообразных, заврисхиевых динозавров, орнитисхиевых динозавров или даже от птерозавров.

На протяжении многих десятилетий во всех учебниках разного уровня, от школьных до университетских, история птиц рассматривается как эволюция группы, развивавшейся одним прямым стволом через археоптерикса. Однако в последние 20–30 лет палеонтологи показали, что другие группы позвоночных животных — амфибии, рептилии, млекопитающие — никогда не формировались напрямую единственным стволом от предковой группы. Чаще всего прослеживается много эволюционных попыток выйти на новый ароморфный уровень освоения окружающих ресурсов. Из таких попыток только одна или две оказывались биологически прогрессивными, давая новую группу или группы широкой адаптивной радиации, и таких радиаций обычно было несколько (Татаринов 1976; Воробьева 1992). Остальные линии развития вымирали. В общем, надо заметить, что наиболее распространенной схемой исторического развития для всех живых организмов являлся цикл: множественность параллельных попыток внутри какой-то группы выйти на новый ароморфный уровень — выделение одной-двух успешных групп — их расцвет и диверсификация (радиация) — вымирание большинства специализированных групп — переживание одной-двух генерализованных линий — множественность попыток выйти на новый ароморфный уровень. Генезис и механизмы параллелизмов и мозаичности заложены в морфогенетической общности базальных групп и в гетерохрониях при их проявлениях (Воробьева, 2005).

Палеонтологические данные последних 10–15 лет показывают, что птицы не были исключением среди остальных позвоночных животных. Но не все специалисты согласны с подобной оценкой новых находок. Проблема ранней эволюции и базальной диверсификации пернатых служит темой горячих дискуссий и непримиримых противоречий. За 1996–2004 гг. состоялось восемь международных симпозиумов по происхождению и ранней эволюции птиц. Десять книг, посвященных этой проблеме, рассматривающих ее подчас с противоречивых позиций, было издано после 1995 г. Различия во взглядах на

родственные связи и адаптивную радиацию птиц определяются методологией оценки новых палеонтологических фактов — классической (эволюционно-морфологической) или новой кладистической (филогенетической систематики).

В настоящее время конкурируют две основные гипотезы, согласно которым птицы произошли либо от тероподных динозавров из группы манирапторов в юре (Chiappe et al., 1996; Padian, Chiappe, 1998; Sereno, 1999;), либо от каких-то мелких архозавроморфов в триасе (Курочкин, 2001; Kurochkin, 1995; Hou et al., 1996; Feduccia, 1999, 2002; Martin, 2004).

На протяжении 100 лет после открытия наука располагала только двумя скелетными экземплярами археоптериксов и одним пером, по которому и было дано научное название этому оперенному существу — *Archaeopteryx lithographica* H. von Meyer, 1861. Теперь число известных экземпляров археоптериксов увеличилось до 10, причем все они происходят либо от верхней юры (низы раннего титона) в бассейне р. Альтмюль, в Баварии (Maug et al., 2005; Wellnhofer, Roper, 2005). Новые находки археоптериксов принесли не так уж много для понимания самого оперенного существа. Как и прежде, идут споры о том, преимущественно древесным или наземным был археоптерикс, мог ли он активно летать или был пассивным планером на короткие расстояния, каким уровнем обмена веществ обладал, был ли это один вид, разные экземпляры которого представляют его различные возрастные стадии, или разные экземпляры археоптериксов представляют несколько видов или даже родов этих оперенных существ? Но исследование родственных отношений археоптерикса с тероподными динозаврами и птицами переживает сейчас период выдвижения и анализа новых концепций и новых подходов.

Последний 10-й экземпляр археоптерикса, названный Термополиским по месту хранения в Динозавровом центре Вайоминга в городе Термополис, США, оказался одним из наилучших по сохранности. Критичное исследование заставило признать его большее сходство с тероподными динозаврами, чем с птицами, по ряду признаков в морфологии черепа, поясов конечностей и задней конечности, что ставит археоптерикса в кладограмме за пределами как дейнонихозавров, так и птиц (Maug et al., 2005). К нашему удовлетворению такое решение отвергает монофилию клада Avialae, установленного Ж. Готье (Gauthier, 1986), включающего археоптерикса и птиц.

На наш взгляд, решающие аргументы для понимания родственных связей археоптерикса дают новые находки мезозойских птиц (Kurochkin, 1995, 1996). Среди них наибольшее значение мы отводим энантиорнисам (Enantiornithes). Сначала известные только из Южной Америки, теперь они найдены в меловых отложениях на всех континентах. А число их описанных форм таково, что энантиорнисы стали составлять около половины всех известных мезозойских птиц.

С самого начала появления археоптерикса на научной арене отмечалось, что строение его скелета является по существу рептильным. С этим в частности связано длительное хранение в коллекциях в качестве рептилий некоторых его экземпляров, при которых не сохранялось отпечатков перьев или они были плохо видны. Главным образом перья заставляли определять археоптерикса как птицу. Но когда оперение оказалось широко встречающимся среди разных семейств тероподных динозавров, оно перестало служить безусловной синапоморфией, связывающей археоптерикса и остальных птиц. В подобной ситуации оставалось считать теропод, археоптерикса и остальных птиц связанными сестринскими отношениями или, учитывая существенные различия между ними в морфологии скелета, искать другие пути решения этой проблемы.

Действительно, по строению черепа, позвонков, поясов и костей конечностей археоптерикс в существенных деталях отличается от современных птиц (Курочкин, 2006). В

то же время строение многих костей энанциорнисов может быть выведено из строения костей археоптерикса. Ряд синапоморфий указывает на непосредственные родственные связи энанциорнисов и археоптерикса: удлинение предпоследней фаланги второго пальца крыла, развитие особого отростка на верхнем крае подвздошной кости, существенная редукция дистальных тарзалий, формирование пяточного сустава непосредственно между тибiotарзусом и метатарзусом и др. На этом основании археоптерикс и энанциорнисы были Л. Мартином (Martin, 1983) объединены в один таксон *Sauriurae* (ящерохвостые).

В то же время большой ряд синапоморфий у ящерохвостых и тероподных динозавров свидетельствует об их непосредственных родственных связях (Куручкин, 2006). Но ящерохвостые фактически не показывают общих продвинутых признаков с большинством остальных птиц и отличаются от них множеством тонких деталей строения. Эти остальные птицы представляют линию *Ornithurae* (веерохвостые).

Строение кисти принципиальным образом подтверждает такой вывод. Однозначно установлено, что у тероподных динозавров в передней лапе сохраняются 1-й, 2-й и 3-й пальцы, при редукции 4-го и 5-го, что отличает их от всех остальных динозавров и большинства тетрапод. В норме в эволюции тетрапод при сокращении числа пальцев редукция захватывает в первую очередь крайние пальцы — 1-й и 5-й. В крыле птиц остаются также только три пальца. Но вопрос состоит в том, какие это пальцы: 1-й, 2-й и 3-й или 2-й, 3-й и 4-й? Этой дискуссии уже почти 200 лет, т.е. началась она задолго до открытия археоптерикса. Кажется, теперь на основании изучения формирования кисти в раннем эмбриогенезе птиц установлено, что у них во взрослом состоянии остаются 2-й, 3-й и 4-й пальцы (Hinchliffe, 1997; Burke, Feduccia, 1997; Feduccia et al., 2005). С этим согласились даже самые ярые сторонники прямого происхождения птиц от тероподных динозавров. Но теперь они относят этот результат за счет гомеобоксных инверсий в эмбриогенезе теропод (Wagner, Gauthier, 1999).

У археоптерикса имеются 1-й, 2-й и 3-й пальцы, что определяется по их фаланговым формулам — по числу фаланг в каждом пальце. Следовательно, кисть археоптерикса такая же, как у тероподных динозавров. А если это так, то в общем-то других доказательств их прямого родства и в то же время отсутствия такового между веерохвостыми птицами и тероподами вместе с ящерохвостыми и не требуется.

Таким образом, археоптерикс не представляется более прямым предком современных птиц, а также не стоит с ними в прямых сестринских связях.

25 лет назад в верхнемеловых отложениях Аргентины известный палеонтолог Х. Бонапарте нашел остатки каких-то очень необычных птиц. Они были переданы на изучение в Британский музей естественной истории. Палеоорнитолог С. Уокер (Walker, 1981) описал их в качестве нового подкласса птиц под названием *Enantiornithes* (энанциорнисы, что означает «противоположные птицы»). Последующее развитие палеонтологического знания показало, насколько удачным оказалось такое название. Но тогда, в 1981 г., не все специалисты приняли заключение Уокера. Некоторые посчитали, что он ошибся, описав смесь костей рептилий и птиц. Такая оценка его работы была даже дважды опубликована в солидных изданиях в начале 1980-х гг.

Однако вскоре последовал настоящий взрыв новых находок энанциорнисов в разных регионах мира. Сегодня стало ясно, что на протяжении всех 79 млн. лет мелового периода энанциорнисы были одной из самых разнообразных, если не самой разнообразной, и широко распространенных групп оперенных существ. Они найдены в нижнем мелу Китая, Монголии, Австралии и Испании, в верхнем мелу Монголии, Узбекистана, Южной и Северной Америки. Даже непонятно, каким образом энанциорнисы вообще оставались неизвестны до 1981 г. Они выглядели довольно разнообразно внешне — крупные

и мелкие, с зубами и без зубов, водные, бегающие и древесные (Kurochkin, 1996; Chiappe, 1996; Hou, 1997; Пантелеев, 1998; Chiappe, Walker, 2002). Все известные энанциорнисы хорошо летали. В конце мелового периода они полностью вымерли.

Место энанциорнисов в филогении птиц имеет решающее значение при анализе родственных отношений между ранними эволюционными линиями пернатых: или они сестринская группа к археоптериковым, или они сестринская группа к веерохвостым птицам. Первым непосредственную родственную связь энанциорнисовых и археоптериков старался показать Мартин (Martin, 1983), но доказательства, которые он тогда избрал, были выбраны явно неудачно, что дало возможность оппонентам легко раскритиковать эту гипотезу. Позднее мы поддержали выводы Мартина, определяя родство археоптериковых и энанциорнисовых по таким продвинутым признакам, как развитие заднебоковой мышечка на квадратной кости, наружный гребень в дистальной головке бедра, слияние метатарзалий в проксимальной их части, образование тарзального сустава между проксимальными тарзалиями и проксимальными концами метатарзалий, развитие дорсального гребня на седалищной кости и ряд других (Kurochkin, 1995; Куручкин, 2001).

Анатомия и функциональная морфология энанциорнисов своеобразна. С первого взгляда они имели в общем-то такое же строение скелета, как и у современных птиц. Однако внимательное исследование выявляет много деталей, специфических только для энанциорнисов. Например, сочленение лопатки с коракоидом происходит у них через выступ на коракоиде и выемчатую фасетку на лопатке, что прямо противоположно состоянию, характерному для веерохвостых птиц. В пяточном суставе сочленение у энанциорнисов проходит между проксимальными тарзалиями и проксимальными концами метатарзалий, а у веерохвостых птиц — между проксимальным и дистальным рядами тарзалий, при этом у веерохвостых дистальные тарзалии полностью сливаются с метатарзалиями, формируя так называемую цевку — тарзометатарзус. Существенно, что формирование метатарзуса у энанциорнисов происходит через полное срастание только проксимальных концов метатарзалий и лишь тесное сближение срединных и дистальных частей этих костей. У веерохвостых птиц происходит полное их слияние, начинающееся в раннем онтогенезе от середины метатарзалий в проксимальном и дистальном направлениях, а к проксимальным их концам полностью прирастают дистальные тарзалии, образуя так называемую чашечку. Негомологичность цевки энанциорнисов и веерохвостых птиц вынуждены были признать некоторые сторонники кладистической филогенетики (Stidham, Hutchinson, 2001). Можно перечислить еще большой ряд такого же рода отличий в строении позвонков, плечевой кости, таза, голени, метатарзуса. По существу, указанные различия в деталях строения скелета свидетельствуют даже не о параллельном, а о конвергентном характере формирования его макроструктур. При этом все системы скелета у энанциорнисов действовали, вероятно, функционально аналогично такому у веерохвостых птиц, формируя легких, двуногих летающих существ. Но вот система поднятия крыла при взмахе у энанциорнисов, очевидно, была иной, чем у веерохвостых, на что указывают анатомия коракоида и строение корако-скапулярного сочленения. Таким образом, многочисленные специфические черты в остеологии энанциорнисов свидетельствуют о том, что они изначально эволюционировали от другого анатомического базального плана, отличающегося от веерохвостых, и достигли внешне сходного состояния независимо от них. Поэтому поверхностно сходные макроструктуры скелета в этих двух группах птиц нельзя считать гомологичными. Следовательно, примитивные энанциорнисовые (Enantiornithes) не связаны общим происхождением с более прогрессивными веерохвостыми (Ornithurae). Вместе с археоптериксом они представляют отдельную линию выхода рептилий в воздушную среду. Энанциорнисы ока-

зываются как бы противопоставлены настоящим птицам, чему очень хорошо отвечает перевод их греческого названия — «противоптицы».

Такие заключения подтверждаются и результатами изучения микроструктуры костей энанциорнисов (Chinsamy et al., 1995). Показано, что стенки длинных костей у энанциорнисов имеют зоны ускоренного и замедленного роста, как у рептилий (подобно годовым кольцам стволов деревьев). Очевидно, это было связано с постоянным ростом костей на протяжении всей жизни энанциорнисов, а также отвечало иному, чем у современных птиц, уровню обмена веществ — возможно, неполной теплокровности. У современных птиц кости в основном окончательно формируются в первые месяцы жизни и у них отсутствуют зоны замедления роста. Стенки костей поэтому компактные и однослойные.

Иначе рассматривает энанциорнисов американский специалист Л. Чиарпе (Chiappe, 2002). Все сходства в структурах поясов конечностей, крыла и задней конечности энанциорнисов и веерохвостых птиц он признает гомологичными. Используя для кладистического анализа более 100 признаков, Чиарпе объединяет энанциорнисов и веерохвостых в одном узле *Ornithothogaces* на основании общности по нескольким безусловным синапоморфиям: менее 13 спинных позвонков, вытянутый коракоид, вентральный бугорок проксимальной головки плечевой кости выступает проксимально или каудально и отделен от головки плеча глубокой вырезкой, наличие экстензорного отростка на карпометакарпусе, наличие фибулярного гребня на латеральном мыщелке бедра (Chiappe et al., 1996). Когда же этот ряд признаков был скомпрометирован в качестве синапоморфий, таковыми стали считать вытянутый коракоид, острую вершину лопатки, более чем в два раза тонкую лучевую кость, по сравнению с локтевой, наличие пигостиля (Chiappe, 1996).

В недавней работе Чиарпе и Дайк (Chiappe, Duke, 2002) заметили, что для доказательства обратного необходимо показать, что сходство энанциорнисов и веерохвостых сформировалось конвергентным путем. Нам представляется, что об этом достаточно убедительно свидетельствуют описанные нами здесь и в других местах множественные отличия в деталях остеологических структур у энанциорнисов и веерохвостых (Курочкин, 2001, 2006).

Настойчивость в проведении кладистической философии в понимании современных птиц отражена в новейшей сводке по динозаврам. Здесь птицы рассматриваются внутри тероподных динозавров, а веерохвостые птицы связаны сестринскими отношениями с энанциорнисовыми (Padian, 2004).

Среди сравнительно недавних палеонтологических открытий нельзя обойти без внимания удивительное существо из верхнего триаса штата Техас, США, названное протоависом (*Protoavis*). Остатки двух скелетов и отдельные кости от других экземпляров протоависов происходят из норийского яруса, то есть из отложений на 75 млн. лет более древних, чем титонские отложения Баварии, из которых известен археоптерикс (Chatterjee, 1991, 1997, 1999).

Строение скелета протоависа демонстрирует удивительно прогрессивное состояние. В первую очередь, это гетероцельное строение шейных позвонков, обширная и тонкостенная мозговая коробка, удлиненные коракоид и лопатка, сочленяющиеся через ямку на коракоиде и выступ на лопатке, глубокие ямки для почек с внутренней стороны подвздошных костей, слияние концов 3-й и 4-й метакарпалей и другие. Всего насчитывается 24 таких продвинутых признаков, которые отвечают их состоянию у веерохвостых — настоящих птиц (Kurochkin, 1995; Chatterjee, 1999).

Надо заметить, что большинство палеонтологов отвергает какую-либо связь протоависа с настоящими птицами или просто игнорирует его при анализе филогении архозавров. Основные возражения сводятся к тому, что кости протоависа собраны по

отдельности и могут представлять остатки различных животных (Ostrom, 1996; Sereno, 1997). Прежде всего, не все кости протоависа были найдены по одной, некоторые находились в сочленении. Далее, насколько я сам мог исследовать его остатки, по сохранности, абсолютным и относительным размерам, они определенно в основном относятся к двум экземплярам одного вида. Детальным анализом и критикой синапоморфий протоависа, установленных Ш. Чаттерджи и нами, практически никто не занимался. Лишь Л. Уитмер (Witmer, 2002), сдержанно высказываясь о месте протоависа в филогенезе архозавроморф, признал, что для него характерны гетероцельные позвонки и орнитурная конфигурация височной области черепа и коракоида. Скорее всего, главная причина такого отношения к протоавису — психологическая. Уж очень трудно принять такое древнее создание, возрастом в 225 млн. лет, так далеко продвинутое в сторону настоящих веерохвостых птиц. Другая причина также преимущественно психологического свойства. В работах по протоавису Чаттерджи категорически настаивает на его способности к полету и даже видит на костях его кисти места прикрепления перьев. С такими выводами трудно согласиться. Это сразу вызывает у специалистов негативную реакцию на все заключения Чаттерджи. Скелет его был устроен довольно тяжело, кости конечностей у него довольно короткие и толстые. Скорее всего, протоавис был совсем не способен к полету.

Однако в целом, несмотря на последние замечания, по большому набору общих продвинутых признаков протоавис должен быть помещен в отдельную сестринскую линию к основанию ствола веерохвостых птиц (Ornithurae). Ящерохвостые (Sauriurae) лежат в стороне от этих эволюционных линий.

Из нижнего мела северо-восточного Китая была описана необычная новая птица *Confuciusornis sanctus*, в переводе — священная птица Конфуция (Hou et al., 1995). Теперь известно уже два рода конфуциусорнитид и не менее трех их видов, один из которых представлен несколькими тысячами экземпляров, а среди них многие сохранились в виде полных или почти полных скелетов вместе с оперением. Конфуциусорнитиды были размером с голубя и имели своеобразное строение скелета. Некоторый ряд синапоморфий конфуциусорнитиды разделяли с Ornithurae (гетероцелия шейных позвонков, двухголовчатая квадратная кость, формирование тарзометатарзуса слиянием дистальных тарзалий и метатарзалий, беззубый клюв, покрытый роговым чехлом и др.). Они имели не только крупные маховые и хвостовые перья, но и мелкое покровное оперение по всему телу. По отдельным признакам конфуциусорнитиды были примитивны и несколько сходны с археоптериксом (слитый скапулокоракоид, присутствие гастралий, сохранение глазничной кости, толстая бумерангоподобная вилочка). Они имели диапсидную конструкцию черепа — с двумя сохраняющимися височными ямами, что отвечает весьма примитивному состоянию этих пернатых. В то же время конфуциусорнитид отличает несколько апоморфных признаков (длинные носовые отростки предчелюстной кости, грудная кость без кия, прободение дельтовидного гребня плеча, укороченная базальная фаланга малого пальца крыла). Мозаичный комплекс примитивных, продвинутых и апоморфных черт организации по нашей оценке не позволяет отнести конфуциусорнитид ни к одной известной эволюционной линии птиц. Их можно считать только отдельной линией в эволюции пернатых, выделившейся из архозавроморфов, возможно, даже независимо от зауриуроморф и орнитуроморф.

До сих пор многие считают, что единственную широкую адаптивную радиацию веерохвостые птицы претерпели только в самом начале кайнозойской эры, около 50–60 млн. лет назад. Очень важные факты, касающиеся ранней эволюции веерохвостых, в последние годы были также получены из Китая. Прежде имелись только фрагментарные находки этих птиц из нижнего мела Европы и Азии, что заставляло многих сомневаться

в их достоверности и даже в самом существовании таких птиц, близких к современным, в столь давнюю эпоху. Ныне из нижнего мела Китая по довольно полным скелетам теперь описано шесть таких раннемеловых птиц: *Liaoningornis*, *Songlingornis*, *Yixianornis*, *Yanornis*, *Chaoyangia* и *Gansus*, причем некоторые из них имели настоящие текодонтные зубы. Родственные отношения этих ранних веерохвостых с современными птицами остаются совершенно непонятными. Найдены они были в одних и тех же горизонтах с энанциорнисовыми птицами.

Среди современных птиц обособленно стоят палеогнатические птицы. Это современные бескилевые и тинаму. До начала 1980-х гг. их исторические корни были совсем неизвестны. Древнейшие находки палеогнат датировались поздним миоценом, 5–10 млн. лет. Но затем их нашли сначала в Северной и Южной Америке и в Европе в палеоцене и эоцене (*Lithornithidae* и *Diogenornis*), а затем в раннемеловых отложениях, возрастом 120–140 млн. лет, в Румынии, в Монголии и в Китае (*Palaeocursornis*, *Ambiortus*, *Otogornis*). Эти находки показали, что дивергенция на палеогнат и неогнат произошла, по крайней мере, в самом начале мелового периода, а, скорее всего, даже в поздней юре.

Неогнатические неорнисовые птицы, уже из современных отрядов, известны в основном по отдельным фрагментарным остаткам из кампанских и маастрихтских отложений преимущественно Монголии и Северной Америки. Они относятся к отрядам пеликанообразных, трубконосых, ржанкообразных, гусеобразных, гагарообразных, курообразных; описан даже позднемеловой попугай из США, хотя не все согласны с его определением (Kurochkin, 1995; Норе, 2002; Dyke, van Tuinen, 2004; Курочкин, 2006).

Эти палеонтологические данные позволяют утверждать, во-первых, что настоящие веерохвостые птицы уже существовали в раннем мелу, а во-вторых, что в позднем мелу среди них уже произошла диверсификация на некоторые современные отряды. Следовательно, радиация неорнисовых птиц уже широко шла в меловом периоде. Не все специалисты с этим согласны. Например, Э. Федущия (Feduccia, 1999, 2003) настаивает на широкой взрывной радиации всех неорнисовых птиц в раннем кайнозое. Неожиданные подтверждения мезозойской (меловой) радиации веерохвостых птиц пришли из молекулярной генетики. Различными методами генетических исследований и почти одновременно в трех разных центрах: в Петербурге (Родионов, 1997), в Англии (Cooper, Penny, 1997) и в США (Hedges et al., 1996) было показано, что основную диверсификацию веерохвостых птиц следует относить к середине мелового периода. Недавняя ревизия этих данных и сопоставление их с палеонтологической летописью (Dyke, van Tuinen, 2004) подтвердили наши давние гипотетические выводы о достаточно ранней диверсификации современных птиц на палеогнат и неогнат и о диверсификации части современных неогнатических птиц на уровне отрядов еще в мелу (Курочкин, 1988; Карху, Курочкин 1991).

Кроме неоспоримых меловых птиц, в последнее десятилетие описано несколько ископаемых существ, которых сенсационно относили к птицам. Начались они с мононикуса (*Mononykus* — «однокоготник») из джадохтской свиты (верхний мел) Монголии. Его скелет был найден еще Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией в 1970-х гг., хранился в Улан-Баторе, но описан был только в 1993 г. монгольскими и американскими учеными (Perle et al., 1993). Это был бипедальный динозавр, размером с небольшого гуся, с укороченными передними конечностями и с сильно модифицированной кистью, в которой остался фактически только один средний палец, снабженный огромным когтем. В кладистической филогении мононикус оказался между археоптериксом и современными птицами, что основывалось на таких синапоморфиях, как килевая прямоугольная грудина, слитый карпометакарпус и длина седалищной кости более 2/3 длины лобковой (Chiappe, 1995; Chiappe et al., 1996). Постулировалось, что предки мо-

ноникуса когда-то были летающими, а затем утратили эту способность, став к позднему мелу бегающими существами. Многие специалисты, даже некоторые праведные сторонники происхождения птиц от динозавров, высказали несогласие с отнесением мононикуса к птицам (Patterson, 1993; Ostrom, 1994; Wellnhofer, 1994; Zhou, 1995). Но авторы мононикуса во многих статьях вновь и вновь выводили его кладистически даже ближе к современным птицам, чем к археоптериксу. Вскоре были открыты другие формы, оказавшиеся близкими к мононикусу: парвикрозор (*Parvicursor*) и шувуйя (*Shuvuuia*) из Монголии и патагоникус (*Patagonykus*) из Аргентины (Карху, Раутиан, 1996; Novas, 1996; Chiappe et al., 1998). После этого выяснилось, что ранее описанный Х. Бонапарте (Bonaparte, 1991) альваресзавр (*Alvarezsaurus*), представляет эту же группу бегающих существ. Теперь уже все эти формы в составе семейства альваресзаврид (*Alvarezsauridae* Bonaparte, 1991) входили в клад Avialae, помещаясь между археоптериксом и современными птицами (Chiappe et al., 1998; Padian, Chiappe, 1998). Однако критика коллег-кладистов (Sereno, 2001) возобладала, и тогда у Киаппи (Chiappe, 2001) по существу на том же наборе признаков, пропущенных через кладистическую компьютерную программу, мононикус и все *Alvarezsauridae* переместились ближе к тероподным динозаврам, в сторону от археоптерикса и птиц. Данный пример показывает, насколько легко кладистика находит новое «наиболее экономное» решение для отражения филогенетических отношений.

Начиная с 1997 г. из формации Исянь в Китае было описано немало мелких и маленьких динозавров с разного рода перьевыми образованиями: *Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Microraptor*, *Epidendrosaurus*, *Beipiaosaurus*, *Scansoriopteryx* и др. (Zhou et al., 2003; Norell, Xu, 2005). Примечательно, что эти довольно разнообразно оперенные тероподы представляют, по меньшей мере, четыре различных семейства. Они были найдены в тех же местах и в тех же горизонтах, что и явные птицы — конфуциусорнис, ляонингорнис и др. Возраст этих отложений сейчас принято определять в 120–125 млн. лет, т.е. концом баррема — аптом раннего мела (Swisher et al., 2002).

С появлением первого такого динозавра — синозавроптерикса — еще оставались сомнения в наличии у него наружного покрова из пуховидных придатков. Однако у всех других форм пухообразные или перовидные покровы были подтверждены безусловно. После этого и разгорелись основные споры о родственных связях этих оперенных динозавров.

Сторонники динозаврового происхождения птиц считают их велоцирапторными динозаврами с перьями, подтверждающими происхождение от них птиц. Противники динозаврового происхождения птиц считают, по крайней мере, протархеоптерикса и каудиптерикса птицами, утратившими способность к полету, а у остальных теропод, покрытых пуховидными образованиями, не признают эти покровы за какие-либо формы оперенности (Martin, 2004; Feduccia et al., 2005). Мы принимаем динозавровую природу всех оперенных китайских теропод, размеры которых колеблются от курицы до крупного грифа. В отличие же от сторонников и противников динозаврового происхождения птиц, мы полагаем, что эти формы, вместе с ящерохвостой и веерохвостой линиями пернатых, показывают независимое и неоднократное происхождение оперения в различных линиях, ведущих начало от архозавроморф, как и независимое приобретение отдельных «птичьих» признаков во многих семействах теропод: троодонтид, овирапторид, орнитомимид, теризинозаврид, дромеозаврид, альваресзаврид. Этот эволюционный процесс проходил тем же путем, что и среди кроссоптеригий и терапсидных рептилий, давая мнимые псевдопредковые формы, указывающие лишь на параллелизмы, как общее правило при попытках группы выйти на новый, более высокий биологический уровень. Подобная диверсификация была удачно названа А.Г. Пономаренко (2005) «газоном».

Заключение

Таким образом, сейчас дебатированы две основные гипотезы. Согласно одной из них, птицы — современные потомки, скорее всего, юрских теропод. Среди них большинство кладистов сестринской группой птиц выводит дромеозаврид. В клад Avialae входят *Archaeopteryx* и веерохвостые птицы, включающие Enantiornithes и всех остальных известных ископаемых и современных птиц. У некоторых авторов после археоптерикса помещается узел с сестринскими Alvarezsauridae и веерохвостыми птицами (Hwang et al., 2002; Padian, 2004). По другой гипотезе, птицы — потомки еще неизвестных триасовых архозавроморфов. Раньше таковыми доказывались псевдозухиды, теперь чаще всего рассматривают в качестве возможных предков орнитоухид. *Archaeopteryx* — древнейшая известная птица, вместе с остальными известными ископаемыми и современными птицами составляющая класс Aves (Feduccia, 1999; Martin, 2004).

В отличие от двух этих гипотез, мы выдвигаем концепцию независимого происхождения ящерохвостой и веерохвостой эволюционных линий, основываясь на различиях в пальцевой формуле кисти, в устройстве плечевого и пяточного суставов, позвонков и других систем скелета. Ящерохвостые, включая энантиорнисов, представляют не только отдельную, но и тупиковую линию в эволюции пернатых, которая ведет происхождение от тероподных динозавров, что хорошо показал еще Дж. Остром в середине 1970-х гг. В этом контексте сходство теропод и веерохвостых следует считать параллелизмом, а сходство ящерохвостых и веерохвостых — конвергенцией.

Необходимо добавить, что из раннего и позднего мела известен ряд изолированных форм пернатых, таких как ихтиорнисовые, патагоптеригиды, ворона, апсаравис, лименавис, гаргантюавис, галорнис, кузжолииды, жираорнитиды и некоторые другие, описанные не только по отдельным костям, но и по довольно полным скелетам. Место этих форм на родословном древе птиц остается совершенно неясным, поскольку их остеология отличается удивительной мозаикой примитивных и продвинутых черт в строении. Эти формы весьма разнообразят кустистость «газона» базальных пернатых и показывают, что диверсификация птиц на этапах их ранней эволюции была во много раз более сложной, чем она сегодня вырисовывается на основе анализа других, в основном более полных, обсуждаемых находок, таксономическое положение которых более или менее определенно установлено (Курочкин, 2001, 2004; Chiappe, Dyke, 2002).

Предлагаемая далее схема диверсификации пернатых глубоко гипотетична (рис. 1), поскольку относит время основных диверсификаций в юрский период, откуда, кроме археоптериксов и немногих находок следов птиц, других остатков пернатых неизвестно, причем даже надежд на новые их находки из юры почти нет, если учитывать крайнюю ограниченность континентальных юрских отложений во всем мире. Скорее даже будут найдены новые ранние формы пернатых из триасовых отложений, чем из юры. Однако большое разнообразие дифференцированных на семейства и далеко продвинутых форм оперенных теропод, примитивных птиц и даже орнитур из раннего мела заставляет нас относить время их базальной диверсификации преимущественно к юре. Реальность наиболее древних этапов данной стратограммы поддерживается находками следов очень мелких птиц в позднем триасе Аргентины (Melchor et al., 2002).

Таким образом, мы выделяем следующие ключевые этапы в базальной диверсификации теропод и птиц: 1) появление теропод и ранних орнитуроморф в позднем триасе, 2) диверсификация Coelurosauria на семейства Ornithomimidae, Therizinosauridae, Tyrannosauridae и группу Maniraptora в средней и поздней юре, 3) диверсификация Maniraptora на семейства Oviraptoridae, Caenagnathidae, Dromosauridae, Avimimididae,

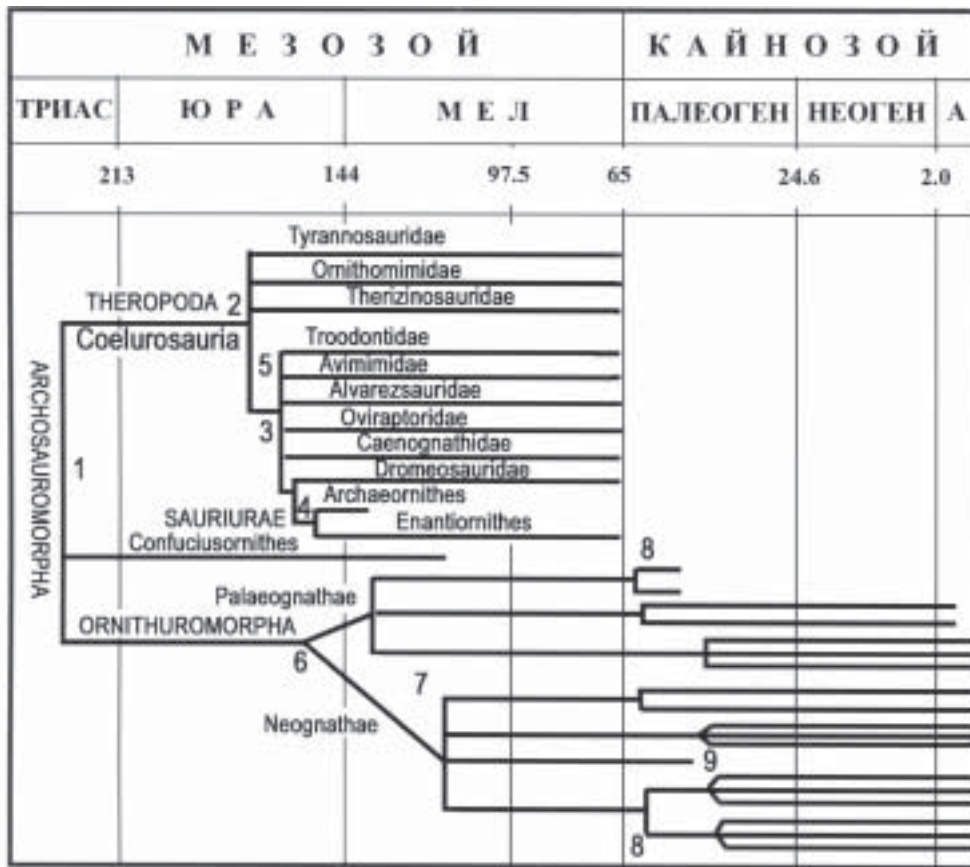


Рис. 1. Стратограмма диверсификации базальных таксонов оперенных тероподных динозавров и птиц в мезозое и кайнозое. 1 — поздний триас: выделение из архозавроморфов теропод и ранних орнитуроморф; вероятное выделение предков конфуциусорнитид, 2 — средняя и поздняя юра: диверсификация Coelurosauria на Tyrannosauridae, Ornithomimidae, Therizinosauridae и Maniraptora, 3 — поздняя юра: диверсификация Maniraptora на семейства Troodontidae, Avimimidae, Alvarezsauridae, Oviraptoridae, Caenognathidae и Dromaeosauridae, 4 — поздняя юра: выделение оперенных Sauriurae из дромееозаврид и обособление Enantiornithes от Sauriurae, 5 — поздняя юра: приобретение разной формы оперенности и опушенности различными Coelurosauria в поздней юре, 6 — поздняя юра: выделение из орнитуроморф Palaeognathae и Neognathae, 7 — ранний мел: первая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат, 8 — палеоцен и ранний эоцен: вторая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат, 9 — поздний эоцен-ранний олигоцен: диверсификация неогнат на современные семейства птиц.

Alvarezsauridae и Troodontidae в поздней юре, 4) выделение оперенных Sauriurae из дромееозаврид и обособление Enantiornithes от Sauriurae в поздней юре, 5) приобретение разной формы оперенности и опушенности различными Coelurosauria в поздней юре, 6) выделение из орнитуроморф Palaeognathae и Neognathae в поздней юре, 7) первая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат в раннем мелу, 8) вторая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат в палеоцене и эоцене, 9) диверсификация неогнат на современные семейства птиц в позднем эоцене – раннем олигоцене.

Исследование было поддержано грантами РФФИ № 04-04-48829 и Ведущей научной школы НШ-6228.2006.4, а также Программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы. Подпрограмма II».

Литература

- Воробьева Э.И. 1992. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука. 344 с.
- Воробьева Э.И. 2005. Филогенетические принципы и критерии на модели Sarcopterygii // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 44–59.
- Карху А.А., Курочкин Е.Н. 1991. Геохронологическая этапность в эволюции класса птиц // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конференции. Часть 1: Пленарные доклады и сообщения на симпозиумах. Минск: Наука і тэхніка. С. 18–19.
- Карху А.А., Раутиан А.С. 1996. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. № 4. С. 85–94.
- Курочкин Е.Н. 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. Т. 282. № 2. С. 452–455.
- Курочкин Е.Н. 1988. Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 34. М.: Наука. С. 33–42.
- Курочкин Е.Н. 2001. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков / Е.Н. Курочкин, И.И. Рахимов (ред.). Казань: Магариф. С. 68–96.
- Курочкин Е.Н. 2004. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // Природа. № 5. С. 3–12.
- Курочкин Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 283–298.
- Пантелеев А.В. 1998. Новые виды энантиорнисов (Aves: Enantiornithes) из верхнего мела Центральных Кызылкумов // Русский орнитол. журн. Экспресс-вып. 35. С. 3–15.
- Пономаренко А.Г. 1998. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 146–155.
- Родионов А.В. 1997. Эволюция хромосом и групп сцепления у птиц // Генетика. Т. 33. № 6. С. 725–738.
- Розанов А.Ю. 1999. Современная палеонтология // Успехи совр. биол. Т. 119. № 6. С. 531–542.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с.
- Bonaparte J. 1991. Los vertebrados fosiles de la formacion Rio Colorado, de la ciudad Neuquen y Cernanias, Cretacico Superior, Argentina // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. «Bernardino Rivadavia», Palaeontol. Vol. 4. P. 16–123.
- Burke A.C., Feduccia A. 1997. Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand // Science. Vol. 278. No. 5338. P. 666–668.
- Chatterjee S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Philos. Trans. Royal Soc. London. Ser. B. Vol. 332. P. 277–342.
- Chatterjee S. 1997. The rise of birds. Baltimore and London: Johns Hopkins Univ. Press. 312 p.
- Chatterjee S. 1999. Protoavis and the early evolution of birds // Palaeontographica. Abt. A. Bd. 254. Lfg. 1–3. S. 1–100.
- Chiappe L.M. 1995. The first 85 million years of avian evolution // Nature. № 6555. Vol. 378. P. 349–355.
- Chiappe L.M. Late Cretaceous birds of Southern South America: Anatomy and systematics of Enantiornithes and Patagopteryx deferrariisi // Münchener Geowiss. Abh. a. Bd. 30. S. 203–244.
- Chiappe L.M. 2001. Phylogenetic relationships among basal birds // New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proc. Intern. Sympos. in honor of John H. Ostrom / Gauthier J., Gall

- L.E. (eds.). New Haven: Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. P. 125–139.
- Chiappe L.M. 2002. Basal bird phylogeny: Problems and solutions // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). Berkeley: Univ. California Press. P. 448–472.
- Chiappe L.M., Dyke G.J. 2002. The Mesozoic radiation of birds // *Annu. Rev. Ecol. Sys.* Vol. 33. P. 91–124.
- Chiappe L., Norell M., Clark J. 1996. Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert // *Proc. Gondwanan Dinosaur Sympos / Novas F.E., Molnar R.E. (eds.). Mem. Queensland Mus.* Vol. 39. No. 3. P. 557–582.
- Chiappe L.M., Norell M.A., Clark J.M. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus* // *Nature.* Vol. 392. P. 275–278.
- Chiappe L.M., Walker C.A. 2002. Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes) // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). Berkeley: Univ. California Press. P. 240–265.
- Chinsamy A., Chiappe L.M., Dodson P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications // *Paleobiology.* Vol. 21. No. 4. P. 561–574.
- Cooper A., Penny D. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: Molecular evidence // *Science.* Vol. 275. No. 5303. P. 1109–1113.
- Dyke G.J., van Tuinen M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and fossil record // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 141. No. 1. P. 153–177.
- Feduccia A. 1999. The origin and evolution of birds. 2nd ed. New Haven: Yale Univ. Press. 466 p.
- Feduccia A. 2002. Birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem // *Auk.* Vol. 119. No. 4. P. 1187–1201.
- Feduccia A. 2003. «Big bang» for Tertiary birds? // *Trends Ecology and Evolution.* Vol. 18. No. 4. P. 172–176.
- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe R.J. 2005. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // *J. Morphol.* Vol. 266. No. 2. P. 125–166.
- Gauthier J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds // *Mem. California Acad. Sci.* Vol. 8. P. 1–55.
- Hedges S.B., Parker P.H., Sibley Ch.G., Kumar S. 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals // *Nature.* Vol. 381. No. 6578. P. 226–229.
- Heilmann G. The origin of birds. L.: Witherby, 1926. 208 p.
- Hinchliffe R. 1997. The forward march of the bird-dinosaurs halted? // *Science.* Vol. 278. No. 5338. P. 596–597.
- Hope S. 2002. The mesozoic radiation of Neornithes // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). Berkeley: Univ. California Press. P. 339–388.
- Hou L. 1997. Mesozoic birds of China. Lugu: Taiwan Fenghuang Bird Garden. 228 p.
- Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A. 1996. Early adaptive radiation of birds: Evidence from fossils from Northeastern China // *Science.* Vol. 274. No. 5290. P. 1164–1167.
- Hou L., Zhou Z., Gu Y., Zhang H. 1995. *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China // *Chinese Sci. Bull.* Vol. 40. No. 8. P. 726–729.
- Hwang S.H., Norell M.A., Ji Q., Gao K. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromeosauridae) from Northeastern China // *Amer. Mus. Novit.* № 3381. 44 p.
- Kurochkin E.N. 1995. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // *Archaeopteryx.* Vol. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N. 1996. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). M.: Palaeontol. Inst. RAS. Spec. Issue. 55 p.
- Martin L.D. 1983. The origin and early radiation of birds. Perspectives in ornithology / Brush A.H., Clark G.A., Jr. (eds.). Cambridge: Univ. Press. P. 291–338.
- Martin L.D. 2004. A basal archosaurian origin of birds // *Acta Zool. Sinica.* Vol. 50. No. 6. P. 978–990.
- Mayr G., Pohl B., Peters D.S. 2005. A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features // *Science.* Vol. 310. No. 5753. P. 1483–1486.
- Melchor R.N., Valis S. de, Genise J.F. 2002. Bird-like fossil footprints from the late Triassic // *Nature.* Vol. 417. No. 6892. P. 936–938.
- Norell M.A., Xu X. 2002. Feathered dinosaurs // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* Vol. 33. P. 277–299.
- Novas F.E. 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous maniraptorans from Patagonia and Mongolia // *Mem. Queensland Mus.* Vol. 39. No. 3. P. 675–702.

- Ostrom J.H. 1996. On the origin of birds and of avian flight // Major features of vertebrate evolution. Short courses in paleontol. No. 7. P. 160–177.
- Ostrom J.H. 1996. The question of validity of Protoavis // *Archaeopteryx*. Vol. 14. P. 39–42.
- Padian K. 2004. Basal Avialae // *The Dinosauria* / Weishampel D.B., Dodson P., Osmolska H. (eds.). Berkeley and Los Angeles: Univ. California Press. P. 210–231.
- Padian K., Chiappe L. 1998. The origin and early evolution of birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* Vol. 73. No. 1. P. 1–42.
- Patterson C. 1993. Bird or dinosaur? // *Nature*. Vol. 365. No. 6441. P. 21–22.
- Perle A., Norell M.A., Chiappe L.M., Clark J. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia // *Nature*. Vol. 362. No. 6421. P. 623–626.
- Sereno P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs // *Annu. Rev. Earth and Planet. Sci.* Vol. 25. P. 435–489.
- Sereno P.C. 1999. The evolution of dinosaurs // *Science*. Vol. 284. No. 5423. P. 2137–2147.
- Sereno P.C. 2001. Alvarezsaurids: Birds or ornithomimosaurs? // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proc. Intern. Sympos. in Honor of John H. Ostrom / Gauthier J., Gall L.E. (eds.)*. New Haven: Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. P. 69–98.
- Stidham T.A., Hutchinson J.H. 2001. The North American avosaurids (Aves: Enantiornithes): new data on biostatigraphy and biogeography // *Asoc. Paleontol. Argentina. Publ. espec. 7. VII Intern. Sympos. Mesozoic Terrestrial Ecosystem, Buenos Aires*. P. 175–177.
- Swisher C.C. III, Wang X., Zhou Z. et al. 2002. Further support for a Cretaceous age for the feathered-dinosaur beds of Liaoning, China: new $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Yixian and Tuchengzi formations // *China Sci. Bull.* Vol. 47. P. 135–138.
- Wagner G.P., Gauthier J.A. 1999. 1,2,3=2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 96. No. 9. P. 5111–5116.
- Walker C.A. 1981. New subclass of birds from Cretaceous of South America // *Nature*. Vol. 292. No. 5818. P. 51–53.
- Wellnhofer P. 1994. New data on the origin and early evolution of birds // *C. R. Acad. Sci. Paris. T. 319. Ser. II*. P. 299–308.
- Wellnhofer P., Roper M. 2005. Das neunte Archaeopteryx-Exemplar von Solnhofen // *Archaeopteryx*. Vol. 23. P. 3–21.
- Witmer L.M. 2002. The debate on avian ancestry // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.)*. Berkeley: Univ. California Press. P. 3–30.
- Zhou Z. 1995. Is *Mononykus* a bird? // *Auk*. Vol. 112. No. 4. P. 958–963.
- Zhou Z., Barrett P.M., Hitton J. 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem // *Nature*. Vol. 421. No. 6925. P. 807–814.