

Причудливый юрский манираптор из Китая, с удлинёнными лентообразными перьями

Фуцунг Жанг¹, Жонг Жоу¹, Ксинг Ксу¹, Ксяолин Ванг¹ и Корвин Салливан¹

¹ Лаборатория эволюционной систематики позвоночных, институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии, китайской академии наук, ая 643, Пекин 100044, Китай.

Недавние открытия целурозавров, значительно обогатили наши знания об эволюционном переходе от динозавров к птицам, но все эти таксоны, близкие к переходным формам, были из относительно известных групп целурозавров¹⁻³. Здесь мы сообщаем о новом базальном авиале, *Epidexipteryx hui* gen. et sp. nov., из средней - поздней юры Внутренней Монголии, Китай. Этот новый экземпляр характеризуется неожиданным сочетанием признаков, наблюдаемых у некоторых различных групп тероподов, особенно у представителей инфраотряда Oviraptorosauria. Филогенетический анализ показывает, что он является родственным таксоном *Epidendrosaurus*^{4,5}, формирующим новую группу на основе Avialae⁶. *Epidexipteryx* обладает также двумя парами удлинённых лентообразных хвостовых перьев, а на его конечностях отсутствуют контурные перья для полёта. Эта находка демонстрирует, что представитель линии авиалов, экспериментировал с покровными украшениями уже в средней - поздней юре и обеспечивает новые свидетельства, касающиеся взгляда на эволюционный переход от нептичьих тероподов к птицам.

Theropoda Marsh 1881
Coelurosauria Huene 1914
Maniraptora Gauthier 1986
Avialae Gauthier 1986 (Padian, 2004)
Scansoriopterygidae Czerkas et Yuan 2002
Epidexipteryx hui gen. et sp. nov.

Этимология. *Epidexi* (с греческого): демонстрирующий; *pteryx* (с греческого): крыло, перо; *hui*, в честь покойного молодого палеонтолога Яо Мин Ху, который внёс значительный вклад в изучение мезозойских млекопитающих из Китая. Родовое название произносится: 'эп-ид-экс-ИП-тер-икс'.

Голотип. Скелет размером с голубя, с отпечатками перьев, сохранённый на основной плите и контрчасти плиты, помещён в институте палеонтологии позвоночных и палеоантропологии, китайской академии наук, коллекция номер IVPP V15471 (Рис 1; см. дополнительную информацию).



Рисунок 1 | *Epidexipteryx hui* gen. et sp. nov., IVPP V15471, основная плита и увеличенные фотографии. а, главная часть плиты; б, с, череп на основной плите (б) и контрплите (с); д, четыре удлинённых лентообразных хвостовых пера; б', с', схематические рисунки б и с, соответственно. Сокращения: l1, l2 и l7, 1-й, 2-й и 7-й левый зуб верхней челюсти; l1', r1' и r5', 1-й левый, 1-й правый и 5-й правый зуб нижней челюсти; l2 и r2, второй левый и правый зуб верхней челюсти.

Местоположение и ярус. Даохугоу, графство Нинчен, Внутренняя Монголия, северный Китай. Возраст отложений Даохугоу спорен, с возможными датировками в пределах от средней юры⁷ до раннего мела. Однако опубликованные результаты радиоскопической датировки, охватывают более узкий диапазон, от 152 до 168 млн. лет (средняя - поздняя юра)⁸⁻¹⁰.

Диагноз. Авиал средних размеров, с четырьмя удлинёнными лентообразными хвостовыми перьями (ETFs), очень выступающими и значительно увеличенными передними зубами, и дистально сужающейся пигостилеобразной структурой, сформированной десятью не слитными хвостовыми позвонками, на конце хвоста (Рис 1 и 2; см. дополнительную информацию). Значительно отличается от *Epidendrosaurus*, единственного известного другого скансориоптеригида, морфологией хвоста (хвост составляет 70% длины тела у *Epidexipteryx*, по сравнению с более чем 300% у *Epidendrosaurus*; *Epidexipteryx* обладает 16 хвостовыми позвонками, по сравнению с 40 у *Epidendrosaurus*; у *Epidexipteryx* хвостовые презигапофизы редуцированы, но значительно удлинены у *Epidendrosaurus*).

Описание и сравнения. Вес *Epidexipteryx* оценивается в 64 г (см. дополнительную информацию), меньше чем большинства других базальных авиалов^{2,11}. Голотип, вероятно, представляет почти взрослую особь, потому что концы некоторых длинных костей, кажется не полностью оссифицированы.

Череп высокий с бокового вида, как у овирапторозавров¹² (высота приблизительно 60% от длины), Внешние ноздри расположены высоко на морде, а теменная кость пропорционально удлинена. Зубы верхней и нижней челюсти, значительно выступают, этот признак у тероподов ранее был известен, только у цератозавра *Masiakasaurus*¹³. Кроме того, передние зубы значительно длиннее, чем задние, как у базальных овирапторозавров¹², базальных терезинозавров

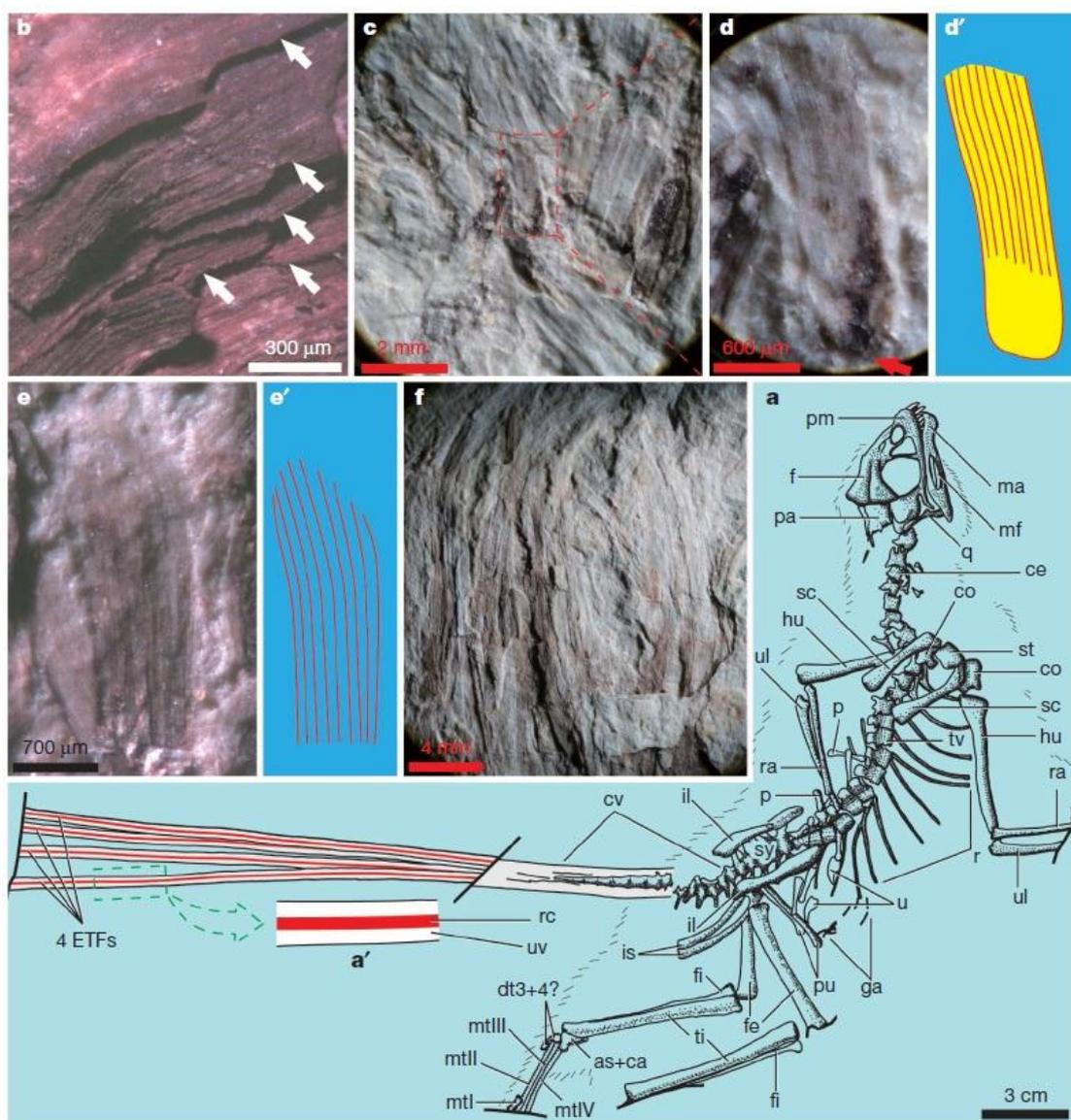


Рисунок 2 | Схематические рисунки и увеличенные фотографии *Epidexipteryx hui* gen. et sp. nov. a, Эскиз скелета и перьев, основанный на плите и контрплите, демонстрирующий, что каждое остиевое перо сформировано центральным стержнем и двумя не разветвлёнными опахалами (a'). b, d, d', Проксимальные участки не остевых перьев; бороздки параллельны и плотно соединены в не разветвлённую мембранную структуру (d, d'), многослойные опахала указаны белыми стрелками (b), или расположены беспорядочно (c). Красная стрелка указывает на проксимальный конец пера (d). e, e', f, Дистальные участки не остевых перьев, у которых бороздки являются нестрого параллельными. Сокращения: as+ca, таранная и пяточная кость; ce, шейные позвонки; co, коракоид; cv, хвостовые позвонки; dt3+4?, 3 и 4 дистальные кости предплечья; f, лобная кость; fe, бедренная кость; fi, малоберцовая кость; ga, гастралии; hu, плечевая кость; il, подвздошная кость; is, седалищная кость; ma, нижнечелюстная кость; mtl-I-IV, плюсневые кости; p, фаланги или пьстные кости; pa, теменная кость; pm, предчелюстная кость; pu, лобковая кость; q, квадратная кость; r, рёбра; ga, лучевая кость; rc, стержень; sc, лопатка; st, грудина; ti, большеберцовая кость; tv, грудные позвонки; u, когтевые фаланги; ul, локтевая кость; uv, не разветвлённое опахало.

¹⁴ и возможно *Epidendrosaurus*^{4,5}. Присутствуют, вероятно, 9 шейных и 14 грудных позвонков. Хвостовой ряд значительно короче, чем у нептичьих тероподов, или других базальных авиалов. Передние шесть хвостовых позвонков пропорционально короткие и широкие. Десять задних хвостовых позвонков не имеют поперечных отростков. Они формируют структуру, подобную удлинённому зачаточному пигостилю у некоторых базальных птиц^{15,16}, но не слиты друг с другом (Рис. 1а и 2а; см. дополнительную информацию).

Частично сохранённая грудина - маленькая и выпуклая вперёд, и вероятно, включает две не полностью слитые грудные пластины, как у примитивной птицы *Jeholornis*¹⁷. Лопатка значительно короче, чем плечевая кость, как у некоторых прогрессивных манирапторов, а коракоид почти прямоугольный. Таз включает неожиданное сочетание признаков среди тероподов, как у *Epidendrosaurus*^{4,5}. Подвздошная кость наподобие птичьей, благодаря наличию длинного предвертлужного отростка с сильно выпуклым передним краем, но отличается от подвздошных костей у большинства нептичьих тероподов, наличием маленького лобкового стебля. Необычным среди тероподов является то, что прямая лобковая кость короче седалищной кости и значительно короче бедренной кости. Она антеровентрально ориентирована и на ней отсутствует лобковой ботинок. Изогнутая назад седалищная кость сжата с боков, постепенно расширяется к дистальному концу и не содержит запирающего отростка. Плечевая кость приблизительно той же длины, что и бедренная кость, пропорционально длиннее, чем у большинства других базальных авиалов. Локтевая кость изогнута сзади, а кисть значительно удлинённая (см. дополнительную информацию), как у птиц и других прогрессивных тероподов¹⁸⁻²². Кривизна когтей передних конечностей, находится в пределах известного диапазона кривизны когтей задних конечностей птиц, добывающих пищу в земле (см. дополнительную информацию).

Филогения и родство. Филогенетический анализ указывает, что *Epidexipteryx* и *Epidendrosaurus* формируют монофилетическое семейство Scansoriopterygidae (см. дополнительную информацию), представляющее причудливую эволюционную линию у основания Avialae⁶ (Рис. 3; см. дополнительную информацию).

Несмотря на обладание многими прогрессивными признаками, наблюдаемыми у птиц, включая плечевую кость такой же длины, как и бедренная, длинный предвертлужный отросток подвздошной кости с сильно выпуклым краем и многие другие признаки, *Epidexipteryx* и *Epidendrosaurus* демонстрируют также поразительные сходства с овирапторозаврами¹² и в меньшей степени с терезинозавроидами^{14,21}, включая короткий и высокий череп, внешние ноздри, расположенные высоко на морде, уменьшающуюся к переду и сильно дорсально выпуклую нижнюю челюсть, большое внешнее нижнечелюстное окно и удлинённые передние зубы. Кроме того, некоторые признаки таза, такие как пропорционально очень короткая лобковая кость и дистально расширяющаяся седалищная кость, не известны не у одного другого теропода. Причудливый внешний вид скансориоптеригидов указывает, что морфологическое разнообразие среди манирапторов, значительно ближе к происхождению птиц, чем полагалось ранее, и подчёркивает важность юрских тероподов для понимания происхождения птиц.

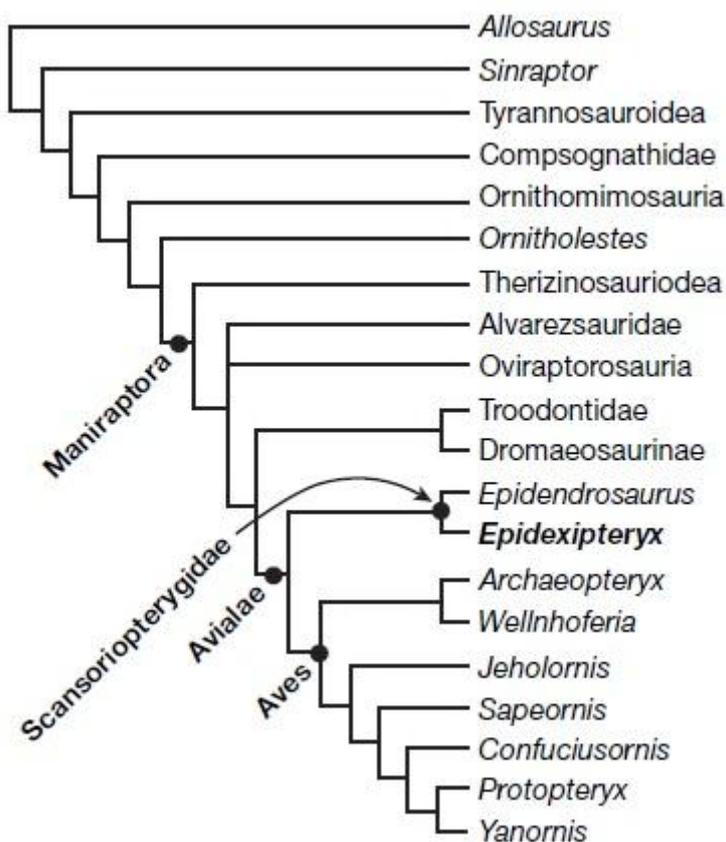


Рисунок 3 | Филогенетические отношения *Epidexipteryx hui* gen. et sp. nov. Кладограмма упрощена от строгого консенсуса девяти самых экономных деревьев (длина дерева 1,255; индекс последовательности 0,35; индекс задержки 0,75; см дополнительный материал). Семейство Scansoriopterygidae определено как наименее содержательная клада, включающая *Epidendrosaurus* и *Epidexipteryx*, Avialae, как самая содержательная клада, включающая *Vultur gryphus*, но не *Deinonychus antirrhopus*, и Aves, как наименее содержательная клада, включающая *Archaeopteryx* и *Vultur gryphus*.

Кожный покров. Кожный покров содержит перьеобразные структуры двух типов, ETFs и не ETFs, которые примерно сопоставимы с остевыми и не остевыми перьями, соответственно²³. Дистальная часть каждого не ETF состоит из волокнистых боронок (Рис. 2e, e9, f), подобно состоянию, наблюдаемому у не остевых перьев других пернатых динозавров и примитивных птиц^{18,22-25}. Однако свободные дистальные бородки *Epidexipteryx*, восходят от края мембранной структуры (Рис. 2b, c, d, d9), о расположении которой ранее не сообщалось.

Четыре ETFs плотно прикреплены к последним 10 хвостовым сегментам (Рис. 1a и 2a). Эти перья не полностью дистальные, но сохранившаяся часть каждого ETF, идентична соответствующей структуре у некоторых примитивных птиц^{16,26-28}, например, наличием подобных центральных стержней и неразветвлённых опахал (Рис. 1a, d и 2a, a9; см. дополнительную информацию). Удлиненные хвостовые перья являются обычным элементом декоративного оперения у современных птиц. В отличие от других типов перьев, декоративное оперение используется для подачи визуальных сигналов, которые являются важной составляющей образцов широкого диапазона поведения птиц, особенно это касается ухаживания²⁹. Но контурные перья, предназначенные для полёта, у *Epidexipteryx* отсутствуют, даже при хорошей сохранности костей и кожного покрова. Поскольку контурные перья встречаются у других пернатых манирапторов^{2,21,22,25}, их отсутствие составляет другую, очень необычную особенность *Epidexipteryx*, а также напрямую подразумевает, что этот таксон был нелетающим. *Epidexipteryx* является самым древним и филогенетически самым базальным известным тероподом, обладавшим демонстрационными перьями, указывая, что базальные авиалы экспериментировали с покровными украшениями, уже в средней - поздней юре. Если *Epidexipteryx* определён как вторично не летающий, то отсутствие контурных перьев на конечностях этого таксона, позволяет предположить, что демонстрационные перья появились до того, как в эволюции базальных авиалов возникли перья на крыльях и способность к полёту.

Список литературы:

1. Makovicky, P. J. *et al.* The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437, 1007–1011 (2005).
2. Xu, X. & Norell, M. A. Non-avian dinosaur fossils from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning, China. *Geol. J.* 41, 419–438 (2006).
3. Turner, A. H. *et al.* A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight. *Science* 317, 1378–1381 (2007).
4. Zhang, F.-C. *et al.* A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften* 89, 394–398 (2002).
5. Czerkas, S. A. & Yuan, C. in *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight* (ed. Czerkas, S. J.) 63–95 (The Dinosaur Museum, Blanding, 2002).
6. Padian, K. in *The Dinosauria* 2nd edn (eds Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmolska, H.) 210–231 (Univ. of California Press, Berkeley, 2004).
7. Gao, K.-Q. & Ren, D. Radiometric dating of ignimbrite from Inner Mongolia provides no indication of a post-Middle Jurassic age for the Daohugou Beds. *Acta Geol. Sin.* 80, 42–45 (2006).
8. Chen, W. *et al.* Isotope geochronology of the fossil-bearing beds in the Daohugou area, Ningcheng, Inner Mongolia. *Geol. Bull. Chin.* 23, 1165–1169 (2004).
9. He, H.-Y. *et al.* ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of ignimbrite from Inner Mongolia, northeastern China, indicates a post-Middle Jurassic age for the overlying Daohugou Bed. *Geophys. Res. Lett.* 31, L20609, doi:10.1029/2004GL020792 (2004).
10. Liu, Y.-X., Liu, Y.-Q. & Zhang, H. LA-ICPMS zircon U-Pb dating in the Jurassic Daohugou Beds and correlative strata in Ningcheng of Inner Mongolia. *Acta Geol. Sin.* 80, 733–742 (2006).
11. Christiansen, P. & Farina, R. A. Mass prediction in theropod dinosaurs. *Hist. Biol.* 16, 85–92 (2004).
12. Xu, X. *et al.* An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature* 419, 291–293 (2002).
13. Sampson, S. D., Carrano, M. T. & Forster, C. A. A bizarre predatory dinosaur from Madagascar: implications for the evolution of Gondwanan theropods. *Nature* 409, 504–505 (2001).
14. Kirkland, J. I. *et al.* A primitive therizinosauroid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah. *Nature* 435, 84–87 (2005).
15. Hou, L.-H. & Chen, P.-J. *Liaoxiornis delicatus* gen. et sp. nov., the smallest Mesozoic bird. *Chin. Sci. Bull.* 44, 834–838 (1999).
16. Zhang, F.-C., Zhou, Z.-H. & Benton, M. J. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight. *Sci. China D* 51, 625–639 (2008).
17. Zhou, Z. & Zhang, F. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature* 418, 405–409 (2002).
18. Zhang, F.-C., Zhou, Z.-H. & Hou, L.-H. in *The Jehol Biota* (eds Chang, M.-M., Chen, P.-J., Wang, Y.-Q. & Wang, Y.) 129–149 (Shanghai Sci. Technol. Publ., 2003).
19. Zhou, Z., Barrett, P. M. & Hilton, J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature* 421, 807–814 (2003).
20. Zhou, Z.-H. & Zhang, F.-C. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Can. J. Earth Sci.* 40, 731–737 (2003).
21. Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmolska, H. *The Dinosauria* 2nd edn (Univ. of California Press, Berkeley, 2004).
22. Xu, X. in *Originations, Radiations and Biodiversity Changes* (eds Rong, J.-Y. *et al.*) 627–642; 927–930 (Sci. Press, Beijing, 2006).
23. Zhang, F.-C. & Zhou, Z.-H. in *Originations, Radiations and Biodiversity Changes* (eds Rong, J.-Y. *et al.*) 611–625; 923–925 (Sci. Press, Beijing, 2006).
24. Prum, R. O. & Brush, A. H. The evolutionary origin and diversification of feathers. *Q. Rev. Biol.* 77, 261–295 (2002).
25. Xu, X. Scales, feathers and dinosaurs. *Nature* 440, 287–288 (2006).
26. Chiappe, L. M. *et al.* Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 242, 1–89 (1999).
27. Zhang, F.-C. & Zhou, Z.-H. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science* 290, 1955–1959 (2000).

28. Zheng, X.-T., Zhang, Z.-H. & Hou, L.-H. A new enantiornithine bird with four long rectrices from the Early Cretaceous of northern Hebei, *China. Acta Geol. Sin.* 81, 703–708 (2007).
29. Gill, F. B. *Ornithology* 2nd edn (Freeman, 1995).
30. Andersson, M. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299, 818–820 (1982).

Дополнительная информация прилагается к онлайн версии статьи на www.nature.com/nature.

Перевод на русский язык выполнил: Александр Елистратов