

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 197

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ ЕВРАЗИИ

Под редакцией Р. Л. Потапова

ЛЕНИНГРАД
1989

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
VOL. 197

FAUNISTIC AND ECOLOGICAL
STUDIES OF EURASIAN BIRDS

Edited by R. L. Potarov

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов*, *Л. Я. Боркин*,
И. С. Даревский, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *М. Г. Петрушевская*,
В. А. Тряпцын, *И. М. Фокин*, *В. В. Хлебович* (зам. редактора),
С. Я. Цалолыхин

Рецензенты:

Д. О. Елисеев, *В. А. Паевский*

На обложке — серая качурка (рисунок Е. А. Павловой)

НОВЫЕ ПТИЦЫ МЕЛА-ПАЛЕОГЕНА СССР И НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ КЛАССА

Л. А. Несов, А. А. Ярков

Ленинградский государственный университет
Волгоградский краеведческий музей

В последние годы в мезозойских и палеогеновых отложениях Средней Азии, Казахстана, Белгородской и Саратовской областей в ходе специальных поисков было обнаружено большое количество остатков позвоночных, принадлежавших к группам, ранняя история которых на территории нашей страны в прошлом была известна крайне плохо, а также тех, которых ранее в СССР не находили. Это — китовые акулы сеномана, склероринхиды, осетровые, амиевые, панцирные щуки, аспидоринхи, пикнодонты, ихтиодектиформы, альбулиды, центропомиды и меч-рыбы мелового периода, двоякодышашие и лабиринтодонты юры, меловые аллокаудаты, хвостатые и бесхвостые амфибии, наземные ящерицы, очень мелкие тероподы, сеноманские протоцератопсиды, туронские цератопсиды, ранние утконосые динозавры конца альба и сеномана, скорлупа яиц динозавров апта и турона-кампана, остатки меловых и палеоценовых млекопитающих и птиц (Несов, 1988 а, б). В ходе поисков отмеченных редких остатков собрано и определено также более 200.000 костей и зубов многих других групп позвоночных. В ряде изученных фаунистических комплексов число семейств позвоночных приблизилось к 50—60 или превысило эту цифру, т. е. подошло к тому разнообразию, которое отмечается для современных комплексов близких широт, и только после этого в них стали отмечаться кости птиц. Используя остатки узкоспециализированных древних форм как индикаторов древней среды и проверяя полученные данные с помощью геологической и тафономической информации, удалось восстановить многие важные особенности среды обитания животных и условия захоронения их остатков. Данные по серии важных местонахождений позволили установить набор биотических и абиотических условий, при которых захороняются или наиболее хорошо сохраняются остатки тех или иных редких групп позвоночных. Ведение поисков от тщательного познания комплексов позвоночных к биогеоцено-

логическому прогнозированию в них находок остатков редких групп особенно хорошо зарекомендовало себя при сборах материалов по птицам мезозоя и палеоцена-эоцена. Костные остатки мезозойских и палеоценовых форм класса в прошлом совсем не были известны в СССР, а для эоцена отмечались лишь достаточно случайные, единичные находки.

Остатки птиц мезозоя и палеогена (Несов, 1984, 1986 а, б, 1988 а, б; Несов, Боркин, 1983; Nessov, 1989), как и остатки многих других редких и достаточно обычных групп позвоночных, обнаруживались нами не только в новых местонахождениях, но и там, где в прошлом достаточно долго вели поиски исследователи, изучавшие какую-либо одну группу позвоночных, поэтому ныне можно считать, что познание реального высокого разнообразия древних комплексов позвоночных на базе специализации к изучению той или иной небольшой по объему группы является крайне трудным. При таком подходе остатки многих групп организмов остаются без внимания или правильного определения, а ранее не известные в комплексах группы обнаруживаются с большим трудом. В таких случаях крайне ограничиваются возможности перехода на экосистемный уровень исследования, облик и состав древних комплексов представляется в крайне искаженном виде. Это уже привело, в частности, к неправильным представлениям о доминировании крупных и гигантских рептилий в мезозойских комплексах как по численности особей, так и по разнообразию видов. Однако при исследовании достаточно полных комплексов позвоночных оказалось, что крупноразмерные виды в мезозое, как и подобные существа в современных фаунах, составляют доли процента или лишь первые проценты от числа особей и видов (Несов, Головнева, 1983). Обнаружение последнего обстоятельства само по себе значительно облегчило поиски остатков птиц мела и палеогена. По всей видимости ныне, наряду с использованием имеющихся специалистов по конкретным древним группам организмов, необходимо вести подготовку исследователей, изучающих фауны достаточно больших интервалов времени. Направлять их усилия следует на обнаружение новых, ранее не известных в комплексах групп, а также на биогеоценологические исследования, которые, будучи интегрирующими, в палеонтологии пока сильно отстают от хода накопления фактов.

Изучаемые нами комплексы птиц мела и палеогена Средней Азии и Казахстана были в основном распространены на приморских низменностях и в прилегающих к ним солоноватых лиманных бассейнах. Последние были заливами океана, располагавшегося к северо-западу, западу и юго-западу от современной Средней Азии. В эти бассейны, характеризовавшиеся высокой биологической продуктивностью, нередко заплывали из океана хрящевые рыбы тех групп, которые характеризовались быстрой эволюцией, сопоставимой по скорости с эволюцией аммонитов и других важных для биостратиграфии групп. Поскольку вместе с зубами

морских акул в лиманах захоронялись и остатки полуводных и водных тетрапод (в том числе птиц), распространенных не только в приморских, но и во внутренних, далеких от моря районах Азии (Восточный Казахстан, Монголия, Китай), то появляется возможность датировать центральноазиатские комплексы позвоночных мезозоя — палеогена (возраст которых уточняется с большим трудом) по находкам остатков организмов в среднеазиатском регионе. При этом птицы как существа, способные преодолевать значительные расстояния и придерживавшиеся тех или иных специфических биотопов, могут оказаться группой, перспективной не только для межрегиональной, но и для межконтинентальной корреляции отложений и фаунистических комплексов. Об этом говорит, в частности, обнаружение в Узбекистане меловых птиц *Ichthyornis*, ранее известных с близких уровней только в Северной Америке (Несов, 1986 б).

В статье описываются новые находки, обсуждаются ранние этапы в эволюции птиц. Тибиотарсус (рис. 1, 2, *вклейка*) новой энантиорнисной птицы (Несов, 1988 б, рис. 1, 2) был найден в лиманных отложениях верхнего мела (коньяк) местонахождения Джаракудук (обнажение ЦБИ-14) в Центральных Кызылкумах (Навоинская область Узбекистана). Птица отнесена к энантиорнисам по характерной форме сустава на дистальном конце тибиотарсуса (см. Walker, 1981; Molnar, 1986), по отсутствию надсухожильного мостика. Две ветви нижней челюсти довольно крупной птицы с некоторыми чертами сходства с *Fregatidae* и *Charadriiformes* (рис. 1, 1, *вклейка*) были обнаружены А. А. Ярковым в 1988 г. в Волгоградской области (Дубовский район), в 2 км к северо-западу от села Малая Ивановка, на правом берегу ручья Малая Бердея (приток р. Бердея в бассейне Дона). Здесь, в первой надпойменной террасе в районе «Белого Яра» на протяжении около 50 м обнажаются кварц-глауконитовые пески мощностью около 7 м. Они разделяются на 2 пачки. Нижняя пачка представлена серо-зелеными, хорошо отсортированными кварц-глауконитовыми песками (менее 3 м) с остатками зубов акул *Cretolamna* ex *g. appendiculata* (Ag.) терминального позднемаастрихтского возраста и ламноида, по-видимому, давшего позже, уже в палеоцене, ветвь *Jaekelotodontidae*, вершающуюся «*Odontaspic*» *horei* (Ag.) (определение В. И. Железко, А. А. Яркова и В. В. Ищенко). Здесь же есть кости очень крупных маастрихтских осетров, которые, однако, были много мельче среднемаастрихтских гигантов нового вида (видимо более крупного, чем современные *Huso*). Верхняя пачка образована желтоватыми (лимонитизированными) песками, плохо отсортированными, с отдельными крупными зернами кварца, остатками акул и скатов позднего палеоцена (определения А. А. Яркова и Н. И. Удовиченко), а также химер и морских черепах, похожих на *Tasbacka aldabergeni* Ness., но вдвое более крупных. Отмеченные две пачки разделены прослоем (0,05 м) с темными галечками

фосфоритов и нередко окатанными остатками поздемаастрихтских мозазавров, акул позднего маастрихта, дания и позднего палеоцена. Этот прослой возник за счет перемиывов отложений при усилении апвеллинга и фосфоритообразования, а также, видимо, и регрессии моря. В 0,3—0,4 м под указанным фосфоритовым горизонтом в светло-зеленых глауконитовых песках и найдена челюсть птицы. Она залегала острием клюва вниз и, видимо, закорилась в песке древнего дна. Челюсть не подвергалась перемиыву в позднем палеоцене. Исходя из уточненных геологических данных, возраст птицы должен быть терминальным маастрихтским, а не даний-монским (Несов, 1988 б), как предполагалось ранее. Данная находка знаменует открытие в нашей стране нового региона, видимо, перспективного для дальнейших поисков остатков доэоценовых птиц. Это также первая ставшая известной науке кость птицы позднего сенона СССР. Находки остатков птиц маастрихта важны для выяснения путей становления кайнозойской орнитофауны и характера смен групп птиц близ рубежа мезозоя и кайнозоя (важные перестройки орнитокомплексов, видимо, происходили от кампана к позднему маастрихту). Птица отнесена к ржанкообразным по причине значительного развития переднего меккелева отверстия (которое может быть увеличенным и у молодых особей некоторых других групп), по общей форме нижней челюсти, отсутствию полочки ковнутри от ее верхней кромки.

Геолог Л. Н. Шавлис («Кызылкумгеология») в 1988 г. нашла в керне скважины в Центральных Кызылкумах две кости, которые, благодаря Н. В. Шабаниной были переданы одному из авторов статьи. Остатки залегают на одной плоскости напластования среди зерен фосфорита в зеленовато-сером алевролите средневерхнеэоценового возраста (рис. 2, 9, *вклейка*). Они происходят с глубины 40 м из района пос. Даугыз в западной части впадины Ташкура. Уровень с ними находится более чем в 60 м выше того, в котором в той же впадине была найдена кость журавлеобразного *Asiavis phosphatica* (Несов, 1986 б).

Авторы благодарны Л. Н. Шавлис и Н. В. Шабаниной за предоставление материалов, Р. Л. Потапову, В. М. Лоскоту, Н. И. Удовиченко, А. В. Пантелееву, В. И. Железко, О. Р. Потаповой, А. Р. Гагинской, Н. С. Соловьевой — за разного рода помощь, советы и замечания. Изученные остатки птиц хранятся в отделении орнитологии Зоологического института АН СССР (палеорнитологический раздел коллекции по остеологии).

Подкласс Sauriurae
 Надотряд Enantiornithes
 Семейство Alexornithidae (?)
 Род *Sazavis* Nessov, gen. nov.

Типовой вид — *S. prisca*, sp. nov. (коньяк Узбекистана), названный по близлежащей глинистой впадине от слов *saz* (казахск.) — глина, *avis* (лат.) — птица и *priscus* (лат.) — древний.

Диагноз рода. Мелкие птицы. Дистальный сустав тибιο-тарсуса широкий, его крупный наружный мыщелок при взгляде спереди закруглен сверху. Межкондилярная борозда несколько смещена в медиальном направлении, в связи с чем внутренний мыщелок отмеченного сустава узкий. Вверх от указанного сустава кость относительно резко уменьшается в диаметре. Сухожильный бугорок на передней стороне тибιο-тарсуса слабый, расположен относительно низко.

Сравнение. Новый род отличается от неназванного рода энантиорнисов из позднего мела (предположительно маастрихта) Аргентины (Walker, 1981, fig. 2bV) менее высоким при взгляде спереди наружным мыщелком на относительно более расширенном дистальном конце тибιο-тарсуса, более узком при взгляде снизу внутренним мыщелком, наличием сухожильного бугорка, существенно более мелкими размерами. Новый род сходен мелкими размерами с *Nanantius* из раннего мела (альб) Австралии (Molnar, 1986), однако он отличается большим смещением в медиальном направлении межмышцелковой борозды на дистальном суставе тибιο-тарсуса, закругленным верхним краем наружного мыщелка при взгляде на него спереди, существенно более низким положением сухожильного бугорка.

Замечания. Энантиорнисы или близкие к ним птицы мела Средней Азии первоначально были отмечены по находке проксимального обломка цевки в среднем костеносном уровне Джаракудука (Несов, Боркин, 1983) и по очень мелкой плечевой кости (род *Kizylkumavis* из *Alexornithiformes*) в верхнем костеносном подразделении коньяка Джаракудука (Несов, 1984). Чуть более крупный, неназванный представитель энантиорнисов был установлен позже по дистальной части плечевой кости из среднего уровня коньяка Джаракудука (Несов, 1986 б, рис. 1, 4). Обнаруженные энантиорнисоподобных птиц в альбе Австралии, маастрихте Южной Америки, кампане Мексики и Монголии (см. Brodkorb, 1976; Martin, 1983), а также на западной окраине древней Азии позволяет предполагать, что эта группа птиц была распространена всесветно, по крайней мере, в достаточно теплых регионах. Южноамериканские энантиорнисы находились еще на весьма низком уровне организации по степени консолидации цевки в единое целое (примитивная черта), но имели значительно редуцированную метатарсалию IV (собственная продвинутая черта группы, известная пока, все же, лишь на южноамериканском материале). Однако в домаастрихтские времена могли существовать энантиорнисы без выраженной редукции метатарсалии IV, т. е. без черты уклонения. Таковыми могли быть, например, энантиорнисы альба Австралии или коньяка Кызылкумов. Учи-

тывая морфологию плечевых и некоторых других костей, а также мелкие размеры многих энантиорнисов (см. Brodkorb, 1976; Несов, 1984; Molnar, 1986) можно предполагать, что примитивные формы этой группы, еще не уклонившиеся в сторону редукции метатарсалии IV, могли дать начало ветви, вершаемой *Coccyiformes*, *Piciformes* + *Passeriformes*, которая ныне является доминирующей по разнообразию среди ветвей некрупных наземных птиц.

Видовой состав. Типовой вид.

Sazavis prisca Nesso, sp. nov.

Голотип — № РО 3472, дистальная часть тибиятарсуса (рис. 1, 2, *вклейка*); Джаракудук, рыхлые песчаники коньяка (обнажение ЦБИ-14).

Описание. Тибиятарсус имеет довольно значительное углубление на внутренней стороне дистального сустава. Сзади межмышечковое пространство этого сустава **вогнуто** весьма слабо. Ширина дистального сустава тибиятарсуса — 4,5 мм.

Замечание. В комплексе птиц коньяка Джаракудука (Несов, 1984, 1988 б) были и птицы, не относящиеся к энантиорнисам, в частности, форма с хорошо развитым углублением на коракоиде для контакта с лопаткой (рис. 2, 1, *вклейка*).

Распространение. Поздний мел (коньяк) юго-западной окраины древней Азии (ныне территория Узбекистана), птица предположительно жила в зарослях прилиманских лесов с доминированием платановых или на близлежащих побережьях.

Подкласс Neornithes

Отряд Charadriiformes (?)

Семейство incertae

Род *Volgavis* Nesso et Jarkov, gen. nov.

Типовой вид — *V. marina*, sp. nov. (поздний маастрихт Волгоградской области), названный по находке челюсти в бассейне р. Волги и от слов *avis* (лат.) — птица и *marinus* (лат.) — морской.

Диагноз рода. Нижняя челюсть довольно крупная, но невысокая. Приблизительно близ середины зубной кости, на ее внутренней поверхности, чуть ниже середины высоты челюсти располагается большое отверстие меккелева хряща, равное по диаметру приблизительно 1/5 высоты зубной кости. Вперед от этого отверстия протягивается довольно глубокая и короткая борозда, которая быстро выполаживается в направлении к короткому, значительно загнутому книзу симфизу, умеренно узкому при взгляде сверху. Более чем на половине длины зубной кости спереди имеется приострение верхней кромки, полочка конутри от этой кромки отсутствует. Надугловая кость с очень небольшим и простым по форме косым бугорком по верхней кромке.

Сравнение. Отличается от других ржанкообразных более задним положением и большей величиной переднего отверстия меккелева хряща, сильно загнутым книзу симфизом зубной кости, сочетающимся с отсутствием полочки конутри от верхней кромки кости. От *Stercorariinae* из *Laridae* птица отличается по наличию выраженного изгиба книзу более узкого симфиза нижних челюстей; она не похожа на *Larinae* и более простым строением бугорка на верхней кромке надугловой кости.

З а м е ч а н и я. По общим очертаниям нижней челюсти птица демонстрирует до некоторой степени промежуточное состояние между характерным для крупных чаек (у современных их форм нет, однако, резкого изгиба симфиза нижних челюстей книзу) и тем состоянием, которое отмечается у фрегатов (род *Fregata* из предположительно сборной группы *Pelecaniformes*). Однако у современных чаек соответствующее отверстие на внутренней стороне зубной кости сильно уменьшено (через него, видимо, проходят лишь сосуд и/или нерв); это отверстие у чаек находится довольно далеко спереди, изгиб симфиза книзу у них очень слабый или отсутствует. У фрегатов современности имеется изгиб книзу симфиза, во многом сходный с таковым у отмеченной древней птицы, но этот симфиз у фрегатов уже при взгляде сверху, зубные кости менее высокие и более длинные, с сильно развитой полочкой конутри от верхней кромки (эта полочка протягивается у фрегатов от симфиза далеко назад почти до венечного отростка). Под этой полочкой у фрегатов имеется очень длинная и глубокая борозда, не принимающая в себя меккелева отверстия. У *Procellariiformes* рода *Procellaria* отмечается положение переднего меккелева отверстия близ середины зубной кости, однако это отверстие небольшое по величине, углубления для мышц в задне-верхней части зубной кости снаружи резкое. У *Procellariiformes* часто бывает пологая борозда, проходящая обычно косо по наружной стороне зубной кости позади области симфиза и маркирующая линию раздела роговых элементов подклювья. Иногда впереди этой борозды имеется «припухлость» кости, наблюдаемая при взгляде на челюсть снизу. Таких особенностей на кости из Малой Ивановки не имеется, что позволяет предполагать, что подразделенность подклювья на элементы, характерные для трубконосых (примитивная черта) у древней птицы из Волгоградской области уже не было. Кроме этого, у многих современных трубконосых отмечается полочка конутри от верхней кромки зубных костей (продвинутая черта), а у некоторых форм (например, из рода *Procellaria*) снизу зубной кости есть еще вырезка, видимая сбоку, сразу позади опущенного книзу переднего кончика нижней челюсти. Особенности нового рода птиц позволяют допускать возможность возникновения некоторых веслоногих типа *Fregatidae* от архаичных птиц конца мела, по степени эволюционной продвинутости близких к относительно низкой ступени *Charadriiformes* и, возможно, наминавших чаек

по внешнему облику. Однако материал допускает и другую интерпретацию: нельзя исключать, что некоторые чайкоподобные ржанкообразные, не стоявшие в прямой связи с *Fregatidae*, в самом конце мела могли давать относительно крупные морские фрегатоподобные формы.

Птица *V. marina* sp. пов. существовала на территории Поволжья тогда, когда в этом регионе еще жили гигантские длинношеие летающие ящеры *Azhdarchidae*, известные по находке задней части шейного позвонка *Bogolubovia orientalis* (Bog.) (Боголюбов, 1914) из Пензенской области (род *Bogolubovia* gen. nov. по форме суставов, зигапофизов и тел позвонков шеи занимал промежуточное положение между *Azhdarcho* Ness. из Узбекистана, *Quetzalcoatlus* Lawson из Техаса и *Arambourgiania* Ness. (= *Titanopteryx* Arambourg, пом. ргаоосур*) из Иордании). Фрагмент дистальной части плечевой кости, по-видимому от *Azhdarchidae*, перекрытый в позднем палеоцене из маастрихта, найден в Дубовском районе Волгоградской области, в 7 км к юго-западу от хут. Полунино, в верховьях Лучинкиной балки (это в 30—35 км к северо-востоку от Малой Ивановки). Гигантские птерозавры-аждархиды, впервые найденные на территории нашей страны еще в начале века (Боголюбов, 1914), а не во второй половине столетия в Иордании и США, как принималось ранее, были собирателями корма с поверхности воды и с небольшой ее глубины. Они по-видимому подхватывали пищу с полета. Впервые эта группа появилась в летописи с позднего турона в Кызылкумах, уже в коньяке (рис. 2, 2—8, вклейка) это семейство гигантских птерозавров, последнее в истории отряда летающих ящеров, сосуществовало с разнообразными мелкими птицами (Несов, 1986 б, 1988 б и данная статья). В маастрихте (конец позднего сенона) отмечается крайний гигантизм *Azhdarchidae*, достигавших 12 м и более в размахе крыльев. По-видимому, птицы мела (часть которых могла быть среди конкурентов аждархид за пищу) ограничивали жизненную зону молодежи этих птерозавров. Учащение гибели молодых особей аждархид должно было вести к отбору на увеличение у этих птерозавров плодовитости, которая при определенной ограниченности пищевой базы могла быть достигнута увеличением числа сезонов размножения, т. е. за счет увеличения продолжительности жизни. Поскольку у рептилий рост тела продолжается практически всю жизнь, лишь постепенно замедляясь, то отдельные особи поздних аждархид и могли достигать гигантской величины. На ранних этапах эволюции аждархид первые сдвиги на пути к гигантизму мог определять отбор на увеличение скорости роста тела, что обеспечивало ранний на онтогенезе выход из-под контроля водных и наземных хищников. Птицы *V. marina* sp. пов., видимо, также могли подхватывать пищу с поверхности воды или с небольшой

* Название *Titanopteryx* (см. Enderlein, 1935) было обнаружено В. В. Жерихиным.

глубины; они могли, однако, выступать и как падальщики, способные отделять части от крупной добычи благодаря изгибу клюва (у аждархид такого изгиба не было). Появление в конце маастрихта таких довольно крупных птиц, обладавших, видимо, достаточно универсальным челюстным аппаратом, должно было, наряду со сменами абиотической обстановки, еще более сильно сузить жизненную зону птерозавров перед временем окончательного исчезновения этой группы.

Volgavis marina Nesso et Jarkov, sp. nov.

Голотип — № РО 3638, зубные кости (см. рис. 1, 1, *вклейка*); Малая Ивановка, зеленоватые кварц-глауконитовые пески позднего маастрихта.

Описание. Нижняя челюсть имеет сравнительно слабое углубление для мышц в своей задне-верхней части снаружи. Отверстия для нервов и сосудов в области симфиза (открывающегося под рамфотекой) довольно крупные. Птица была довольно большой, по размерам головы сходной с морской чайкой (*Larus marinus*), кондилобазальная длина черепа древней птицы могла быть около 140 мм.

Распространение. Эпиконтинентальное море позднего маастрихта.

Углубленные в сушу солоноватые лиманные бассейны и прилегающие к ним болота и леса позднего мезозоя — эоцена на западе древней Азии, благодаря своей закономерно высокой биологической продуктивности, имели большую биомассу организмов, которые могли использоваться в пищу птицами (Несов, 1988 б). Проникновение в лиманы из глубин моря вод, обогащенных фосфатами (см. кости птиц эоцена в фосфоритах на рис. 2, 9, *вклейка*), а также процессы биогенной концентрации фосфатов в иловых водах (вследствие разрушения органического вещества редуцентами) приводили здесь и в некоторых участках морей к защите тончайших остатков птиц от химического разрушения природными кислотами (Несов, 1988 б). Такая защита определялась буферным действием растворенных в воде фосфатов. Подобные условия древности с буферными свойствами богатых фосфатами лиманных вод одним из авторов были установлены для ряда мест формирования средне- и позднеюрских местонахождений с остатками позвоночных в Северной и Северо-Восточной Фергане. Благоприятные условия для сохранения мелких костных остатков были и в кутовых участках залива в оксфорд-кимеридже (поздняя юра) на месте современного хр. Каратау в Казахстане (ранее осадки здесь принимались за озерные). Изрезанность береговых линий, прибрежные леса из хвойных, гинкговых и цикадофитов, потенциально высокая кормность биотопов на границе водной и наземной сред, благоприятные обстоятельства для сохранения мелких остатков в сочетании с палеогеографическими данными позволяют ожидать в отмеченных

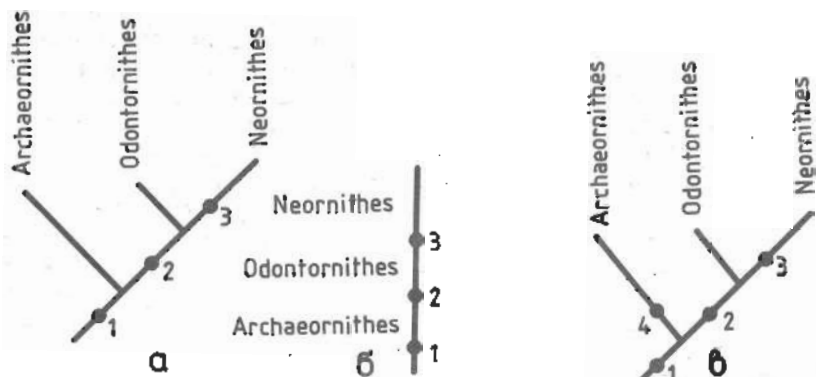


Рис. 3. Модели кладистических (а, в) и градистских (б) взаимоотношений некоторых крупных групп птиц при двух вариантах наборов общих эволюционно продвинутых черт:

1 — приобретение пера (бородок второго порядка и крючочков), отмечающее появление птиц как особого уровня развития заврозисид; 2 — уменьшение числа хвостовых позвонков с развитием пегастила; 3 — исчезновение зубов (реально могло происходить неоднократно в разных линиях); 4 — предположительно особый для археоптеригид тип пневматизации ушных костей и возможное удлинение кроющих перьев крыла при сохранении относительно узких и слабо перекрывающихся маховых перьев. Модель «б», построенная по принципу эволюционных ступеней (града), будет соответствовать кладограмме «а», в которой первый ее зубец не будет ветвью; модель «в» отражает наличие возможных собственных черт укладения археоптеригид, которые маркируют ее как особую ветвь эволюции

регионах находок предков тех древнейших известных науке птиц, которые были установлены по нескольким скелетам археоптеригид (*Archaeopterygidae*), живших незадолго до конца поздней юры (титон) на территории Баварии (Wellnhofer, 1988) и, возможно, по проблематичным остатками каких-то иных форм в Колорадо, США (Jensen, 1981). Здесь следует отметить, что археоптеригиды являются уже птицами, поскольку они обладают перьями с бородками второго порядка и крючочками, о чем можно судить по характеру деформации опахал у известных экземпляров этих птиц, в частности, по первой известной находке (Ostrom, 1976 b, Fig. 1; Jensen, 1981). До появления бородок II порядка с крючочками даже сильно дифференцированную чешую нельзя считать пером, так как она не будет обладать специфическими свойствами, обеспечивающими крайне важное сочетание теплоизолирующих свойств и несущих способностей при передвижении в воздухе. В связи с этим нельзя считать археоптерикса рептилией в перьях, поскольку без использования самого понятия «перо» невозможно обозначить морфо-физиолого-экологическую границу между ступенями рептилий и птиц. Нет никаких оснований также считать, что косвенные факты, говорящие о возможной расчлененности и о сильном развитии элементов рогового покрова у позднемеловых хищных динозавров *Avimimidae* (Курзанов, 1987), достаточны для того, чтобы принимать у этих динозавров именно перья (т. е. образования с бородками II порядка и крючочками). Тем не менее элементы скелета *Avimimus* с большей или меньшей достоверностью (но в целом достаточно ясно) демонстрируют

черты, которые, по-видимому, сформировались параллельно с птицами или же были унаследованы авимимидами от их юрских общих предков с птицами, находившимися на тероподной (Ostrom, 1976 a) стадии развития. Нередко утверждается, что археоптеригиды представляли собой боковую ветвь эволюции птиц. Такие утверждения в значительной степени, видимо, основаны на недоразумении, определяемым тем, что зубец «гребня Хенига» на кладограмме ошибочно (и очень часто) принимается за особую ветвь эволюции, за ответвление филограммы. Так, если мы построим кладограмму для отражения кладистических взаимоотношений некоторых крупных подразделений класса птиц, то среди эволюционно продвинутых черт, общих для всех членов группы будет перо (рис. 3, а, черта 1). Для всех птиц, кроме *Archaeornithes*, отмечается уменьшение числа хвостовых позвонков с формированием пигостиля и веерохвостости (см. рис. 3, а, признак 2). Среди последних для всех птиц, кроме зубастых (*Odontornithes*), характерно исчезновение зубов (см. рис. 3, а, признак 3). На основании немногих признаков, использованных при построении такой весьма простой кладограммы, мы, строго говоря, можем лишь установить, что от форм, которые приобрели перо в ходе эволюции, возникли археорнитес, а от некоторых форм этих птиц возникли зубастые птицы с несколько редуцированным хвостом и сформировавшимся пигостилем; от каких-то последних возникли формы, утерявшие в ходе эволюции зубы. Взаимоотношения отмеченных групп по степени их эволюционной продвинутости на базе проанализированных черт можно изобразить моделью в виде надставленных друг над другом ступеней (рис. 3, б) и без каких-либо ветвлений. Действительно, при анализе лишь отмеченных выше черт представить себе *Archaeornithes* и *Odontornithes* как ветви не удастся, так как в анализе не было эволюционно продвинутых черт, характерных для археорнитес или же только для одонторнитес. Тем не менее на кладограммах такие отношения нередко обозначают «зубцами». Таким образом, кладограмма в виде чистого «гребня Хенига», если не отмечены черты собственного уклонения каждой из групп, не является моделью ветвления филогенетического древа, на чем нередко не акцентируется внимание. Какими же чертами собственного уклонения обладают археоптеригиды? Не вполне достоверны как отличия их специфического уклонения от других птиц такие их особенности как строение дорсального отростка сливающихся *tibiale* и *fibulare* (иногда не совсем строго называемых *astragalus* и *calcaneus*). Характер пневматизации ушной кости (Martin, 1983), отличный по некоторым, не очень важным и, видимо, пластичным деталям от наблюдаемого у других птиц, также рассматривается как черта уклонения археоптеригид в сторону от генеалогической линии, ведущей к другим, более поздним птицам. Если принять, что характер пневматизации ушных костей или обсуждаемое нами ниже крайнее удлинение кроющих крыла

является действительно чертами собственного уклонения археоптеригид (рис. 3, в и подписи к нему), то нам следует считать, что эти птицы являются особой боковой веточкой, стоявшей немного в стороне от «столбовой» дороги, ведущей от общего предка птиц к остальным известным ныне птицам. Что из этого должно следовать? Что археоптеригиды в этом случае не будут птицами? Отнюдь нет, поскольку, как уже указывалось, у них уже было сформировано настоящее перо. Может ли принадлежность археоптеригид особой веточке эволюции указывать на то, что формирование у них крыла шло независимо от остальных птиц? На наш взгляд, тоже нет, так как ничто не противоречит пока тому, что примитивное крыло с настоящими перьями формировалось у общего предка археоптеригид и остальных птиц, а затем происходили лишь перестройки в двух, несколько разных направлениях, при этом, по мнению одного из авторов статьи, у археоптеригид могли сильно удлиниться довольно мягкие нижние кроющие крыла, под косым углом пересекающие узкие маховые, а у остальных птиц происходило нарастание взаимного перекрытия маховых без резкого удлинения кроющих перьев. Отмеченные данные по перьям крыла археоптеригид, однако, еще нуждаются в подтверждении с помощью изучения оригинальных материалов. Если будет доказано, что археоптеригиды действительно уже имели свои собственные, хотя и не очень важные, характерные для этой группы черты уклонения, то последует весьма важный вывод: археоптеригиды конца поздней юры Баварии не были первыми (см. также Kurochkin, 1985) птицами в эволюции; одновременно с известными археоптеригидами существовали другие птицы (в частности, с генерализованными чертами предков остальных птиц), при этом могли быть и другие формы с иными признаками уклонения, чем у археоптеригид. Отсюда следует, что в терминальных позднеюрских отложениях других районов Земли и, особенно, в Евразии, вполне могут быть встречены остатки птиц, отличающихся от археоптеригид, а остатки самых ранних птиц следует искать в отложениях более древних, чем титонские в Баварии, в частности, на указанных выше бат-кембриджских уровнях в Средней Азии и Казахстане.

Здесь следует отметить, что начиная с бата, т. е. с конца средней юры и на протяжении поздней юры и мела климаты на больших пространствах нашей планеты претерпевали аридизацию (Ясаманов, Петросьянц, 1986), при этом во многих районах отмечается смена сероцветных угленосных или зеленовато-голубых континентально-водных, в том числе и лиманных осадков ранней и средней юры (железо в них находится в двухвалентном состоянии) на красноцветные осадки (железо, в основном, трехвалентное). В этих условиях на значительных участках суши с рубежа средней и поздней юры распространились ксерофитные резколесья, более или менее заменившие влажные, густые и монотонные леса из голосеменных и папоротников ранней и средней юры.

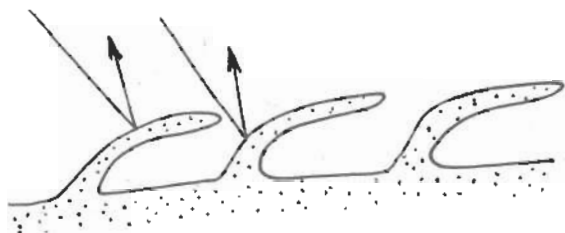


Рис. 4. Схема гипотетического сечения кожи тероподных (динозавровых) предков птиц

Чешуи кожи имели важную экранную функцию, что препятствовало перегреву тела проходящим извне инфракрасным излучением (показано стрелками)

В бате и келловее, т. е. у рубежа средней и поздней юры, в наземных комплексах запада древней Азии было довольно большое количество средних по размерам и мелких хищных динозавров, о чем можно судить, в частности, по разнообразию и числу остатков этих животных в местонахождениях юры Ферганы (Киргизия). При обитании подобных динозавров на полуоткрытых и открытых участках местности, в условиях сухого и достаточно жаркого климата с сильной инсоляцией должна была почти эволюция по пути выработки, под действием отбора, экранных структур, образованных по типу черепитчато-налегающих, но в малой степени соприкасающихся чешуй (рис. 4). Возникновение подобных чешуй, способных топорщиться, с продольной жесткой осью, а иногда и с определенным расчленением боковых участков, происходило неоднократно в разных представленных ныне семействах пустынных ящериц. Такие экранные структуры (построенные по типу сильно выступающих гребней на стенах некоторых домов в Узбекистане) у пустынных ящериц отражают избыточное инфракрасное излучение наружу, ограничивая нагрев поверхности тела под чешуями. Как известно, ящерицы являются животными пойкилотермными (температура их тела сильно зависит от температуры окружающего воздуха и от нагревания их солнцем). Предки птиц на стадии развития подобной чешуи, видимо, также были пойкилотермными. Наличие такой экранной защиты из чешуй позволяло им быть активными в жаркое время суток, когда могла ослабляться пищевая конкуренция с теми формами, которые не имели подобных приспособлений. Однако наличие экранных структур в покровах должно было иметь и отрицательные стороны: в раннеутреннее время такие формы медленнее нагревались, были относительно мало активными и проигрывали в ловле быстрой добычи (а также в уходе от хищников) другим формам, филогенетически близким, но не имеющих экранных структур. В связи с этим для форм с черепитчатыми чешуями должен был быть закономерным сдвиг активности на наиболее жаркие часы суток, что позволяло иметь свою особую, относительно не занятую другими экологическую нишу. Однако эти формы с силь-

но развитыми экранными структурами в покровах должны были оказываться в крайне трудном положении при переменах погоды в сторону похолодания, при продолжительной облачности. В связи с этим противоречием на данном этапе эволюции могла произойти важная смена функций: черепицеобразно налегающие чешуи, уже на этой стадии, видимо, имевшие расчлененность краев (обеспечивающую, в частности, их гибкость), могли начать работать не как отражатели внешнего инфракрасного излучения, а как структуры, содействовавшие удержанию тепла, закономерно рождающегося эндогенно за счет мускульной работы и других процессов. Через отбор это могло содействовать повышению универсальности новых форм и нарастанию степени независимости их от колебаний условий окружающей среды. При отборе на все более полное удержание эндогенного тепла роговым покровом, видимо, и сформировались окончательно бородки I порядка (возможно, довольно грубые), а также появились бородки II порядка, в большой степени ответственные за термоизоляцию, но не сцеплявшиеся в единое опахало.

По-видимому, отмеченные небольшие существа при нападении врагов имели возможность спастись не только продолжительным бегством по открытым участкам ксерофитным редколесьям, но и были способны забираться на деревья, о чем свидетельствует длина пальцев и строение когтевых фаланг передней конечности у некоторых «длинноруких» мелких хищных динозавров и археоптеригид, явно способных к эффективному лазанию. Среди динозавров, на наш взгляд, наиболее специализированными к лазанию, видимо, были мелкие и средние по размерам меловые дейнонихозавры, которые сами нередко рассматриваются как носители многих черт, ранее считавшихся достаточно специфическими для птиц. Продвинутые формы этой группы динозавров имели по сильно увеличенному когтю на каждой передней и задней конечности. Эти когти, кроме как орудия нападения, могли использоваться подобно «кошкам» у электромонтеров, влезавших на телеграфные столбы. Видимо, относительно мелкие и средние по размерам динозавры, менее специализированные к лазанию чем меловые дейнонихозавры, могли быть врагами других форм — несколько более легко построенных и более мелких юрских предков птиц.

Здесь мы переходим к изложению возможной схемы формирования собственно птиц, которая отличается (см. Stephan, 1987) от идеи возникновения этих животных в кронах деревьев (Marsh, 1880) и от гипотезы возникновения птиц от бегающих предков, не связанных с древесной средой (см. Ostrom, 1976 b). Предлагаемый сценарий формирования птичьей организации, лишь очень кратко излагавшийся ранее (Несов, 1986 а), отличается от известных в прошлом гипотез, промежуточных между арбореальной и курсориальной, прежде всего тем, что он определяет хищников как фактор отбора, а также фокусирует внимание

на той обстановке и ситуациях, в которых этот отбор осуществлялся. По поводу первой, арбореальной гипотезы уже отмечалось (Padian, 1982), что за последние 200 миллионов лет в лесной обстановке неоднократно возникали планеры среди бесхвостых амфибий, разных ящериц, змей, вейгельтизавров, ногокрылов, летяг, сумчатых летяг, шипохвостов, шерстокрылов и т. д. Однако не известно того, чтобы хоть одна из подобных групп выходила в ходе эволюции на стадию активного полета (предки птерозавров и рукокрылых, как нам кажется, могли приобрести активный полет при отборе на повышение воздушной маневренности и точности охотничьего прыжка вниз с ветвей прибрежных растений при ловле насекомых, летающих над водой). Приспособление к планированию у прежде не летающих форм закономерно ведет в тупик эволюции, так как механизмы, обеспечивавшие регулирование натяжения перепонки, работают в основном в продольном по отношению к оси тела направлении, а при активном полете мускулатура работает во многом в направлении, перпендикулярном направлению движения. По поводу второй, курсориальной гипотезы следует отметить, что бегущие формы среди птиц разных отрядов закономерно теряют способность к полету, в связи с чем нет оснований считать, что у предков птиц мог пойти обратный процесс и что эти животные приобрели способность летать в открытых пространствах, «с земли».

Предлагаемая здесь схема, называемая гипотезой «спасения с земли прыжком на деревья» была инициирована наблюдениями за укрытием на деревьях плохо летающих, полуодичавших форм домашних кур в Абхазии, которые каждый вечер взлетают на деревья, где проводят ночь группой, а также бывают вынуждены взлетать на деревья и днем, при нападении хищников. Как известно, использование для жизни сочетания наземной и древесной сред отмечается у многих куриных, а также за пределом этого отряда, однако лучшими моделями для воссоздания былых этапов эволюции полета среди них будут именно плохие летуны.

Предки птиц на стадии становления гомойотермии и при наличии бородок II порядка (в основном еще не способных закономерно сцепляться и давать опахала) обитали в отмеченных выше ксерофитных редколесьях, в мозаичной среде, характеризовавшейся выраженным пограничным экологическим эффектом. Они кормились на земле, не очень далеко от деревьев, а при опасности (в основном со стороны других, более крупных хищных динозавров) спасались бегством к дереву, а затем уходили в крону прыжком с земли, используя уже на самом дереве передние и задние конечности для лазания. Увеличение высоты такого прыжка было жизненно крайне важным; видимо, в связи с этим происходило определенное усиление пояса задних конечностей, довольно ранняя в эволюции птиц заметная консолидация костей в области цевки. Эти процессы явно опережали формирование такого важного комплексного образования как пряжка. В усло-

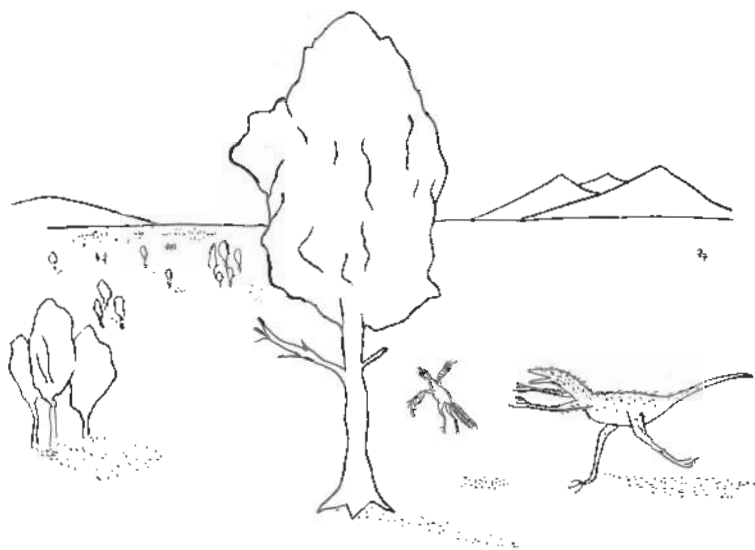


Рис. 5. Гипотетическая картина нападения не крупного хищного динозавра на предка птиц с уходом последнего в крону одиночного дерева с помощью прыжка, совершаемого с разбега

виях такого прыжка в крону (рис. 5) увеличение его высоты на сантиметр может быть спасительным, тогда как нехватка той же величины в высоте прыжка могла быть губительной для преследуемого существа. В таких условиях даже два-три взмаха передней конечностью с уже увеличенными по площади роговыми образованиями могли иметь принципиальное значение для увеличения высоты прыжка на отмеченный столь важный сантиметр. Энергия, затрачиваемая на такой прыжок, максимальна, но цена ему — выживание. Здесь появляется возможность поэтапного совершенствования несущей поверхности будущего крыла за счет переживания наиболее приспособленных особей. Видимо, именно на этой стадии эволюции улучшалась система связи боронок II порядка. Появление на них закономерно организованных крючочков сразу дало важное преимущество в связи с резким возрастанием несущей поверхности крыла, а также из-за возможности в дальнейшем облегчения и удлинения боронок I порядка. Это и были первые птицы.

Надо отметить, что плоскость из увеличенных роговых образований передней конечности могла играть на этой и предшествующей стадии эволюции и другие функции; например, она могла употребляться и совершенствоваться под действием отбора как теневой экран при расположении взрослого животного над кладкой яиц или над выводком. Это представляется вполне возможным, учитывая известные ныне для динозавров высоко-развитые формы заботы о потомстве, колониальность гнездо-

вания некоторых их видов, сильное развитие головного мозга мелких теропод, поведение у кладки современных крокодилов.

Нам представляется, что после вспрыгивания при опасности на ветви дерева предок археоптеригид мог применять и тактику перепархивания на близко расположенное соседнее дерево. Это должно было лишать способного лазить по деревьям более крупного хищного динозавра (выступающего в роли хищника) возможности легко настигать жертву уже на дереве. Таким образом, способность к перепархиванию (в отличие от прежних рассуждений на эту тему) также могла оказаться жизненно важной в связи с возможностью гибели от способного лазить по деревьям хищника. Предки археоптеригид при достаточно сильной разреженности деревьев могли применять и другую тактику: при влезании на одиночное дерево преследующего их хищника они, видимо, были способны к парашютирующему планированию, горизонтальная составляющая которого (при посадке на землю и уходе в крону другого дерева) могла также увеличиваться в ходе отбора на совершенствование планирующей способности птицы. Наиболее легко использование передних конечностей как дополнительной воздушной опоры при уходах от хищников с земли в кроны деревьев могло осуществляться у мелко-размерных форм, особенно у таких, которые были мельче (см. Wellnhofer, 1988) известных ныне археоптеригид. У некрупных форм, рано в ходе эволюции ушедших в кроны деревьев, могли замедлиться процессы консолидации цевки. Такое состояние и наблюдается у энантиорнисов. Это может указывать на очень раннее генеалогическое отделение энантиорнисов, на мелко-размерность и/или обитание в труднодоступных участках крон древнейших представителей группы. Раннее отделение ствола энантиорнисов и слабая консолидация их цевки во многом оправдывают отнесение их к подклассу (граде) с формальным названием Sauriurae (см. Martin, 1983), хотя степень их морфологической «ящерохвостости» остается неясной. Поздние энантиорнисы конца мела Южной Америки могут представлять собой отдельную ветвь надотряда со специфической для нее редукцией метатарзалии IV.

Если принимать изложенную выше схему формирования птиц и появления у них полета, то разные стадии этих процессов могли проходить в ксерофитных редколесьях с конца бата по титон. Присутствие в бате и келловее Ферганы и оксфорд-кемеридже Каратау тончайших костей различных позвоночных позволяет надеяться на сохранение здесь и тонких костей мелких рептилийных предков птиц, а также уже собственно птиц, являющихся предшественниками археоптеригид. Обычно считается, что гипотезы, касающиеся истории возникновения и филогенетических связей тех или других групп организмов, не являются во всех отношениях строго научными, так как не могут быть подвергнуты проверке. Однако поиски и обнаружение остатков

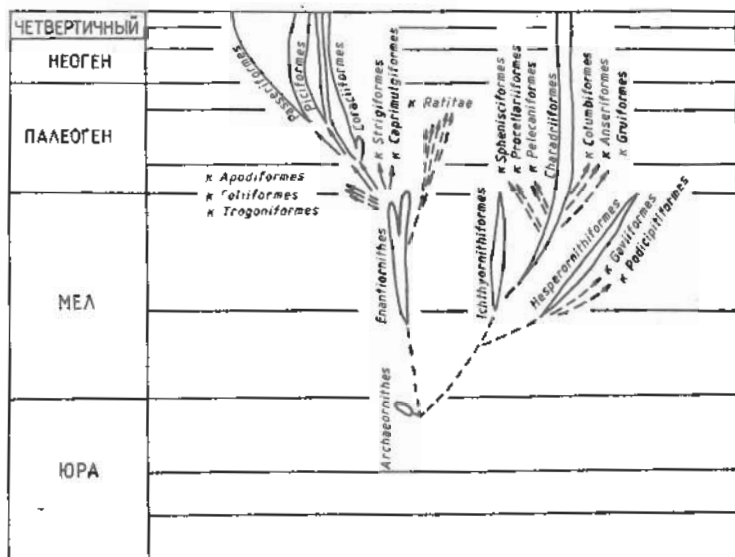


Рис. 6. Рабочая схема эволюции класса птиц (составлена Л. А. Несовым)
Периоды истории Земли показаны в соответствии с их продолжительностью в миллионах лет

предсказанных форм древней жизни в логически оправданных регионах и интервалах времени может обеспечить процедуру проверки таких гипотез.

Значительной проблемой в палеорнитологии юры является выяснение числа форм археоптеригид. Эти животные значительно отличаются друг от друга по размерам тела (Wellnhofer, 1988) имеют заметные различия в морфологических деталях и относятся к 3—4 видам 3 родов (см. Stephan, 1987) 2 разных групп (Jensen, 1981) или же причисляются к 1 виду. Нам представляется, что проникновение каких-либо форм организмов в новые обстановки закономерно должно определять на ранних этапах их эволюции в новой среде наличие сильного отбора на переживание особей, наиболее сильно уклоняющихся от исходного типа (см. Nesson, 1987). Именно наиболее уклоняющиеся особи будут иметь наименее жесткую конкуренцию с основной массой «вселенцев». Это должно вести к нарастанию полиморфизма (в том числе внутривидового), который обеспечивает более полное использование имеющихся ресурсов и поддержание высокой численности популяций. Первое проникновение птиц в околородные и водные биотопы также должно было вызвать у таких форм увеличение полиморфизма, а затем (или вместе и этим) и бурную адаптивную радиацию. В связи с этим нельзя исключать, что околородные и водные формы птиц (по крайней мере, в меловом периоде) представлены одним пучком ветвей. Одной из самых важных групп, давших начало разным околородным и водным

формам, могли быть птицы мела с чертами сходства с генерализованными ржанкообразными. В заключение предлагается рабочая схема эволюции птиц, основанная на совмещении палеонтологических и неонтологических данных (рис. 6).

ЛИТЕРАТУРА

- Боголюбов Н. Н. О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии // Ежегодн. по геол. и минерал. России, 1914.— Т. 16.— С. 1—17.
- Курзанов С. М. Авимимиды и проблема происхождения птиц.— М., 1987.— 93 с.
- Несов Л. А. Птерозавры и птицы позднего мела Средней Азии // Палеонтол. журн., 1984.— № 1.— С. 47—57.
- Несов Л. А. Мезозойские и раннепалеогеновые птицы СССР и некоторые вопросы ранней истории класса // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование (Тезисы докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всес. орнитол. конф.).— Л., 1986 а.— С. 104—105.
- Несов Л. А. Первая находка позднемеловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986 б.— Т. 147.— С. 31—38.
- Несов Л. А. Комплексы позвоночных позднего мезозоя и палеогена Средней Азии // Становление и эволюция континентальных биот (Тр. XXXI сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва).— Л., 1988 а.— С. 93—101.
- Несов Л. А. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988 б.— Т. 182.— С. 116—123.
- Несов Л. А., Боркин Л. Я. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1983.— Т. 116.— с. 108—110.
- Несов Л. А., Головнева Л. Б. Изменения комплексов позвоночных сеномана — сантона (поздний мел) Кызылкумов // Палеонтология и эволюция биосферы (Тр. XXV Всесоюз. палеонтол. о-ва).— Л., 1983.— С. 126—134.
- Ясаманов Н. А., Петросьянц М. А. Корреляция юрских и меловых отложений юга СССР на климатостратиграфической основе // Палеонтология и детальная стратиграфическая корреляция (Тр. XVIII сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва).— Л., 1986.— С. 103—108.
- Brodkorb P. Discovery of a Cretaceous bird, apparently ancestral to the orders Coraciiformes and Piciformes (Aves: Carinatae) // Smithsonian Contrib. Paleobiol., 1976.— N 27.— P. 67—73.
- Enderlein G. Neue Simuliden, besonders aus Africa // Sitz. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin, 1935 (1934).— S. 358—365.
- Jensen J. A. Another look at Archaeopteryx as the «oldest» bird // Encyclia.— J. Utah Acad. Sci. Arts Letters., 1981.— Vol. 58.— P. 109—128.
- Kurochkin E. N. A true carinate bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of early Cretaceous birds in Asia // Cret. Research., 1985.— N 6.— P. 271—278.
- Martin L. D. The origin and early radiation of birds // Perspectives in ornithology. Essay for the Centennial of the American Ornithologists' Union. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1983.— P. 291—338.
- Marsh O. Odontornithes, a monograph of the extinct toothed birds of North America // Rep. Geol. Explor. 40 Parallel., 1880.— B. 7 (Mem. Peabody Mus. Yale College. I) — P. 120—201.
- Molnar R. E. An enantiornithine bird from the Lower Cretaceous of Queensland, Australia // Nature, 1986.— Vol. 322.— N 6081.— P. 736—738.
- Nessov L. A. On some Mesozoic turtles of the Soviet Union, Mongolia and China, with comments on systematics // Studia Geol. Salmanticensia. Studia Palaeoichthyologica, 1987.— Vol. 2.— F. 4.— P. 87—102.

- Nessov L. A. Mesozoic and Paleocene-Eocene birds of the USSR and their paleoenvironments // Contrib. Sci. Los Angeles County Mus., Special Volume (II International Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Los Angeles, 28—30 September 1988), 1989.
- Ostrom J. H. Archaeopteryx and the origin of birds // Biol. J. Linn. Soc., 1976 a.— Vol. 8, N 2.— P. 91—182.
- Ostrom J. H. Some hypothetical anatomical stages in the evolution of avian flight // Smithson. Contrib. Paleobiol., 1976 b.— N 27.— P. 1—21.
- Padian K. Macroevolution and the origin of major adaptation: vertebrate flight as a paradigm for the analysis of patterns // Proc. Third North Amer. Paleontol. Convention., 1982.— Vol. 2.— P. 387—392.
- Stephan B. Urvogel Archaeopterygiformes. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 1987.— 216 S.
- Walker C. A. New subclass of birds from the Cretaceous of South America // Nature, 1981.— Vol. 292, N 5818.— P. 51—53.
- Wellnhofer P. A new specimen of Archaeopteryx // Science, 1988.— Vol. 240.— P. 1790—1792.

NEW CRETACEOUS-PALEOGENE BIRDS OF THE USSR AND SOME REMARKS ON THE ORIGIN AND EVOLUTION OF THE CLASS AVES

L. A. Nessov, A. A. Jarkov

Summary

Late Cretaceous (Coniacian) bird *Sazavis prisca*, gen. et sp. nov. (Sauriurae, Enantiornithes, ?Alexornithidae) from Central Kizylkum Desert and Latest Cretaceous (Late Maastrichtian) fregate-like bird *Volgavis marina*, gen. et sp. nov. (?Charadriiformes) from Volga Basin are described. New hypothesis on the origin of bird flight «from the ground to the tree by jump in dangerous situations» and tentative phylogram of the evolution of birds are proposed.