

УДК 005:568.191(568.2):591.465.24

КОНСЕРВАТИЗМ БИОМИНЕРАЛЬНЫХ СТРУКТУР КАК ПРОБЛЕМА ДЛЯ КЛАДИСТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ ДВУХ ГРУПП ЯИЦ ДИНОЗАВРОВ)

© 2019 г. К. Е. Михайлов*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

**e-mail: mikhailov@paleo.ru*

Поступила в редакцию 23.10.2018 г.

После доработки 11.01.2019 г.

Принята к публикации 14.01.2019 г.

Анализ результатов вовлечения признаков структуры скорлупы и морфологии яиц в кладистический анализ филогении динозавров (в первую очередь, теропод) показал субъективность в оценке состояния признаков при построении матрицы. На примере двух групп яиц динозавров (*Elongatoolithidae* и *Prismatoolithidae*) показано, что настроенность на результат подтверждает правильность кладограммы теропод (таксонов-хозяев яиц) зачастую приводит к предвзятой трактовке модальности признаков – в частности, к видению птичьих черт в строении скорлупы, яиц и гнезд. Нами показано, что в действительности наличие этих признаков нельзя продемонстрировать на изучаемом материале. Отмечено, что не критическое отношение к матрице приводит к потере важной биологической информации, в том числе касающейся закономерностей в эволюции морфогенеза.

Ключевые слова: кладистический анализ, гомоплазии, параллелизмы, консерватизм структуры биоминералов, структура скорлупы яиц, яйца динозавров, тероподы, *Elongatoolithidae*, *Prismatoolithidae*

DOI: 10.1134/S0031031X19060060

ВВЕДЕНИЕ

Структура скорлупы яиц зауропсид показательно отражает эволюционный консерватизм в генезисе биокристаллического материала (далее ВСМ), что ярко проявляется в большом разнообразии макротаксонов современных птиц (Mikhailov, 1997a). В целом, картина такова: (1) в пределах любого традиционного отряда структура ВСМ скорлупы всегда одна и та же; (2) у многих заведомо неблизких отрядов она может повторяться; (3) все семейства с какими-то уникальными особенностями в строении скорлупы рассматриваются в современной системе птиц в статусе самостоятельных отрядов. Иначе говоря, в разнообразии строения скорлупы нередки гомоплазии на уровне связанных комбинаций признаков (“типов структуры”) и, соответственно, редки сходства, которые можно было бы доверительно трактовать как синапоморфии в сравнении семейств и отрядов. Специфику клады (отряда, семейства) структура скорлупы отражает хорошо (броские отличия сигнализируют о возможных ошибках в допущении по другим системам признаков особой генеалогической близости двух сравниваемых макротаксонов; Mikhailov, 1997b). В то же время частая повторяемость структур в отдаленных кладах не позволяет уверенно использовать признаки ВСМ скорлупы для реконструкции филогении. Несовпадения со схемами, полученными на костном мате-

риале, тем более ожидаемы, чем в более широком объеме таксонов мы рассматриваем родственные взаимоотношения внутри филума, например, внутри Theropoda (включая в них птиц) и, тем более, внутри Dinosauria или даже зауропсид в целом.

В разрез с этими хорошо обоснованными выводами признаки строения скорлупы яиц стали активно вовлекаться в кладистический анализ филогении динозавров, в первую очередь теропод (Zelenitsky et al., 2002; Varricchio, Jackson, 2004; Grellet-Tinner et al., 2006; Zelenitsky, Terrein, 2008; Tanaka et al., 2011; Lopez-Martines, Vicens, 2012; Ribeiro et al., 2014; Vila et al., 2017; Skutschas et al., 2019 и др.), причем с довольно-таки прозрачной, на наш взгляд, целью – подтвердить на основании изучения скорлупы (в числе других характеристик) наибольшую близость троодонтид (*Troodontidae*) кладе птиц *sensu lato* (*Avialae*) и показать, что все особенности размножения, характерные для птиц (и во многом отличающие их от рептилий – в классическом “функциональном” разделении этих двух прежних классов), на самом деле появляются уже внутри этой “самой птичьей” клады теропод, а не у каких-то других Maniraptora (скажем, у овираторов). Как и можно было ожидать, результаты этих попыток оказались очень противоречивыми (Mikhailov, 2014).

В формате журнальной статьи невозможно рассмотреть сколько-нибудь полно этот общий

вопрос. Акцент будет сделан на конкретном частном в проявлении общего, а именно, на том, что вера в объективность кладистического анализа приводит к “непреднамеренной подтасовке” в трактовке состояния признака и, соответственно, изначальному искажению матрицы признаков. То есть, за декларируемой беспристрастностью кладистического анализа на деле скрывается множество субъективных решений, связанных с выбором признаков и интерпретацией признакового пространства (не говоря уже о влиянии на результаты анализа таких факторов, как полнота выборки). В этом отношении кладизм, в принципе, не отличается от любого другого подхода к познанию филогении и, говоря шире, — от любого когнитивного процесса, связанного с упорядочиванием разнообразия (т.е. классификацией) на основе изначально присущей нашей нейросенсорной системе категоризации потока информации (см. Михайлов, 1997). При этом познавательные операции на каждом этапе анализа (конкретной системы признаков) неизбежно ориентируются как на накопленный данным экспертом его индивидуальный опыт изучения признаков, так и на установки мышления, подсознательно провоцируемые результатом, ранее полученным на другой системе признаков. То есть, этот результат неизбежно выступает в качестве предзаданного рисунка собираемого пазла, анализирующего его сборку.¹

Эти скрытые отрицательные эффекты кладистического мышления будут рассмотрены на примере использования в кладистическом анализе двух внешне схожих, но структурно различных групп удлиненных яиц динозавров (оосемейства *Elongatoolithidae* и *Prismatoolithidae*). Обе группы яиц характерны для меловых отложений Азии и Северной Америки (одна из групп встречается также в мелу Европы и в юрских отложениях обоих континентов). С обеими группами в настоящее время ассоциируются находки эмбрионов внутри яиц и даже гнезда со скелетами родителей. По тому, какие последствия имели эти сенсационные находки и переопределения эмбрионов, ситуацию с этими группами яиц без преувеличения можно назвать главной проблемой палеоологии начала XXI в.²

Принятые сокращения: ВСМ — биокристаллический материал; VSUs (“vertical shell units”) —

вертикальные отдельности скорлупы (макрокристаллы роста); EZ (“external zone”) — “внешняя зона” макрокристаллов роста; ML (“mamillary layer”) — конусовидный, или сосочковый слой; PL (“prismatic layer”) — призматический слой; SqU (“squamatic ultrastructure”) — “чешуйчатая ультраструктура”.

ХАРАКТЕРИСТИКА ООСЕМЕЙСТВА ELONGATOOOLITHIDAE

Две формы яиц этого семейства (роды *Elongatoolithus* и *Macroolithus*), в том числе в составе полных и неполных кладок (гнезд), обычны в верхнем мелу Китая и Монголии (Carpenter, Alf, 1994; Mikhailov, 1995, 1997c, 2000); скорлупа того же типа встречается также в Северной Америке. Самые крупные яйца (*Macroelongatoolithus*) известны из верхнего мела Китая и Кореи (Carpenter, 1999; Jin et al., 2007; Kim et al., 2011). Скорлупа элонгатоолитид также описана из мела Японии (Tanaka et al., 2011, 2016), но пока не обнаружена на территории Европы.

Морфология яиц, структура кладок и гнезд (рис. 1, а). Яйца сильно удлиненные (индекс удлиненности 2.0–2.4), симметричные по форме (диаметр яйца в поперечнике почти не меняется вдоль его длинной оси) и нередко слегка уплощены. Их находят в “лежащем положении” (в один или два ряда) сцепленными попарно (одновременно функционировали оба яйцевода; Mikhailov et al., 1994; Clark et al., 1999; Sato et al., 2005), в виде круга вокруг пустого пространства в центре, в котором, по видимому, находился охраняющий гнездо родитель (Kim et al., 2011, рис. 4; Norell et al., 2018, рис. 44). Поверхность скорлупы выражено скульптурированная; орнамент отражен (в шлифах) в волнистой форме линий нарастания ВСМ (рис. 2, д).

По реконструкции К. Сабата (Sabath, 1991; Mikhailov et al., 1994), яйца могли изначально находиться в вертикальном положении в растительном матриксе гнезда, т. е. принимали горизонтальное положение уже после гибели и захоронения гнезда в результате постепенного гниения матрикса. Однако после находки скелетов овирапторид на гнезде с яйцами стало ясно, что субгоризонтальное положение яиц первично. Положение взрослого динозавра в центральном круге гнезда также не оставляет сомнений, что, вопреки многим популярным реконструкциям, он не мог насиживать яйца, и в лучшем случае только укрывал их от солнца оперенными передними конечностями.

Структура скорлупы. В скорлупе четко обозначены два макрослоя (ML и PL), причем во втором слое в обычном свете (в шлифах) и на сколах не выявляются резкие вертикальные границы призм внутри VSUs, а между слоями наблюдается резкая граница в ультра-микроструктуре ВСМ (рис. 2, а, в, д), что означает перерыв в минерализации и изменение в активности секрет-

¹ В практике кладистического анализа подобные ситуации встречаются достаточно часто (Шишкин, 2018). При этом характер неувязок с высокой вероятностью указывает на их прямую обусловленность базовым принципом кладизма, который предвзят по стремлению минимизировать роль параллелизмов.

² Неадекватность идентификации эмбрионов динозавров и меловых птиц — даже на уровне отрядов и выше — нередко усугубляет ту противоречивость результатов, о которой говорилось выше (вплоть до анекдотичных ситуаций), а при игнорировании паратаксономии, к чему призывают некоторые исследователи — к устойчивому хаосу в трактовке образцов через неоднократные переопределения таксонов — хозяев по эмбрионам. Частично этот вопрос уже затрагивался нами в другой статье (Mikhailov, 2014).

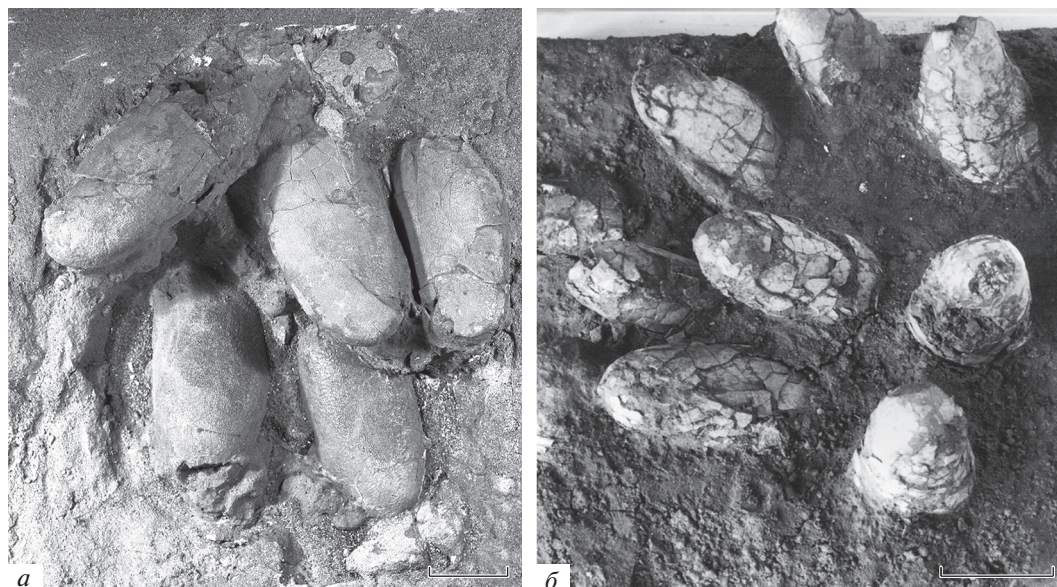


Рис. 1. Кладки яиц динозавров из верхнего мела Монгольской Гоби: *a* – *Elongatoolithus frustrabilis* Mikhailov, 1994, голотип ПИН, № 3143/126, местонахождение Тугрикийн-Шире (*Elongatoolithidae*); *б* – *Protoceratopsidovum minimum* Mikhailov, 1994, экз. ПИН, № 4477/2, местонахождение Их-Шунхт (*Prismatoolithidae*; кладка перевернута “вверх дном”, чтобы показать неразрушенные части яиц, прижизненно находившиеся в плотном субстрате). Масштабная шкала – 5 см.

рующего эпителия. PL имеет здесь особую ультраструктуру (SqU), которая отражает сложное трехмерное взаимодействие органической и минеральной фаз (табл. I, фиг. 3–6; см. вклейку). В целом, структурная зональность скорлупы (на всех уровнях иерархии ВСМ) – выражено птичья, причем наиболее сходная с палеогнатами (но нет “внешней зоны” и плохо развиты “клинья” в ML).

Таксономия. Гнезда с яйцами этой группы – с эмбрионом внутри яйца и со скелетом родителя на гнезде – были найдены в Монгольской Гоби в местонахождении Укхаа-Толгод (Norell et al., 1994, 2001, 2018). Во всех случаях костные остатки принадлежат овирапторидам (скелет родителя был описан как *Citipati osmolskae* Clark et al., 2001). Яйца в гнезде относятся к роду *Elongatoolithus* и, очень вероятно, к оовиду *E. frustrabilis* Mikhailov, 1994 (это самые обычные яйца и скорлупа рода *Elongatoolithus* в отложениях сантон–кампанского возраста на территории Монголии; Михайлов, 1994а; Mikhailov, 1995, 2000)³. Со времени этих находок все яйца элонгатоолитид из Азии и Америки трактуются исключительно как “яйца овирапторов”. Череп вылупившегося детеныша, найденный с кладкой самых крупных элонгатоолитид (род *Macroelongatoolithus*) был соотнесен с гигантским овирапторозавром из *Caenagnathidae* и описан как *Beibelong sinensis* Pu et al., 2017.

³ С макро- и микроструктурой скорлупы яиц из гнезда *Citipati* мы могли ознакомиться по фотографиям, присланным нашими американскими коллегами.

ХАРАКТЕРИСТИКА ООСЕМЕЙСТВА PRISMATOOOLITHIDAE

Две основных формы яиц этого семейства (роды *Prismatoolithus* и *Protoceratopsidovum*) обычны в верхнем мелу Северной Америки (первый) и Монголии (второй) (Carpenter, Alf, 1994; Mikhailov, 1995, 1997с, 2000). В Китае, в том числе во Внутренней Монголии, яйца, вероятно, схожие с монгольскими, упоминаются в литературе как различные оовиды *Prismatoolithus* (Wang et al., 2018)⁴. Кладки яиц и скорлупа *Prismatoolithidae* известны также из отложений верхней юры Северной Америки (Hirsch, 1994) и из мела Европы (Vianey-Liaud, Crochet, 1993; Garcia et al., 2000; Lopez-Martinez, Vicens, 2012).

Морфология яиц, структура кладок и гнезд (рис. 1, б). Яйца сильно удлинённые (индекс удлиненности 2.0–2.5), отчетливо асимметричные по форме (диаметр яйца в поперечнике уменьшается от экватора к полюсам), никогда не бывают уплощенными. Их обычно находят в субвертикальном положении, более тупым полюсом вверх, более или менее равномерно распределёнными по площади гнезда (нет пустого круга в центре кладки яиц). Яйца часто плотно “упакованы” в пределах гнезда, что допускает предположение, что у самки также одновременно функционировали оба яйцевода (Varricchio et al., 1997). Однако по расположению яиц в гнезде это далеко

⁴ Вероятно, что *Protoceratopsidovum sincerum* Mikhailov, 1994 и *Prismatoolithus gebiensis* Zhao and Li, 1993 – синонимичные таксоны, но утверждать это можно будет только после прямого сравнения образцов.

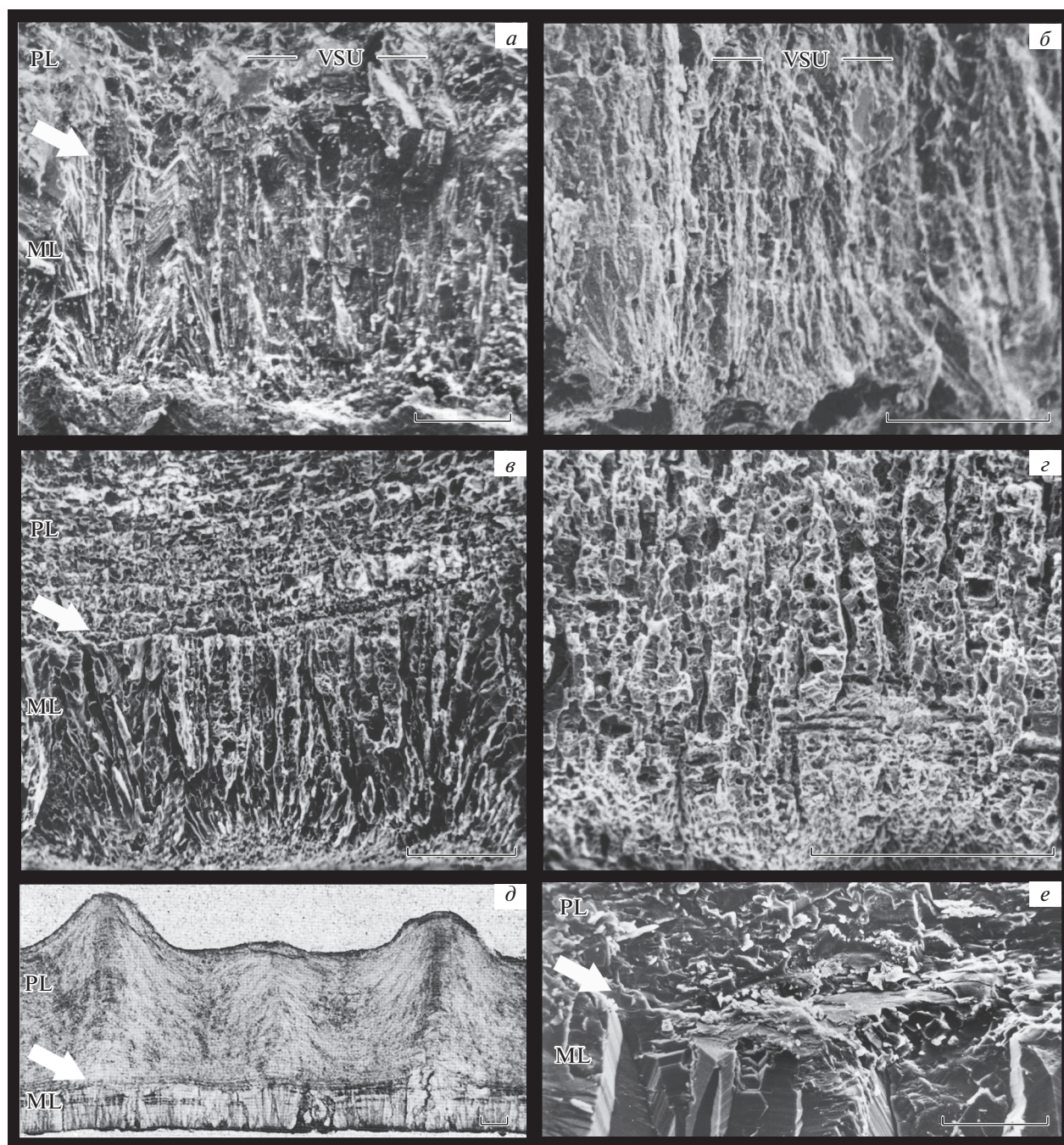


Рис. 2. Строение скорлупы яиц на поперечных сечениях (СЭМ) в зоне перехода от ML к PL (д – шлиф, световой микроскоп): а, в, д – *Macroolithus* spp. из верхнего мела Казахстана; б, г – *Protoceratopsidovum* spp. из верхнего мела Монголии; е – эму *Dromaius novaehollandiae* (Latham, 1790), современный; а, б, е – фактура скола без травления; в, г – мягкое травление кислотой пришлифовки скола. Резкое изменение в микро- и ультраструктуре ВСМ хорошо видно на а, в, д, е, (белые стрелки), но отсутствует на б, г; в первом случае узкие субрадиальные элементы (“клинья”) в ML резко обрываются на границе слоев; во втором случае беспрепятственно проходят через условную границу между слоями, продолжаясь в виде таких же узких вертикальных “призм”. Масштабная шкала – 100 мкм.

не столь очевидно, как в кладках элонгатоолитид. В других гнездах призматоолитид яйца бывают слегка рассредоточены и определенно не соприкасаются краями. По реконструкции Сабата (Sabath, 1991; Mikhailov et al., 1994), яйца находились

хотя бы наполовину (или полностью) внутри удерживающего их плотного матрикса (песок, почва и т.д.), хотя, возможно, и были прикрыты сверху растительным материалом. Вопреки многим спекулятивным сценариям, никаких данных

о характере поведения родителей у таких гнезд нет⁵. Поверхность скорлупы гладкая (нет скульптированности). Для оовида *Protoceratopsidovum fluxuosum* Mikhailov, 1994 описан струйчатый орнамент из очень длинных и плохо выраженных в рельефе ребер (без бугорков), хорошо отличимый от такового элонгатоолитид (полюсы яйца *P. fluxuosum* всегда без скульптуры; Михайлов, 1994а).

Структура скорлупы. В скорлупе два макрослоя обозначены не четко (ML и PL): макрокристаллы роста (VSUs) в первом “слое” в основном состоят из узких, но мощных “клиньев” (wedges), каждый из которых непосредственно переходит в продолжающую его рост призму второго “слоя” (призмы такие же узкие и многочисленные, их границы резко обозначены в шлифах и на сколах, от чего и происходят термин “angustiprismatic morphotype” и название Prismooolithidae). На уровне ультрамикроструктуры между клиньями и призмами не выявляется ни резкой границы, ни вообще какого-либо изменения в тонкой организации ВСМ (рис. 2, б, з) — это указывает на то, что не было перерыва в минерализации, не было изменения в модуле активности секретизирующего эпителия; эпителий не секретировал сложный по трехмерной структуре органический матрикс, ответственный за SqU⁶. В целом, “птичья структура” скорлупы проявляется только на макроуровне (т.е. в общем визуальном эффекте условной двуслойности); птичьей микроразнональности ВСМ нет; в частности, в PL не выявляется явных признаков SqU (см. подробнее ниже).

Таксономия. В одном из яиц Prismooolithus из Монтаны найдены остатки эмбриона, которые были ошибочно отнесены к гипсилофодону *Orodromeus makelai* Horner et Weishampel, 1988, однако впоследствии переопределены как *Troodon formosus* Leidy, 1856 (Horner, Weishampel, 1996; Varricchio et al., 2002). С тех пор все яйца призматолитид из Америки, Европы и Азии трактуются исключительно как яйца троодонтид. Яйца трех видов рода *Protoceratopsidovum* из Монгольской Гоби были ранее соотнесены с протоцератопсидами (Михайлов, 1994а) на основе тафономии находок гнезд и скелетов (подробнее см. ниже).

⁵ Аналогов такому строению гнезд среди птиц также нет. В гнездах-инкубаторах сорных кур (*Megapodiidae*) яйца целиком погружены в плотный матрикс (почва с растительной трухой) или же в теплый песок у подножья вулканов и на морских побережьях. Сорные куры не насиживают яйца, но у двух австралийских видов самцы постоянно регулируют уровень тепла, выделяемый гнездом-инкубатором (Elliott, 1994). Несколько самок несут яйца (по одному в несколько дней, в одно и то же гнездо или в один и тот же участок песка) в разное время, поэтому никакой структуры кладки, т.е. упорядоченного расположения яиц в гнезде, нет.

⁶ Определить уровень, где заканчиваются клинья и начинаются призмы, в скорлупе яиц Prismooolithidae невозможно, поэтому точное определение соотношения ML и PL в этой скорлупе лишено смысла.

ОБСУЖДЕНИЕ

Иллюзия филогенетического единства парасемейства Prismooolithidae и самого образа филогении в “кладограммах яиц”. Находка первого гнезда овирапторида *Citipati* в Монголии (см. выше) послужила основой для априорного убеждения, что структура ВСМ скорлупы и морфология яиц, свойственные *Elongatoolithidae* — специфическая синапоморфия овирапторид. Аналогичным образом, после переопределения остатков эмбриона в одном из яиц Prismooolithus из Монтаны все яйца с призматической макроструктурой скорлупы стали трактоваться как яйца троодонтид. Поскольку китайские Prismooolithus из Внутренней Монголии и монгольские *Protoceratopsidovum*, скорее всего, представляют собой один таксон (см. выше), такая широкая трактовка “яиц троодона” автоматическим образом распространилась и на вторые.

Казалось бы, в подтверждение такой широкой трактовки недавно в Укхаа-Толгод был найден череп и скелет нового таксона троодонтид в ассоциации с фрагментами скорлупы, определенной как *Protoceratopsidovum* (Pei et al., 2017). Эта пока единичная в Азии прямая ассоциация скорлупы Prismooolithidae с троодонтидами противоречит другой закономерности: топографически и тафономически находки гнезд, яиц и скорлупы *Protoceratopsidovum* (=Prismooolithus) коррелируют в Гоби с массовыми захоронениями протоцератопсовых динозавров, а стратиграфически — с отложениями джадохтской и барунгойотской свит (сантон—кампан; Mikhailov, 1995, 2000). Из отложений нэмегетинской свиты (маастрихт) не известны ни яйца и скорлупа *Protoceratopsidovum* (Михайлов, 1994а; Mikhailov, 1995), ни остатки протоцератопсид (Алифанов, 2008).

Таким образом, ситуация с таксономической привязкой яиц Prismooolithidae может быть истолкована как неопределенная (двойственная) вообще, и в пределах Центральной Азии, в частности. Даже если принять, что все яйца Prismooolithus и *Protoceratopsidovum* из Монголии и Китая откладывали троодоны (которые, в таком случае, должны были быть самыми обычными динозаврами в сантон—кампанское время в Монголии, гнездившимися группами у воды), то массовая ассоциация этих яиц в Гоби со скелетами протоцератопсид (а не с костными остатками троодонтид и вообще теропод) должна получить какое-то ясное палеоэкологическое объяснение (пока его не было сделано). Также необходимо объяснить, какие яйца откладывали на территории Гоби бывшие столь обычными там (по костному материалу) в сантон—кампанское время протоцератопсовые динозавры⁷.

⁷ Давно существующая версия, что рогатые динозавры могли быть живородящими, представляется очень слабой в контексте трудностей редукции скорлуповой оболочки яйца в филумах, где она уже появилась до этого (ни одного случая среди птиц, крокодилов и черепах; гадрозавры же откладывали яйца с твердой скорлупой, т.е. скорлуповая оболочка достоверно появилась в филуме орнитисхий).

На фоне этой неопределенности удивляет та легкость, с которой делаются широкие экстраполяции одной—двух привязок (эмбрионов с яйцами) без учета той самой, доказанной на птицах, распространенности гомоплазий как в структуре ВСМ скорлупы, так и в морфологии яиц (см. Введение)⁸. В результате делаются поспешные “сенсационные” выводы, которые формируют неоправданные ожидания в отношении многих других образцов, в том числе на основе их положения в “кладограммах яиц”. К примеру, в последнем обстоятельном кладистическом анализе признаков скорлупы “первое яйцо динозавров из Сибири” было определено — именно по положению яйца на кладограмме (!) — как яйцо троодона (Skutschas et al., 2019). Между тем, по структуре ВСМ это, скорее всего, яйцо птицы. Эта ошибка связана не с неточностью в опознании признаков (вывод о наличии SqU в образце был сделан, по-видимому, правильно), а с предубеждением, что яйцо троодона непременно должно обладать особыми птичьими признаками.

Предубеждение, повлиявшее на отнесение обсуждаемого выше яйца к троодонам, но не к птицам, сформировалось на не критичном отношении к матричной “кладограмме яиц”, которая наследуется из статьи в статью, и в которую подставляются новые образцы, получающие их таксономическую интерпретацию по своему положению в этой кладограмме. Авторы таких кладограмм нередко мало знакомы с признаками скорлупы, уровнями организации ВСМ и самой сутью биоминерализации (формирование биоминералов в тканях живых организмов; по существу, морфогенез любого ВСМ, разбираемый на нано-, ультра-, и микроуровне). Начиная с первых детальных кладограмм яиц теропод, во всякой скорлупе Prismaticoolithidae видится так называемая слабо выраженная чешуйчатая ультраструктура “ill-defined SqU” (этот вопрос будет разобран ниже), которая без объяснений уподобляется SqU в скорлупе яиц птиц. При этом в новых образцах тонкая структура скорлупы и наличие давно выявленных формативных корреляций в слоистости ВСМ зачастую вообще не анализируется⁹. Опознается лишь формальная “призматичность” (на уровне макроструктуры), что поз-

воляет относить яйца к Prismaticoolithidae. Между тем, сама “призматичность” скорлупы может повторяться у многих зауропсид в силу того, что VSUs представляют собой макрокристаллы, всегда растущие “снизу вверх” и, в данном случае, в большой изначальной плотности.

К примеру, в гнезде динозавра из юры Португалии найдены остатки эмбриона, соотнесенные с аллозавридом *Lourinhanosaurus* (Ribeiro et al., 2014). Скорлупа яиц обнаруживает призматическую макроструктуру, из-за чего яйца на кладограмме яиц оказываются в положении рядом с яйцом троодона. Но в структуре скорлупы троодона постулируется наличие “ill-defined SqU” (Zelenitsky et al., 2002), а на фотографиях скорлупы яиц *Lourinhanosaurus* никаких симптомов SqU нет, как и в большинстве других образцов скорлупы Prismaticoolithidae. К тому же, яйца из гнезда *Lourinhanosaurus* иной формы (овальные, с симметричными полюсами) и уже в силу этого не соответствуют диагнозу рода *Prismaticoolithus*. Многие образцы призматолитид, описанные как таковые на основе скорлупы (изученной в шлифах, в световом микроскопе, где видна лишь макроструктура VSUs), очень возможно, происходят от яиц разной формы и из разных по строению гнезд и никак не отражают прямые родственные связи их таксонов-хозяев.

Призматическая по макроструктуре скорлупа яиц динозавров является одной из самых распространенных в мире (юра и мел трех континентов), она же обнаруживается во многих семействах современных птиц. Трудно предположить, что при такой протяженности во времени данная макроструктура не повторялась в очень разных группах зауропсид. Этого никто и не предполагал, пока скорлупа не стала использоваться для построения “кладограмм яиц”, и пока опознание яйца как *Prismaticoolithus* не стало козырем в аргументации близости таксона-хозяина к троодонтидам, которые, в свою очередь, рассматриваются как сестринская клада к *Avialae*, т.е., к птицам. Последнее же — самая горячая тема в обсуждении филогении динозавров, притягивающая к себе внимание широкой аудитории. Такая мотивация повышенного интереса к скорлупе Prismaticoolithidae достаточно далека, на наш взгляд, от целей объективного, взвешенного обследования ВСМ на всех уровнях его организации.

Опора на такой формальный признак, как призматическая макроструктура, являет собой яркий пример бездумного кодирования признаков, которое не может дать удовлетворительных результатов (Wägele, 2004; Зеленков, 2013). По этому признаку в Prismaticoolithidae должно быть зачислено большинство яиц неогнатических птиц (из разных отрядов), хорошо отличающихся в микро- и ультраструктурной стратификации

⁸ Необходимо заметить, что до переопределения остатков эмбриона из яйца *Prismaticoolithus* в Монтане все образцы яиц и скорлупы этого оосемейства трактовались как яйца гипсилофодонтов, включая и первую кладку яиц призматолитид из Китая (см. Zhao, Li, 1993). Учитывая объективную проблематичность в трактовках скелетов эмбрионов, особенно по фрагментарным остаткам (см. выше), и ту неразбериху, к которой всегда приводит их очередное переописание, практику “широких трактовок” по одной—двум привязкам вряд ли можно рассматривать как позитивное направление в палеоологии.

⁹ Между тем, второе — очень важно в работе с ископаемой скорлупой, где тонкая структура ВСМ в какой-то отдельной части VSU нередко исчезает в результате процессов диагенеза.

скорлупы (Mikhailov, 1997a, 1997b). Нацеленный перевод этой большой “клады яиц” (Prismatoolithidae) в таксономическое пространство продвинутых, близких птицам теропод опирается опять же на единственный образец (“яйцо троодона” из Монтаны). Однако парадокс в том, что если в скорлупе этого яйца действительно есть SqU, то он (образец) не может быть причислен к Prismatoolithidae, где (в массе образцов) в призмах и колонках VSUs нет той тонкой трехмерной организации ВСМ, которая была описана как “squamatic ultrastructure” (Mikhailov, 1991).

Вызывают удивление попытки построить “древо яиц” внутри этой, скорее всего, сборной группы (Prismatoolithidae), опираясь на такой признак, как соотношение толщины ML и PL. В скорлупе яиц птиц ML и PL – это, действительно, различные по тонкой организации ВСМ слои как зоны разной секреторной активности эпителия яйцевода (табл. I), а у призматолитид это только макроструктурные эпифеномены роста VSUs (конус и колонка), в которых нет различия в ультрамикроструктуре. Граница между ними условна, и точно определить ее в каждом образце невозможно. Таким образом, подобное кодирование лишено смысла.

Не меньшее удивление вызывают такие выделяемые клады (см. цитированные выше работы), как “яйца палеогнат” и “яйца неогнат”. Они не менее искусственны, чем клада Prismatoolithidae. Среди неогнат есть, по меньшей мере, четыре отряда (Galliformes, Anseriformes, Coraciiformes, Piciformes), скорлупа яиц которых обнаруживает палеогнатную организацию ВСМ (Mikhailov, 1997a, 1997b), что представляет собой один из ярких примеров параллелизмов в эволюции ВСМ скорлупы яиц птиц, как генеалогической составляющей Theropoda. Нам известна единственная работа, в которой на схеме хоть как-то отражен этот факт (Ribeiro et al., 2014).

Предвзятая трактовка признаков как частное проявление иллюзии “экономного мышления” при кладистических реконструкциях. Как уже было обозначено выше, ошибочность представлений о Prismatoolithidae как реальной кладе и о ее близости птицам (Avialae) восходит к тому моменту, когда в скорлупе “яйца троодона” было постулировано наличие “ill-defined SqU” (Zelenitsky et al., 2002). Именно после этого “особые птичьи признаки” в скорлупе яиц новых описываемых образцов, трактуемых (по макроструктуре) как Prismatoolithidae, увидели как эти же (Zelenitsky, Therrien, 2008; Tanaka et al., 2016; Funston, Curie, 2018), так и многие другие авторы, вообще не касающиеся в своей работе признаков ультрамикроструктуры. Вопреки всем предыдущим заключениям, “ill-defined SqU” была декларирована и в

монгольской скорлупе Protoceratopsidovum, как только таковая была найдена в гнезде с костными остатками троодонтид (Pei et al., 2017).¹⁰

Очевидно, что опознание SqU в скорлупе “яйца троодона” из Монтаны и есть отправная точка в широкой таксономической интерпретации всех Prismatoolithidae как троодонтид и некритическом наделинии этой скорлупы птичьими признаками. Рассмотрим этот вопрос более основательно. На фотографиях скорлупы образца, приведенных в данной работе (Zelenitsky et al., 2002, рис. 2), видны – в составе призм – микрозерна кальцита, которые авторы истолковали как SqU¹¹. Однако очевидно, что авторы (Zelenitsky et al., 2002) испытывали сомнение в такой трактовке, этим можно объяснить использование эпитета “ill-defined”, который остается не объясненным – в плане особенностей генезиса структуры. Между тем, упомянутые зерна кальцита видны лишь на редких участках макро-призм (и, по-видимому, далеко не на всех полученных фотографиях). Любая же характерная для роста макрокристаллов микро- и ультраструктура должна выявляться (по условиям синхронности их роста) на большой протяженности “частокола” VSUs (см. табл. I, фиг. 1–6), но не в редких точечных участках. Это верно и в случае диагенетической перекристаллизации крайних (снизу и сверху) зон, напрямую контактирующих с физической средой после захоронения (напр., табл. II, фиг. 6; см. вклейку). Показанные на фотографиях в этой работе (Zelenitsky et al., 2002) зерна ВСМ с четким ромбоздрическим ограничением (в том числе – в образцах ископаемой скорлупы яиц птиц, взятой для сравнения) являются обычными для кальцита формами. Они могут выплывать – на расколе макрокристалла – из любой микроструктуры биокальцита, не являясь при этом надежными сигналами данной специфичной биоструктуры. Вся фактура раскола скорлупы “яйца троодона” (образцы яиц Prismatoolithus из Альберты, Монтаны, Колорадо) демонстрирует ее

¹⁰ Известно немало нелепых совпадений в плане контактно-го захоронения скорлупы и остатков детенышей заведомо не близких форм. “Яйца троодона” долгое время приписывались гипсилофодонтам, поскольку рядом были найдены скелеты детенышей ородромеуса (см. выше). Череп неоцератопсида был найден в непосредственной близости от кладки яиц черепах (Jackson et al., 2018). Наконец, в одном из гнезд овиратора (с эмбрионом внутри яйца) были найдены два крошечных перинатальных черепа троодонтид (Bever, Norell, 2009). К одному из черепов прилип фрагмент скорлупы яиц (?) овиратора.

¹¹ На самом деле авторы обсуждаемой работы (Zelenitsky et al., 2002) увидели “ill-defined SqU” не в скорлупе яйца с остатками эмбриона троодона из Монтаны, а в похожем по макроструктуре скорлупы яйце из Альберты. В троодон-центрированных “кладограммах яиц” теропод, на-следующих из статьи в статью, этот факт уже, похоже, забыт. Такая изначальная неточность привязок опять же не способствует доверию к трансляции “кладограммы яиц” в схемы генеалогии тероподовых динозавров.

высокую кристалличность (преобладают геометрически правильные линии расщепления ВСМ — характерный “fish-bone pattern” в соседних призмах), при этом не видно никаких признаков изменения ультра-микроструктуры при переходе от высоких клиньев (“wedges”) к продолжающим их призмам (“prisms”), а сам этот переход фиксируется лишь условно. Таким образом, вся тонкая трехмерная организация ВСМ — как она генерируется по мере синхронного роста VSUs — не может быть уподоблена здесь тому, что мы видим в скорлупе яиц птиц (см. табл. I; см. также иллюстративный материал в: Mikhailov, 1997a). Микрозерна кальцита сами по себе не являются признаками SqU, как особого ВСМ¹². Ключевым является т.н. “lacy-pattern” (“чешуйчатость”), образуемый геометрически неправильными системными микротрещинами, изоморфными трехмерной структуре органических “мембран” и “фибрилл” (табл. I; см. определение SqU в Mikhailov, 1991, 1997c).

В настоящее время показано (Athanasidou et al., 2018), что в скорлупе яиц птиц синтез биокальцита контролируется протеинами (в том числе ингибирующим рост макрокристаллов остеопонтином) уже на уровне субглобулярных наночастиц (на всем протяжении роста VSUs как макрокристаллов, т.е. как в PL, так и в ML)¹³. Зона роста макрокристаллов с SqU образует основную часть скорлупы яиц у всех без исключения птиц (Mikhailov, 1997a) и определяет особые физические свойства скорлупы, в частности, повышенную устойчивость ВСМ к статическим и ударным нагрузкам (Tyler, 1969; Athanasidou et al., 2018). Это, в конечном итоге, позволяет птицам значительно сократить общие расходы кальция на одну кладку, как и время пребывания яйца в яйцевыводке (рост макрокристаллов в PL идет быстрее, чем в ML). Следовательно, появление зоны роста со SqU представляет собой отнюдь не формальное событие в структурировании скорлуповой оболочки яйца. Оно существенно меняет баланс физиологических затрат на воспроизводство большой кладки

¹² Особая ультра- и микроструктура биокальцита, трактуемая как эволюционный признак таксона, в конечном счете, представляет собой специфичную трехмерную систему микро- и ультрадефектов в теле макрокристалла, изоморфную трехмерной структуре органического матрикса. При этом макрокристалл остается (кристаллографически) кальцитом, в котором неизбежно будут проявляться при воздействии на него естественные микрофигуры расщепления и травления данного минерала. Их образование является артефактом при изучении биологических признаков ВСМ.

¹³ Инструменты сопряжения в целом гомогенной нанотекстуры “гибридных” по генезису биокристаллов кальцита с той или иной ультра- и микроструктурой ВСМ в разных зонах роста VSU авторами не разбираются, но не вызывает сомнений, что особенности структуры так или иначе контролируются свойствами органического матрикса; даже просто изменением его обилия, т.е. изменением активности секреторного эпителия.

яиц при сохранении той прочности скорлупы, которая необходима для перехода к открытому гнездованию и насиживания яиц родителями. Что касается яиц *Prismatoolithus* (в том числе, в гнезде троодона), то на данный момент нет доказательств, что они вообще испытывали какие-либо подобные нагрузки: эти яйца находились в плотном субстрате в вертикальном положении (см. выше).

Сложности идентификации SqU в ископаемой скорлупе объективны — из-за постепенного разрушения органического матрикса и “залечивания” ультра- и микродефектов кристаллом (см. Mikhailov, 2014). Однако нам кажется очевидным, что решение о “наиболее птичьей” (среди динозавров) структуре скорлупы в “яйце троодона” (и после этого всех *Prismatoolithidae*) было принято авторами именно из-за стремления найти дополнительную опору “правильной” трактовке филогении клады *Paraves*, где троодонтиды рассматриваются как сестринская кладка к птицам. Вероятно, именно поэтому авторы статьи (Zelenitsky et al., 2002), кроме “ill-defined SqU”, отметили еще четыре “птичьих признака” в скорлупе яйца троодона. Все эти четыре признака — либо очевидные плезиоморфии, либо черты, вообще не имеющие биологической спецификации¹⁴. Что касается SqU (это самый весомый “птичий признак” структуры с биологической спецификацией), то никаких следов этой био-ультраструктуры, из-за которой PL в скорлупе яиц птиц издавна назывался губчатым слоем (spongy layer), не выявляется и в других классических вариантах яиц призматололитид — ни в американских *Prismatoolithus* (Hirsch, Quinn, 1990; Hirsch, 1994), ни в монгольских *Protoceratopsidovum* (Михайлов, 1994a; Mikhailov, 1997c), что и учитывалось при обосновании диагноза *Prismatoolithidae* (Mikhailov

¹⁴ Плезиоморфиями являются: контакт основания VSU с волокнами подскорлуповой оболочки яйца, радиальный рост кристаллов с поверхности органического ядра (organic core), наличие “клиньев” (wedges) в общей структуре VSU. Стыковка краями растущих макрокристаллов (VSUs) — вообще не биологический признак (иначе кристаллы расти не могут) — двуслойность в таком понимании можно приписать любой скорлупе яиц, в том числе, черепахам и зауроподам. Среди других “птичьих признаков” нередко перечисляются нескульптированная поверхность скорлупы, горизонтальные линии нарастания ВСМ (accretion lines), плохо различимые границы макрокристаллов роста (VSUs). Первые два признака характерны для большинства зауропсид (и заведомо легко объяснимы конвергентным сходством), третий признак обнаруживается только у части палеогнат и энантиорнисов (см. иллюстрации в: Mikhailov, 1997a). Удивительно и то, сколь часто при анализе кладограммы яиц *Maniraptorora* морфология яиц троодона и овирапторозавров трактуется как “близкая птичьей”, а у последних — вопреки тому, что очевидно для глаз, даже обнаруживают асимметрию полюсов. На самом деле, ни в одной группе современных птиц нет столь удлиненных яиц (по форме они заметно ближе к таковым *Crocodylia*). Не известны такие яйца и из кайнозоя, а также у меловых энантиорнисов.

et al., 1994; Mikhailov, 1997c)¹⁵. Если предположить, что во всех яйцах призматолитид (многие десятки образцов из юры и мела трех континентов) тонкая сетевая структура органического матрикса (основа SqU) была полностью утрачена в процессе диагенеза ВСМ, то остается непонятным, почему она всегда утрачивается именно в этой группе яиц, и почти никогда – в сотнях образцов яиц Elongatoolithidae, в том числе, известных (в Монголии и Китае) из тех же слоев и местонахождений, что и яйца Protoceraspidovum и Prismatoolithus.

Еще одним “птичьим” признаком скорлупы яиц в кладистическом анализе часто принимается так называемая внешняя зона (external zone). Эта зона была описана (Erben, 1970) как тонкий верхний слой вертикальных микрокристаллов (поверх мощной зоны со SqU) в скорлупе яиц курицы и гуся (оба – представители базальной среди неогнатических птиц кледы Galloanseres; Зеленков, 2013). Поскольку скорлупа куриных яиц традиционно является основным объектом изучения формирования яйцевых оболочек, широко распространилось мнение, что такая “внешняя зона” – обязательный признак птичьей скорлупы. На самом деле, такая особая структура (sensu Erben, 1970) выражена только у Galloanseres, Palaeognathae и еще в нескольких семействах неогнат. В подавляющем же числе отрядов неогнатических птиц внешней зоны как особого “высококристаллического” слоя с отличной от SqU ультраструктурой ВСМ нет (Mikhailov, 1997a; табл. II, фиг. 3, 5). В скорлупе яиц, по меньшей мере, некоторых энанциорнисовых птиц (Laevisoolithidae: роды Laevisoolithus и Subtiliolithus) внешней зоны опять же нет (Mikhailov, 1991, 1997c); у других (яйца Gobioolithus с эмбрионами Gobipirus reschetovi Kurochkin et al., 2013) ее присутствие проблематично (табл. II, фиг. 6). В скорлупе яиц овирапторозавров (Elongatoolithidae) внешней

зоны также нет (ни в одном из ее возможных вариантов). В массе образцов изученной скорлупы яиц Prismatoolithidae также не удается обнаружить каких-либо признаков внешней зоны (Hirsch, Quinn, 1990; Михайлов, 1994a; Mikhailov, 1997c; Zelenitsky et al., 2002).¹⁶

В результате описанного выше опознания “птичьих” признаков ультра–микроструктуры скорлупы, такая (“птичья”) трактовка сборной группы Prismatoolithidae в настоящее время широко транслируется как нечто само собой разумеющееся. Трудно не видеть в этом ошибочном или, по крайней мере, очень спорном представлении, некритически транслируемым из статьи в статью, последствий общих проблемных моментов в методологии кладистического анализа и порождаемого этой методологией упрощенного модуса мышления (см. введение).

“Кладограммы яиц” и их трансляция в кладограммы таксонов. Одной из сложившихся за последние 20 лет традиций является построение кладограммы яиц, которую пытаются сопоставить со схемой филогении таксонов, созданной на матрице признаков скелета. Чаще всего эта процедура мотивируется поиском подтверждения уже известной кладограммы в новой выборке признаков¹⁷. Однако самым интересным в этом сопоставлении было бы выявление нестыкровок, что может отражать нелинейность эволюции морфогенеза по разным устойчивым сочетаниям признаков. Ниже мы предлагаем сопоставить обе схемы именно на предмет выявления подобных нестыкровок.

¹⁵ Д. Варричио и Ф. Джексон, изучавшие структуру скорлупы яйца с остатками эмбриона троодона, также отмечали, что они не опознают явные признаки SqU в ВСМ этой скорлупы (Vapricchio, Jackson, 2004). Однако после введения в оборот термина “ill-defined SqU” многие авторы начали видеть “неясные признаки SqU” (а иногда и совсем особую тонкую структуру ВСМ) даже на тех фотографиях, в том числе с тонких шлифов, где в силу малого разрешения опознать какую-либо трехмерную микро- и ультраструктуру не представляется возможным. В дополнение к этому, любые пятна и “дырочки” субмикронной величины сразу же стали трактовать как везикулы (vesicles) и, опять же, как свидетельство наличия SqU. На самом деле, везикулы у птиц – многочисленны в зоне со SqU “пузырьки” (табл. I, фиг. 4) – являются сферическими пленками, т.е., элементами единой сети органического матрикса, прикрепленными к его “мембранам” (Simons, 1971; Pooley, 1979). Если разрушены и исчезли сами “мембраны” (нет признаков SqU), то тем более будут разрушены и сверхтонкие органические пленки (везикулы). Единичные же дырочки, как артефакты структуры и диагенеза, могут возникать по самым разным причинам.

¹⁶ Подозрение на присутствие внешней зоны было обозначено только в одном образце Prismatoolithus – в “яйце троодона” из Монтаны (Jackson et al., 2010). Авторы использовали эпифлуоресцентную микроскопию и обнаружили повышенное содержание органического вещества в самых внешних наслоениях ВСМ скорлупы. Однако повышенное содержание органического вещества может быть вызвано разными причинами. Так или иначе, эта зона не проявляет тех четких структурных признаков (хорошо выявляемых в СЭМ, в том числе, на контрасте со SqU), которую Х. Эрбен обозначил как “external zone” в скорлупе яиц Galloanseres, и которая также характерна для скорлупы яиц палеогнат (табл. II, фиг. 1).

¹⁷ В отдельных случаях обе кладограммы смешиваются. К примеру, в наиболее детальных кладограммах яиц теропод, используемых в последние годы (все они, видимо, идут от кладограммы в: Tanaka et al., 2011), “яйцо Maiasaura” оказывается крайней кладой именно в силу внешнего положения гадрозавров по отношению к зауриксиям (по структуре скорлупы и способу инкубации это яйцо займет совсем другое положение в схеме), а положение “яйца теризинозавров” определяется (вопреки месту этой группы в системе Theropoda) сходством его скорлупы со скорлупой базальных теропод (“яйцо Torvosaurus”). Какой эволюционный смысл несет такая эклектичная по построению “кладограмма яиц”, не очень понятно.

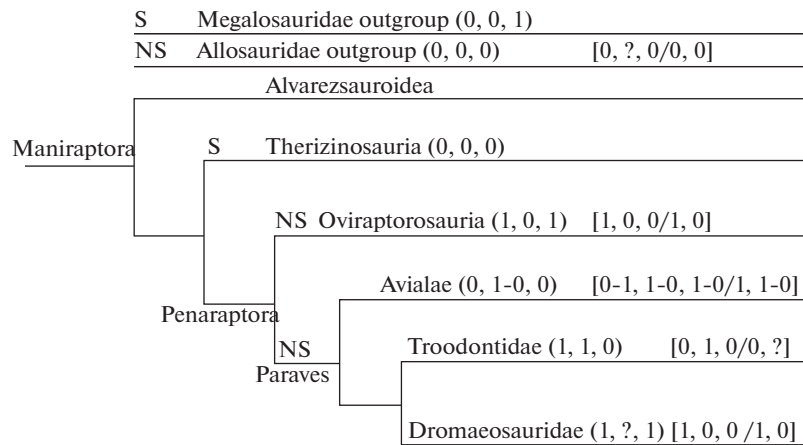


Рис. 3. Филогения клады Maniraptora (Theropoda; по Brusatte et al., 2014) с проставленными нами модальностями признаков яиц и скорлупы; обозначения: S и NS – сферулитовая и не-сферулитовая организация VSU; цифры в круглых скобках – модальности признаков морфологии яиц (слева направо): яйца не удлиненные (0) или резко удлиненные (1), асимметрия полюсов резко выражена (1) или же не выражена (0), поверхность скорлупы особым образом скульптирована (1) или не скульптирована (0); цифры в квадратных скобках – “формула” структуры скорлупы (косые линии разделяют две размерные группы признаков): макро–микроструктура ВСМ (слева направо): в PL границы VSUs резко выражены (0) или не выражены (1), в ML клинья доминируют (1) или слабо развиты (0), EZ выявляется (1) или не выявляется (0) по особой форме (shaping) колонок/призм на последней стадии роста VSUs; ультра–микроструктура ВСМ: SqU определено есть (1; выражен резкий переход в структуре ВСМ от ML к PL) или же ее нет (0; переход не выражен), EZ выявляется (1) или не выявляется (0) на уровне тонкой организации ВСМ.

На рис. 3 показана общепринятая на данный момент кладограмма, отражающая филогению теропод¹⁸. Цифрами на ней проставлены состояния признаков структуры скорлупы и морфологии яиц, которые не входили в матрицу признаков, на которой она основана. Не вдаваясь в специфику этих состояний, мы можем назвать очевидные для нас некоторые результаты сопоставления. Если принимаем, что троодонтиды – ближайшая к птицам группа теропод, то отсутствие у них SqU нарушает “правильность” сопряжения двух кладограмм. Иными словами, “неправильность” в сопряжении порождает диссонанс в восприятии кладограммы яиц, как отражения филогении таксонов.

Этот диссонанс усугубляется тем фактом, что в скорлупе яиц овирапторозавров (*Elongatoolithidae*), которые по кладограмме теропод удалены от *Avialae* сильнее, чем троодонтиды, наличие “птичьих признаков” в структуре ВСМ скорлупы не вызывает сомнений (реальная двухслойность и наличие SqU во

втором слое, причем идентичные тому, что выявляется у бескилевых птиц; см. рис. 2, в). “Неправильность” кладограммы яиц принимает почти гротескные формы, если троодонтиды и дромееозавриды действительно являются сестринскими группами внутри единой клады *Deinonychosauria* (наиболее близкой к *Avialae*), поскольку в “яйце дейнонихуса” (дромееозавриды) скорлупа отчетливо сходна с таковой более удаленных от птиц овирапторозавров.¹⁹ Получается, что эти две сестринские группы обнаруживают весьма разный уровень сходства с птицами в признаках ВСМ скорлупы (и, возможно, в строении гнезд), причем именно у троодонтид ультраструктура оказывается в наименьшей степени птичьей.

Еще более “не птичья” скорлупа выявляется у третьей особой клады манирапторов – теризинозаврид. Их скорлупа уже мало чем отличается по структуре ВСМ от таковой зауропод²⁰. Искать в ней пти-

¹⁸ Эта схема условно принимается здесь как истинная. В то же время, ссылка на “общепринятость” имеет значимость только в том смысловом контексте понимания эволюции (как суммы закономерностей трансформации биологической организации во времени), который явно или неявно обслуживает методику кладицистической таксономии. В любом случае, нас здесь не интересует конкретная филогения теропод, а только психология работы с признаковым пространством и мотивация сопряжения “кладограммы яиц” с кладограммой таксонов.

¹⁹ Часть яйца со сходной с овирапторами (типичной для *Elongatoolithidae*) структурой скорлупы была найдена в близком контакте с тазовыми костями взрослого *Deinonychus* (Grellet-Tinner, Makovicky, 2006). Сами авторы уже в названии статьи говорят только о возможном яйце дромееозаврид, однако во всех последующих кладограммах этот образец трактуется как “яйцо дейнонихуса” уже без каких-либо оговорок.

²⁰ Эмбрионы на поздней стадии развития были найдены в кладке яиц *Dendroolithus* из верхнего мела Китая. Иногда эти яйца относят с *Ductilolithus*, но это не меняет ситуацию по существу: оба указанных рода близки по генезису ВСМ, по форме яиц и условиям их инкубации к *Faveolithidae* (с большой вероятностью – особая азиатская группа зауропод, см. Михайлов, 1994б; Mikhailov, 1997с), которые, в свою очередь, близки по генезису VSUs к *Megalolithidae* (строго сопоставлены с титанозаврами; Chiappe et al., 2001). Эмбрионы были отпрепарированы и по консенсусу многих экспертов соотнесены с теризинозаврами (Cohen et al., 1995; Manning et al., 2000); даже подчеркивалось их особое сходство с китайскими формами *Neimongisaurus* и *Eliansaurus* (Kundrát et al., 2008). Принципиально такая же, т.е. зауроподовая по структуре, скорлупа у мегалозаврид (*Torvosaurus*, базальные тероподы; Araújo et al., 2013). В то же время, у аллозаврид (*Lowranchosaurus*; Ribeiro et al., 2014) скорлупа выражено призматической макроструктуры, т.е. как в “яйце троодона” (*Prismatolithus*).

чи признаки бессмысленно, что дискредитирует уверенность в том, что все прогрессивные тероподы (клада Maniraptora) должны обладать хотя бы базовой “прогрессивно-птичьей” структурой скорлупы. “Птичья” организация ВСМ, действительно, возникла не только уже в ходе эволюции теропод, но и, по-видимому, в процессе эволюции класы Maniraptora. При этом достоверно она проявляет себя только у птиц (Enantiornithes, Palaeognathae и Neognathae) и у овирапторозавров (Oviraptoridae и Caenagnathidae). Если схема филогении класы Paraves, показанная на рис. 3, верна, то признание параллельного появления “птичьих признаков” ВСМ скорлупы внутри этой класы должно рассматриваться как ведущая презумпция. Это заключение не имеет логической альтернативы.

* * *

Автор выражает благодарность коллегам М. Морено-Азанза (M. Moreno-Azanza, Universidade Nova de Lisboa, Caparica) и Д. Варричио (D.J. Varricchio, Montana State University) за разъяснения истории деталей находок яиц с эмбрионами и их таксономической интерпретации. Автор благодарен Д. Барте (D. Barta, California State University) и П.П. Скучасу (С.-Петербургский государственный ун-т) за возможность ознакомления с фотографиями шлифов скорлупы яиц овирапторида Citipati и “первого яйца динозавра” из Сибири. Автор глубоко признателен М.А. Шишкину и А.П. Расницыну за серьезный разбор рукописи и конструктивные замечания по логике изложения и аргументации ряда положений изначального текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.Р.* Миниатюрный рогатый динозавр *Gobiceratops minutus* gen. et sp. nov. (Bagaceratopidae, Neoceratopsia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 49–60.
- Зеленков Н.В.* Система птиц (Aves: Neornithes) в начале XX века // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2013. Прил. № 2. С. 174–190.
- Михайлов К.Е.* Яйца тероподовых и протоцератопсовых динозавров из меловых отложений Монголии и Казахстана // Палеонтол. журн. 1994а. № 2. С. 81–96.
- Михайлов К.Е.* Яйца зауроподовых и орнитоподовых динозавров из меловых отложений Монголии // Палеонтол. журн. 1994б. № 3. С. 114–127.
- Михайлов К.Е.* Классификация признаков или иерархия таксонов? // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 3. С. 107–112.
- Шишкин М.А.* О происхождении пионерской фауны амфибий раннего мезозоя // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. 1. М: ПИН РАН, 2018. С. 176–185.
- Araújo R., Castanhinha R., Martins R.M.S. et al.* Filling the gaps of dinosaur eggshell phylogeny: Late Jurassic theropod clutch with embryos from Portugal // Sci. Rep. 2013. V. 3. № 1924. P. 1–8.
- Athanasiadou D., Jiang W., Goldbaum D. et al.* Nanostructure, osteopontin, and mechanical properties of calcitic avian eggshell // Sci. Advances. 2018. V. 4. № 3. P. 1–13.
- Bever G.S., Norell M.A.* The perinate skull of *Byronosaurus* (Troodontidae) with observations on the cranial ontogeny of paravian theropods // Amer. Mus. Novit. 2009. № 3657. P. 1–51.
- Brusatte S.L., Lloyd G.T., Wang S.C., Norell M.A.* Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition // Curr. Biol. 2014. V. 24. № 20. P. 2386–2392.
- Carpenter K.* Eggs, nests, and baby dinosaurs: a look at dinosaur reproduction. Bloomington: Indiana Univ. Press, 1999. 336 p.
- Carpenter K., Alf K.* Global distribution of dinosaur eggs, nests and babies // Dinosaur eggs and babies / Eds. Carpenter K., Hirsch K.E., Horner J.R. Cambridge: Camb. Univ. Press, 1994. P. 15–30.
- Chiappe L.M., Salgado L., Coria R.* Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs // Science. 2001. № 293. P. 2444–2446.
- Clark J.M., Norell M.A., Chiappe L.* An oviraptorid skeleton from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest // Amer. Mus. Novit. 1999. № 3265. P. 1–51.
- Cohen S., Cruickshank A.R.I., Joysey K.A. et al.* The dinosaur egg and embryo project. Exhibition guide. Leicester: Rock Art, 1995. 16 p.
- Elliott A.* Family Megapodiidae (Megapods) // Handbook of the birds of the world / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. Barcelona: Lynx Eds, 1994. V. 2. P. 278–319.
- Erben H.K.* Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien // Biomineralisation. 1970. Bd 1. S. 1–66.
- Funston G.F., Currie P.J.* The first record of dinosaur eggshell from the Horseshoe Canyon Formation (Maastrichtian) of Alberta, Canada // Can. J. Earth Sci. 2018. V. 55. P. 436–441.
- Garcia G., Feist M., Cabot A. et al.* New Prismaoolithus oospecies and other Upper Cretaceous dinosaur eggs from the Villeveyrac Meze Basin (Hérault, France) // Bull. Soc. Géol. France. 2000. V. 171. P. 283–289.
- Grellet-Tinner G., Chiappe L.M., Bottjer D., Norell M.* Paleobiology of dinosaur eggs and nesting behaviors // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2006. V. 232. P. 294–321.
- Grellet-Tinner G., Makovicky P.* A possible egg of the *Deinonychus antirrhopus*: phylogenetic and biological implications // Can. J. Earth Sci. 2006. V. 43. P. 705–719.
- Hirsch K.F.* Upper Jurassic eggshells from the Western Interior of North America // Dinosaur eggs and babies / Eds. Carpenter K., Hirsch K.E., Horner J.R. Cambridge: Camb. Univ. Press. 1994. P. 137–150.
- Hirsch K.F., Quinn B.* Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine formation of Montana // J. Vertebr. Paleontol. 1990. V. 10. P. 491–511.
- Horner J.R., Weishampel D.B.* Correction to: A comparative embryological study of two ornithischian dinosaurs // Nature. 1996. V. 383. P. 103.
- Jackson F.D., Horner J.R., Varricchio D.J.* A study of a Troodon egg containing embryonic remains using epifluorescence microscopy and other techniques // Cret. Res. 2010. V. 31. P. 255–262.
- Jackson F.D., Zheng W., Imai T. et al.* Fossil eggs associated with a neoceratopsian (*Mosaiceratops azumai*) from the

- Upper Cretaceous Xiaguan Formation, Henan Province, China // *Cret. Res.* 2018. V. 91. P. 457–467.
- Jin X., Azuma Y., Jackson F.D., Varricchio D.J.* Giant eggs from the Tiantai basin // *Can. J. Earth Sci.* 2007. V. 44. P. 81–88.
- Kim B.S., Huh M., Moon K.H., Jang S.J.* Excavation and preparation of theropod nest from Aphae-do in Jeollanam-do province, South Korea // *J. Geol. Soc. Korea.* 2011. V. 47. № 2. P. 205–211.
- Kundrát M., Cruickshank A.R., Manning T.W., Nudds J.* Embryos of therizinosauroid theropods from the Upper Cretaceous of China: diagnosis and analysis of ossification patterns // *Acta Zool.* 2008. V. 89. P. 231–251.
- Kurochkin E.N., Chatterjee S., Mikhailov K.E.* An embryonic enantiornithine bird and associated eggs from the Cretaceous of Mongolia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 11. P. 1252–1269.
- Lopez-Martinez N., Vicens E.* A new peculiar dinosaur egg, *Sankofa pyrenaica* oogen. nov. oosp. nov. from the Upper Cretaceous coastal deposits of the Aren Formation, south-central Pyrenees, Lleida, Catalonia, Spain // *Palaeontology.* 2012. V. 55. P. 325–339.
- Manning T.W., Joysey K.A., Cruickshank A.R.I.* In ovo tooth replacement in a therizinosauroid dinosaur // *First Intern. Symp. Dinosaur Eggs and Babies, Spain. Ext. Abstr. Isona i Conca Dellà: Impremta Prov. de la Diputació Lleida,* 2000. P. 129–134.
- Mikhailov K.E.* Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates // *Acta Palaeontol. Pol.* 1991. V. 36. P. 193–238.
- Mikhailov K.E.* Systematic, faunistic and stratigraphic diversity of Cretaceous eggs in Mongolia: comparison with China // *6th Symp. Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota / Eds. Sun A., Wang Y.* Beijing: China Ocean Press, 1995. P. 165–168.
- Mikhailov K.E.* Avian egg-shells: an atlas of scanning electron micrographs // *Brit. Ornithol. Club Occ. Publ.* 1997a. № 3. P. 1–88.
- Mikhailov K.E.* Bird taxonomy based on egg-shell structure // *Bull. Brit. Ornithol. Club.* 1997b. V. 117. № 2. P. 149–150.
- Mikhailov K.E.* Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification // *Spec. Pap. Palaeontol.* № 56. L.: Palaeontol. Assoc., 1997c. P. 1–80.
- Mikhailov K.E.* Eggs and eggshells of dinosaurs and birds from the Cretaceous of Mongolia // *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M., Shishkin M.A., Unwin D., Kurochkin E.N.* Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2000. P. 560–572.
- Mikhailov K.E.* Eggshell structure, parataxonomy and phylogenetic analysis: some notes on articles published from 2002 to 2011 // *Histor. Biol.* 2014. V. 26. P. 144–154.
- Mikhailov K.E., Sabath K., Kurzanov S.M.* Eggs and nests from the Cretaceous of Mongolia // *Dinosaur eggs and babies / Eds. Carpenter K., Hirsch K.E., Horner J.R.* Cambridge: Cambr. Univ. Press. 1994. P. 88–115.
- Norell M.A., Balanoff A.M., Barta D.E., Erickson G.M.* A second specimen of *Citipati osmolskae* associated with a nest of eggs from Ukhaa Tolgod, Omnogov Aimag, Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2018. № 3899. P. 1–44.
- Norell M.A., Clark J.M., Chiappe L.M.* An embryonic oviraptorid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2001. № 3325. P. 1–17.
- Norell M.A., Clark J.M., Dashzeveg D. et al.* A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs // *Science.* 1994. V. 266. P. 779–782.
- Pei R., Norell M.A., Barta D.E. et al.* Osteology of a new Late Cretaceous troodontid specimen from Ukhaa Tolgod, Omnogovi Aimag, Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2017. № 3889. P. 1–47.
- Pooley M.* Ultrastructural relationships of mineral and organic matter in avian eggshells // *Scanning Electron Microscopy.* 1979. V. 2. P. 475–482.
- Ribeiro V., Mateus O., Holwerda F. et al.* Two new theropod egg sites from the Late Jurassic Lourinhã Formation, Portugal // *Histor. Biol.* 2014. V. 26. № 2. P. 206–217.
- Sabath K.* Upper Cretaceous amniotic eggs from the Gobi Desert // *Acta Palaeontol. Pol.* 1991. V. 36. P. 151–192.
- Sato T., Cheng Y., Wu X. et al.* A pair of shelled eggs inside a female dinosaur // *Science.* 2005. V. 308. P. 375.
- Simons P.C.M.* Ultrastructure of the hen eggshell and its physiological interpretation. Wageningen: Center for agricultural publ. and document, 1971. Rep. 758. 90 p.
- Skutschas P.P., Markova V.D., Boitsova E.A. et al.* The first dinosaur egg from the Lower Cretaceous of Western Siberia, Russia // *Histor. Biol.* 2019. V. 31. P. 836–844.
- Tanaka K., Lu J., Kobayashi J. et al.* Description and phylogenetic position of dinosaur eggshells from the Luanchuan area of western Henan Province, China // *Acta Geol. Sin.* 2011. V. 85. P. 66–74.
- Tanaka K., Zelenitsky D.K., Saegusa H. et al.* Dinosaur eggshell assemblage from Japan reveals unknown diversity of small theropods // *Cret. Res.* 2016. V. 57. P. 350–363.
- Tyler C.* Avian eggshells: their structure and characteristics // *Intern. Rev. General Exper. Zool.* 1969. V. 4. P. 81–130.
- Varricchio D.J., Horner J.R., Jackson F.D.* Embryos and eggs for the Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus* // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. P. 564–576.
- Varricchio D.J., Jackson F.D.* Cladistic analysis of eggshell characters: a phylogenetic assessment of prismatic dinosaur eggs from the Cretaceous Two Medicine Formation of Montana // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. P. 931–937.
- Varricchio D.J., Jackson F., Borkowski J., Horner J.R.* Nest and egg clutches of the dinosaur *Troodon formosus* and the evolution of avian reproductive traits // *Nature.* 1997. V. 385. P. 247–250.
- Vianey-Liaud M., Crochet J.-M.* Dinosaur eggshells from the Late Cretaceous of Languedoc (Southern France) // *Rev. Paleobiol.* 1993. № 7. P. 237–249.
- Vila B., Selles A.G., Beetschen J.C.* The controversial Les Labadous eggshells: a new and peculiar dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) ootype from the Upper Cretaceous of Europe // *Cret. Res.* 2017. V. 72. P. 117–123.
- Wägele J.W.* Hennig's phylogenetic systematics brought up to date // *Milestones in systematics / Eds. Williams D.M., Forey P.L.* Washington: CRC Press, 2004. P. 101–125.
- Wang Q., Li Y.-G., Zhu X.-F. et al.* New ootype prismatic toolithids from the Late Cretaceous, Laiyang Basin and its significance // *Vertebr. Palasiat.* 2018. V. 56. P. 264–272.
- Zelenitsky D.K., Modesto S.P., Currie P.J.* Bird-like characteristics of troodontid theropod eggshell // *Cret. Res.* 2002. V. 23. P. 297–305.
- Zelenitsky D.K., Therrien F.* Phylogenetic analysis of reproductive traits of maniraptoran theropods and its implications for parataxonomy // *Palaeontology.* 2008. V. 51. P. 807–816.
- Zhao Z.-K., Li R.* First record of Late Cretaceous hypsilophodontid eggs from Bayan Manduhu, Inner Mongolia // *Vertebr. Palasiat.* 1993. V. 31. P. 77–84.

Объяснение к таблице I

Тонкая структура ВСМ в скорлупе яиц орнитоидного типа – поперечные сколы скорлупы современных и вымерших в историческое время птиц, СЭМ (обозначения – см. текст).

Фиг. 1, 2. Ультра-микроструктурная зональность скорлупы: 1 – *Tinamus* sp. (палеогнаты), 2 – *Puffinus puffinus* (неогнаты); изменение структуры от ML к PL отчетливое, граница резкая; внутри PL переход от зоны со SqU к EZ не одинаковый, тонкая структура ВСМ в EZ также разная (см. табл. II); масштабная шкала – 50 мкм.

Фиг. 3–6. Ультраструктура ВСМ в основной зоне PL – со SqU: 3 – *Dinornis* sp.; 4 – *Polyborus plancus* Miller, 1777; 5 – *Aeryornis* sp.; 6 – *Struthio camelus* L., 1758 (3, 4 – без травления; 5 – мягкое травление кислотой, 6 – мягкое травление горячим раствором щелочи); SqU выявляется как тонкий узор “кружевных” ультра-дефектов (lacu pattern) в теле макрокристаллов кальцита (3 – более грубый и без явной везикулярности у палеогнат, 4 – более тонкий, с обильной везикулярностью у многих неогнат); контуры “чешуйчатых единиц” (обведены пунктиром) лишь условно замкнуты; само их выделение в структуре ВСМ также условно; ромбоэдрически ограненные блоки условных “единиц” SqU могут проявляться в любом участке VSU (вплоть до выщепления в виде отдельных зерен) и не характеризуют специфику ВСМ, а только кальцит как таковой; видны вытравленные органические “мембраны” (белые стрелки) – выжатые кристаллом уплотнения матрикса, слагающие 3D-сеть ультра-дефектов в теле макрокристаллов биокальцита (VSUs) в PL (5); вытравлены (6) условные “единицы” SqU (органические “мембраны” разрушены); кое-где травление едва обозначило субглобулярную наноструктуру ВСМ (см. в: Athanasiadou et al., 2018). Масштабная шкала – 10 мкм.

Объяснение к таблице II

Тонкая структура ВСМ в скорлупе яиц орнитоидного типа – поперечные сколы скорлупы, СЭМ; 1–5 – современные птицы; 6 – меловые птицы, Монголия (обозначения – см. текст).

Фиг. 1, 3, 5. Ультра-микроструктура в верхней части PL: 1 – *Apteryx australis* Shaw, 1813; 3 – *Falco peregrinus* Tunstall, 1771; 5 – *Phaethon rubricauda* Boddaert, 1783 (тонкие черные стрелки маркируют поверхность скорлупы); у палеогнат (1) граница между зонами резкая (не условная) на уровне ультраструктуры (исчезает SqU, из-за чего апикальные части призм, рг, выглядят как дискретные и монолитные блоки, визуально образующие особый тонкий слой скорлупы); у части неогнат (3) в ультраструктуре ВСМ граница не выражена – SqU проходит в блоки EZ (лишь несколько уплотняется), и апикальные части растущих призм обозначаются только как макро-единицы; у другой части неогнат (5) EZ не обозначена ни на одном из размерных уровней: эффект особых макроблоков (две призмы слева, рг) в этом случае – эпифеномен неровной фактуры раскола; правее их две призмы одной VSU достигают поверхности скорлупы без каких-либо изменений как в ультра-, так и в их макроструктуре. Масштабная шкала – 10 мкм.

Фиг. 2. Сложная ультра-микроструктура одного конуса, или сосочка (ML) у палеогнат *Dromaius novaehollandiae* (Latham, 1790) (ср. с сосочками в скорлупе яиц динозавров на рис. 2, а–г): виден вторичный сферит (белая стрелка) из игольчатых кристаллитов и над ним – грубо сложенные и более “кристаллизованные” клинья (черная стрелка) с правильной ультра-слоистостью; в клиньях (где нет SqU) могут быть единичные везикулы. Масштабная шкала – 100 мкм.

Фиг. 4. Ультра-наноструктура одного из клиньев сосочка скорлупы *Struthio camelus* L., 1758 после травления горячим раствором щелочи; клин (“wedge”) распадается на таблички (белые стрелки; табличчатая структура sensu Erben, 1970); таблички, по-видимому, разрушаются до субглобулярных наноблоков (см. в: Athanasiadou et al., 2018). Масштабная шкала – 10 мкм.

Фиг. 6. Поперечный скол скорлупы яиц поздне меловых энанциорнисовых птиц (яйца *Gobioolithus minor* Mikhailov, 1996), где ВСМ претерпел диагенетические изменения вследствие сильного воздействия воды со стороны поверхности яйца (верх фотографии); видны вторичный сферит и клинья сосочка (две белых стрелки), хорошо “отпрепарированные” растворами в ходе диагенеза, а также SqU (черная стрелка) в нижней “зоне” PL; верхние две трети PL явно перекристаллизованы (резко обозначились границы призм (рг) внутри колонки VSU; видны как бы две градации изменения тонкой структуры ВСМ; белые интервала слева); говорить о наличии EZ как особом слое в структуре скорлупы в таком случае преждевременно (это может быть эпифеномен раскола в разной степени измененной ультра-микроструктуры ВСМ, ср. с 1, 3, 5). Масштабная шкала – 10 мкм.

The Conservative Nature of the Biomineral Structures as a Challenge for the Cladistic Method of Phylogeny Reconstruction (Exemplified on Two Groups of Dinosaur Eggs)

K. E. Mikhailov

Analysis of the results of the involvement of the characteristics of the eggshell structure and the morphology of eggs in the cladistic analysis of the phylogeny of dinosaurs (primarily of theropods) showed subjectivity in assessing the state of the characters when constructing the matrix. As it is demonstrated in one particular example (the comparison of two groups of elongated dinosaur eggs—oofamilies *Elongatoolithidae* and *Prismatoolithidae*), the state of consciousness which is tuned to a particular preset result (e.g. to confirm the special image of theropod genealogy as a most true one) leads to a biased evaluation of the modality of studied characters, e.g. biased vision of “bird traits” (in the structure of the eggshells, eggs, nests), where they are not present for certain. It is shown that in reality the presence of these characters cannot be demonstrated on the material under study. It is noted that a non-critical attitude to the matrix leads to the loss of important biological information, including that on the regularities of morphogenesis evolution.

Keywords: cladistic analysis, homoplasies, conservatism of biominerals’ structure, eggshell structure, eggs of dinosaurs, theropods, *Elongatoolithidae*, *Prismatoolithidae*

