ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2013
XXII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

874

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XXII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2013 № 874

СОДЕРЖАНИЕ

1149-1168 Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц. Е.Н.КУРОЧКИН

1168-1170 Вторая регистрация полярной чайки *Larus glaucoides* в Магаданской области. И.В.ДОРОГОЙ, А.В.КОНДРАТЬЕВ

1170-1171 Гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea* в пойме Волхова между реками Оскуя и Пчевжа. И.А.СОРОКИНА, Н.С.ЛИКСАКОВА

1172-1174 К экологии краснобрюхой горихвостки *Phoenicurus erythrogaster* в Кабардино-Балкарии. Ж.Х.БАЗИЕВ, С.П.ЧУНИХИН

1175-1176 К распространению кваквы *Nycticorax nycticorax* в Семиречье. В.А.СЕЛЕВИН

1176-1178 Кормление грачами *Corvus frugilegus* птенцов семенами сибирского кедра *Pinus sibirica* на Южном Алтае. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ, В.В.АЛЕКСЕЕВ

1178-1181 Кормовое поведение белохвостого песочника *Calidris temminckii* в период осенней миграции на юго-востоке Казахстана. Ф.Ф.КАРПОВ

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2013
Дата опубликования: 28 апреля 2013

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXII
Express-issue

2013 № 874

CONTENTS

1149-1168 New ideas about the origin and early evolution of birds. E.N.KUROCHKIN

1168-1170 The second registration of the Greenland gull *Larus glaucoides* in the Magadan Oblast. I.V.DOROGOY, A.V.KONDRATIEV

1170-1171 The breeding colony of the grey heron *Ardea cinerea* in flood plain of the river Volkhov between rivers Oskuya and Pchevzha. I.A.SOROKINA, N.S.LIKSAKOVA

1172-1174 On ecology of the white-winged redstart *Phoenicurus erythrogaster* in Kabardino-Balkaria. Zh.H.BASIEV, S.P.CHUNIKHIN

1175-1176 To distribution of the night heron *Nycticorax nycticorax* in Semirechie. V.A.SELEVIN

1176-1178 Rooks *Corvus frugilegus* feed fledglings by Siberian pine *Pinis sibirica* seeds in the southern Altai. N.N.BEREZOVIKOV, V.V.ALEKSEEV

1178-1181 Feeding behaviour of the Temminck's stint *Calidris temminckii* during migration period in south-eastern Kazakhstan. F.F.KARPOV

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

© The Russian Journal of Ornithology, 2013

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1149-1168*

Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц

Е.Н.Курочкин

*Второе издание. Первая публикация в 2001**

Около 150 лет назад были открыты первые позднеюрские археоптериксы в Германии и первые зубатые птицы позднего мела Северной Америки. Эти находки дали почву для горячих дискуссий о происхождении и родственных связях птиц. Но затем страсти улеглись. В науке заняла своё место гипотеза о происхождении птиц от псевдозухий – мелких текодонтов поздней перми и раннего триаса – как наиболее вероятных предков птиц. Наиболее детально она была развита в книге датчанина Ганса Хейльмана, вышедшей в английском переводе в 1926 году (Heilmann 1926), а до этого остававшаяся широким научным кругам практически неизвестной, будучи впервые опубликованной в 1913 году на немецком языке. Эта гипотеза стала господствующей, хотя разрабатывались и другие – о происхождении птиц от крокодилов, заурисшиевых динозавров, орнитисшиевых динозавров и даже от птерозавров. Ключевым звеном в разработке всех этих разных гипотез оставалась, однако, одна и та же форма – археоптерикс *Archaeopteryx lithographica* H. von Meyer, 1861.

После этого на протяжении многих десятилетий, как и в настоящее время, во всех учебниках разного уровня – от школьных до университетских – преподаётся взгляд на эволюцию птиц как на группу высших позвоночных, возникшую тем или иным путём от рептилий и эволюировавшую далее только одним прямым стволом через археоптерикса в известных всем нам птиц. Также до сих пор ещё считают, что единственную широкую адаптивную радиацию – диверсификацию на множество линий развития, внедрявшихся в различные экологические ниши,– птицы претерпели только в самом начале кайнозойской эры, около 50-60 миллионов лет назад (Feduccia 1999a).

В то же время в последние 20-30 лет палеонтологи показали, что другие классы позвоночных животных – амфибии, рептилии, млекопитающие, никогда не формировались напрямую единственным стволом от предковой группы, а всегда проходили через несколько эволюционных попыток выйти на новый ароморфный уровень развития (Татаринов 1976; Воробьёва 1995; Jarvik 1980). Из таких попыток только

* Курочкин Е.Н. 2001. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // *Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков*. Казань: 68-96.

одна или 2-3 оказывались биологически прогрессивными, давая новую группу или группы широкой адаптивной радиации, и этих радиаций обычно было несколько. Остальное большинство новых линий развития вымирало. В общем, надо заметить, что цикл: происхождение группы – её радиация на несколько родственных эволюционных линий – расцвет (широкая адаптивная радиация) одной или двух продвинутых групп – вымирание,– представляет собой естественный и нормальный путь эволюции для большинства живых организмов.

Однако, в последние 10 лет проблема происхождения птиц вновь стала предметом горячих дискуссий и непримиримых противоречий, что связано как с неожиданным появлением новых и обширных материалов по ископаемым птицам и ближайшим к ним группам рептилий, так и с триумфальным шествием кладистики (или филогенетической систематики) – новой методологии изучения родственных отношений между организмами (Kurochkin 1995b; Morell 1997; Padian, Chiappe 1998a,b; Martin 1991).

За последние годы вышло 5 книг о происхождении птиц (Chatterjee 1997; Dingus, Rowe 1997; Hou 1997; Shipman 1998; Feduccia 1999a). А число известных видов древнейших мезозойских птиц, живших в интервале между 145 и 65 миллионами лет назад, выросло за 20 лет с 40 до 100! В последние пять лет прошло также несколько специальных международных симпозиумов, посвящённых происхождению птиц.

В настоящее время конкурируют две основные гипотезы: 1) птицы произошли от тероподных динозавров группы манираптор или же от целурозавров в юре (Gauthier 1986; Ji *et al.* 1998; 2) птицы произошли от мелких текодонтов псевдозухий в триасе (Kurochkin 1995b; Hou *et al.* 1996; Feduccia 1999a). Возможны и другие версии обеих гипотез, но на них мы остановимся дальше. Важно, что все другие гипотезы сейчас не разрабатываются. Факты, которыми теперь располагает палеонтология, укладываются в основном в две названные гипотезы.

Археоптерикс

Число известных экземпляров археоптериксов теперь увеличилось до 8 – все из верхней юры Баварии, в южной части Германии. Новые находки археоптериксов принесли не так уж много для понимания самого этого оперённого существа. Как и прежде, идут споры о том, древесным или наземным было это животное, могло ли оно активно летать или было пассивным планером на короткие расстояния, каким уровнем обмена веществ обладал археоптерикс, был ли это один вид, разные экземпляры которого представляют его возрастные стадии, или разные экземпляры археоптериксов представляют различные виды или даже роды этих оперённых существ (Hecht *et al.* 1985). Также нет единой точки зрения между специалистами и о месте археоптерикса в

системе родственных отношений между рептилиями и птицами. Однако некоторые новые находки мезозойских птиц дают решающие аргументы для понимания родственных связей археоптерикса. Двадцать лет назад была открыта совершенно новая группа птиц, названная энанциорнисами (Walker 1981). Сначала энанциорнисы были известны только из Южной Америки. Теперь они найдены в меловых отложениях на всех континентах, кроме Антарктиды. А число их известных видов таково, что энанциорнисы стали составлять около половины всех известных мезозойских птиц (Chiappe 1996, 1997; Kurochkin, Walker 1999).

С самого начала появления археоптерикса на научной арене отмечалось, что строение его скелета является по существу рептильным. В основном наличие оперения заставляло относить его к птицам. С этим, в частности, связано длительное хранение в коллекциях в качестве рептилий некоторых его экземпляров, при которых не сохранилось отпечатков перьев или они были плохо видны. И только в 1970-е годы, в период археоптериксового бума, была установлена их истинная принадлежность (Ostrom 1972). Действительно, детали строения черепа, позвонков, поясов и костей конечностей археоптерикса коренным образом отличаются от таковых у современных птиц. В то же время строение многих костей энанциорнисов может быть выведено из строения костей археоптерикса. Существует некоторый ряд продвинутых или прогрессивных признаков (так называемых синапоморфий), указывающих на прямые родственные связи энанциорнисов и археоптерикса.

К ним относятся: 1) Сходство в строении квадратных костей (одномыщелковая дорзальная головка квадратной кости). 2) Сходство в строении носовой кости. 3) Сходство в строении слёзных костей. 4) Редукция зубов в размере и числе на верхнечелюстной и зубной костях. 5) Особая переднезадняя выемка на краниальной стороне проксимального эпифиза плеча. 6) Удлинённая предкогтевая фаланга 2-го пальца кисти. 7) Особый отросток на дорзальном крае в проксимальной части седалищной кости. 8) Удлинённый краниальный отдел подвздошной кости. 9) Дополнительный задний вертлуг на проксимальном эпифизе бедра. 10) Каудолатеральный гребень над дистальным эпифизом бедра. 11) Почти полная редукция дистальных тарзалий. 12) Поперечное срастание проксимальных концов метатарзалий. 13) Наличие сустава между проксимальными тарзалиями и проксимальными концами метатарзалий. 14) Одинаковая длина основных фаланг 2-го, 3-го и 4-го пальцев лапы.

На основании общности по этим синапоморфиям археоптерикс и энанциорнисы могут быть объединены в одну группу ящерохвостых птиц Sauriurae, что ранее предлагалось на базе сходства по несколько иному ряду признаков (Martin 1983; Kurochkin 1995b). Вместе с тем, выведен длинный ряд общих продвинутых признаков у археоптерикса

и тероподных динозавров, указывающих на их прямые родственные связи (Ostrom 1976; Gauthier 1986).

К ним относятся: 1) Расширенность слёзной кости в дорзальной части. 2) Краниально направленный медиальный мыщелок нижнечелюстного отдела квадратной кости. 3) Большой ectopterygoid. 4) Одинаковая ширина шейки и тела лопатки по всей длине. 4) Плоский субквадратный коракоид. 5) Заметный бугор на коракоиде краниовентрально от гленоидного отверстия. 6) Перпендикулярное положение плоскости проксимального эпифиза плеча к плоскости дистального эпифиза плеча. 7) Короткое предплечье (короче кисти и плечевой кости). 8) Сохранение в кисти 1-3-го пальцев и редукция 4-5-го. 9) Контакт полулунной карпалии с 1 и 2 метакарпалиями. 10) Увеличенные когтевые фаланги кисти с большими буграми для прикрепления сухожилий сгибателей. 11) Развитие малого трохантера в проксимальной части бедра. 12) Краниальная часть подвздошной кости заметно больше каудальной. 13) Развитие ножки на подвздошной кости для сочленения с лобковой костью. 14) Вильчатый каудальный конец подвздошной кости. 15) Большой лобковый симфиз. Большинство этих признаков (№№ 1, 2, 4, 5, 8-15) также характеризует и энанциорнисов.

Однако ящерохвостые птицы почти не имеют общих продвинутых признаков с большинством остальных вымерших и современных птиц и отличаются от них множеством тонких деталей строения. Поэтому большинство остальных птиц относится к другой эволюционной линии.

Имеется ещё две морфологические структуры, которые принципиальным образом подтверждают такие выводы. Это строение пера и строение кисти.

Как показал англичанин д-р Алик Уокер, строение перьев археоптерикса принципиально отличается от такового у современных птиц (A.Walker, личн. сообщ.). Уокер нашёл, что опахала перьев археоптерикса имеют сплошную структуру, не разделённую на бородки и бородочки, а поперечные структуры на этих опахалах представляют из себя просто гребни, повышающие механическую прочность и устойчивость опахал к перегибу. Среди большого количества ископаемых перьев из отложений нижнего мела в различных частях света наблюдаются как бы два типа перьев: 1) со сплошными опахалами с рифлёной поверхностью и 2) с опахалами, явно состоящими из отдельных бородок. На недавнем Остромском симпозиуме по проблеме происхождения птиц в Йельском университете в феврале 1999 года Мэри Швайцер из Университета Колорадо выступила с докладом о микроструктуре меловых перьев, исследованных под сканирующим электронным микроскопом. Она показала, что среди них имеется по крайней мере 3 принципиально различных типа микроструктуры перьев. К сожалению, изучались изолированные ископаемые перья, принадлежность которых к

конкретным птицам установить обычно бывает невозможно. Тем не менее, такие данные подтверждают гипотезу о неоднократном происхождении перьев в эволюции рептилий.

В связи с этим стоило бы вспомнить шумную компанию, поднятую в середине 1980-х годов крупным британским астрофизиком Ф.Хойлом и его коллегами о фальсификации археоптерикса, у которого, мол, перья современного цыплёнка были пропечатаны ещё в середине XIX века на натуральном скелете юрской динозавроподобной рептилии К.Хаберлейном, известным торговцем зольнгофенскими фоссилиями. Астрофизики основывали свои выводы на исследовании Лондонского экземпляра археоптерикса под сканирующим микроскопом и фотосъёмке его перьев под различными углами. Дело дошло до прямой дискуссии за круглым столом между группой Хойла и палеонтологами, транслировавшейся Би-Би-Си. В конце концов это нападение на археоптерикса было отбито. Но интересно узнать – с какими целями оно затевалось? Дело в том, что Хойл – активный сторонник существования Вселенского Разума, создающего новые формы жизни разовыми актами творения и направляющего развитие материи через периодические генетические взрывы под действием заносимых из космоса вирусов. И ему надо было «уничтожить» археоптерикса как яркое доказательство эволюции, как переходное звено между двумя группами животных – рептилиями и птицами. Таким образом, куриные перья никак не могли окружать археоптерикса, так как это совсем другие перья, которые мы наблюдаем в виде отпечатков на его скелетах (Курочкин 1990). К тому же, у седьмого экземпляра археоптерикса, описанного в 1993 году, также имеются отпечатки перьев (Wellnhofer 1993).

Однозначно установлено, что у тероподных динозавров в передней лапе сохраняются 1-й, 2-й и 3-й пальцы, при редукции 5-го и 4-го. Такая особенность принципиальным образом отличает их от всех остальных динозавров и большинства тетрапод, у которых, если число пальцев в лапе сокращается, то редукция обычно захватывает крайние пальцы – 1-й и 5-й (Fastovsky, Weishampel 1996). У современных птиц в крыле сохраняется также только 3 пальца. Вопрос о том, какие это пальцы: 1-3-й или 2-4-й, дискутируется с начала XIX века (Gegenbaur 1803; Holmgren 1933; Shubin 1994). Кажется, теперь, на основании изучения формирования кисти в раннем эмбриогенезе птиц установлено, что у них всё-таки во взрослом состоянии остаются 2-й, 3-й и 4-й пальцы (Hinchliffe 1985, 1997; Hecht, Hecht 1994; Burke, Feduccia 1997; Feduccia 1999b). С этим согласились даже самые ярые сторонники прямого происхождения птиц от тероподных динозавров, как, например, Жак Готье. Но теперь они относят этот результат за счёт непонятных инверсий в эмбриогенезе птиц (Wagner, Gauthier 1999). Но всё дело в том, что у археоптерикса имеются 1-3-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, тогда других доказательств их прямого родства и в то же время отсутствия такового между ними и настоящими птицами и не требуется.

Можно назвать ещё несколько признаковых систем, по которым настоящие веерохвостые птицы не могли быть потомками археоптериксовой или ящерохвостой линии эволюции. Это – парные яйца в кладках теропод, означающие функционирование у них парных яйцеводов (у настоящих птиц яйцевод один), развитие диафрагмы между грудной и брюшной полостями у теропод (диафрагмы нет у настоящих птиц, поэтому совершенно отличная механика дыхания – Ruben *et al.* 1997), арктометатарзальная стопа, из которой не выводится птичий тарзометатарзус (Карху, Раутиан 1996), опистоцельность шейных позвонков у теропод, которая несовместима с последующей гетероцельностью позвонков у настоящих птиц (Mookerjee 1935).

Таким образом, археоптерикс не представляется более прямым предком современных птиц.

Тем не менее, отдельные признаки птиц действительно проявляются в различных семействах теропод. У Oviraptoridae в строении квадратной кости проявляются такие птичьи признаки как её двухголовчатость, птеригоидная ветвь, сочленовная ямка для квадратно-скуловой кости и пневматичность. Однако квадратная кость у овирапторид была монимостилической, в противоположность стрептостилической у птиц, ушная головка её контактировала с заднеушной костью, в отличие от птиц, у которых она контактирует с переднеушной, и другие отличия (Maryańska, Osmylska 1997). Это указывает, что функция квадратной кости была у овирапторид иной, чем у птиц, а внешнее сходство сформировалось в процессе параллельной эволюции.

Одним из самых впечатляющих открытий последнего времени стало описание овираптозавра *Nomingia* с укороченным хвостом, увенчанным пигостилем (Barsbold *et al.* 2000). Пигостиль – последняя павшая (после вилочки, оперения, крючковидных отростков рёбер и т.д.) строго птичья апоморфия. Находка пигостиля у овирапторозавров со всей определённостью подтверждает параллельность приобретения подобных структур тероподами и птицами.

Безусловное наличие перьев у нескольких раннемеловых целурозавров из Китая предоставило серьёзную поддержку гипотезе тероподных предков птиц (Курочкин 1998; Ji, Ji 1997; Chen *et al.* 1998). Но в свете вышеобозначенных параллелизмов, появление перьев у теропод только подтвердило давние предположения о возможности параллельного возникновения у них перьевого покрова. Таким образом, полёт и перьевой покров могли появиться параллельно в нескольких линиях

рептилий. Другие опыты рептилий завоевать воздушную среду выразились в птерозаврах, лонгискваме, шаровиптериксе, летающих вымерших и современных ящерицах.

Но тогда возникает вопрос – а как мы будем определять птиц, если основные их признаки (вилочка, оперение, крючковидные отростки рёбер, пигостиль и т.д.) характеризовали также и тероподных динозавров? Но можно спросить, а действительно ли единый план строения характеризует всех птиц, включая мезозойские их линии? Если нет, то тогда какие из птиц стоят ближе всего к тероподам, какие тероподы могли быть ближайшими предками отдельных линий эволюции птиц, и какие птицы не связаны родством с тероподами?

Среди теропод нет ни одного семейства динозавров, у которого полностью проявлялся бы весь комплекс признаков, характеризующих птиц в широком смысле, то есть в объёме Avialae (в понимании Ж.Готье и Л.Киаппи): *Archaeopteryx*, Enantiornithes, Confuciusornithidae, *Patagopteryx* + Ornithurae. В разном сочетании они выявляются у целурозавров, овирапторид, эльмизаврид, авимимид, троодонтид, дромеозаврид. Уже одно подобное мозаичное распределение птичьих признаков в разных линиях теропод можно считать доказательством их параллельного появления, т.е. свидетельством отдалённого родства некоторых птиц и динозавров, а не прямого происхождения одной группы от другой. По аналогии с процессом маммализации у терапсид, такой процесс может быть назван орнитизацией динозавров.

Энанциорнисы

Как уже было сказано, около 20 лет назад из верхнего мела Южной Америки, а именно из Аргентины, была описана новая группа птиц, названная описавшим их англичанином Сирилом Уокером энанциорнисами Enantiornithes, что означает «противоположные птицы» (Walker 1981). Последующий прогресс палеорнитологии показал, насколько удачным оказалось это название. Но тогда, в 1981 году, не все специалисты поверили С.Уокеру. Некоторые считали, что он ошибся, описав смесь костей рептилий и птиц.

Вскоре после первого описания произошёл настоящий взрыв открытий энанциорнисов в разных регионах мира. Даже непонятно, как они вообще оставались неизвестны науке до 1980-х годов. Сегодня мы знаем, что энанциорнисы были самой разнообразной и широко распространённой группой птиц мелового периода. Они теперь найдены в нижнем мелу Китая, Монголии, Австралии и Испании, в верхнем мелу в Монголии, в Узбекистане, на Мадагаскаре, в Южной и в Северной Америке. Энанциорнисы были довольно разнообразны таксономически и экологически – большие и маленькие, с зубами и без зубов, водные, бегающие и древесные. Все энанциорнисы хорошо летали. Но в

конце мелового периода они бесследно вымерли (Martin 1995; Chiappe 1995, 1996; Kurochkin 1996, 2000; Kurochkin, Walker 1999).

Анатомия и функциональная морфология энанциорнисов – весьма замечательна и интригующа. С первого взгляда они имели, в общем-то, такое же строение скелета, как и современные птицы. Однако при внимательном рассмотрении появляется много деталей, специфических только для энанциорнисов. Например, сочленение между лопаткой и коракоидом образовано у них выступом на коракоиде и выемчатой фасеткой на лопатке, что прямо противоположно имеющемуся у веерохвостых птиц. В пяточном суставе сочленение у энанциорнисов проходит между проксимальным рядом тарзалий и проксимальными концами метатарзалий, а у веерохвостых птиц – между проксимальным рядом тарзалий и дистальным рядом тарзалий, прирастающих к метатарзалиям в виде «шапочки». Можно было бы перечислить ещё большой ряд такого же рода отличий в строении позвонков (которые опистоцельны в шейном отделе у энанциорнисов), плечевой кости, таза, голени, метатарзуса (где сливаются только проксимальные концы метатарзалий). Функционально все эти структуры действуют у энанциорнисов аналогично таковым у веерохвостых птиц, создавая лёгких двуногих летающих существ. Но отличия в деталях строения свидетельствуют о том, что достигнут этот уровень был другим путём, независимо от веерохвостых птиц, а поэтому внешне сходные структуры скелета в этих двух группах птиц нельзя считать гомологичными, т.е. имеющими общее происхождение. Расхождение между ними должно было начаться ещё на стадиях нелетающих предков той и другой филетической линии.

В противоположность этому выводу, американский специалист Л. Киаппи, много работающий по энанциорнисам, считает структуры поясов конечностей, скелета крыла и тазовой конечности гомологичными у энанциорнисов и веерохвостых птиц, хотя и немного более примитивными у энанциорнисов, и на основе этого, опираясь на формальный анализ большого числа признаков методами кладистики, объединяет их в одной линии, так называемых Ornithothoraces (Chiappe 1996).

Наши выводы подкрепляются и результатами изучения микроструктуры костей энанциорнисов (Chinsamy *et al.* 1995). Показано, что стенки длинных костей у энанциорнисов имеют зоны ускоренного и замедленного роста, подобно годовым кольцам стволов деревьев, что, вероятно, было связано с постоянным ростом костей на протяжении всей жизни этих существ и отвечало иному, по сравнению с современными птицами, уровню обмену веществ – возможно, не полной теплокровности. У современных птиц кости окончательно вырастают в первые месяцы жизни. Следует иметь ввиду и возможность иной структуры перьев у энанциорнисов, замеченную выше.

Следовательно, энанциорнисы, внешне сходные с современными птицами, в действительности демонстрируют ещё один путь выхода рептилий в воздушную среду через стадию археоптерикса и оказываются как бы противопоставлены настоящим птицам, чему хорошо отвечает перевод их греческого названия – «противоптицы».

Протоавис

Но кто же был предком веерохвостых настоящих птиц Ornithurae? Ещё совсем недавно на этот вопрос было невозможно ответить даже предположительно. Теперь открылась и такая возможность.

Около 10 лет назад из верхнего триаса штата Техас, в США, американским палеонтологом индийского происхождения Шанкром Чаттерджи было описано удивительное существо, названное им *Protoavis* (Chatterjee 1991). Кости протоависов происходят из отложений на 75 миллионов лет более древних, чем титонские отложения Баварии, из которых происходит археоптерикс.

Строение скелета протоависа имеет удивительные прогрессивные особенности. В первую очередь это – обширная и тонкостенная мозговая коробка, латеральная сочленовная ямка для квадратно-скуловой кости на квадратной кости, двухголовчатая квадратная кость, гетероцельное строение шейных позвонков, удлинённые коракоид и лопатка, сочленяющиеся через ямку на коракоиде и выступ на лопатке, слияние концов 3-й и 4-й метакарпалий в кисти, глубокие ямки для почек с внутренней стороны подвздошных костей, мыщелок под малую берцовую кость на дистальном эпифизе бедра и другие. Эти прогрессивные признаки характеризуют состояние, близкое к таковому у веерохвостых птиц – настоящих птиц (Kurochkin 1995b; Chatterjee 1999). В целом протоавис имел строение скелета, несравненно более продвинутое по направлению к веерохвостым птицам, по сравнению с археоптериксом.

Должен заметить, что большинство палеонтологов отвергает какую-либо связь протоависа с настоящими птицами или просто игнорирует его вообще в своих выкладках по филогении архозавров. Основные возражения сводятся к тому, что кости протоависа собраны по отдельности и они могут представлять остатки разных животных (Ostrom 1996; Padian, Chiappe 1998a). По содержанию и доказательствам выводы Ш.Чаттерджи и мои никто не разбирал. 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 определённо относятся к двум экземплярам одного и того же существа. Но главная причина такого отношения к протоавису, скорее всего, психологическая. Уж очень трудно принять такое древнее создание, возрастом в 225 миллионов лет, так сильно продвинутое к состоянию настоящего пти-

чьего ствола. Другая причина – также преимущественно психологического свойства. В своих описаниях протоависа Ш.Чаттерджи категорически настаивает на способности этого существа к полёту и даже видит на костях его кисти места прикрепления перьев (Chatterjee 1999). С этими выводами Ш.Чаттерджи трудно согласиться. Они сразу формируют у специалистов негативную реакцию в целом на всю работу. Скелет протоависа был устроен довольно тяжело, кости конечностей у него короткие и толстые. Почти наверняка он не был способен летать.

Несмотря на последние замечания, по большому набору продвинутых признаков протоавис должен быть помещён в основание ствола веерохвостых птиц Ornithurae. Ящерохвостые Sauriurae лежат в стороне от этой линии эволюции.

Протоависа с веерохвостыми птицами сближает следующий ряд синапоморфий: 1) Гетероцельность шейных позвонков. 2) Большая мозговая полость черепа с глубокой ямкой для мозжечка. 3) Крупные орбиты, бинокулярное зрение. 4) Длинные коракоид и лопатка с заострённым концом. 5) Латеральная сочленовная ямка на квадратной кости для квадратно-скуловой кости. 6) Двухголовчатая квадратная кость. 7) Зауженность передних концов лобных костей. 8) Большой акрокоракоид. 9) Лопаточно-коракоидное сочленение через выступ на лопатке и карман на коракоиде. 10) Слияние обоих концов 3-й и 4-й метакарпалий. 11) Частичная редукция 1-й и 5-й метакарпалий. 12) Глубокие ямки для почек на внутренней стороне подвздошных костей. 13) Развитие мыщелка под малую берцовую кость на дистальном эпифизе бедра.

Другие сенсационные находки мезозойских птиц

Из верхней юры или нижнего мела северо-восточного Китая недавно стала известна необычная птица конфуциусорнис *Confuciusornis sanctus* – святая птица Конфуция (Hou, Zhou, Gu, Zhang 1995). Теперь описано уже 2 рода конфуциусорнитид и не менее трёх их видов (Hou 1997; Hou *et al.* 1999; Chiappe *et al.* 1999). Типовой вид представлен несколькими тысячами экземпляров, многие из которых сохранились в виде полных или почти полных скелетов вместе с отпечатавшимся оперением. Эти птицы, размером с голубя, имели очень архаичное строение скелета, в некоторой степени сходное с таковым у археоптерикса. Но в отличие от него, имели беззубый клюв, покрытый роговым чехлом. Недавно поняли, что у конфуциусорнитид была архаичная диапсидная структура височной области черепа, с сохранившимся нижним височным окном (Peters 1998; Hou *et al.* 1999). Конфуциусорнисы имели не только крупные маховые и хвостовые перья, но и мелкое покровное оперение по всему телу. У некоторых экземпляров удлинённые перья на темени и затылке образовывали подобие хохла.

По строению скелета конфуциусорнитиды ближе всего стоят всё-таки к веерохвостым птицам. Их связывает в одну линию эволюции такой ряд продвинутых признаков: 1) Увеличенные лобные кости. 2) Двухголовчатая квадратная кость. 3) Гетероцельные шейные позвонки (по крайней мере, с передней стороны). 4) Плоская базальная фаланга большого пальца крыла. 5) Формирование тарзометатарзуса слиянием дистальных тарзалий и метатарзалий. 6) Компактная микроструктура (нет линий задержек роста) диафизов длинных костей (Zhang *et al.* 1998). 7) Высокодифференцированное оперение.

В то же время конфуциусорнитиды характеризуются такими примитивными чертами организации, как: 1) Диапсидная конструкция височных дуг. 2) Сохранение заглазничной кости. 3) Отсутствие киля грудины. 4) Слитый скапуло-коракоид. 5) Толстая бумеранговидная вилочка. 6) Развитые гастралии.

Для конфуциусорнитид характерны несколько специфических признаков (апоморфий). Это: 1) длинные носовые отростки предчелюстной кости; 2) отверстие в дельтовидном гребне плечевой кости; 3) очень большая когтевая фаланга пальца крылышка; 4) Короткая базальная фаланга малого пальца кисти.

Такая мозаика продвинутых и архаичных черт в организации конфуциусорнитид, вместе с рядом апоморфных черт, заставляют считать их обособленной линией эволюции класса Aves.

Очень важные факты по историческому развитию настоящих неорнисовых птиц из состава веерохвостых были также получены в последние годы из Китая. Прежде были известны их фрагментарные находки из отложений нижнего мела Европы и Азии (Kurochkin 1995b). Но фрагментарность остатков заставляла многих сомневаться в их достоверности и в существовании таких птиц, близких к современным, в этих древних отложениях. Из Китая имеются не менее двух таких раннемеловых птиц – ляонингорнис *Liaoningornis* и чаоянгия *Chaoyangia*, от которых сохранились довольно полные скелеты (Hou 1997; Hou *et al.* 1996). Найдены они были в одних горизонтах вместе с энанциорнисовыми птицами, конфуциусорнитидами и с оперёнными динозаврами.

Настоящие неорнисовые птицы, но уже из отрядов, существующих и сегодня, известны теперь из отложений верхнего мела возрастом 70-90 миллионов лет. Они относятся к гракульавидам, пресбиорнисам, гагарам, альбатросам и бакланам (Kurochkin 1995b; Hope 1997, 1999; Hutchinson *et al.* 1997). Описан даже верхнемеловой попугай из Северной Америки (США) (Stidham 1998), хотя не все согласны с этим определением (Dyke, Mayr 1999).

Среди современных неорнисовых птиц несколько особняком стоит группа палеогнатических птиц. Это современные страусы и тинаму.

До начала 1980-х годов их исторические корни были совсем неизвестны. Древнейшие находки палеогнат датировались миоценом, возрастом 5-10 миллионов лет. Но сначала они были найдены в палеогене Северной и Южной Америки и Европы в отложениях возрастом 40-60 миллионов лет (Kurochkin 1995a). А затем – в нижнем мелу в отложениях возрастом 120-140 миллионов лет в Англии, Румынии, Монголии и Китае (Kurochkin 1999, 2000). Эти находки свидетельствуют, что дивергенция на палеогнат и неогнат случилась по крайней мере в начале мела, а скорее всего, ещё раньше.

Так или иначе, эти данные показывают, что настоящие неорнисовые веерохвостые птицы уже существовали в раннем мелу, а в позднем мелу уже определённо существовали и современные отряды. Это факты свидетельствуют, что радиация неорнисовых птиц уже началась в меловое время. Не все специалисты с этим согласны. Например, Э.Федуччия относит радиацию неорнисовых птиц на ранний палеоген (Feduccia 1999a). Неожиданные подтверждения мезозойской (меловой) радиации веерохвостых птиц пришли совсем из другой области биологии – из молекулярной. Независимо друг от друга, различными методами генетических исследований, в трёх разных центрах – в Санкт-Петербурге А.Родионовым (1997), в Англии Э.Купером и Д.Пенни (Cooper, Penny 1997) и в США Б.Хеджесом с соавторами (Hedges et al. 1996) было показано, что основную диверсификацию веерохвостых птиц следует относить к середине мелового периода.

В подкласс веерохвостых птиц Ornithurae входят гесперорнисы, ихтиорнисы и неорнисы Neornithes. Он характеризуется следующим набором продвинутых признаков: 1) Шейный отдел составляют более 9 позвонков. 2) В синсакрум входит не менее 10 позвонков. 3) Гастралии отсутствуют. 4) Грудина вытянута каудально. 5) Внутренний бугорок на проксимальном эпифизе плечевой кости отделён бороздой от её сочленовной головки. 6) Лобковая кость плоская и лежит параллельно седалищной кости. 7) Лобковые кости не сливаются каудальными концами. 8) На тарзальной чашечке тарзометатарзуса развит межмыщелковый выступ. 9) Проксимальная часть 3-й метатарзалии лежит плантарно от 2-й и 4-й метатарзалий, образуя гипотарзальный бугор. 10) Метатарзалии полностью слиты, слияние проходит от середины к концам костей.

Проблематичные птицы

Кроме очевидных палеорнитологических находок, в последнее десятилетие из мезозоя описано несколько ископаемых существ, которых авторы поместили в птиц. Среди них наиболее дискуссионная компания связана с мононикусом («однокоготником») *Mononykus olecranus* из верхнего мела Монголии. Скелет этого позвоночного был найден ещё

Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией в 1970-х годах, хранился в Улан-Баторе, но описан был только в 1993 году монгольскими и американскими палеонтологами после новых находок таких же форм в верхнемеловых отложениях Монголии (Perle *et al.* 1993; Perle *et al.* 1994). Наиболее замечательная особенность мононикуса – это гипертрофированные размеры первого пальца кисти с огромной когтевой фалангой при полной редукции остальных пальцев и крошечных размерах всей передней конечности. Несмотря на очевидную для многих палеонтологов принадлежность его к тероподным динозаврам (Pettersen 1993; Zhou 1995), авторы мононикуса, основываясь на кладистическом анализе, поместили его в класс птиц, указывая, что его предки когда-то были летающими, а затем утратили эту способность, став к позднему мелу «шилорукими» бегающими существами. Сразу же многие специалисты, даже некоторые праведные пропоненты происхождения птиц от динозавров, высказали сомнения в правильности отнесения мононикуса к птицам. Но авторы мононикуса опубликовали целый ряд статей в поддержку такого решения. В то же время в последние годы найдены и описаны другие формы, непосредственно близкие к мононикусу – шувууия и парвикурзор из Монголии, а также – уненлагия и патагоникус из Аргентины (Карху, Раутиан 1996; Chiappe *et al.* 1998; Novas 1997). Со всеми этими бипедальными существами был сближен ранее описанный альваресзавр из верхнего мела Аргентины, в результате чего было создано семейство Alvarezsauridae, помещённое в птиц (Novas 1996). Ошибочность сближения мононикуса и остальных альваресзаврид с птицами была показана как методами эволюционной морфологии (Карху, Раутиан 1996; Zhou 1995), так и методами кладистики (Martin 1997).

Как уже было замечено выше, недавно из Китая стали известны три сенсационных небольших динозавра с перьями: синозавроптерикс *Sinosauropteryx*, протархеоптерикс *Protarchaeopteryx* и каудиптерикс *Caudipteryx* (Ji, Ji 1997; Ji *et al.* 1998; Chen *et al.* 1998). Размеры их колеблются от размеров курицы до размеров крупного грифа. Они найдены в тех же местах и в тех же горизонтах, что и явные птицы конфуциусорнис и ляонингорнис, а также многочисленные китайские энанциорнитиды.

Возраст озёрных отложений в провинции Ляонин в Северо-Восточном Китае с многочисленными, разнообразными и уникальными позвоночными, насекомыми и растительными остатками широко дискутируется. Его считают позднеюрским, пограничным между юрой и мелом, или раннемеловым. Определения возраста колеблются в интервале от 150 до 120 миллионов лет (Smith *et al.* 1995; Jin 1996; Wang *et al.* 1998). В последнее время наиболее определёнными кажутся баррем-аптские датировки (около 120 миллионов лет).

С открытием первого такого динозавра – синозавроптерикса – ещё оставались сомнения в наличии у него перьев, но у всех последующих форм оказались безусловные перья. После этого и разгорелись основные споры о родственных связях этих оперённых существ.

Сторонники динозаврового происхождения птиц считают их целурозаврами с перьями, подтверждающими происхождение птиц от тероподных динозавров (Chen *et al.* 1998; Ji *et al.* 1998). Противники динозаврового происхождения птиц считают по крайней мере каудиптерикса птицей, утратившей способность к полёту (Feduccia 1999a). Как это не покажется странным, я принимаю динозавровую природу всех этих существ. Но в отличие от тех и других участников дискуссии считаю, что эти находки подтверждают гипотезу независимого появления перьев среди различных линий архозавров, так же как и независимое приобретение изолированных птичьих признаков в нескольких линиях тероподных динозавров, таких как троодонты, овирапторы, орнитомимиды, дромеозавры, альваресзавры. Этот эволюционный процесс проходил тем же путём, что и среди кроссоптеригий и терапсидных рептилий, давая мнимые псевдо-предковые формы, связанные более или менее глубоким родством, у которых параллельно возникал синдром птичьих признаков при попытках различных рептилий выйти на новый более высокий уровень биологической организации и освоить новые экологические ниши.

Филогения

При анализе родственных отношений между ранними эволюционными линиями птиц и птицеобразных рептилий решающее значение имеет место энанциорнисов Enantiornithes в системе. Или энанциорнисы – близкие родственники с археоптериксом, находящиеся с ним в сестринских отношениях, или они – отдельное направление в эволюции птиц, или они занимают предковое положение по пути от археоптерикса к веерохвостым птицам, будучи сестринской группой веерохвостых птиц. Л.Мартин (Martin 1983, 1991) первым высказал идею о родственных связях энанциорнисов и археоптериксов и объединил их в подклассе ящерохвостых. Доказательства же, использованные им для такого вывода, были выбраны явно неудачно, что дало возможность оппонентам легко раскритиковать эту гипотезу. Я поддерживаю гипотезу Л.Мартина, но в её обоснование привожу общность по другим продвинутым признакам, перечисленным выше в качестве синапоморфий Sauriurae (Kurochkin 1996).

«Филогенетические систематики» – кладисты, используя около 100 признаков, ставят энанциорнисов в сестринскую связь с веерохвостыми птицами и объединяют их в группу Ornithothoraces. Ornithothoraces они характеризуют наличием менее 13 спинных позвонков, вытяну-

тым коракоидом, проксимальной выдвинутостью вентрального бугра проксимальной головки плеча, отделённостью вентрального бугра проксимальной головки плеча от головки плеча глубокой вырезкой, развитием отростка на карпометакарпусе для прикрепления разгибателей кисти, наличием гребня для упора малой берцовой кости (фибулы) на латеральном мыщелке бедра, размещением нижнечелюстных костей в борозде (Chiappe, Norell, Clark 1996). В другой работе Л. Киаппи (Chiappe, 1995) сближает их по вытянутому коракоиду, острой вершине лопатки, радиусу в два раза более тонкому, чем локтевая кость, наличию пигостиля. Причём, между этими орнитоторацесами и археоптериксом размещаются ещё такие примитивные «птицы» как Metornithes (в эту группу входят мононикус и его альваресзавридные родственники). Общность по вышеперечисленным признакам между энанциорнисами и веерохвостыми птицами действительно имеется. Но нам представляется, что вся она сформировалась параллельно и преимущественно под влиянием функциональных требований полёта. Определяющими же родственные отношения здесь следует считать важные различия в строении плечевого и тазового поясов, передней и задней конечностей и позвоночника. Различия по этим системным признакам отрицают возможность близкой родственной связи между энанциорнисами и веерохвостыми птицами.

Для обоснования общего происхождения альваресзаврид и остальных птиц (включая археоптерикса) используются такие общие признаки, как килевая прямоугольная грудина, слитый карпометакарпус, удлинённая (более 2/3 длины лучевой) седалищная кость (Chiappe 1997). Использование такого ряда признаков весьма сомнительно. Наличие грудины у археоптерикса проблематично, строение грудины у альваресзаврид весьма своеобразно (она совсем не прямоугольная и не плоская), слитый карпометакарпус у альваресзаврид совершенно не подобен птичьему, удлинение седалищной кости характерно для многих бипедальных позвоночных.

Противники динозаврового происхождения птиц считают веерохвостую линию продолжением археоптериксовой, хотя и без мононикусов между ними, считая археоптериксов древнейшими птицами – предками всех позднейших птиц (Peters 1994; Hou *et al.* 1995). Но они пишут одно, а изображают на кладограмме уже обособленное положение зауриурной линии эволюции от орнитурной (веерохвостой).

В отличие от взглядов этих авторов, мы старались в этой статье доказать, основываясь на различиях в пальцевой формуле кисти, в устройстве плечевого сустава, интертарзального сустава, позвонков и других систем скелета, что веерохвостая линия сформировалась совершенно независимо от ящерохвостой. В таком случае ящерохвостые представляют не только отдельную, но тупиковую линию в эволюции

птиц. В то же время происхождение этой линии вполне могло быть связанным с тероподными динозаврами, что хорошо показал ещё Дж. Остром (Ostrom 1976).

Предками веерохвостой линии эволюции птиц могли быть только какие-то псевдозухии. Среди возможных линий развития в этом направлении, вероятно, лежит путь через группу, в составе которой находился протоавис.

В то же время сложность – кустистость веерохвостой линии показывает существование в ней ряда изолированных форм или отдельных групп меловых птиц, как старых, хорошо известных, подобных гесперорнисам и ихтиорнисам, так и новых, как патагоптерикс, кузжолия, жираорнисы, конфуциусорнитиды, отличающиеся удивительной мозаикой примитивных и продвинутых признаков.

Заключение

Общая позиция динозавровой и псевдозухиево-археоптериксовой гипотез заключается в принятии *Archaeopteryx* древнейшей птицей, как предка всех позднейших птиц Ornithurae, и игнорировании данных по *Protoavis*. Такая позиция ведёт к ряду неразрешимых противоречий, связанных с трактовкой синапоморфий и несоответствием времени появления сестринских или предковых таксонов. Так, например, можно ли в таких версиях гипотез принимать за синапоморфии оперение, вилочку, удлинённый коракоид, грудину и т.п.? Конечно, нет. Оперённые динозавры из Китая на 10-20 миллионов лет моложе археоптерикса, а все бипедальные тероподы, вероятные динозавровые «предки» птиц, на 50-60 миллионов лет моложе древнейших известных настоящих птиц. Поэтому в предки птиц ни те, ни другие никак не годятся. Предлагаемая нами гипотеза снимает эти противоречия, так как полностью отделяет происхождение *Archaeopteryx* и Enantiornithes от Ornithurae. В тоже время, она легко фальсифицируема.

Следует заметить, что формирование пероподобных структур, возможно, относится к позднему триасу. Исследуя длинные пероподобные спинные придатки лонгисквамы *Longisquama insignis* из верхнего триаса Ферганы, нам удалось установить не только подобие макроморфологии этих придатков перьям современных птиц, но и развитие их по типу птичьего пера, т.е. через погружение участков эпидермиса, в которых формировались сосочки этих длинных перовидных образований (Jones *et al*. 2000).

Весь опыт палеонтологии показывает, что параллелизмы – очень распространённое явление в эволюции животных. Среди позвоночных этот феномен наиболее ярко показан в эволюции кистеперых рыб при переходе к наземным тетраподам и также среди териодонтов при переходе к млекопитающим. Птицы в этом процессе не были исключением

и сегодня очевидно, что существовало, по меньшей мере, две линии этих оперённых существ, одна из которых может оставаться называться птицами, а другой следует подыскать новое название.

Проект поддержан грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 00-04-49348 и № 00-15-97754.

Литература

Воробьёва Э.И. 1995. *Проблема происхождения наземных позвоночных.* М.: 1-344.

Карху А.А., Раутиан А.С. 1996. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // *Палеонтол. журн.* 4: 85-94.

Курочкин Е.Н. 1990. Археоптерикс – подделка !? // *Знание-сила* 3: 25-28.

Курочкин Е.Н. 1998. Новые динозавры из Китая и происхождение птиц // *Природа* 7: 63-65.

Родионов А.В. 1997. Эволюция хромосом и групп сцепления у птиц // *Генетика* **33**, 6: 725-738.

Татаринов Л.П. 1976. *Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики*. М.: 1-258.

Barsbold R., Osmylska H., Watabe M., Currie P. J., Tsogtbaatar K. 2000. A new oviraptosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with pygostyle // *Acta paleontol. polonica* **45**, 2: 97-106.

Burke A. C., Feduccia A. 1997. Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand // *Science* 278 (5338): 666.

Chatterjee S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // *Phil. Trans. Royal Soc. London*, B **332**: 277-342.

Chatterjee S. 1997. *The Rise of Birds*. Johns Hopkins Univ. Press: I-XVI, 1-312.

Chatterjee S. 1999. *Protoavis* and the early evolution of birds // *Palaeontographica*, A **254**, 1/3: 1-100.

Chen Pei-ji, Dong Zhi-ming, Zhen Shuo-nan 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China // *Nature* 391 (6663): 147-152.

Chiappe L.M. 1995. First 85 million years of avian evolution // *Nature* 378: 349-355.

Chiappe L.M. 1996. Late Cretaceous birds of Southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi* // *Munchener Geowiss.* (a) **30**: 203-244.

Chiappe L.M. 1997. Aves // *Encyclopedia of Dinosaurs* / P.J. Currie, K.Padian (eds.). New York; London; Sydney, Acad. Press: 32-39.

Chiappe L.M., Ji Shu'an, Ji Qiang, Norell M.A. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **242**: 1-89.

Chiappe L., Norell M., Clark J. 1996. Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvareszauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert // *Mem. Queensland Mus.* **39**, 3: 557-582.

Chiappe L.M., Norell M.A., Clark J.M. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus* // *Nature* 392: 275-278.

Chinsamy A., Chiappe L.M., Dodson P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications // *Paleobiology* **21**, 4: 561-574.

Cooper A. and Penny D. 1997. Mass Survival of Birds Across the Cretaceous-Tertiary Boundary: Molecular Evidence. – Science, 275 (5303): 1109-1113.

Dingus L., Rowe T. 1997. *The Mistaken Extinction. Dinosaur Evolution and the Origin of Birds*. New York: I-XIV, 1-332.

Dyke G.J., Mayr G. 1999. Did parrots exist in the Cretaceous period? // *Nature* 399: 317-318.

Fastovsky D.E., Weishampel D.B. 1996. *The Evolution and Extinction of the Dinosaurs*. Cambridge Univ. Press: I-XIII, 1-460.

Feduccia A. 1999a. *The Origin and Evolution of Birds*. 2nd ed. Yale Univ. Press: I-X, 1-466.
Feduccia A. 1999b. 1,2,3 = 2,3,4: Accommodating the cladogram // *Proc. National Acad. Sci., USA* **96**: 4740-4742.
Gauthier J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds // *Mem. California Acad. Sci.* **8**: 1-55.
Gegenbaur K. 1803. Vergleichend-anatomische Bemrekungen uber das Fusskelet der Vogel // *Mullers Arch. Anat.*: 450-472.
Hecht M.K., Hecht B.M. 1994. Conflicting developmental and paleontological data: the case of the bird manus // *Acta palaeontol. polonica* **38**, 3/4: 329-338.
Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (eds.) 1985. *The Beginnings of Birds. Proc. Int. Archaeopteryx Conf.* Eichstätt: 1-382.
Hedges S.B., Parker P.H., Sibley Ch.G., Kumar S. 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals Eichstätt // *Nature* 381 (6578): 226-229.
Heilmann G. 1926. *The Origin of Birds*. London: 1-208.
Hinchliffe R. 1985. One, two, three or Two, three, four. An embryologist's view of the homologies of the digits and carpus of modern birds // *The Beginnings of Birds* / M.K.Hecht, J.H.Ostrom, G.Viohl, P. Wellnhofer (eds.). Eichstätt: 141-147.
Hinchliffe R. 1997. The forward march of the bird-dinosaurs halted? // *Science* 278 (5338): 596-597.
Holmgren N. 1933. On the origin of the tetrapod limb // *Acta zool.* **14**, 2/3: 185-295.
Hope S. 1997. Birds of the Lance formation: A window on Late Cretaceous avifaunas // *J. Vert. Paleontol., Abstr. of Papers* **17**, 3: 53A.
Hope S. 1999. A New Species of *Graculavus* from the Cretaceous of Wyoming (Aves: Neornithes) // *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **89**: 261-266.
Hou Lianhai 1997. *Mesozoic Birds of China*. Lugu, Taiwan Fenghuang Bird Garden: 1-228.
Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A., Zhang F. 1999. A diapsid skull in a new species of the primitive bird Confuciusornis // *Nature* 399: 679-682.
Hou Lianhai, Zhou Zhonghe, Gu Yucai, Zhang He 1995. *Confuciusornis sanstus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China // *Chinese Sci. Bull.* **40**, 8: 726-729.
Hou Lianhai, Zhou Zhonghe, Martin L.D., Feduccia A. 1995. A beaked bird from the Jurassic of China // *Nature* 377 (6650): 616-618.
Hou Lianhai, Martin L.D., Zhou Zhonghe, Feduccia A. 1996. Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from Northeastern China // *Science* 274 (5290): 1164-1167.
Hutchinson J.R., Stidham T.A., Snively E. 1997. New birds and other Late Cretaceous theropods from Montana in the University of California Museum of Paleontology // *J. Vert. Paleontol., Abstr. of Papers* **17**, 3: 55A.
Jarvik E. 1980. *Basic structure and evolution of vertebrates*. London, **2**: 1-337.
Ji Qiang and Ji Shuan 1997. *Protarchaeopteryx*, a new genus of Archaeopterygidae in China // *Chinese Geol.* 238: 38-41.
Ji Qiang, Currie P.J, Norell M.A., Ji Shuan 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China // *Nature* 393 (6687): 753-761.
Jin Fan 1996. New advances in the Late Mesozoic stratigraphic research in western Liaoning, China // *Vert. PalAsiat.* **34**, 2: 102-120.
Jones T.D., Ruben J.A., Martin L.D., Kurochkin E.N., Feduccia A., Maderson P.F.A., Hillenius W.J., Geist N.R., and Alifanov V. 2000. Nonavian feathers in a Late Triassic archosaur // *Science* 288: 2202-2205.
Kurochkin E.N. 1995a. Morphological differentiation of the Palaeognathous and the Neognathous birds // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **181**: 87-96.
Kurochkin E.N. 1995b. Synopsis of Mesozoic birds and Early Evolution of class Aves // *Archaeopteryx* **13**: 47-66.
Kurochkin E.N. 1996. *A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves)*. Moscow: 1-55.

Kurochkin E.N. 1999. The relationships of the Early Cretaceous *Ambiortus* and *Otogornis* (Aves: Ambiortiformes) // *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **89**: 275-284.

Kurochkin E.N. 2000. Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / M.Benton, M.A.Shishkin, D.Unwin, E.N. Kurochkin (eds.). Cambridge Univ. Press: 533-559.

Kurochkin E.N., Walker C.A. 1999. What were the Enantiornithes? // *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban: 3219-3222.

Maryańska T. and Osmylska H. 1997. The quadrate of oviraptorid dinosaurs // *Acta palaeontol. polonica* **42**, 3: 361-371.

Martin L.D. 1983. The origin and early radiation of birds // *Perspectives in ornithology* / A.H. Brush, G.A.Clark, Jr. (eds.). Cambridge Univ. Press: 291-338.

Martin L.D. 1991. Mesozoic birds and the origin of birds // *Origins of the Higher Groups of Tetrapods* / H.-P.Schultze, L.Trueb (eds.). Ithaca; London: 485-540.

Martin L.D. 1995. The Enantiornithes: terrestrial birds of the Cretaceous // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **181**: 23-36.

Martin L. 1997. The difference between dinosaurs and birds as applied to *Mononykus* // *Dinofest. Inter.*: 337-343.

Mookerjee H.K. 1935. Cause of formation of heterocoelous vertebra in bird // *Current Science* **8**: 435-438.

Morell V. 1997. The origin of birds: The dinosaur debate // *Audubon* **99**: 36-45.

Novas F.E. 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous maniraptorans from Patagonia and Mongolia // *Mem. Queensland Mus.* **39**, 3: 675-702.

Novas F.E. 1997. Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae) from the late Cretaceous of Patagonia // *J. Vert. Paleontol.* **17**, 1: 137-166.

Ostrom J.H. 1972. Description of the *Archaeopteryx* specimen in the Teyler Museum, Haarlem. // *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch.* **B75**: 289-305.

Ostrom J.H. 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds // *Biol. J. Lin. Soc. London* **8**, 2: 91-182.

Ostrom J.H. 1996. The questional validity of *Protoavis* // *Archaeopteryx* **14**: 39-42.

Padian K., Chiappe L. 1998a. The origin and early evolution of birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* **73**, 1: 1-42.

Padian K., Chiappe L.M. 1998b. The origin of birds and their flight // *Sci. Amer.* **273** (2): 28-37.

Patterson C. 1993. Bird or dinosaur? // *Nature* 365 (6441): 21-22.

Perele A., Norell M.A., Chiappe L.M., Clark J. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia // *Nature* 362: 623-626.

Perle A., Chiappe L.M., Barsbold R., Clark J.M., Norell M.A. 1994. Skeletal morphology of *Mononykus olecranus* (Theropoda: Avialae) from the Late Cretaceous of Mongolia // *Amer. Mus. Novitates* **3105**: 1-29.

Peters D.S. 1994. Die Entstehung der Vögel – Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell // *Morphologie und Evolution.* Frankfurt am Main: 403-423.

Peters D.S., Ji Qiang 1998. The diapsid temporal construction of the Chinese fossil bird *Confuciusornis* // *Senckenbergiana lethaea* **78**, 1/2: 153-158.

Ruben J.A., Jones T.D., Geist N.R., Hillenius W.J. 1997. Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds // *Science* 278 (5341): 1267-1270.

Shipman P. 1998. *Taking Wing*. London: 1-336.

Shubin N.H. 1994. Histology, ontogeny, and evolution of the archetype // *Homology* / B.K.Hall (ed.). New York; London: 250-273.

Smith P.E., Evensen N.M., York D., Chang Meemann, Jin Fan, Li Jinling, Cumbaa S., Russell D. 1995. Dates and rates in ancient lakes: 40Ar–39Ar evidence for an early Cretaceous age for the Jehol Group, northeast China // *Can. J. Earth Sci.* **32**:1426-1431.

Stidham T.A. 1998. A lower jaw from a Cretaceous parrot // *Nature* 396: 29-30.

Wang Xiaolin, Wang Yuanqing, Wang Yuan, Xu Xing, Tang Zhilu, Zhang Fucheng, Hu Yaoming, Gu Gang, Hao Zhaolin 1998. Stratigraphic sequence and vertebrate-bearing

beds of the lower part of the Yixian Formation in Sihetun and Neihboring area, Western Liaoning, China // *Vert. PalAsiat.* **36**, 4: 81-101.
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. National Acad. Sci. USA* **96**: 5111-5116.
Walker C.A. 1981. New subclass of birds from Cretaceous of South America // *Nature* 292: 51-53.
Wellnhofer P. 1993. Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten // *Archaeopteryx* **11**: 1-48.
Zhang Fucheng, Hou Lianhai, Ouyang Lian 1998. Osteological microstructure of *Confuciusornis:* preliminary report // *Vert. PalAsiat.* **36**, 2: 126-135.
Zhou Zhonghe 1995. Is *Mononykus* a bird? // *Auk* **112**, 4: 958-963.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1168-1170*

Вторая регистрация полярной чайки *Larus glaucoides* в Магаданской области

И.В.Дорогой, А.В.Кондратьев

Игорь Викторович Дорогой, Александр Владимирович Кондратьев. Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. Магадан, Россия. E-mail: dor_1955@ibpn.ru, akondratyev@mail.ru

Поступила в редакцию 25 апреля 2013

Полярная чайка *Larus glaucoides* Meyer 1822, распространённая в гнездовое время в Гренландии и на островах Канадской Арктики, известна для Русского Дальнего Востока всего по двум документально подтверждённым находкам: для северной части бухты Нагаева (59° 33' с.ш., 150°47' в.д.), где с 13 по 21 ноября 2010 наблюдалась одиночная взрослая птица (Дорогой 2011), и острова Беринга, где одиночная полярная чайка «во втором зимнем наряде» отмечена 8 ноября 2011 (Артюхин, Уткин 2012).

В третий раз одиночная полярная чайка зарегистрирована в упомянутом выше месте на берегу бухты Нагаева 22 апреля 2013. Её удалось наблюдать и фотографировать в течение 2-3 мин. Птица, прилетевшая со стороны расположенного в 2 км к востоку посёлка Марчекан, сделала круг над полыньёй напротив канализационного стока и скрылась в северном направлении. Эта чайка была примерно на треть мельче бургомистра *Larus hyperboreus* и отличалась от последнего более изящной головой, пропорциями тела и более частыми взмахами крыльев. Судя по чисто-белой окраске первостепенных маховых перьев, равномерному кофейному окрасу низа туловища, тёмному цвету глаз, двуцветному клюву с розовым основанием, это была особь номинального подвида *Larus glaucoides glaucoides* Meyer 1822 в первом зимнем (переходном к первому летнему) наряде (рис. 1, 2).

Рис. 1. Полярная чайка *Larus glaucoides* на берегу бухты Нагаева.
22 апреля 2013. Фото И.В.Дорогого.

Рис. 2. Полярная чайка *Larus glaucoides*. Бухта Нагаева, 22 апреля 2013. Фото А.В.Кондратьева.

Наша находка является первой на Дальнем Востоке России в весеннее время и сделана более чем в 5000 км от ближайших мест размножения данного подвида в Гренландии.

Выражаем искреннюю благодарность П.С.Томковичу и Е.А.Коблику (Зоомузей МГУ, Москва), Ю.Б.Артюхину (Камчатский филиал ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский) и Л.В.Фирсовой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за ценные советы и помощь в определении вида.

Литература

Дорогой И.В. 2011. Морской зуёк *Charadrius alexandrinus* и полярная чайка *Larus glaucoides* – новые виды авифауны Магаданской области // *Рус. орнитол. журн.* **20** (623): 47-50.

Артюхин Ю.Б., Уткин Д.Ю. 2012. К вопросу о статусе пребывания чайки Тэйера *Larus thayeri* и полярной чайки *Larus glaucoides* на территории Дальнего Востока России // *Рус. орнитол. журн.* **21** (758) 1148-1153.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1170-1171*

Гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea* в пойме Волхова между реками Оскуя и Пчевжа

И.А.Сорокина, Н.С.Ликсакова

Ирина Александровна Сорокина. Кафедра геоботаники и экологии растений, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет»), Университетская наб., д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: sorokina-irina10@yandex.ru

Надежда Сергеевна Ликсакова. Лаборатория растительности лесной зоны, Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН (ФГБУ «Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН»), ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия, E-mail: nliks@mail.ru

Поступила в редакцию 26 апреля 2013

В июле 2005 года во время работ по обследованию флоры и растительности долины реки Волхов в границах Чудовского района Новгородской области нами была обнаружена гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea*.

Северная часть Большой поймы Волхова является одним из наиболее труднодоступных участков долины реки. Это обширное заболоченное понижение расположено в центральной части Грузинской котловины и достигает 15-20 км в ширину. Оно пересечено руслом Волхова и извилистыми долинами его медленнотекущих притоков с многочисленными крутыми излучинами и слепыми рукавами, перемежающимися с внутрипойменными озёрами, находящимися на разных стадиях зарастания. Значительная часть этой плоской низины занята заболо-

ченными луговыми сообществами – преимущественно остро- или дернистоосоковыми лугами (из *Carex acuta* или *C. cinerea)* либо хвощовыми топями (из *Equisetum fluviatile)*, реже – зарослями манника большого *Glyceria maxima*. Узкие вытянутые внутрипойменные повышения (так называемые «рели» и «веретья», представляющие собой современные или старые прирусловые гривы) покрыты сообществами с доминированием двукисточника тростникового *Phalaroides arundinacea* либо заняты ивняками с участием ив пепельной *Salix cinerea*, шерстистопобеговой *S. dasyclados*, мирзинолистной *S. myrsinifolia*, пятитычинковой *S. pentandra*, трехтычинковой *S. triandra*, корзиночной *S. viminalis* и др. Невысокие небольшие холмы (размытые моренные гряды) заняты дубовыми лесами либо осинниками с участием дуба. На периферийных участках поймы большие площади покрыты заболоченными берёзово-черноольховыми лесами, окружёнными сфагново-осоковыми переходными болотами.

Колония серых цапель, насчитывающая более двух десятков птиц, была обнаружена в правобережной пойме Волхова (около 6 км южнее деревни Мелеховская) между двумя его крупными притоками – реками Пчевжей и Оскуей. Она размещалась на окраине относительно крупного внутрипойменного холма, расположенного вдоль протоки, соединяющей озёра Большое Овсыня и Малое Овсыня (59°17'38" с.ш., 31°55'29" в.д.). Холм покрыт дубняком костянично-ландышевым (средняя высота дуба 15-18 м, диаметр 70 см, возраст – около 70 лет), его периферийные участки – осинником с участием берёзы, переходящим в ивняк с чёрной ольхой.

Основное место размещения гнёзд цапель отделено от острова небольшим заболоченным понижением (отчасти обводнённым, отчасти занятым прибрежно-водной растительностью из осоки острой *Carex acuta*, вейника седоватого *Calamagrostis canescens*, тростника обыкновенного *Phragmites australis*, ириса жёлтого *Iris pseudacorus*, окопника лекарственного *Symphytum officinale* и др., а также полосой мертвопокровного ивняка. Около десяти гнёзд расположены в кронах невысоких дубов, а также на крупных древовидных экземплярах ольхи чёрной, ивы пятитычинковой (в том числе – усохших) и мощных кустовидных экземплярах ивы трёхтычинковой.

К сожалению, наши данные нельзя считать полными – подсчёт птиц происходил кратковременно, в момент их взлёта из-за беспокойства, вызванного нашим появлением, а часть гнёзд могла быть скрыта за полосой деревьев и высоких кустарников.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1172-1174*

К экологии краснобрюхой горихвостки *Phoenicurus erythrogaster* в Кабардино-Балкарии

Ж.Х.Базиев, С.П.Чунихин

*Второе издание. Первая публикация в 1963**

Кавказская краснобрюхая горихвостка *Phoenicurus erythrogaster erythrogaster* (Güldenstädt 1775) – типичный представитель орнитофауны альпийского пояса Большого Кавказа (Л.Б.Бёме 1926; Гладков 1954; Р.Л.Бёме 1958). Многие стороны её биологии до сих пор изучены недостаточно. Так, например, совершенно не исследованы питание и размножение, не описаны гнёзда и яйца. Причина этого, очевидно, заключается в трудной доступности и суровости её местообитаний в высокогорье†. Район наблюдений в Кабардино-Балкарии охватывает верховья Баксанского, Чегемского, Безенгийского и Черекского ущелий, по которым протекают одноимённые реки, питающиеся от ледников Водораздельного и Бокового хребтов.

Кавказская краснобрюхая горихвостка распространена по всему альпийскому поясу Бокового и северных отрогов Водораздельного хребтов от Гюльчи на восток до Эльбруса, а на западе, на Скалистом хребте, в период гнездования она не наблюдалась.

Краснобрюхая горихвостка – самая редкая птица авифауны альпийского пояса. Так, в районе Донгуз-Орун Кёл (Приэльбрусье) на площади примерно 3 км^2 в 1960 году гнездились три пары горихвосток. На южном склоне Кестанты-Тау (Чегемское ущелье) на площади около 4 км^2 в 1960 и 1961 годах гнездилась только одна пара. Даже зимой, когда все птицы с обширных горных территорий спускаются на дно ущелий и скапливаются в зарослях облепихи по руслам рек, краснобрюхие горихвостки не образуют сколько-нибудь значительных скоплений.

В зависимости от мест гнездования и от климатических условий года осенью горихвостки спускаются в долины рек между 8-10 октября и 15-20 ноября. Наиболее суровый район Донгуз-Орун Кёл они покидают в конце сентября, появляясь в начале октября в зарослях облепихи по реке Баксан. Горихвостки же, гнездящиеся на водоразделе рек Кестанта и Чегем, спускаются в долину Чегема в десятых числах ноября. В особо суровые зимы они держатся по зарослям облепихи в

---

* Базиев Ж.Х., Чунихин С.П. 1963. К экологии краснобрюхой горихвостки в Кабардино-Балкарии // *Орнитология* **6**: 235-237.

† В настоящей статье приводятся материалы наблюдений, проведённых Ж.Х.Базиевым в период с 1959 по 1962 год. Они дополнены данными С.П.Чунихина, собранными в июле 1959 года. Наблюдения С.П.Чунихина приведены с указанием его авторства.

окрестностях Нальчика (около 500 м н.у.м.), а также селений Лечинкай и Яникой, как это наблюдалось зимой 1960/61 года. Ранней весной, обычно в марте, начинается движение краснобрюхих горихвосток к местам гнездования, которые заселяются ими постепенно, по мере освобождения от снега и по мере пробуждения насекомых.

Гнездится краснобрюхая горихвостка исключительно в альпийском поясе, в самых глухих и диких местах, с нагромождением скал и крупнообломочных осыпей, в непосредственной близости от ледников и ледниковых вод. В гнездовой период как правило встречается в интервале от 3200 до 3800 м над уровнем моря. На этой высоте во многих местах даже в самый тёплый период лета температура воздуха ночью падает ниже нуля.

Если взять весь район наблюдений в целом, сроки размножения краснобрюхой горихвостки довольно растянуты, что объясняется большим разнообразием климатических условий в горах. Так, например, в районе Кестанты-Тау, сравнительно далёком от ледников и значительно раньше освобождающемся от снега, разбивка на пары происходит в середине мая, тогда как в районе Донгуз-Орун Кёл, расположенном в тесном окружении ледников и очень суровом, пары горихвосток начинают встречаться в десятых числах июня.

Первое гнездо кавказской краснобрюхой горихвостки было найдено Чунихиным на водоразделе рек Балкарского Черека и Сукан-Су на высоте 2800 м н.у.м. Оно помещалось в небольшой пещерке в 50 см от земли на северном склоне, покрытом обломками скал. 3 июля 1959 в гнезде были 4 птенца в возрасте 4 сут, покрытых обильным чёрным пухом. Внешний слой гнезда состоял из сухих стебельков злаков и редких веточек мха; выстилка была почти целиком из шерсти туров с отдельными перьями уларов. Диаметр лотка 63, глубина 44 мм.

На следующий день (4 июля) Чунихин встретил выводок едва летающих слётков, который состоял из 2 молодых (оба самца), а 17 июля 1959 на водоразделе рек Балкарского и Хуламо-Безингийского Череков тот же автор встретил несколько взрослых выводков горихвостки.

Гнездо краснобрюхой горихвостки, найденное 27 июля 1961, было свито из сухих листьев типчака *Festuca sulcata* в смеси с зелёным мхом, имело правильную круглую форму и очень напоминало гнездо горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros*. Наружный диаметр гнезда – 152, диаметр лотка – 98, глубина лотка – 57 мм. Лоток тщательно выстлан мелким уларьим пером и турьим пухом. Размер яйца 24.2× 17.4 мм. Общий тон скорлупы белый, по всей поверхности разбросаны светло-коричневые крапинки, которые более густо покрывают тупой конец, как бы опоясывая его кольцом.

Птенцов краснобрюхой горихвостки, только что покинувших гнездо, мы нашли 10 июля 1960 на склонах Кестанты-Тау, на высоте 3700 м

над уровнем моря. Их было два (самец и самка); они сидели поодаль друг от друга на камнях осыпи, а оба родителя носили им корм.

Гнездо с 3 хорошо оперёнными птенцами приблизительно 8-9-дневного возраста и с 1 неоплодотворённым яйцом найдено нами 27 июня 1961 на южном склоне Кестанты-Тау, на высоте 3600 м н.у.м. Оно было расположено в расщелине 30-метровой скальной стены, в 12 м от её основания. Наблюдения над этим гнездом в течение 27 и 28 июня показали, что кормлением птенцов занимаются оба родителя. Интервал между прилётами с кормом составлял 6-16 мин.

Приносимый корм во всех случаях животного происхождения, что было нетрудно видеть, наблюдая в бинокль с расстояния 4-5 м. В условиях высокогорья, где фауна беспозвоночных представлена очень бедно, выкармливание птенцов представляет большую трудность даже для такой подвижной птицы, как горихвостка. Родителям приходится обыскивать большие площади, улетать далеко вниз, а затем возвращаться к гнезду, перелетая со скалы на скалу. С момента вылупления до приобретения птенцами способности самостоятельно кормиться родители не знают покоя, ищут корм. Только ценой огромных усилий им удаётся вырастить потомство. Борьбой за корм и можно объяснить большую территориальную разобщённость гнездящихся пар краснобрюхих горихвосток.

О питании горихвосток можно судить по содержимому желудков 2 самцов: одного – добытого 26 июля 1960 в районе Эльбруса и второго – 21 ноября 1961 в долине реки Чегем. В первом обнаружены остатки паукообразных и гусениц бабочек; во втором – исключительно ягоды облепихи (см. также: Бёме 1959).

Литература

Бёме Л.Б. 1926. Птицы Северной Осетии и Ингушии (с прилежащими районами) // *Учён. зап. Северо-Кавказ. ин-та краеведения* **1**: 175-274.

Бёме Л.Б. 1958. Птицы Центрального Кавказа // *Учён. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та* **58**, 1: 111-183.

Бёме Р.Л. (1959) 2009. О зимнем питании краснобрюхой горихвостки *Phoenicurus erythrogaster* на Центральном Кавказе // *Рус. орнитол. журн.* **18** (505): 1431-1432.

Гладков Н.А. 1954. Семейство дроздовые Turdidae // *Птицы Советского Союза.* М., **6**: 398-621.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1175-1176*

К распространению кваквы *Nycticorax nycticorax* в Семиречье

В.А.Селевин

*Второе издание. Первая публикация в 1928**

По известным мне литературным данным, нахождение кваквы *Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758) в Семиречье определённо на гнездовье до последнего времени не было установлено. Профессором М.А.Мензбиром (1914) этот вид совершенно не упоминается для его восточно-тяншанского участка в его работе «Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего», но в новом издании «Птиц России» (Мензбир 1918, с. 166) уже сказано, что кваква найдена на нижнем течении реки Или, на Лепсе, и поэтому автор находит возможным думать, что, по крайней мере, спорадично она гнездится в подходящих местах по озёрам и рекам всей Юго-Западной Сибири к востоку до низменных частей Семиречья включительно. Однако в дополнительном списке восточно-тяншанских птиц кваква приводится В.Н.Шнитниковым (1923) в работе «Общий обзор фауны позвоночных Семиречья» только как пролётный вид.

Мои наблюдения над *N. nycticorax* в Семиречье несколько расширяют к северо-востоку границу гнездовой области этого вида. Единственный раз я встретился с этими птицами на реке Тентек-су, невдалеке от впадения её в озеро Сасык-Куль, километрах в 20 от селения Стефановское (Учарал Лепсинского уезда). На небольшом пространстве поречной урёмы у так называемой Пузыниной протоки, где Тентек-су делится на два рукава и вскоре вступает в область сплошных тростников, я обнаружил колонию квакв в несколько пар 16 июня 1926. Уже при первом приближении нашей экспедиции кваквы стали проявлять явные признаки беспокойства, низко летали, часто присаживаясь на деревья и, завидев нас, с криками принимались снова кружить над гнездовьем. Самки по временам присаживались на гнёзда, которые помещались по два-три на развесистых крупных вётлах на высоте 5-6 м от земли. Время не позволило мне, к сожалению, перебраться на правую сторону реки Тентек-су, чтобы осмотреть непосредственно колонию, но, по словам встреченных рыбаков, ежегодно промышляющих здесь маринок, в гнёздах были почти свежие яйца. Всего рыбаки насчитывали в этой колонии более 10 занятых гнёзд, но до этого года

* Селевин В.А. 1928. К распространению цапли-кваквы *(Nycticorax nicticorax)* в Семиречье // *Uragus* 2 (7): 39-40.

здесь квакв они не наблюдали. Подтверждали отсутствие раньше в этих местах ночных цапель и местные казахи. От рыбаков нами был получен живой экземпляр *N. nycticorax* (самец с сильно набухшими тестикулами), пойманный при довольно любопытных обстоятельствах: какой-то хищник, засадив когти в тело цапли, плыл на ней вниз по реке, пока не был схвачен рыбаками. Шкурка этого экземпляра передана академику П.П.Сушкину.

Литература

Мензбир М.А. 1914. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего // *Временник общества содействия успехам опытных наук и их практических применений им. Х.С.Леденцова*. Прил. 4. Отд. биол. М.: 1-144.

Мензбир М.А. 1895. *Птицы России*. М.: **1**: I-CVIII, 1-836; **2**: I-XV, 837-1120.

Мензбир М.А. 1918. *Птицы России. (Европейская Россия, Сибирь, Туркестан, Закаспийская область и Кавказ)*. Вып. 1. 3-е изд., расшир. и переработ. М.: 1-224.

Шнитников В.Н. 1923. Общий обзор фауны позвоночных Семиречья (предварительное сообщение) // *Тр. 1-го Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15-21 декабря 1922*. Петроград: 39-40.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1176-1178*

Кормление грачами *Corvus frugilegus* птенцов семенами сибирского кедра *Pinus sibirica* на Южном Алтае

Н.Н.Березовиков, В.В.Алексеев

Николай Николаевич Березовиков. Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: berezovikov_n@mail.ru
Валерий Викторович Алексеев. ИП «Алексеев». Усть-Каменогорск. Казахстан

Поступила в редакцию 27 апреля 2013

Грач *Corvus frugilegus frugilegus* (Linnaeus, 1758) – характерная гнездящаяся птица населённых пунктов Бухтарминско-Нарымской долины на Южном Алтае между посёлками Больше-Нарымское и Катон-Карагай. В последнее десятилетие грач расселился вверх по Бухтарме вглубь горно-таёжной части до посёлков Урыль и Арчаты (Стариков 2005, 2006), где ещё в 1970-е годы совершенно отсутствовал. Процесс расселения сопровождался возникновением колоний в старовозрастных тополевых и берёзовых парках крупных посёлков. Шумные грачевники создают весьма дискомфортную обстановку для жителей, что формирует у них негативное отношение к этим птицам, вплоть до

уничтожения грачиных гнёзд. Одна из колоний грачей численностью до 30 гнёзд располагается на центральной улице посёлка Катон-Карагай (49°10'12" с.ш., 85°36'27" в.д.) около административных зданий, вторая (из 50-60 гнёзд) – около пожарной части, а третья, насчитывающая более 200 гнёзд,– в пойме речки Сарымсак, протекающей через село. Большинство гнёзд устроено на высоких тополях и берёзах.

Во время посещения офиса Катон-Карагайского национального парка 27 июня 2008 в кронах деревьев на многолюдной улице наблюдалось множество вылетевших молодых грачей, которых докармливали взрослые птицы. На одном из кедров *Pinus sibirica* удалось наблюдать кормление слётков взрослой птицей. Зажав кедровую шишку в лапах, она расклёвывала её и, извлекая семена с ядрами в состоянии молочной зрелости, тут же скармливала одному из птенцов (см. рисунок). Обработав одну шишку, грач принимался расклёвывать другую.

Грач *Corvus frugilegus* кормит слётка семенами сибирского кедра *Pinus sibirica*. 27 июня 2008. Катон-Карагай. Южный Алтай. Фото В.В.Алексеева.

Прежде использование грачами в пищу семян сибирского кедра и других хвойных пород нам не было известно, и этот факт, по всей видимости, следует расценивать как новое явление в экологии этого вида.

Литература

Стариков С.В. 2005. Орнитологические исследования в Бухтарминской долине и на прилегающих хребтах казахстанского Алтая в 2005 г. // *Каз. орнитол. бюл. 2005:* 111-137.

Стариков С.В. 2006. Аннотированный список птиц Катон-Карагайского национального парка и прилегающих территорий Алтая // *Тр. Катон-Карагайского национального парка.* Усть-Каменогорск, **1**: 147-241.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2013, Том 22, Экспресс-выпуск **874**: 1178-1181*

Кормовое поведение белохвостого песочника *Calidris temminckii* в период осенней миграции на юго-востоке Казахстана

Ф.Ф.Карпов

*Второе издание. Первая публикация в 1995**

Материал собран в июне-августе 1985 (озеро Сорбулак, Алматинская область) и в июле-сентябре 1987 (озеро Алаколь, Талды-Корганская область). Наблюдения проводились при помощи восьмикратного бинокля с использованием секундомера. Применялась методика А.Г.Резанова (1978). Общая продолжительность наблюдений за кормовым поведением белохвостого песочника составила более 500 мин, в том числе хронометраж интенсивности кормёжки и использования различных мест сбора корма – 161 мин. В местах кормления куликов взято 29 проб бентоса. Кроме этого, часто проводили осмотр кормового биотопа сразу же после вспугивания птиц. У добытых песочников (4 взрослых и 3 молодых) изучено содержимое желудка и пищевода.

Белохвостый песочник *Calidris temminckii* в юго-восточном Казахстане на осеннем пролёте обычен, но больших кормовых скоплений, как правило, не образует. Эти кулики кормятся поодиночке или небольшими группами (2-5 особей), стаи больше полутора десятка птиц встречаются крайне редко.

Структура группы кормящихся песочников зависит от распределения корма и способов его добычи. При наличии большой концентрации объектов питания или в том случае, когда птицы используют для отыскивания корма осязание, они кормятся плотной стайкой, что характерно и для транзитных особей, сделавших остановку на короткое время. При ограниченных кормовых ресурсах, а также при кормёжке с визуальным обнаружением пищи белохвостые песочники кормятся либо в одиночку, либо сильно рассредоточившись, на расстоянии в не-

* Карпов Ф.Ф. 1995. Кормовое поведение белохвостого песочника в период осенней миграции на юго-востоке Казахстана // *Selevinia* 1: 66-68.

сколько десятков метров друг от друга. Агрессивное поведение у белохвостых песочников отмечено за время наших наблюдений 4 раза. В двух случаях «хозяин» участка угрожающим выпадом прогнал «пришельца»; в другом конфликте только что подлетевшая особь прогнала сразу двух кормящихся птиц, заняв их место. В последнем случае один белохвостый песочник за 5 мин отогнал от себя трёх других особей своего вида, затем, простояв в позе «ложного сна» 10 мин, вновь атаковал их двумя выпадами (один из них с поднятыми вверх крыльями).

В стае кормящиеся птицы постоянно негромко попискивают. Одиночки кормятся молча, но при взлёте издают громкую трель, на которую тотчас же отзываются кормящиеся в разных местах другие особи этого вида и, взлетев, объединяются в стайку. Перелетев на другое место, птицы рассеиваются снова. Так же происходит и стартовый взлёт песочников перед миграционным броском. На озере Алаколь «старт» белохвостых песочников наблюдался нами сразу после захода солнца. Птицы, как уже говорилось, образуют стайку в воздухе, до этого они продолжают кормиться рассредоточено, внешне не выдавая своей готовности к перелёту. Взлетев, кулики с постоянным набором высоты улетают в генеральном направлении миграции (на Алаколе на юго-запад, на Сорбулаке – на запад). Обычно в таких стайках от 3 до 15, в среднем 8 особей.

Во время осенней миграции в юго-восточном Казахстане белохвостые песочники делят свои временные местообитания с другими видами околоводных птиц, образуя местами многовидовые скопления. Чаще всего они присоединяются к многочисленным куликам-воробьям *Calidris minuta*. В свою очередь, к белохвостым песочникам примыкают редкие длиннопалые песочники *C. subminuta* и красношейки *C. ruficollis*. Кроме того, белохвостые песочники образуют кормовые ассоциации и с другими околоводными птицами. Так, на озере Алаколь их ближайшими соседями в большинстве случаев были песочники и камнешарки *Arenaria interpres*, а также мородунки *Xenus cinereus*, морские зуйки *Charadrius alexandrinus*, турухтаны *Philomachus pugnax*, черноголовые трясогузки *Motacilla feldegg* и шилохвости *Anas acuta*.

Будучи одним из самых мелких куликов нашей фауны, белохвостый песочник во время межвидовых конфликтов обычно занимает подчинённое положение. За время наших наблюдений с его стороны почти не было проявлений агрессии по отношению к птицам других видов. Исключением был случай, когда одна особь сделала выпад против морского зуйка, пробегавшего мимо в позе угрозы, направленной на другого морского зуйка. Зуёк отскочил и тут же атаковал песочника, на что тот, занявшись опять поиском корма, не обратил никакого внимания. Случаи прямой агрессии против белохвостого песочника были отмечены со стороны морских зуйков (8 раз) и черноголовой тря-

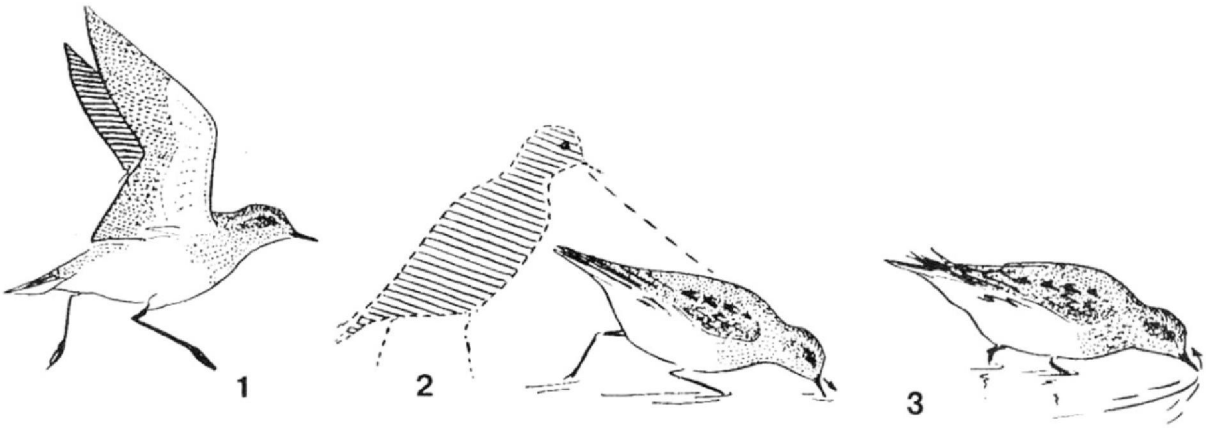
согузкой (1 раз), когда последняя преследовала песочника в воздухе. Объединяясь с другими видами птиц в ассоциации, белохвостые песочники иногда получают для себя определённую пользу. Так, на берегах Алаколя эти кулики при поисках корма порой использовали камнешарок. Не раз было отмечено, как услышав тревожный крик морских зуйков, белохвостые песочники прекращали кормиться и замирали (в одном случае песочник бросил кормёжку и спрятался в выемке почвы). Кроме того, для только что прилетевших белохвостых песочников скопления других куликов служат ориентиром мест с богатыми кормовыми ресурсами.

Диапазон используемых биотопов у белохвостых песочников довольно широк. Наиболее характерные места их кормёжки на Сорбулаке: 1) лишённый растительности солончаковый берег; 2) пологий илистый берег с редкой растительностью; 3) мелководные лужи пересыхающего залива. На Алаколе белохвостые песочники чаще всего встречались на линии прибоя и на грязевых участках внутри залива. Общим биотопом на этих озёрах были мелководные лужи и особенно соединяющие их протоки. Нетипичным местом сбора корма, где отмечали этих песочников на Сорбулаке, была кромка густой высокой растительности (тонколистный рогоз), а на Алаколе наблюдали, как белохвостые песочники собирали корм на голом сухом солонце, в нескольких десятках метров от ближайшей воды.

На юго-востоке Казахстана основным кормом белохвостому песочнику служат водные и околоводные беспозвоночные и их личинки. Для изучения кормовой базы песочников брали пробы бентоса, в которых обнаружены: личинки солоноводных мух, хирономиды и водные клопы-гребляки Corixidae. В дополнение к этому проводили анализ желудков и пищеводов у куликов, состав кормов в них был таким же, что и в пробах. Растительные компоненты в питании белохвостых песочников занимают очень незначительное место и были представлены семенами горцов *Poligonum hydropiper* и др, а также мари *Chenopodium* sp. Кроме того, во всех желудках находились гастролиты – небольшие песчинки диаметром 0.5-0.7 мм. Часто проводили осмотр места кормления сразу же после вспугивания кормящейся птицы. Таким путём удалось установить добычу, на которую кулики охотятся визуально: звонцы, мокрецы и солоноводные мухи. Белохвостые песочники собирали их на сухом солонце в холодные утренние часы (сентябрь), когда насекомые были очень вялыми и представляли относительно лёгкую добычу. Визуально охотились песочники и на водяных клопов.

Наибольшую двигательную активность песочники проявляли при кормёжке на сухом солонце, пробегая 10-15 м за 1 мин, а наименьшую – когда кормились на выбросах водорослей и заходя в воду на глубину выше половины цевки. Интенсивность кормления относительно высо-

кая, за 1 мин кулик делает 22-107, в среднем 64.3 клевка (n = 161). Отмечены следующие основные способы сбора корма белохвостыми песочниками: 1) склёвывание с поверхности твёрдого субстрата; 2) склёвывание с поверхности воды при передвижении по мелководью; 3) выхватывание из толщи воды; 4) добывание из выбросов водорослей; 5) склёвывание из набегающей волны при передвижении вдоль уреза воды; 6) зондирование влажной грязи и грунта, скрытого водой.



Кормовое поведение белохвостого песочника *Calidris temminckii:*
1 – агрессивный выпад с поднятыми вверх крыльями; 2 – активная охота на клопов-гребляков (приём большого улита); 3 – «кошение» воды (приём шилоклювки).

Один раз способ, которым кормился белохвостый песочник, был очень похож на кормовой приём большого улита *Tringa nebularia*. Песочник охотился на клопов-гребляков в мелких пересыхающих лужах, где воды было настолько мало, что клопы двигались в них с трудом. Птица, высматривая добычу, приподнималась на ногах, высоко подняв голову; заметив клопа, она быстро подбегала и склёвывала. Такая пробежка также несвойственна этим песочникам, она характерна для зуйков. У одной особи было отмечено «кошение» воды, характерное для шилоклювок *Recurvirostra avosetta* (см. рисунок). Очевидно, контактируя с другими видами, белохвостый песочник может заимствовать их кормовые повадки. Способы добывания корма определяются конкретной кормовой ситуацией. В каждый момент используются способы, дающие наибольший кормовой эффект, что позволяет виду быстро отвечать на изменение кормовых условий.

Литература

Резанов А.Г. 1978. Кормовое поведение и возможные механизмы снижения пищевой конкуренции куликов в период осенней миграции и зимовки // *Фауна и экология позвоночных животных*. М.: 59-83.