

РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГУСЕОБРАЗНЫХ (AVES: ANSERIFORMES)

Н. В. ЗЕЛЕНКОВ¹

¹ Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва, Россия;
e-mail: nzelen@paleo.ru

Отряд гусеобразных (Aves: Anseriformes) включает птиц среднего и крупного размеров, относимых к трем современным семействам: Anatidae, Anseranatidae и Anhimidae. Наиболее разнообразная группа, утиные (Anatidae), играют важную роль в сообществах птиц умеренных широт, но также обычны в Арктике, субтропиках и тропиках. Подавляющее большинство утиных экологически связано с водными или околоводными биотопами, для этих птиц характерны адаптации к фильтрационному питанию и наличие плавательной перепонки между пальцами лапы. Филогенетические исследования показывают, что утиные — наиболее эволюционно продвинутое семейство гусеобразных; сестринской группой утиных среди современных представителей обычно считают (см. Поповкина и Поярков, 2002) полулапчатого гуся *Anseranas semipalmatus* из австралийского региона — единственного представителя семейства Anseranatidae (Livezey, 1986; Cracraft *et al.*, 2004; Livezey and Zusi, 2007; Hackett *et al.*, 2008), но иногда также кладу, включающую полулапчатого гуся и южноамериканских паламедей (сем. Anhimidae) (Ео *et al.*, 2009). У полулапчатого гуся заметно редуцирована перепонка на лапах, а для паламедей, помимо этого, характерно отсутствие аппарата фильтрационного питания.

Гусеобразные довольно хорошо представлены в палеонтологической летописи, начиная с конца палеогена (Olson, 1985; Feduccia, 1999; Mayr, 2009), однако позднечетвертичные и неогеновые гусеобразные практически не отличаются от современных представителей отряда (напр., Olson, 1985; Зеленков, 2012) и, таким образом, практически ничего не приносят в наше понимание о путях ранней эволюции группы. Более интересны раннепалеогеновый и мезозойский этапы эволюции гусеобразных. Гусеобразные — один из нескольких отрядов современных птиц (Neornithes), для которых имеются неоспоримые находки из отложений позднего мела (Noriega and Tambussi, 1995; Kurochkin *et al.*, 2002; Clarke *et al.*, 2005; Mayr, 2009), подтверждающие тот факт, что ранняя радиация отряда происходила не позднее мелового периода.

Важнейшая с точки зрения эволюционной морфологии вымершая группа гусеобразных — семейство Presbyornithidae, представители которого известны из верхнего мела-эоцена Северной Америки, Азии и, возможно, Южной Америки (Olson and Feduccia, 1980; Ericson, 2000; Kurochkin *et al.*, 2002; Mayr, 2009; Kurochkin and Dyke, 2010). Посткраниальные костные остатки пресбиорнитид были известны еще в двадцатых годах XX века, однако их относили к отрядам ржанкообразных или фламингообразных. Действительно, пресбиорнитиды имели длинные задние конечности и в строении посткраниального скелета демонстрируют определенное сходство с представителями двух упомянутых отрядов. Но позднейшие находки черепов этих птиц показали,

что для пресбиорнитид было характерно фильтрационное питание, строение клюва у них было вполне сходно с таковым у некоторых примитивных Anatidae, например, австралийской утки *Stictonetta* (Feduccia, 1999). Находка черепов пресбиорнитид позволила выдвинуть предположение о происхождении гусеобразных от примитивных ржанкообразных (Feduccia and Olson, 1980).

Более поздние кладистические исследования однако позволили пересмотреть предложенную гипотезу, и по результатам филогенетического анализа морфологических признаков

пресбиорнитиды считаются теперь сестринской группой Anatidae (Ericson, 1997; Livezey, 1997). Такое филогенетическое положение пресбиорнитид находится в соответствии с совершенно справедливым предположением о том, что сложным образом устроенный фильтрационный аппарат мог возникнуть у гусеобразных только однажды. Тем не менее, ряд черт в посткраниальной остеологии пресбиорнитид демонстрирует крайне примитивное состояние, не найденное даже у примитивных гусеобразных, лишенных хорошо развитого фильтрационного аппарата. Например, для них характерна одна пара вырезков

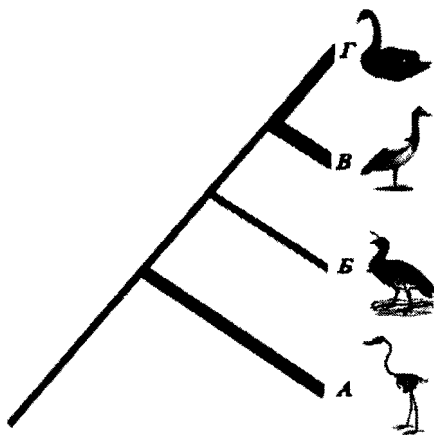


Рис. 1. Предполагаемая филогения гусеобразных (А — Presbyornithidae, Б — Anhimidae, В — Anseranatidae, Г — Anatidae). А, Б, Г — имеют прогрессивное строение челюстного аппарата

в грудине, в то время как у всех остальных гусеобразных их две. Кроме того, для пресбиорнитид характерна не развитая и не пневматизированная fossa pneumaticipitalis плечевой кости, не сросшиеся с крестцом подвздошные кости, а также примитивное строение квадратной кости, сближающее пресбиорнитид с примитивными курообразными, и общие пропорции задних конечностей, как у фламинго и примитивных ржанкообразных (Feduccia, 1976; Olson and Feduccia, 1980; Mayr, 2009; Elzanowski and Stidham, 2010). Каудальные грудные позвонки у пресбиорнитид опистоцельные, в то время как они гетероцельные не только у всех ныне живущих гусеобразных, но и у большинства других птиц (Howard, 1955). Все это указывает на базальное положение пресбиорнитид по отношению к гусеобразным. Однако если считать, что пресбиорнитиды ответвились в эволюции гусеобразных ранее, чем паламедей и полулапчатый гусь, то приходится признать независимое происхождение аппарата фильтрационного питания в двух группах гусеобразных птиц.

Можно предложить еще одно решение для данной проблемы. Помещение пресбиорнитид базально на филогенетическом дереве гусеобразных (рис. 1) не противоречит единству происхождения аппарата фильтрационного питания в этой группе, если предположить, что у паламедей эта черта редуцировалась вторично. Рудименты аппарата фильтрационного питания, действительно, были найдены у паламедей (Olson and Feduccia, 1980).

Результаты кладистического анализа, указывающие на сестринское родство пресбиорнитид и утиных, могут быть объяснены эффектом искусственного умножения синапоморфий, возникающего в результате того, что множество признаков черепа, закодированных как независимые, на самом деле эволюционируют связано, поскольку являются компонентами челюстного аппарата этих птиц (Зеленков, 2011). Как было показано (Зеленков, 2011), признак, возникший единожды в эволюции, может проявляться в удаленных частях филогенетического дерева, поэтому появление аппарата фильтрационного питания в разных ветвях кладограммы не следует считать свидетельством гомопластического схождения.

ЛИТЕРАТУРА

- Зеленков Н. В. 2011. Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц) // Зоол. журн. Т. 90. № 7. С. 1–8.
- Зеленков Н. В. 2012. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в раннем неогене // Палеонтол. журн. (в печати)
- Поповкина А. Б., Поярков Н. Д. 2002. История исследований филогенетических отношений и построения систем гусеобразных (Anseriformes) // Казарка. № 8. С. 41–77.
- Cracraft J., Barker F. K., Braun M. J., Harshman J., Dyke G. J., Feinstein J., Stanley S., Cibois A., Schikler P., Beresford P., García-Moreno J., Sorenson M. D., Yuri T., Mindell D. P. 2004. Phylogenetic relationships among modern birds // Cracraft J., Donoghue M. J. (eds.). Assembling the tree of life. N.Y.: Oxford University Press. P. 468–489.
- Elzanowski A., Stidham T. A. 2010. Morphology of the quadrate in the Eocene anseriform *Presbyornis* and extant galloanserine birds // J. Morphol. Vol. 271. P. 305–323.
- Eo S. H., Bininda-Emonds O. R. P., Carroll J. P. A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves) // Zool. Scr. 2009. Vol. 38. P. 465–481.
- Feduccia A. 1976. Osteological evidence for shorebird affinities of the flamingos // Auk. Vol. 93. P. 587–601.
- Feduccia A. 1999. The origin and evolution of birds, 2nd ed. New Heaven, London: Yale University Press. 466 p.
- Hackett S. J., Kimball R. T., Reddy S., Bowie R. C. K., Braun E. L., Braun M. J., Chojnowski J. L., Cox W. A., Han K. L., Harshman J., Huddleston C. J., Marks B. D., Miglia K. J., Moore W. S., Sheldon F. H., Steadman D. W., Witt C. C., Yuri T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history // Science. Vol. 320. P. 1763–1768.
- Howard H. 1955. A new wading bird from the Eocene of Patagonia // Am. Museum Novit. No 1710. P. 1–25.
- Kurochkin E. N., Dyke G. J. 2010. A large collection of *Presbyornis* (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // Geol. J. Vol. 45. P. 375–387.
- Kurochkin E. N., Dyke G. J., Karhu A. A. 2002. A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia // Amer. Museum Novit. No 3386. P. 1–11.
- Livezey B. C. 1986. A phylogenetic analysis of recent anseriform genera using morphological characters // Auk. Vol. 103. P. 737–754.

- Livezey B. C., Zusi R. L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 149. P. 1-95.
- Mayr G. 2009. Paleogene fossil birds. Heidelberg: Springer. 262 p.
- Noriega J. I., Tambussi C. P. 1995. A late Cretaceous Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) from Vega Island, Antarctic Peninsula: palaeobiogeographic implications // Ameghiniana. Vol. 32. P. 57-61.
- Olson S. L. 1985. The fossil record of birds // Farner D. S. King J. R., Parkes K. C. (eds.). Avian Biology. Vol. 8. N.Y.: Academ. Press. P. 79-238.
- Olson S. L., Feduccia A. 1980. Presbyornis and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // Smiths. Contrib. Zool. Vol. 323. P. 1-24.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН
Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей
Санкт-Петербургский союз ученых
Паразитологическое общество при РАН

**«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ
МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ»**

**МАТЕРИАЛЫ II ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ С
МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
К 105-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА А. В. ИВАНОВА**



17–19 октября 2011 г.
Санкт-Петербург

Зайцева О. В., Петров А. А. (ред.). Современные проблемы эволюционной морфологии животных. (Материалы II Всероссийской конференции с международным участием)

«Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 105-летию со дня рождения академика А. В. Иванова, 17–19 октября 2011 г.) — СПб: ЗИН РАН. 2011. 382 с.

В настоящем сборнике представлены материалы устных и стендовых докладов участников II Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных». Тематика конференции охватывает широкий круг проблем, включая общие проблемы эволюционной морфологии, проблемы эволюционной эмбриологии, эволюции онтогенезов и морфогенетических механизмов, общие проблемы филогенетики и систематики животных, а также проблемы функциональной морфологии. В рамках конференции проведен «Круглый стол» по проблемам современной цестодологии к 100-летию со дня рождения М. Н. Дубининой. Сборник предназначен для биологов и медиков, интересующихся вопросами современной эволюционной морфологии, а также студентов и аспирантов биологических и медицинских факультетов.

Главный редактор:

директор Учреждения Российской академии наук
Зоологического института РАН член-корр. РАН О. Н. Пугачев

Ответственные редакторы:

О. В. Зайцева и А. А. Петров

Редколлегия:

О. С. Воскобойникова, И. М. Дробышева, А. К. Галкин, Е. А. Котикова,
О. И. Райкова, А. А. Петров, Р. В. Смирнов

Оргкомитет:

Председатель: О. Н. Пугачев Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН. Зам председателя: О. В. Зайцева, дбн, Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН, А. Д. Харазова, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет, В. В. Малахов, член-корр., Московский государственный университет.

Ответственные секретари

Р. В. Смирнов, кбн, Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН и
С. А. Петров, Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН

Члены оргкомитета:

От Учреждения Российской академии наук Зоологического института РАН:

дбн О. С. Воскобойникова, кбн И. М. Дробышева, кбн, А. К. Галкин, дбн Е. А. Котикова, кбн
О. И. Райкова, кбн А. А. Петров, кбн В. Н. Романов, кбн А. Н. Шумеев, кбн И. М. Подвизная,
Т. Г. Маркосова

От Санкт-Петербургского государственного университета:

профессор А. И. Гранович, профессор Г. О. Черепанов, профессор А. П. Перевозчиков, профессор Д. К. Обухов.

От Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей: А. К. Дондуа, дбн

От Санкт-Петербургского союза ученых: Л. Я. Боркин, кбн

Председатель круглого стола: В. Л. Контримавичус, акад. РАМ, акад. Литовской АН

Проведение конференции и издание материалов
осуществлены при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-04-06079г)
и Финансово-экономического управления РАН