

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



ЗЕЛЕНКОВ Никита Владимирович

ЭВОЛЮЦИЯ КУРООБРАЗНЫХ И ГУСЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ
(AVES, GALLOANSERES) ЕВРАЗИИ В КАЙНОЗОЕ

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Обзор представлений о разнообразии, филогении и эволюции Galliformes и Anseriformes	15
Глава 2. Основные местонахождения ископаемых Galloanseres Северной Евразии	56
Глава 3. Индивидуальная изменчивость посткраниального скелета Galloanseres на примере речных уток (<i>Anas s.l.</i>)	81
Глава 4. Филогенетические взаимоотношения внутри Galloanseres	97
4-1. Общие замечания.....	97
4-2. Филогения Galliformes.....	98
4-3. Филогения Anseriformes.....	111
Глава 5. Систематическая часть	117
5-1. Отряд Galliformes.....	118
5-2. Отряд Anseriformes.....	265
Глава 6. Эволюция курообразных	413
6-1. Вопросы происхождения и древнейшие этапы эволюции.....	413
8-2. Морфология и систематическое положение <i>Palaeortyx</i> – предполагаемых древнейших Phasianidae.....	419
8-3. Происхождение и ранняя эволюция Phasianidae.....	431
8-4. Фауны курообразных Евразии во время миоценового климатического оптимума (ранний - средний миоцен)	434
8-5. Становление современных фаунистических сообществ Phasianidae Евразии (поздний миоцен – плейстоцен).....	437
Глава 7. Адаптации челюстного аппарата Presbyornithidae и ранняя эволюция пищевых специализаций гусеобразных	442
7-1. Вводные замечания.....	442

7-2. Основные структурные адаптации челюстного аппарата современных уток к фильтрационному питанию	444
7-3. Анализ адаптаций челюстного аппарата <i>Presbyornis</i>	452
7-4. Фильтрационное питание у <i>Presbyornis</i>	454
7-5. Пищевая экология <i>Presbyornis</i> и ранняя эволюция гусеобразных.....	455
Глава 8. Происхождение Anatidae и эволюция фаун утиных Евразии в кайнозое.....	461
8-1. Происхождение и причины эволюционного успеха утиных.....	461
8-2. Специализации к нырянию у ранних гусеобразных.....	465
8-3. Становление кроновой группы Anatidae (олигоцен-ранний миоцен).....	469
8-4. Утиные миоценового климатического оптимума (ранний-средний миоцен)....	471
8-5. Фауны современного типа (поздний миоцен – современность).....	474
8-6. Эволюция сообществ нырковых уток в миоцене Евразии.....	481
Заключение.....	483
Список литературы.....	485
Приложения.....	522
Приложение 1. Список таксонов Galloanseres в изученных кайнозойских местонахождениях Евразии.....	522
Приложение 2. Расшифровка промеров, использованных для изучения изменчивости.....	526
Приложение 3. Показатели изменчивости в скелете речных уток (<i>Anas s.l.</i>)	527
Приложение 4. Материалы для филогенетического анализа Galliformes.....	542
Приложение 5. Материалы для филогенетического анализа Anseriformes.....	551

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Курообразные (отряд Galliformes) и гусеобразные, или пластинчатоклювые (отряд Anseriformes) – близкородственные группы, объединяемые в надотряд или парвкласс Galloanseres – одну из двух крупных систематических группировок новонебных птиц (Neognathae; см. Bravo et al., 2021). В современной фауне насчитывается около 163 видов гусеобразных и примерно 293 вида курообразных (Dickinson, Renssen, 2013), которые населяют все континенты, за исключением Антарктиды. Современные Galloanseres экологически разнородны: гусеобразные – это в основном водоплавающие (за исключением паламедей), в то время как курообразные – наземные и преимущественно лесные (иногда древесные) птицы. В парвкласс Galloanseres также обычно включают, по меньшей мере, два вымерших и экологически отличных отряда: Gastornithiformes, объединяющих два семейства гигантских нелетающих птиц (Gastornithidae из палеогена Северного Полушария и Dromornithidae из палеогена-неогена Австралии), и Vegaviiformes – позднемеловых ныряющих птиц Южного Полушария, экоморфологически сходных с современными гагарами (Worthy et al., 2017). Иногда в Galloanseres также помещают и так называемых «ложнозубых» птиц (Pelagornithidae) – крупных морских парильщиков, отчасти конвергентно сходных с альбатросами и характеризовавшихся наличием заостренных зубовидных выростов на челюстях (Bourdon, 2005). Эта хорошо представленная в палеонтологической летописи группа просуществовала почти весь кайнозой и вымерла в раннем плейстоцене, но ее родственные связи (и даже отнесение к продвинутым новонебным птицам Neognathae) остаются не вполне ясными (Mayr, 2011, 2017; Benito et al., 2022).

Дистинктивная и взаимодополняющая экология современных представителей Galloanseres делает этих птиц в совокупности емкими индикаторами экологических обстановок, удобными для изучения как современных, так и древних экосистем. Гусеобразные в своем распространении тесно связаны с околородными местообитаниями и населяют практически все их разнообразие: от берегов морей (в том числе арктических) до горных и пустынных рек и озер. Однако наиболее многочисленны и разнообразны гусеобразные все же во внутриконтинентальных мезотрофных и эвтрофных водоемах. Некоторые представители отряда (например, гуси) – обитатели травянистых или тундровых биомов, и могут значительную часть года проводить в местообитаниях, непосредственно не связанных с водно-болотными угодьями. Курообразные, напротив – наземные или древесные птицы, сумевшие адаптироваться практически ко всем известным континентальным биотопам – от дождевых тропических лесов (где их разнообразие наибольшее) до каменистых высокогорий. Одна из групп курообразных (тетеревиные) – ярчайшие представители бореальных фаун высоких широт Голарктики, в высокой степени

приспособленные к выживанию в регионах со сплошным снежным покровом в зимнее время (Потапов, 1985). Таким образом, гусеобразные и курообразные птицы в совокупности характеризуют самые разнообразных континентальные (а иногда и прибрежные морские) сообщества позвоночных, и в связи с их репрезентативным таксономическим разнообразием (более 450 современных видов) могут считаться весьма показательными представителями фаунистических сообществ позвоночных и экосистем в целом.

Anseriformes и Galliformes необычайно хорошо (можно сказать, «исключительно» в сравнении с остальными группами птиц) представлены в палеонтологической летописи. В целом ископаемые остатки птиц очень редки по сравнению с другими группам позвоночных – чаще всего это объясняется легкостью и тонкостенностью птичьих костей, но немаловажное значение также имеет и тот факт, что легкие трупы птиц подолгу плавают на поверхности воды (а зачастую именно с водными потоками связано формирование тафоценозов), в то время как другие позвоночные более тяжелые и быстро тонут, благодаря чему оказываются погребенными (Курочкин, 1971б, 1979). В связи с этим роль птиц в разработке представлений об эволюции биоты мезо-кайнозоя традиционно оставалась очень невелика – несмотря на те очевидные преимущества, что могли бы дать данным исследованиям особенности биологии птиц: в частности, их способность к быстрому расселению и преодолению значительных географических преград. Однако это ограничение, налагаемое редкостью ископаемых находок птиц, во многом снимается, если принять во внимание довольно богатую палеонтологическую летопись Anseriformes и отчасти Galliformes. Повышенная вероятность фоссилизации гусеобразных, несомненно, связана с их околководным образом жизни и, следовательно, концентрацией их костных остатков в условиях тех или иных водоемов – в связи с этим неудивительно, что Anseriformes зачастую составляют значительную часть известного разнообразия в ископаемых авифаунах (например, Курочкин, 1985; Worthy et al., 2007). Кроме того, относительная толстостенность длинных костей водоплавающих и особенно ныряющих птиц (и в частности, гусеобразных) повышает их прочность и таким образом способствует их повышенной сохранности. Представители Galliformes встречаются в ископаемом состоянии реже гусеобразных, но все же заметно чаще, чем другие группы наземных птиц – это может быть связано с относительной робустью и прочностью их костей конечностей, отражающих два основных параллельных направления адаптаций группы – ко взрывному полету и к активной наземной локомоции.

Благодаря вышесказанному научные коллекции по всему миру располагают значительным числом ископаемых (от раннего палеогена до четвертичного времени) остатков гусеобразных и курообразных птиц, история изучения которых берет начало со второй половины XIX столетия и связана с именем выдающегося французского

эволюциониста Альфонса Мильн-Эдвардса, описавшего десятки ископаемых таксонов, преимущественно с территории Франции, многие из которых до сих пор считаются валидными (Milne-Edwards, 1869-1871). В результате работ последующих исследователей оказался накоплен значительный пласт данных по ископаемому разнообразию евроазиатских Anseriformes и Galliformes – были описаны десятки новых видов и родов палеогеновых и неогеновых представителей отрядов, рассмотрены вопросы систематики и филогении ископаемых таксонов, их эволюции и взаимосвязей с современными группами. Лучше всего изучена эволюция группы в палеогене – раннем неогене Западной Европы (см. Mourer-Chauviré, 1992; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Mayr, 2009, 2017, 2022), в то время как данные по восточным регионам Евразии остаются во многом отрывочными, а многие описанные находки требуют ревизии.

Данная работа представляет собой попытку переосмыслить и дополнить имеющиеся представления по ископаемому разнообразию и эволюции курообразных и гусеобразных Восточной и отчасти Центральной Европы, а также Азии, включив данные по этим регионам в общий контекст эволюции Galloanseres в кайнозое. Представленные результаты позволяют на новом уровне или же впервые охарактеризовать фаунистические сообщества гусеобразных и курообразных птиц ряда хронологических этапов отдельных регионов и Евразии в целом. Обобщенное рассмотрение этих данных с учетом вновь разработанных представлений о филогении групп впервые позволяет прояснить картину эволюции гусеобразных и курообразных птиц на территории Евразии в кайнозое и реконструировать основные этапы становления современных фаунистических сообществ.

Цель работы – реконструкция эволюционной истории курообразных и гусеобразных птиц умеренного пояса Евразии в кайнозое с выявлением этапов формирования современных фаунистических сообществ. Для выполнения данной цели были поставлены следующие **основные задачи**:

- определение таксономического разнообразия ископаемых представителей курообразных и гусеобразных птиц в фаунах отдельных эпох кайнозоя указанного региона на основании систематической ревизии ранее описанных материалов и таксонов, а также изучения новых материалов (с описанием, при необходимости, новых форм);
- определение параметров временного и географического распространения отдельных таксонов;
- реконструкция филогенетического положения ключевых ископаемых представителей курообразных и гусеобразных птиц;
- оценка размаха индивидуальной изменчивости у избранных современных представителей;
- морфофункциональный анализ важнейших адаптаций.

Научная новизна. Работа представляет собой первое исследование, обобщающее данные по таксономическому разнообразию и эволюции крупной группы птиц (в данном случае, курообразных и гусеобразных; клада Galloanseres) в обширном регионе Евразии на протяжении всего кайнозоя и с включением большого числа новых палеонтологических материалов. Впервые детально изучены и описаны таксономические комплексы Galloanseres из раннего миоцена Северной Азии (фауна из местонахождения Тагай в Прибайкалье), среднего миоцена Центральной Азии (фауна из местонахождения Шарга в Монголии), ряда местонахождений позднего миоцена – плейстоцена Восточной Европы и Азии (Причерноморье, Казахстан, Западная и Восточная Сибирь, Таджикистан). Изучены отдельные новые находки представителей Galloanseres из ряда местонахождений Европейской части России, Китая и Узбекистана, откуда ранее остатки птиц не описывались. Всего установлено 25 новых родов и 35 новых видов. Ревизованы таксономический статус и систематическое положение 40 ископаемых таксонов, описанных предшествующими исследователями: в том числе, с территории Франции, Германии, Венгрии, Польши, Казахстана, Монголии и Китая. В результате систематического обобщения приведенных выше данных впервые реконструированы детали геохронологического и географического распространения ряда таксонов и фаунистических ассоциаций курообразных и гусеобразных; впервые проанализирована эволюция и динамика фаун Galloanseres в Евразии с раннего эоцена по поздний плейстоцен. Сконструирована новая таксон-признаковая матрица курообразных птиц по остеологическим данным, впервые показавшая разрешающую способность, на общем уровне сопоставимую с молекулярно-генетическими данными. Впервые реконструировано филогенетическое положение ряда ключевых ископаемых форм Galloanseres; установлена принадлежность ископаемого семейства Paraortygidae к кроновой радиации Galliformes. Впервые детально изучены размах и вариативность индивидуальной изменчивости птиц на примере речных уток; установлено наличие устойчивых и изменчивых остеологических параметров и элементов посткраниального скелета. Впервые проведен морфофункциональный анализ устройства челюстного аппарата древнейших гусеобразных Presbyornithidae; установлены их основные трофические адаптации, показано отсутствие характерных для утиных адаптаций к высокочастотному фильтрационному питанию мелкими частицами, что предполагалось ранее; разработана концепция эволюции утиных на основе базового морфологического типа пресбиорнитид.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты проливают свет на кайнозойскую эволюцию одной из разнообразных, широко распространённых и экономически наиболее значимых (с учетом одомашненных форм) групп современных птиц, а также показывают истоки формирования современных

фаунистических ассоциаций Galliformes и Anseriformes. Эти результаты вносят вклад в изучение кайнозойской эволюции сообществ наземных позвоночных животных и биоты Евразии в целом. Разработка детальной систематики ископаемых Galloanseres, значительно лучше других птиц представленных в палеонтологической летописи, позволит использовать данные по курообразным и гусеобразным в биостратиграфических и биохронологических исследованиях: птицы (в первую очередь, гусеобразные), как мобильные животные, способные к очень быстрому расселению, преодолению значительных географических преград и зачастую имеющие обширные ареалы, имеют большой потенциал для межрегиональных геологических корреляций. Также благодаря способности к полету птицы могут избегать изменяющихся условий окружающей среды, вследствие чего они представляются достаточно надежными индикаторами ландшафтно-природных обстановок и часто используются для реконструкции параметров палеосреды (например, в археологии). Данные по ископаемым Galloanseres также имеют значение для изучения истории птичьих миграций в геологическом прошлом – в частности, таксономически богатые ассоциации гусей в позднем миоцене Монголии интерпретируются как сформировавшиеся в возможных местах зимовок этих птиц.

Материал и методы. Материалом для настоящей работы послужили ископаемые костные остатки курообразных и гусеобразных птиц с территории Евразии. Временные границы исследования определяются, с одной стороны, появлением представителей этих групп в палеонтологической летописи (конец мела – палеоцен), а с другой – плейстоценом (преимущественно, ранним и средним), когда формирование современного таксономического разнообразия в обеих группах птиц уже было в целом завершено (Зеленков, 2013б, 2014, 2019б). Для среднего и позднего плейстоцена приведено описание только ископаемых видов или находок, важных с палеобиогеографической точки зрения. Географические границы исследуемого региона в значительной степени обусловлены принципиальной доступностью имеющегося палеонтологического материала (так, дочетвертичные остатки птиц практически не известны из арктической и бореальной зон), и в целом изученный регион можно сопоставить с южной половиной современного умеренного и отчасти субтропического географических поясов Евразии.

Фундаментом работы послужило изучение новых материалов или ревизия ранее описанных находок Anseriformes и Galliformes из Восточной (Северо-Западное Причерноморье, Балканы, Северный Кавказ) и отчасти Центральной (Венгрия) Европы, а также из Внутренней Азии (в первую очередь, Казахстан, Южная Сибирь, Монголия). Разнообразие и эволюция птиц на этих территориях в дочетвертичное время оставались изученными значительно слабее, чем таковые для Западной Европы (Франция, западная и южная Германия). Тем не менее, таксономическое разнообразие Galloanseres с территории

Франции и Германии, ископаемые авифауны которой изучаются с середины XIX столетия, было также оценено в этой работе и при необходимости критически ревизовано; результаты этой ревизии даны ниже в систематическом разделе. Таким образом, все приведенные в данной работе заключения общего характера, касающиеся эволюции Anseriformes и Galliformes, затрагивают территорию всего современного умеренного пояса Евразии с учетом представленности обсуждаемых групп птиц в палеонтологической летописи. Материалы по птицам более южного субтропического пояса менее репрезентативны, однако все же имеются данные по Испании, Италии, Греции, Турции, северной Индии и Пакистану, а также отчасти Юго-Восточному Китаю. Хоть и весьма отрывочные, материалы с этих территорий дополняют картину эволюции фаун, формирующуюся при исследовании более северных местонахождений. К сожалению, материалы по дочетвертичным птицам тропического и субэкваториального поясов, для которых на сегодняшний день характерно наибольшее таксономическое разнообразие птиц, практически отсутствуют – известны всего несколько местонахождений с единичными представителями Galloanseres (например, на Аравийском полуострове и в Таиланде). Несколько большее значение для понимания истории фаун Евразии и их внешних связей имеют значительно более репрезентативные материалы по ископаемым гусеобразным и курообразным с других континентов и регионов (Африки, Северной и Южной Америки, а также Новой Зеландии).

В этой работе были непосредственно изучены материалы по ископаемым Anseriformes и Galliformes, хранящиеся в отечественных коллекциях Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (далее ПИН; Москва) и Зоологического института РАН (далее ЗИН; Санкт-Петербург), а также в ряде зарубежных учреждений: Национальный научно-природоведческий музей НАН (далее ННПМ; Киев, Украина), Институт систематики и эволюции животных (далее ISEZ; Краков, Польша), Геологический институт (далее MAFI; Будапешт, Венгрия), Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии (далее IVPP; Пекин, Китай), Национальный музей естественной истории (далее USNM; Вашингтон, США), Американский музей естественной истории (далее AMNH; Нью-Йорк, США), Музей естественной истории им. Бернадро Ривадавиа в Буэнос-Айресе (Аргентина), музей Ла-Платы (Аргентина), Музей естественной истории Барселоны (Испания), Национальный музей естественной истории (далее MNHN; Париж, Франция), Университет Лиона (далее UL и FSL; Франция), Университет Монпелье (далее USTL; Франция), Музей естественной истории (далее SMNS; Штутгарт, Германия), Музей естественной истории (Берлин, Германия), Зенкенбергский музей (Франкфурт-на-Майне, Германия), Палеонтологическая коллекция Мюнхена (далее BSP; Германия), а также Музей естественной истории Вены (Австрия). Для сравнительно-морфологического анализа использовались остеологические коллекции современных птиц ПИН РАН, ЗИН РАН, лаборатории исторической экологии

Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, ННПМ, USNM, AMNH, MNHN, UL, Зенкенбергского музея, SMNS, Музея естественной истории им. Бернадро Ривадавиа в Буэнос-Айресе, а также Музея естественной истории в Барселоне. Автор принимал непосредственное участие в палеонтологических работах и сборе ископаемых материалов на местонахождениях Тагай в Прибайкалье (2014, 2016, 2018, 2021 гг), Чоно-Хариах 1 и 2, Хиргис-Нур 2 и Шарга в Монголии (2010 г.).

Использовался традиционный в палеонтологических исследованиях сравнительно-морфологический метод с поправкой на филогенетическое положение ископаемых групп и индивидуальную изменчивость (глава 3). Для реконструкции иерархии родственных связей использовался метод стандартизованного компьютерного филогенетического (кладистического) анализа в программном обеспечении RAUP 4 (глава 4).

Классификация современных и ископаемых Anseriformes и Galliformes, применяемая в настоящей работе, основана на принципах традиционной «линнеевской» систематической иерархии в рамках правил зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004). В основу разработанной системы положены представления (как полученные предшествующими исследователями, так и оригинальные; см. ниже) о филогенетических взаимоотношениях между отдельными представителями изучаемых групп птиц: таким образом, применяемая в этой работе система филогенетична, т.е. построена на принципе иерархической классификации последовательных монофилетических групп (иначе «клад»; т.е. групп, включающих всех предполагаемых потомков одного предка – от отряда к роду). Топология родственных отношений внутри Anseriformes и Galliformes определяется филогенетическим анализом (см. ниже); положение отдельных таксонов, не включенных в анализ по причине фрагментарности имеющихся материалов, определяется по наличию эволюционно продвинутых (апоморфных) сходств, характеризующих ту или иную монофилетическую группу (кладу), или, при отсутствии таковых, по общему сходству. Очевидные парафилетические группы (т.е. систематические объединения, включающие предковых форм одной филогенетической линии, но исключают хотя бы часть их потомков), в той или иной степени объединенные плезиоморфным¹ сходством, как правило, не используются в этой работе, кроме ряда случаев, когда родственные отношения между изучаемыми формами не вполне ясны (в таких случаях с целью сохранения номенклатурной стабильности оставлены традиционные группировки, в том числе некоторые парафилетические). Кроме того, парафилетические группы в макроэволюционном масштабе могут представлять естественные природные группировки (см. Зеленков, 2012в), поэтому их использование в некоторых случаях представляется оправданным.

¹ унаследованным от предка (не являющимся эволюционно продвинутым)

Широко принятая ныне филогенетическая систематика разделяет членов любой отдельно взятой филогенетической линии на так называемых стволовых («stem») и кроновых («crown») представителей – эта концепция в целом широко применяется в этой работе. Стволовыми называются те таксоны, что дивергировали раньше самого базального из ныне живущих (или вымерших в историческое время) членов группы, а кроновыми – все остальные, более продвинутые представители группы: как современные, так и вымершие (но из вымерших только те, что находятся внутри современной радиации; т.е., которые дивергировали уже после формирования самого базального из современных таксонов). Распознаваемые по морфологии стволовые таксоны, таким образом, маркируют эволюционную стадию, предшествовавшую формированию морфологии современного типа, и поэтому зачастую оказываются удобными примерами для иллюстрации и обсуждения эволюции конкретной группы. В то же время отсутствие однозначного биологического смысла в этой общеупотребительной концепции очевидно и обсуждалось нами ранее (Зеленков, 2015б) – по этой причине в этой работе стволовым таксонам априори не придается отдельный таксономический ранг; так, стволовые представители семейств включаются в современные семейства в качестве базальных родов, а стволовые представители родов – в современные роды в качестве базальных видов, даже если есть понимание, что эти вымершие формы дивергировали раньше, чем ныне живущие члены таксона.

Структура классификации строится в общем по традиционной схеме: от глубоких дивергенций к более недавним. Из двух сестринских групп первой перечисляется та, что характеризуется наименьшей внутренней таксономической структурой и разнообразием (как правило, современным) и/или более плезиоморфной морфологией – такая чаще всего представляет более базальный этап диверсификации обсуждаемой филогенетической линии и может в действительности включать, в том числе, и предков второй (продвинутой) клады (см. замечание выше о парафилетических группах). Плезиоморфность отдельных морфологических черт устанавливается по сходству с еще более глубоко дивергировавшим кладам относительно изучаемой (т.н. «внешним группам»). Принцип строгой дихотомии в применяемой классификации не считается необходимым – используемые таксоны (роды, семейства, надсемейства и проч.) могут включать любое число подчиненных таксонов, что определяется только морфологической общностью последних и их предполагаемой принадлежностью к единому эпизоду в эволюции группы (например, формирование триб в подсемействе фазановых относится к продолжительному эпизоду среднего – позднего миоцена). Таксоны неясного систематического положения в зоологической систематике традиционно даются в конце таксономических списков, однако в этой работе они чаще всего приводятся в начале, поскольку в данном случае речь идет, как правило, о базальных и давно

дивергировавших формах (что особенно справедливо при классификации ископаемых представителей).

В этой работе не ставилась задача привести каталог всех ископаемых находок Galloanseres с указанной территории. Поэтому в систематическом разделе приведены только описанные автором новые и ревизованные в этой работе находки, а также таксоны, значимые для обсуждения эволюции Anseriformes и Galliformes; отдельные виды и роды неясного систематического положения, которые не были изучены и/или ревизованы автором, не упоминаются, или же упомянуты в разделе «состав» в описании таксона высшего ранга.

Таксономия и номенклатура современного разнообразия птиц приведена по Дикинсону и Ремсену (Dickinson, Remsen, 2013) с некоторыми дополнениями. Анатомическая номенклатура в целом следует второму изданию *Nomina Anatomica Avium* (Baumel et al., 1993) с уточнениями и дополнениями (Зиновьев, 2010; Зеленков, 2015a). Номенклатура квадратной кости приводится по Эльжановски и Сидэму (Elzanowski, Stidham, 2010). Русская остеологическая номенклатура приводится по Зеленкову (2015a). Все промеры даны в мм.

Положения, выносимые на защиту:

- значительно расширены знания о таксономическом разнообразии ископаемых курообразных и гусеобразных птиц из кайнозойских отложений Внутренней Азии, Центральной и Восточной Европы; выделено 2 новых подсемейства, 25 новых родов и 35 новых для науки видов; ревизованы таксономический статус и систематическое положение 40 ранее описанных таксонов;
- разработаны новая остеологическая таксон-признаковая матрица и филогенетическая гипотеза для Galliformes, впервые показавшая сопоставимые с молекулярно-генетическими данными топологию и разрешающую способность на надродовом уровне; впервые реконструировано филогенетическое положение ключевых ископаемых представителей курообразных; показана принадлежность ископаемого семейства Paraortygidae к кроновой радиации Galliformes;
- разработана концепция адаптивной эволюции гусеобразных, включающая формирование адаптивного типа современных утиных на основе специализированного челюстного и локомоторного аппаратов ранних гусеобразных Presbyornithidae;
- на примере современных речных уток впервые детально оценен размах индивидуальной изменчивости посткраниального скелета птиц; выявлена ярко выраженная вариативность структурной изменчивости скелета в различных отделах их локомоторного аппарата;
- установлены новые фауны курообразных и гусеобразных, впервые характеризующие отдельные геохронологические этапы эволюции Galloanseres в различных регионах

Евразии; охарактеризована эволюционная смена фаунистических ассоциаций курообразных и гусеобразных в пределах современного умеренного пояса Евразии с раннего эоцена по четвертичный период: в том числе, реконструирована эволюция фаун современного типа.

Апробация работы и публикации. Основные результаты и теоретические положения, изложенные в диссертации, были опубликованы в 76 работах, в том числе – в одной коллективной монографии, одной главе в монографии, 57 статьях (в том числе, 40 – в изданиях из списка ВАК) и 19 тезисных сообщениях по материалам докладов.

Основные результаты были представлены на всероссийских и международных конференциях и совещаниях: конференциях международного общества по изучению палеонтологии и эволюции птиц («SAPE»: Киян, Франция, 2004; Вена, Австрия, 2012; Диаманте, Аргентина, 2016), всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, ПИН РАН: 2004, 2007, 2009, 2012, 2013, 2014, 2015), международных симпозиумах и конференциях по гусеобразным Северной Евразии (Санкт-Петербург, 2005; Элиста: 2011), международной конференции «Палеонтология Центральной Азии» к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (Москва: 2009), всероссийском совещании «200 лет отечественной палеонтологии» (Москва, 2009), Международных орнитологических конференциях Северной Евразии (Оренбург: 2010; Алматы, Казахстан: 2015), всероссийских конференциях с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург: 2011, 2016), международной конференции Европейского общества палеонтологии позвоночных (EAVP; Вилье-сюр-Мер, Франция: 2013; Турин, Италия: 2014; Капарика, Португалия: 2018), международной конференции памяти Е.Н. Курочкина (Звенигород, 2013), международных конференциях по современным проблемам биологической эволюции (Москва: 2014, 2017), сессиях Палеонтологического общества при РАН (ВПО; Санкт-Петербург: 2014, 2015, 2016), четвертом Международном палеонтологическом конгрессе (Мендоса, Аргентина: 2014), международной конференции к 45-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (Москва: 2014), симпозиуме «Яйца и детеныши динозавров» (Капарика, Португалия: 2017), всероссийской конференции и школе молодых ученых памяти Ф.Я. Держинского (Звенигород: 2017); всероссийских совещаниях по изучению четвертичного периода (Иркутск, 2015; Москва, 2017), всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения Г.П. Дементьева (Звенигород: 2018), Международном морфологическом конгрессе (Прага, Чехия: 2019), а также на морфологическом семинаре МГУ, ряде семинаров на кафедре зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова и сектора позвоночных ПИН РАН.

Личный вклад автора составляет около 92 %. Автором поставлена цель и задачи исследования; выполнены сравнительно-морфологический и филогенетический анализ; подготовлено описание таксонов; собраны и проанализированы метрические данные по изменчивости скелетов речных уток; разработаны представленные в работе эволюционные гипотезы и заключения. Автор принимал участие в организации и сборе ископаемых материалов по Galloanseres в местонахождениях неогеновых и четвертичных позвоночных на территории Монголии и России в 2005–2021 гг.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 555 страницах и состоит из введения, восьми глав, заключения, списка литературы из 708 наименований (из них 535 на иностранных языках), 82 рисунков и приложений. Приложения включают список таксонов в изученных местонахождениях, расшифровку промеров и показатели изменчивости речных уток, материалы для филогенетических анализов.

Благодарности. Эта работа не состоялась бы без всесторонней поддержки и научных ориентиров, полученных мною от академических учителей Е.Н. Курочкина и Ф.Я. Держинского. За плодотворные дискуссии, наставления, идеи, вопросы и конструктивную критику на разных этапах выполнения работы я очень благодарен Акад. А.В. Лопатину, Е.К. Сычевской, А.К. Агаджаняну, Е.В. Сыромятниковой, К.Е. Михайлову, А.А. Карху, А.Н. Кузнецову, Н.В. Волковой, В.К. Голубеву, И.А. Вислобоковой (ПИН РАН), Е.А. Коблику, С.В. Волкову (ЗММУ), А.А. Панютиной, А.Б. Савинецкому (ИПЭЭ РАН), А.О. Аверьянову (ЗИН РАН), Н.В. Мартыновичу (Музей Мирового океана), А.С. Тесакову (ГИН РАН), К.Б. Герасимову (МГУ). Особая благодарность А.С. Тесакову, Е.В. Сыромятниковой, П.Д. Фролову, Е.А. Звонку, В.С. Зажигину, М.А. Ербаевой, И.В. Кирилловой, Г.Г. Боескову, А.В. Пантелееву, М.В. Синице, А.А. Бондареву, А.В. Сизову, А.М. Клементьеву, А.К. Агаджаняну, Д.Б. Старцеву, А.В. Бородину, Н.В. Сердюк, С.В. Шнайдер, Е.В. Попову, Д.О. Гимранову и А.В. Лаврову за внимание к ископаемым птицам и передачу на изучение или в коллекции ПИН РАН палеорнитологических материалов. А.Б. Савинецкий и О.А. Крылович (ИПЭЭ РАН), Л.В. Горобец (Киев), З.М. Бохеньски (Краков), С. Морер-Шавире и А. Лушар (Лион), У. Гёлих (Вена), Г. Майр (Франкфурт-на-Майне), Ж. Жоу (Пекин), Р. Аллан (Париж), Л. Макади (Будапешт) и многие другие любезно предоставили мне доступ к коллекциям. З. Боев (София) прислал фотографии ископаемых птиц из Болгарии. Я также бесконечно благодарен родным и близким за безграничную веру в правильность выбранного научного пути и всеобъемлющую поддержку.

ГЛАВА 1

ОБЗОР ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О РАЗНООБРАЗИИ, ФИЛОГЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ GALLIFORMES И ANSERIFORMES

Новонебные птицы из отрядов курообразных (Galliformes) и гусеобразных (Anseriformes) – единственные сохранившиеся до настоящего времени представители древней филогенетической линии Galloanseres, имеющей несомненно еще позднемеловое происхождение (~70–90 млн л.; Claramunt, Cracraft, 2015; Prum et al., 2015; Worthy et al., 2017; Kimball et al., 2019; Kuhl et al., 2021). При этом дивергенция Galliformes и Anseriformes, согласно различным исследованиям, датируется от середины – второй половины позднего мела (Claramunt, Cracraft, 2015; Ксепка, Phillips, 2015; Worthy et al., 2017) до начала палеогена (Prum et al., 2015; Kimball et al., 2019; Kuhl et al., 2021). Раннепалеогеновая датировка, предлагаемая некоторыми исследователями, представляется ошибочной, поскольку несомненные и сильно дивергировавшие представители обоих отрядов известны уже из позднего палеоцена – раннего эоцена (Mayr, 2009, 2017; Zelenkov, 2019a; Tambussi et al., 2019). Таким образом, расхождение отрядов Galliformes и Anseriformes могло быть приурочено к рубежу позднего мела и палеоцена, или, что более вероятно, имело место несколько ранее, в кампанском – маастрихтском веках мелового периода. Древняя (меловая) дивергенция отрядов Galliformes и Anseriformes предполагалась различными исследователями на основании находок в позднемеловых отложениях предполагаемых гусеобразных *Teviornis* и *Vegavis*, а также сходных с курообразными *Palintropus* и *Asteriornis* (Hope, 2002; Kurochkin et al., 2002; Clarke et al., 2005; Mayr, 2009, 2017; Зеленков, Курочкин, 2015; De Pietri et al., 2015; Agnolín et al., 2017; Field et al., 2020). Несмотря на то, что систематическое положение указанных меловых форм остается не вполне ясным (в частности, вызывает сомнения принадлежность *Vegaviidae* к Galloanseres; Mayr et al., 2018; Benito et al., 2022), глубокая временная и морфологическая дивергенция Galliformes и Anseriformes очевидна.

Ниже приведен обзор основных морфо-экологических характеристик отдельных клад Galliformes и Anseriformes, представлений о филогенетической структуре современного и ископаемого разнообразия обоих отрядов, гипотез об их эволюции. Для каждой обсуждаемой группы приводится краткий обзор дочетвертичной палеонтологической летописи с акцентом на древнейшие достоверные находки и их сопоставление с оценками дивергенции соответствующих линий по молекулярным данным (рис. 1-1, 1-2, 1-3).

к продвинутым Phasianidae →

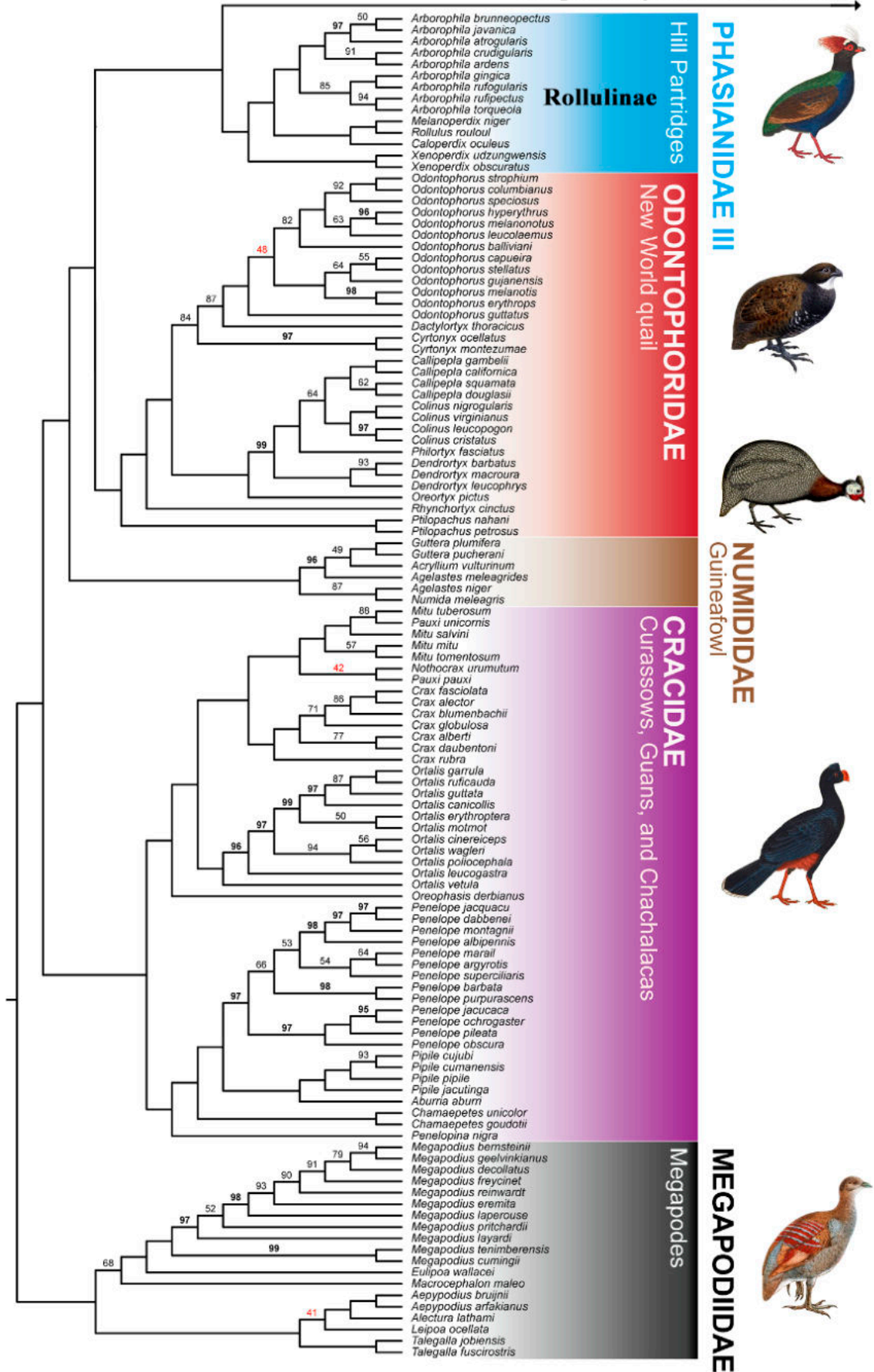


Рис. 1-1. Представления о филогенетических взаимоотношениях современных базальных Galliformes по данным ядерной филогеномики (по: Kimball et al., 2021a, с изменениями).

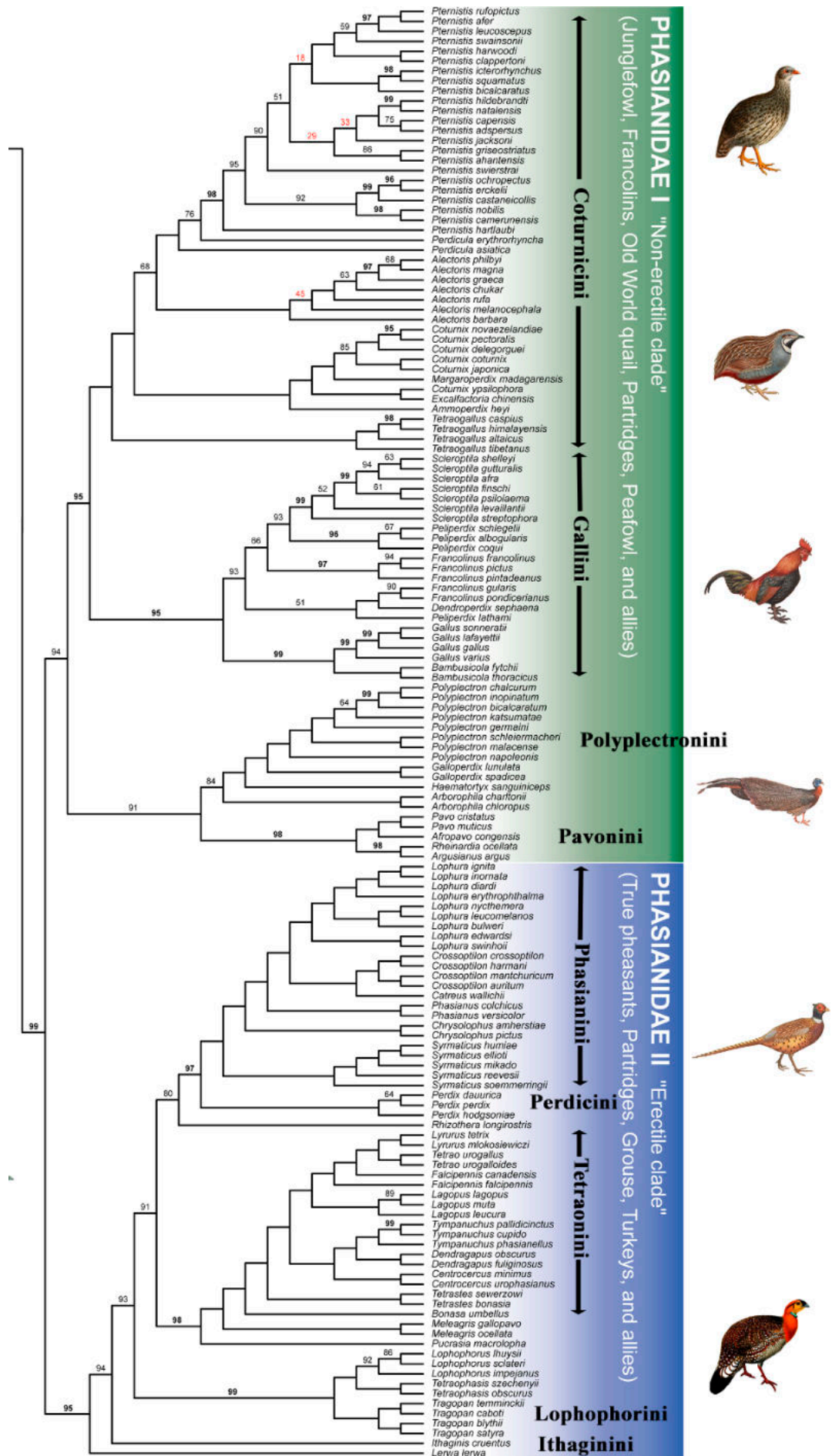


Рис. 1-2. Представления о филогенетических взаимоотношениях современных продвинутых Phasianidae по данным ядерной филогеномики (по: Kimball et al., 2021a, с изменениями).

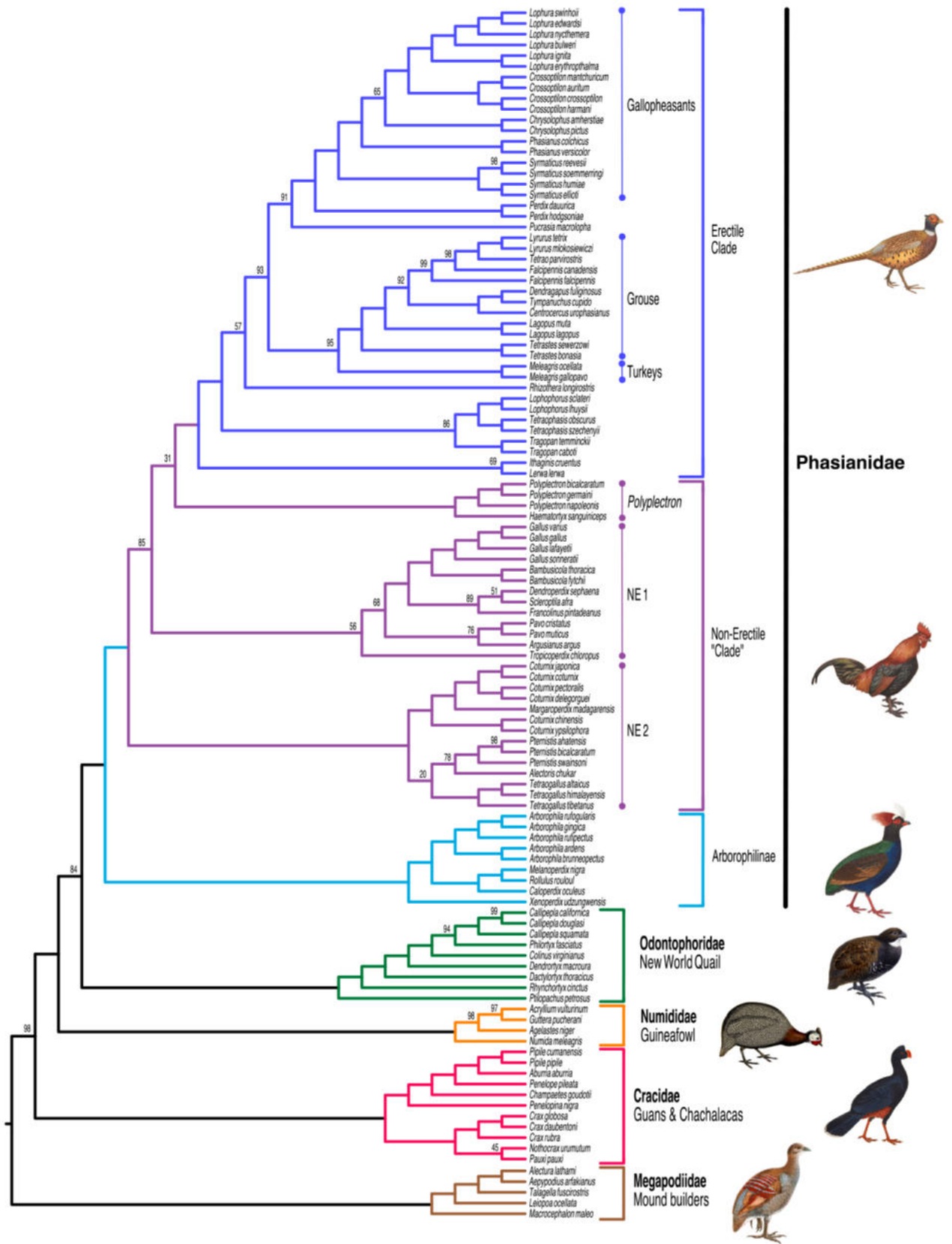


Рис. 1-3. Филогенетическое дерево современных Galliformes по митохондриальным данным (по: Kimball et al., 2021b).

Курообразные обладают в целом более генерализованной морфологией по сравнению с гусеобразными и общим планом строения сходны с представителями некоторых внешних для Galloanseres групп (например, древнебными Tinamidae и Lithornithidae). Все современные и ископаемые представители отряда Galliformes – наземные (иногда древесные) птицы с относительно укороченным крылом (за исключением некоторых представителей) и обычно мощными (но не удлинненными) задними конечностями. Важная локомоторная адаптация курообразных связана со способностью к быстрому (взрывному) субвертикальному взлету (Штегман, 1950; Сыч, 1999), что требует перестройки строения летательного аппарата (см. Карху, 2001) и в целом накладывает ограничения на реализацию длительного устойчивого полета в этой группе птиц (исключения – перепела и некоторые сорные куры, см. ниже). В современной фауне отряд представлен пятью семействами, из которых морфологически наиболее примитивные населяют Южную Америку, Австралию и Африку.

Семейство сорных кур, или большеногов (Megapodiidae), занимающее базальную позицию на филогенетическом дереве современных курообразных (рис. 1-1; Kimball et al., 2021a), включает 7 родов и 21 вид, распространенный в Австралии и на Филиппинах (один вид населяет Никобарские острова, но возможно был завезен туда человеком; Del Hoyo et al., 1994). Это среднего размера или довольно крупные (до 3 кг) наземные всеядные птицы с крупными и очень сильными стопами, небольшой головой и относительно короткими крыльями, обитающие преимущественно в долинных тропических лесах и на их окраинах (только один вид, *Leipoa ocellata*, распространен в сухих лесах и кустарниковых зарослях в южной части Австралии). Представители родов *Megapodius* и *Eulipoa* – одни из немногих курообразных, способные к продолжительному полету и, как следствие – к дисперсии через море, что объясняет их распространение на достаточно удаленных островах. До заселения человеком Океании ареал семейства был шире, а таксономическое разнообразие – заметно богаче; в голоцене вымерло до 15 видов сорных кур (Steadman, 2006). Отсутствие сорных кур на Больших Зондских островах объясняется либо экологическим вытеснением их более продвинутыми Phasianidae (ареалы семейств, действительно, практически комплементарны; Olson, 1980), либо, что более вероятно, прессом плацентарных хищников (Del Hoyo et al., 1994; Steadman, 2006). Одна из наиболее характерных черт биологии Megapodiidae, не встречающаяся у других птиц – инкубация яиц без насиживания, но с использованием внешних источников тепла (солнце, геотермальные источники, гниющая растительность). Птенцы сорных кур развиваются также уникальным образом по так называемому супервыводковому типу – они совершенно самостоятельны, не нуждаются в заботе родителей и уже в первые дни после вылупления способны летать. Зависимость от внешних источников тепла, по-видимому, указывает на тропическое происхождение группы (Del

Noyo et al., 1994). Дивергенция большеногов относительно остальных ныне живущих курообразных оценивается различными авторами поздним мелом – палеоценом (Wang et al., 2017; Chen et al., 2021), палеоценом – ранним эоценом (Claramunt, Cracraft, 2015), серединой эоцена (Prum et al., 2015; Kuhl et al., 2021) или же олигоценом (Worthy et al., 2017), при этом в палеонтологической летописи группа появляется только в позднем олигоцене Австралии, где представлена ископаемым родом *Ngawupodius*, более мелким, чем все современные представители семейства (Boles, Ivison, 1999). Ископаемые виды современных родов известны из четвертичных отложений Австралии и Океании, а в плио-плейстоцене Австралии также обитали очень крупные (возможно, до 10 кг) большеноги из вымершего рода *Progura* (Boles, 2008).

К сорным курам отчасти морфологически близки вымершие в позднем голоцене очень крупные (крупнее индюка) нелетающие *Sylviornithidae*, два вида и рода которых населяли острова Новой Каледонии и архипелага Фиджи (Poplin, Mourer-Chauviré, 1985; Worthy, 2000; Mourer-Chauviré, Valouet, 2005; Worthy et al., 2016). *Sylviornithidae* характеризовались необычным строением черепа (в том числе, массивным сжатым с боков и очень высоким рострумом, орнаментированным костными выростами; наличием подвижного сочленения между рострумом и остальным черепом) и очень робустным шейным отделом позвоночника, что свидетельствует о выраженной специализации этих птиц к силовой обработке пищевых объектов с помощью клюва. По-видимому, сальвиорнитиды вели специализированный ночной образ жизни, что следует из особенностей строения их мозга (Riamon et al., 2022). Филогенетический анализ помещает *Sylviornithidae* в основание современных курообразных базальнее *Megarodiidae*; время их дивергенции оценивается эоценом (Worthy et al., 2016, 2017).

Более продвинутое семейство краксов (*Cracidae*) включает 11 родов и 56 современных видов, населяющих различные лесные биотопы Южной и Центральной Америки (на север до Мексики; на островах Карибского Бассейна отсутствуют). Это средних размеров или довольно крупные (от 0.35 до 4 кг) преимущественно растительноядные птицы с относительно мощным и коротким клювом, маленькой головой, удлиненной шеей, короткими крыльями и длинным хвостом. Краксы ведут наземно-древесный или даже преимущественно древесный образ жизни¹. Дивергенция краксов относительно более продвинутых групп курообразных датируется поздним мелом – палеоценом (Wang et al., 2017; Chen et al., 2021), эоценом (Claramunt, Cracraft, 2015; Prum et al., 2015; Kuhl et al., 2021)

¹ С древесным образом жизни у краксов обычно связывается строение их стопы: у этих птиц первый палец смещен дистально, располагаясь на одном уровне с передними пальцами, как в целом у лесных птиц. Однако такое строение стопы характерно и для наземных сорных кур, что, возможно, объясняется использованием этими птицами стопы для схватывания объектов при строительстве выводковых куч и при рытье. Стволовые курообразные *Gallinuloididae* различаются по этому признаку (см. Mayr, 2006, Weidig, 2010).

или олигоценом – ранним миоценом (Worthy et al., 2017). Последняя (основанная на морфологическом анализе) датировка лучше всего соответствует палеонтологической летописи, в которой несомненные *Cracidae* появляются только в раннем миоцене Северной Америки (Olson, 1985; Mayr, 2017). Все более ранние палеогеновые находки краксов, по-видимому, относятся к вымершим семействам стволовых курообразных (см. ниже), с которыми *Cracidae* сохранили частичное морфологическое сходство (Mayr, 2009; Mayr et al., 2022a). Иногда считается, что преимущественно южное распространение краксов и сорных кур (как наиболее примитивных современных Galliformes) может отражать их викариантное происхождение в результате распада предкового гондванского ареала курообразных в конце мелового периода (Cracraft, 2001), однако это пока не подтверждается палеонтологической летописью. Другая точка зрения предполагает, что предки краксов могли проникнуть в Южную Америку через Берингию/Северную Америку из Азии, где, возможно, и сформировалась кроновая группа Galliformes (Mayr, 2009, 2017).

Филогенетически наиболее продвинутое (Kimball et al., 2021a) курообразное объединяется в надсемейство Phasianioidea (ранее также трактовавшееся как семейство или подотряд Phasiani; см. Sibley, Ahlquist, 1990), включающее в настоящее время три семейства: африканских цесарковых (Numididae), преимущественно североамериканских зубчатоклювых куропаток (Odontophoridae) и фазановых (Phasianidae), в основном приуроченных в своем распространении к Старому Свету. Морфологически (и, в частности, остеологически) представители Phasianioidea очень близки друг другу, при этом они сильно отличаются от большеногов и краксов (Holman, 1964). Однозначная идентификация отдельных групп Phasianioidea (семейств и подсемейств) по изолированным костным остаткам не всегда возможна.

Цесарковые (семейство Numididae) – самые базальные представители Phasianioidea, характеризующиеся в строении скелета плезиоморфным отсутствием межметакарпального отростка капрометакарпуса, надежно отличающего более продвинутое группы курообразных. Это довольно крупные (до 1.8 кг) преимущественно наземные и относительно длинноногие всеядные птицы, 4 рода и 6-8 видов которых населяют разнообразные местообитания (от тропических лесов до аридных открытых пространств) в Африке к югу от Сахары. Дивергенция семейства относительно других Phasianioidea датируется различными исследователями от середины эоцена до олигоцена (Claramunt, Cracraft, 2015; Prum et al., 2015; Wang et al., 2017; Chen et al., 2021; Kuhl et al., 2021) или же серединой миоцена (Worthy et al., 2017). Дочетвертичная палеонтологическая летопись этого семейства очень скудна и ограничивается находками нескольких таксонов, близких к современным, в верхах нижнего – верхнем плиоцене Танзании (Louchart, 2011). *Telecrex grangeri* Wetmore, 1934, известный по неполной бедренной кости из позднего эоцена Монголии, был отнесен к Numididae

(Olson, 1974), однако систематическое положение этой формы не может быть надежно установлено без дополнительных материалов (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2009). Мною было высказано предположение о возможной принадлежности к цесарковым “*Miophasianus*” *medius* из среднего миоцена Западной Европы, но оно пока остается неподтвержденным (см. главу 5-1; Zelenkov, 2017).

Зубчатоклювые, или американские, куропатки (семейство Odontophoridae) – довольно мелкие (весом около 100–450 г) преимущественно наземные, относительно большеголовые, короткокрылые и коротконогие птицы, 35 видов которых в составе 10 родов населяют разнообразные местообитания – от тропических лесов до открытых пространств – в Северной и Южной Америке (при этом они отсутствовали на островах Карибского бассейна до исторического времени; Зеленков, Беличенко, 2022). Общим обликом зубчатоклювые куропатки очень сходны с перепелами Старого Света (триба Coturnicini из семейства Phasianidae; см. ниже), что отражено и в английском названии группы (“new world quails”). Относительно недавно к Odontophoridae был отнесен африканский род *Ptilopachus*, традиционно рассматривавшийся в составе семейства Phasianidae (Crowe et al., 2006; Cohen et al., 2012) – это открытие существенно расширило географию распространения группы. Согласно различным исследованиям, дивергенция Odontophoridae может датироваться поздним эоценом – ранним олигоценом, причем расхождение *Ptilopachus* и американских линий рассматривается как очень древнее эволюционное событие, которое могло иметь место уже вскоре после происхождения семейства – в начале или середине олигоцена (Claramunt, Cracraft, 2015; Hosner et al., 2015; Wang et al., 2017; Chen et al., 2021; Kuhl et al., 2021). С учетом такой давней дивергенции предполагается, что группа проникла в Северную Америку еще в палеогене через мост Туле в Северной Европе (Hosner et al., 2015). Дивергенция современных американских родов датируется уже миоценом: от раннего до позднего (Hosner et al., 2015; Wang et al., 2017; Chen et al., 2021).

Палеонтологическая летопись не помогает установить этапы эволюции зубчатоклювых куропаток. Выраженное остеологическое сходство между Odontophoridae и Coturnicini крайне затрудняет идентификацию возможных древнейших евроазиатских представителей зубчатоклювых куропаток, которые, таким образом, пока остаются не обнаруженными. Сходную морфологию, кроме того, имеют и древнейшие европейские ископаемые фазановые *Palaeortyx*, первоначально описанные именно как представители зубчатоклювых куропаток (Зеленков, 2019a). В связи с этим очень фрагментарные остатки курообразных из позднего эоцена – раннего олигоцена Северной Америки, отнесенные к семейству Odontophoridae только на основании мелкого размера, пока не могут считаться подтвержденными находками палеогеновых зубчатоклювых куропаток (Mayr, 2009; Mayr et al., 2022a). Неогеновая палеонтологическая летопись Odontophoridae довольно фрагментарна.

К этому семейству были отнесены несколько форм мелких ранне- и среднемиоценовых курообразных из США в составе вымершего рода *Miortyx* и современного *Cyrtonyx*, однако их таксономическая принадлежность (в том числе, отнесение к Odontophoridae) не была подтверждена (Olson, 1985). Более надежными выглядят позднеогеновые находки современных родов: *Callipepla shotwelli* (Brodkorb, 1958) из отложений рубежа миоцена-плиоцена Орегона и *Colinus hibbardi* Wetmore, 1944 из верхнего плиоцена Канзаса. Из плейстоцена Флориды описан вымерший род *Neortyx* (Holman, 1961). Современные виды известны в Северной Америке начиная с плиоцена (Holman, 1961; Becker, 1987).

Самое разнообразное и широко распространенное семейство курообразных – фазановые (Phasianidae). Оно включает 51 род и около 187 современных видов – довольно неоднородных как по размерам (вес от 20 г у мелких перепелов до 10 кг у индейки), так и морфологически. Традиционно фазановые зачастую разделялись на куропаток и перепелов (“Percidinae”) и фазанов (“Phasianinae”), однако монофилия этих групп не подтвердилась, и в последнее десятилетие семейство разделяли на два подсемейства: Rollulinae и Phasianinae, при этом последнее обычно разбивается на несколько триб, объединяющих как мелкие, так и крупные формы. Индейки (*Meleagris*) и тетеревиные птицы (Tetraoninae), ранее зачастую считавшиеся отдельными семействами, теперь так же считают частью радиации фазановых и рассматриваются в составе трибы Tetraonini (Dickinson, Remsen, 2013). Вышедшее недавно филогеномное исследование по курообразным (Kimball et al., 2021a), очевидно, приведет к пересмотру основной классификации фазановых с разделением семейства на три подсемейства, Rollulinae, Pavoninae и Phasianinae, однако формально такая система Phasianidae пока не была предложена и здесь не рассматривается². Кроме того, митохондриальная филогения дает другую картину эволюции Phasianinae (Kimball et al., 2021b).

Подсемейство джунглевых куропаток³ (Rollulinae) объединяет 6 родов и около 28 современных видов всеядных птиц небольшого размера (весом около 200–300 г) и сходного облика: с относительно крупной головой, короткими клювом, шеей, крыльями, ногами и хвостом. Все представители подсемейства населяют вечнозеленые тропические леса (равнинные или горные) и ведут наземный образ жизни. Единственный африканский член группы, род *Xenoperdix* с одним или двумя видами, населяющими горные леса Танзании, был открыт только в 1991 г. (Dinesen et al., 1994). Все остальные представители встречаются в

2 Клада Pavoninae (противопоставляемая Phasianinae по Kimball et al., 2021a) объединяет несколько разнородных и очевидно давно дивергировавших (см. Chen et al., 2021) субклад, таких как ранее предполагавшиеся Gallini, Pavonini и Coturnicini, и в этом смысле заметно противопоставляется достаточно мономорфным Phasianinae. По этой причине разделение продвинутых фазановых на два подсемейства здесь не принимается; выделение большего числа подсемейств я также считаю нецелесообразным и поэтому оставляю уже сложившееся разделение на трибы.

3 Русское название для этой клады предлагается здесь, по-видимому, впервые.

Юго-Восточной Азии: от предгорьев Гималаев на северо-западе до острова Калимантан на юго-востоке. Дивергенция Rollulinae относительно других Phasianidae оценивается ранним миоценом (Prum et al., 2015) или концом эоцена – началом олигоцена (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). До наших исследований несомненные Rollulinae не были представлены в дочетвертичной палеонтологической летописи. Олигоцен-миоценовый род *Palaeortyx*, иногда сближавшийся с современными джунглевыми куропатками *Arborophila* (Ballmann, 1969b), все же обычно считался стволовым фазановым (Mayr et al., 2006; Зеленков, 2019а; глава 6-2). Сходный с современными *Arborophila* череп известен из пограничных эоцен-олигоценных отложений восточной части США – по-видимому, это сходство отражает общую плезиоморфность группы джунглевых куропаток по отношению ко всем Phasianidae (Mayr et al., 2022a). Древнейшие представители Rollulinae теперь известны из верхов нижнего миоцена Прибайкалья (см. Глава 5-1), при этом в олигоцене – начале раннего миоцена в Евразии несомненных представителей Rollulinae нет (Зеленков, 2015в, 2019а, в; Zelenkov, 2014, 2016). Таким образом, позднеэоценовая – раннеолигоценная датировка времени дивергенции подсемейства джунглевых куропаток выглядит удивительной, как и предполагаемая в этих же работах олигоценная дата расхождения африканского *Xenoperdix* относительно азиатских представителей Rollulinae (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Более вероятно викариантное происхождение филогенетической линии *Xenoperdix* в результате распада единого афроазиатского пояса вечнозеленых лесов в миоцене (Dinesen et al., 1994).

Более продвинутые фазановые (подсемейство Phasianinae) разделяются на несколько триб, филогенетические взаимоотношения между которыми остаются не до конца ясными. Согласно митохондриальным данным (рис. 1-3; Kimball et al., 2021b; см. также Cai et al., 2018), наиболее базальной кладой Phasianinae являются перепелиные (Coturnicini), что соответствует ярко выраженному морфологическому сходству между перепелами и внешней группой для фазановых – Odontophoridae, а также отчасти Rollulinae и стволовыми фазановыми *Palaeortyx* (глава 6-2; Зеленков, 2019а). Триба включает несколько родов средних и мелких птиц, общими пропорциями тела похожих на джунглевых куропаток, но населяющих почти исключительно открытые пространства различных типов (равнинные или высокогорные) в Африке и Евразии. Одним из ядер трибы можно считать богатый (около 25 видов) африканский род турачей *Pternistis* (ранее включавшийся в *Francolinus*). Другим важным ядром являются собственно перепела (9 современных видов в родах *Coturnix*, *Margaroperdix* и *Synoicus*) – это единственные представители фазановых с относительно удлиненным крылом, способные к длительным перелетам (с соответствующими морфологическим преобразованиям в строении летательного аппарата; Кузьмина, 1977; Сыч, 1999) и в результате заселившие Мадагаскар и Новую Гвинею (Nosner et al., 2017). Триба

также включает кекликов (*Alectoris*) – одних из наиболее характерных курообразных открытых пространств юга Палеарктики. Примечательна морфологическая (в том числе, остеологическая) вариабельность кекликов в зависимости от типа населенных ими ландшафтов (Кузьмина, 1977). Два вида рода *Ammoperdix*, встречающиеся только в аридных ландшафтах юго-западной Азии, морфологически переходны между перепелами и кекликами и надежно реконструируются как сестринская группа первых (Hosner et al., 2017; Cai et al., 2018; Kimball et al., 2021a). Неясно филогенетическое положение специализированных высокогорных уларов (род *Tetraogallus*), которые реконструируются либо как базальные по отношению ко всем остальным Coturnicini (Hosner et al., 2017; Kimball et al., 2021a), либо как члены клады, включающей *Alectoris*, *Perdica* и *Pternistis* (Cai et al., 2018; Kimball et al., 2021b).

Дивергенция базальных клад внутри трибы Coturnicini (*Coturnix*+*Ammoperdix*, *Tetraogallus*, *Alectoris*+*Pternistis* или *Alectoris* отдельно), согласно молекулярным данным, датируется олигоцен-миоценовой границей или самом началом миоцена (Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). К началу миоцену относится по этим оценкам и происхождение современных родов *Tetraogallus*, *Ammoperdix*, *Alectoris* и *Pternistis*. Дивергенция внутри перепелов датируется средним – поздним миоценом (Hosner et al., 2017; Chen et al., 2021). До наших работ палеонтологическая история Coturnicini (особенно ее ранне- и среднемиоценовая части) оставалась очень слабо изученной. Мликовский (Mlíkovský, 2002) отнес к родам *Alectoris* и *Coturnix* ряд миоценовых находок мелких Европейских фазановых, первоначально описанных в составе родов *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx*, но его таксономическая ревизия не была принята последующими авторами (Mourer-Chauviré, 2004; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Зеленков, 2009). Теперь несомненные члены группы известны уже из среднего миоцена, а в позднем миоцене – плиоцене группа испытывает выраженную радиацию в Евразии, вероятно приуроченную к широкому распространению открытых пространств (глава 6-4).

К Coturnicini близки трибы павлиновых (Pavonini), куриных (Gallini) и павлиньих фазанов (Polyplectronini), филогенетическое положение которых относительно друг друга остается не вполне ясным. Указанные четыре трибы могут вместе составлять либо отдельную кладу фазановых (ядерные филогеномные данные: Kimball et al., 2021a), либо серию последовательных клад в основании Phasianinae (митогеномные данные; Kimball et al., 2021b). Хорошо очерченную морфологически и явно монофилетическую кладу составляют павлиновые, обычно рассматриваемые как базальные представители (иногда вместе с Polyplectronini) всей обсуждаемой группы триб включая Coturnicini (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Kimball et al., 2021a). Триба Pavonini, включающая роды *Rheinardia*, *Argusianus*, *Afropavo* и *Pavo*, объединяет крупных и очень крупных фазанов, населяющих парковые или

лесные ландшафты в Южной и Юго-Восточной Азии. Один вид и род (*Afropavo congensis*) живет в Африке и это единственный представитель экологической формы крупных фазанов на этом континенте. Молекулярные данные позволяют датировать дивергенцию трибы Pavonini, а также расхождение двух клад (*Rheinardia+Argusianus* и *Afropavo+Pavo*) олигоценом, а расхождение современных родов – поздним миоценом (Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Палеонтологическая летопись Pavonini до недавнего времени оставалась противоречивой: предпринимались попытки сблизить с павлинами европейских ранне- и среднемиоценовых фазановых “*Miophasianus*” и позднемиоценовых “*Gallus*” *aesculapi* (Mlíkovský, 2002), однако наши исследования показали, что древнейшие несомненные и диагностируемые Pavonini, представленные видом *P. bravardi*, появляются только в плиоцене Европы (глава 5-1).

Polyplectronini реконструируются или как сестринская группа к Pavonini (Hosner et al., 2017; Kimball et al., 2021a), или как филогенетически более продвинутая группа (Wang et al., 2018; Cai et al., 2018; Kimball et al., 2021b). Триба включает достаточно крупных павлиньих фазанов *Polyplectron* и куропаткоподобных *Haematortyx* и *Galloperdix*, населяющих лесные и полуоткрытые местообитания в Южной и Юго-Восточной Азии. Возможно, к этой филогенетической линии также близки куропатки из рода *Tropicoperdix*, ранее включавшиеся в *Arborophila* (Chen et al., 2015, 2021; Kimball et al., 2021a). В дочетвертичной палеонтологической летописи эта группа, дивергенция которой оценивается еще олигоценом (Wang et al., 2018; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021), не представлена.

Триба Gallini включает турачей в составе родов *Francolinus*, *Scleroptila*, *Ortygornis*, *Camprocolinus* и *Peliperdix* (до распространения молекулярно-генетических методов в систематике рассматривавшихся в составе крупного рода *Francolinus*), населяющих Африку к югу от Сахары и Южную Азию, а также бамбуковых куропаток *Bambusicola* и кур *Gallus*. Филогенетическое положение Gallini остается не ясным; эта клада реконструируется как сестринская группа к Coturnicini (Hosner et al., 2017; Wang et al., 2018; Chen et al., 2021; Kimball et al., 2021a), Polyplectronini (Cai et al., 2018) или Pavonini (Kimball et al., 2021b). Согласно всем вышеуказанным работам, дивергенция Gallini относительно других фазановых оценивается олигоценом, а происхождение современных родов в составе этой клады – ранним–средним миоценом. В палеонтологической летописи триба известна начиная с конца позднего миоцена Европы – род *Eurobambusicola* (Зеленков, 2016б). Турачи из родов *Ortygornis* и *Francolinus* s.l. известны из раннего плиоцена Южной Африки (Manegold et al., 2013). Ряд видов плиоценовых фазановых из Восточной Европы ранее помещали в род *Francolinus*, что представляется ошибочным (глава 5-1). “*Gallus*” *aesculapi* из неогена Восточной Европы (в том числе, из Украины) представляет собой младший синоним “*Phasianus*” *archiaci* из трибы Phasianini (глава 5-1). Все плейстоценовые находки

предполагаемых *Gallus* в Европе также ошибочны или принадлежат домашним курам (Potapova, 2000; Mlíkovský, 2002).

Отдельной крупной, морфологически довольно разнообразной и филогенетически хорошо поддерживаемой кладой внутри Phasianinae являются так называемые «эректильные» фазановые – группа, для ряда членов которой характерна способность быстро приподнимать или «раздувать» определенные оголенные (лишенные оперения) структуры в области головы и шеи (по-видимому, в значительной степени за счет прилива крови; Kimball, Braun, 2008). К таким структурам относятся разнообразные рожки и сережки у некоторых фазанов, окологлазничные гребешки у белых куропаток, а также кожаный хомут у индейки (Kimball, Braun, 2008). Базальными представителями этой группы представляются некрупные высокогорные снежные куропатки *Lerwa lerwa* и итагины *Ithaginus cruentus*, приуроченные в своем распространении к Гималайской горной области (Kimball et al., 2021a, b). Время дивергенции этих родов, как и всей обсуждаемой клады, оценивается олигоценом (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Следующее ответвление на филогенетическом дереве эректильных фазановых составляет триба Lophophorini (Kimball et al., 2021a, b), объединяющая горнолесных трагопанов (*Tragopan*) и моналов (*Lophophorus*), а также высокогорных кундыков (*Tetraophasis*) – эта группа в своем распространении также приурочена к Тибетско-Гималайской области. Время дивергенции трибы и рода *Tragopan* оценивается ранним, а расхождение *Lophophorus* и *Tetraophasis* – средним миоценом (Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Все вышеупомянутые базальные представители эректильных фазановых, эволюция которых оказывается всецело приурочена к Сино-Гималайской биогеографической подобласти (Cai et al., 2018), отсутствуют в дочетвертичной палеонтологической летописи.

Филогенетически более продвинутые эректильные фазановые разбиваются на две крупные клады: настоящих фазанов Phasianini и тетеревиных Tetraonini. К первым близки куропатки *Perdix*, а ко вторым – индейки *Meleagris* (в настоящее время иногда включаются в состав тетеревиных). Филогенетическое положение еще двух форм, длинноклювых куропаток *Rhizothera*, внешне и образом жизни напоминающих Rollulinae и также приуроченных к тропическим лесам Юго-Восточной Азии, и некрупных фазанов котласов *Pucrasia*, населяющих высокогорные леса внутренней Азии, остается не вполне ясным (Kimball et al., 2021a, b). Время дивергенции *Rhizothera* и *Pucrasia* оценивается ранним миоценом (Cai et al., 2018; Chen et al., 2021), но в палеонтологической летописи представители этих родов отсутствуют. Недавно из позднего миоцена Северной Америки был описан ископаемый род фазановых *Centuriavis*, реконструируемый как представитель клады *Pucrasia+Meleagris+Tetraonini* (Ksepka et al., 2022).

Три современных вида куропаток из рода *Perdix* рассматриваются как сестринская группа к настоящим фазанам Phasianini. Давняя дивергенция этой филогенетической линии (ранний миоцен; Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021) и обособленная экология позволяют считать куропаток отдельной трибой Perdicini. Наиболее базальное положение в роде занимает тибетская куропатка *P. hodgsoniae* (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018), что, вероятно, связывает происхождение этой линии, как и ряда других клад фазановых, с горными системами Южной Азии. Бао с соавторами (Bao et al., 2010; см. также Cai et al., 2018) датируют дивергенцию тибетской куропатки 3.63 млн л. н. и полагают, что она представляет собой потомков анцестральной линии рода *Perdix*, заселивших Тибетское плато в плиоцене (4.5–2.75 млн л.). В открытых местообитаниях умеренных широт Евразии распространены серая (*P. perdix*) и бородатая (*P. dauurica*) куропатки, расхождение которых датируется ранним плейстоценом (~2.5–2.0 млн л.; Bao et al., 2010; Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). В палеонтологической летописи куропатки из рода *Perdix* известны начиная с раннего плиоцена, причем более древние формы – крупнее современных (глава 5–1). Позднеплиоценовая *P. margaritae* из Монголии и Забайкалья (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б) выглядит морфологически промежуточной между *P. perdix* и *P. dauurica* и может быть единственным однозначно валидным ископаемым видом рода. Древняя раннеплейстоценовая дивергенция современных палеарктических видов позволяет формально трактовать *P. palaeoperdix* и *P. jurszaki* из конца раннего – среднего плейстоцена Европы как представителей современной линии *P. perdix*, особенно с учетом их метрического сходства (Mourer-Chauviré, 1975). Между *P. palaeoperdix* и *P. perdix* имеется существенное перекрытие по пропорциям всех элементов скелета, при этом изначально указывалось, что только древний возраст позволяет трактовать *P. palaeoperdix* в качестве отдельного вида (Mourer-Chauviré, 1975).

Триба Phasianini включает около 23 видов настоящих фазанов средних и умеренно крупных размеров, относимых к родам *Syrmaticus*, *Chrysolophus*, *Phasianus*, *Catreus*, *Crossoptilon* и *Lophura* и населяющих полуоткрытые и лесные местообитания в горах и равнинах Южной и Юго-Восточной Азии. Естественный ареал обыкновенного фазана *Phasianus colchicus* простирается через значительную часть Евразии – от восточного Китая до Восточной Европы (Причерноморье на запад до восточной Болгарии; Cramp et al., 1980). Дивергенция трибы относительно сестринских *Perdix* датируется молекулярными филогенетиками ранним миоценом, а расхождение современных родов Phasianini оценивается поздним миоценом (Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). В позднем миоцене несомненные представители трибы – относимые к базальному роду *Syrmaticus* – известны в палеонтологической летописи в Восточной Европе и Центральной Азии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2010; Зеленков, 2016а; глава 5-1).

Более древние среднемиоценовые крупные фазаны Западной и Центральной Европы, первоначально отнесенные к роду *Phasianus* (затем перемещенные в род *Miophasianus/Miogallus*; Mlíkovský, 2002), заметно отличаются морфологически от достаточно гомогенных по остеологии Phasianini и их сестринской группы *Perdix* и поэтому не могут считаться членами этой трибы (глава 5-1).

Индейки и тетеревиные составляют отдельную кладу эректильных фазановых, происхождение которой может быть связано с Североамериканским регионом (Cai et al., 2018). Триба Meleagridini включает два вида индеек из рода *Meleagris* – эти очень крупные (до 10 кг) преимущественно наземные неохотно летающие птицы ранее рассматривались в составе отдельного семейства, но теперь надежно реконструируются как сестринская группа к тетеревиным (см. ниже). Расхождение индейковых и тетеревиных датируется ранним миоценом (Hosner et al., 2017; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Уже в это время предполагаемые индейковые появляются в палеонтологической летописи и представлены мелким *Rhegminornis calobates* из Флориды (Olson, Farrand, 1974). Несколько ископаемых видов в составе современного рода *Meleagris* и ископаемого *Proagriocharis* описаны из позднего миоцена – плейстоцена южной части Северной Америки (Becker, 1987; Vocheňski, Campbell, 2006).

Тетеревиные (Tetraonini) – морфологически хорошо очерченная группа фазановых, долгое время рассматривавшаяся в качестве отдельного семейства Tetraonidae (Потапов, 1985; Богданович, 1997 и др.). Триба включает 17 современных видов, в настоящее время трактуемых в составе 9 родов, населяющих преимущественно умеренные и высокие широты Северной Америки и Евразии. Группа морфологически адаптирована к жизни в холодном климате и переживанию морозных зим (Потапов, 1985); изолированные ареалы в более южных регионах приурочены исключительно к горным системам (*Lyrurus mlodosiewiczzi* в Закавказье; *Tetrastes sewerzowi* в Тибете). Базальное положение на филогенетическом древе тетеревиных занимают рябчики (ранее было показано и на основании сравнительной морфологии: Потапов, 1985) – средних размеров лесные птицы (роды *Bonasa* и *Tetrastes*), при этом самый примитивный из современных представителей трибы – североамериканский воротничковый рябчик *Bonasa umbrellus* (согласуется с плезиоморфностью морфологии задней конечности; Богданович, 1997), что поддерживает представления о ранней эволюции группы на территории Северной Америки (Drovetsky, 2003; Cai et al., 2018; contra Потапов, 1985). Базальная диверсификация тетеревиных, согласно современным данным, могла иметь место на североамериканском континенте в среднем – позднем миоцене (Cai et al., 2018), в то время как классические представления (Потапов, 1985) связывают происхождение этой группы с азиатскими высокогорными фазановыми. Формирование продвинутых филогенетических линий тетеревиных, в настоящее время населяющих Евразию (дикуши

Falcipectnis, белые куропатки *Lagopus*, тетерева *Lyrurus* и глухари *Tetrao*), оценивается сейчас поздним миоценом (Cai et al., 2018). В палеонтологической летописи предполагаемые тетеревиные известны уже из раннего миоцена Северной Америки (см. Olson, 1985); несомненные – по крайней мере, со среднего (наши данные) миоцена. В Евразии древнейшие находки группы, относимые к родам *Tetrao* и *Lagopus*, датируются ранним плиоценом восточной Европы (Jánossy, 1974, 1976a; Voev, 1998, 2002b).

Ископаемые семейства курообразных. В составе отряда Galliformes традиционно выделяют три ископаемых семейства: Gallinuloididae, Paraortygidae и Quercymegapodiidae (Mayr, 2009, 2017). Ранее предполагалось, что к курообразным может относиться *Palintropus* из позднего мела Северной Америки (Hore, 2002), но этот таксон, известный только по фрагментарным коракоидам, может в действительность быть близок вымершей группе заметно более примитивных веерохвостых Apsaraviformes (Longrich et al., 2011), демонстрирующих сходство с энантиорнисовыми птицами (Зеленков, Курочкин, 2015). Древнейший известный на сегодняшний день возможный представитель Galliformes – *Asteriornis* из позднего мела (маастрихта) Европы, сочетающий признаки курообразных и гусеобразных в строении черепа, общими чертами напоминающего череп современных курообразных (Field et al., 2020).

Gallinuloididae – морфологически самое примитивное семейство курообразных, представители которого (роды *Gallinuloides* и *Paraortygoides*) известны из раннего эоцена Европы и Северной Америки (Mayr, 2000, 2006, 2009, 2017; Dyke, Gulas, 2002; Mayr, Weidig, 2004; Ksepka, 2009). Морфологией черепа и подъязычного аппарата, а также задней конечности, Gallinuloididae сходны с курообразными, в то время как скелет плечевого пояса и передней конечности у них имеет промежуточное устройство и отчасти более сходен с таковым гусеобразных. Эти птицы, очевидно, еще не выработали способность к взрывному взлету и не обзавелись крупным зобом – чертами, характеризующими более продвинутых курообразных (Mayr, 2006, 2017). Для галлинулоидид, несмотря на их предполагаемый древесный образ жизни, характерен заметно сдвинутый проксимально первый палец стопы, из чего следует, что кажущаяся примитивной дистальная позиция заднего пальца у краксов и сорных кур – вторична (Mayr, 2006). Удлиненная пряжка и более грацильная плечевая кость указывают на более развитую способность к продолжительному полету у Gallinuloididae по сравнению с современными курообразными.

Семейство Quercymegapodiidae объединяет эволюционно заметно более продвинутых курообразных, общей морфологией похожих на современных сорных кур Megapodiidae и известных из позднего эоцена – раннего миоцена Европы, а также позднего олигоцена или раннего миоцена Бразилии (Mourer-Chauviré, 1992, 2000; Alvarenga, 1995; Mayr, 2017). Стволовое положение этой группы следует из примитивного коракоидо-лопаточного

сочленения (Mourer-Chauviré, 1992). Наличие относительного удлиненного карпометакарпуса и плечевой кости связывается с хорошими летными способностями группы, объясняющими дисперсию этого семейства в изолированную Южную Америку в конце палеогена/начале неогена (Mayr, 2017).

Семейство Paraortygidae включает морфологически довольно разнородных птиц из позднего эоцена – олигоцена Европы, середины эоцена Южной Азии и Африки (Mourer-Chauviré, 1992; Mourer-Chauviré et al., 2013, 2015; Zelenkov, Panteleyev, 2019). К семейству недавно также был отнесен очень фрагментарный коракоид из среднего эоцена Северной Америки (Stidham et al., 2020), однако семейственное положение этой находки едва ли может быть подтверждено на имеющемся материале. В то же время предполагается, что к этой группе могут относиться курообразные *Procrax* и *Archaeolectrornis* из позднего эоцена – раннего олигоцена США (Mayr, 2017). Африканские параортигиды *Scopelortyx* и южноазиатские *Xorasmortyx* имеют довольно необычную (аутапоморфную) морфологию коракоида, в то время как европейские *Paraortyx* морфологически близки примитивным фазановым *Palaeortyx*, от которых надежно отличаются примитивным устройством коракоидно-лопаточного сочленения (Mourer-Chauviré, 1992). Последнее служило причиной считать Paraortygidae стволовым семейством курообразных и более примитивным, чем Quercymegapodiidae (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2009, 2017), однако нами было высказано предположение, что *Paraortyx* может представлять собой прямого предка *Palaeortyx* (Zelenkov, Panteleyev, 2019). Продвинутое кроновое положение *Paraortyx* подтверждается филогенетическим анализом (глава 4-2).

Несколько палеогеновых родов не могут быть уверенно отнесены к определенному семейству. *Sobniogallus albinojamrozi* Tomek et al., 2014 из раннего олигоцена Польши отчасти сходен с Quercymegapodiidae и характеризуется мозаикой примитивных и продвинутых остеологических черт (Tomek et al., 2014). Ряд мелких курообразных птиц (например, *Argillipes aurorum* Harrison et Walker, 1977; *Percolinus venablesi* Harrison et Walker, 1977) известен из раннего эоцена Англии и Бельгии (Harrison, Walker, 1977; Mayr, Smith, 2019). С ними отчасти сходны два таксона мелких курообразных из раннего эоцена Монголии – *Bumbanortyx transitoria* Zelenkov, 2021 и *Bumbanipodius magnus* Zelenkov, 2021, которые также демонстрируют сходство с Gallinuloididae и Quercymegapodiidae (Hwang et al., 2012; Hood et al., 2019; Зеленков, 2021б).

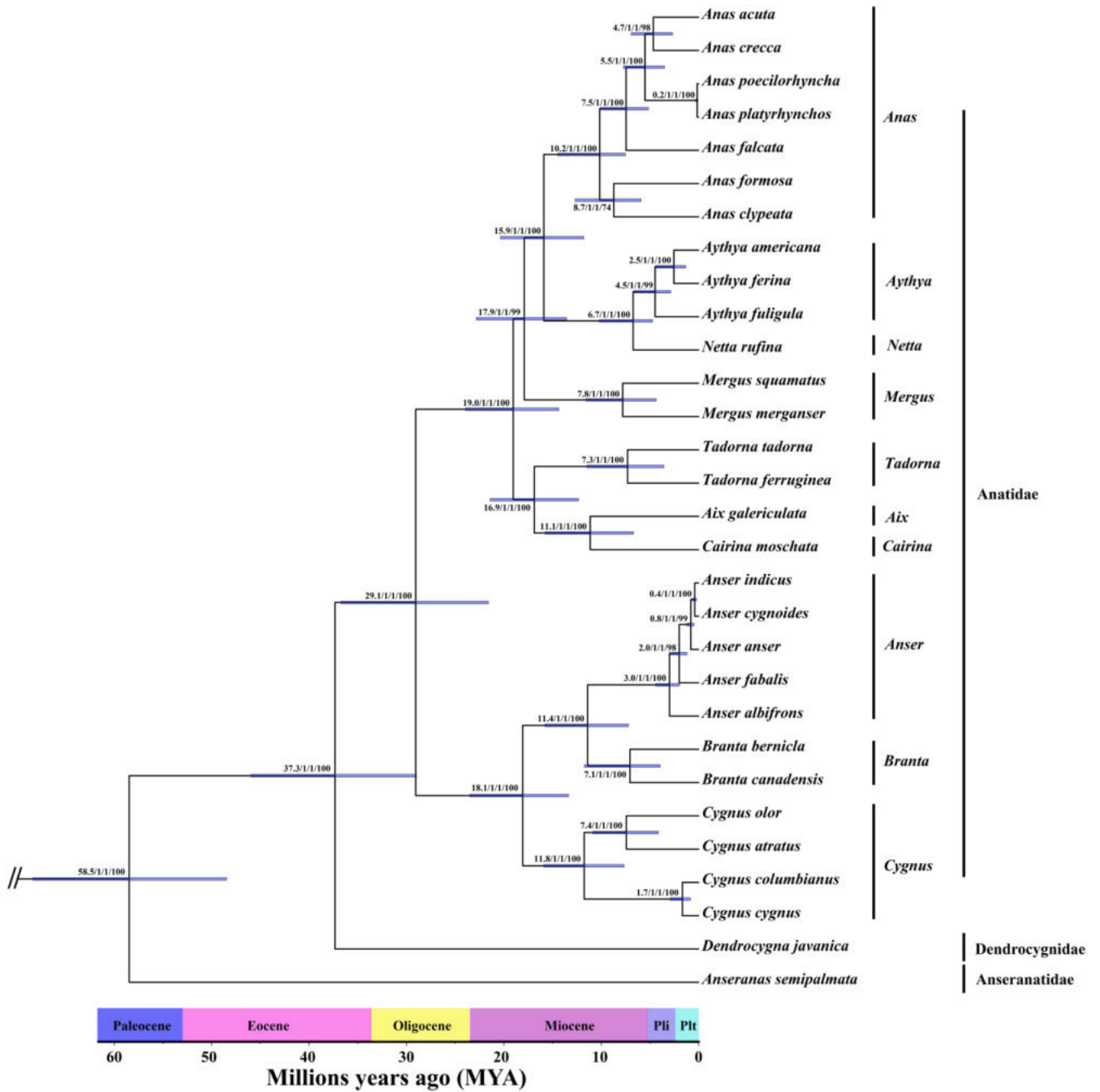


Рис. 1-4. Упрощенная калиброванная схема филогенетических взаимоотношений современных Anseriformes (по: Sun et al., 2017).

Гусеобразные (отряд Anseriformes) – морфологически довольно гомогенная группа околотовных птиц, традиционно включающая три ныне живущих семейства, из которых одно (утиные, Anatidae) достаточно разнообразно (174 видов в составе 53 родов), а остальные представлены только одним (полулапчатый гусь *Anseranas semipalmata*, Anseranatidae) или же тремя (паламедеи, Anhimidae) видами (историю классификации утиных на русском языке см.: Поповкина, Поярко, 2002; Коблик, Редькин, 2004). Утиные в общем характеризуются комплексом адаптаций к околотовному образу жизни, включающим

отнесенные назад задние плавательные конечности с перепонками между пальцами и наличие характерного цедильного аппарата в клюве, позволяющего фильтровать из воды мелкие пищевые объекты. У некоторых утиных (например, у ряда животноводных уток) способность к фильтрационному питанию вторично полностью утрачена, другие (например, гуси) адаптированы к щипанию травы и фильтруют не очень эффективно (van der Leeuwen et al., 2003), при этом среди утиных есть также и высокоспециализированные «суперфильтраторы», такие как *Stictonetta* или *Malacorhynchus* (Crome, 1985). Довольно крупный (весом 1–3 кг) полулапчатый гусь (*Anseranas semipalmata*), населяющий Австралию и юг Новой Гвинеи, общим обликом схож с Anatidae и долгое время включался в это семейство, однако он отличается от утиных комплексом черт, указывающих на более слабый уровень специализации к околоводному образу жизни. К числу этих черт относится редуцированная плавательная перепонка и примитивным образом устроенный челюстной аппарат, с помощью которого полулапчатый гусь может фильтровать только крупные пищевые объекты (размером с рисовое зерно; Frith, Davies, 1961). Представители самого примитивного семейства гусеобразных – паламедеи Anhimidae – и вовсе не имеют утинового клюва и развитых перепонок (но имеют их рудименты; Olson, Feduccia, 1980). Эти крупные (весом 3–4 кг) птицы характеризуются в целом «куриным» типом устройства задних конечностей и клюва, однако они также экологически связаны с водными местообитаниями и населяют, в основном, заболоченные местности в тропической и субтропической зонах Южной Америки.

Представления о дивергенции Anhimidae и Anseranatidae разнятся от позднего мела (Claramunt, Cracraft, 2015) до раннего – среднего эоцена (Prum et al., 2015; Kuhl et al., 2021). Бэйсов анализ морфологических данных на основе данных по современным и вымершим представителям Galloanseres датирует происхождение паламедей поздним мелом, а полулапчатых гусей – серединой эоцена (Worthy et al., 2017). При этом палеонтологическая летопись примитивных гусеобразных Anhimidae и Anseranatidae очень ограничена и пока не позволяет прояснить время дивергенции этих групп. Древнейшая не крупная паламедея – *Chaunoides antiquus* Alvarenga, 1999 из позднего олигоцена – раннего миоцена южной Бразилии (Alvarenga, 1999). Предпринимались попытки сблизить с паламедеями также и некоторых других олигоцен-миоценовых ископаемых южноамериканских гусеобразных (Cenizo, Agnolin, 2010), но это не было принято другими авторами (Tambussi, Degrange, 2013). Несомненные Anseranatidae появляются в палеонтологической летописи только на рубеже олигоцена и миоцена в Австралии (не крупный *Eoanseranas handae* Worthy et Scanlon, 2009). Крупная гусеобразная птица *Anatalavis oxfordi* Olson, 1999 из раннего эоцена Англии была первоначально отнесена к Anseranatidae, с которыми, действительно, имеет отдельные черты сходства (Olson, 1999), однако последующие исследователи склонны помещать этот

таксон за пределы кроновой группы гусеобразных (Mayr, 2009; Tambussi et al., 2019). Семейственная и даже отрядная принадлежность таксона *Anserpica kiliani* Mourer-Chauviré et al., 2004 из позднего олигоцена Франции, описанного в составе семейства Anseranatidae, требует подтверждения (Mayr, 2008, 2009).

Наиболее базальную кладу среди современных утиных (см. Donne-Gousse et al., 2002; Eo et al., 2009; Gonzales et al., 2009; Burleigh et al., 2015) представляет подсемейство Dendrocygninae, традиционно включающее род древесных, или свистящих, уток *Dendrocygna* с восемью или девятью видами. Это относительно длинноногие и длинношеие утиные, населяющие тропический и субтропический пояса всех континентов. Глубокая дивергенция свистящих уток относительно других утиных позволяет некоторым авторам рассматривать их в ранге семейства (Sibley, Ahlquist, 1990; Sibley, Monroe, 1990; Sun et al., 2017). К Dendrocygninae также, по-видимому, относится африканская белоспинная утка *Thalassornis leuconotus* (Eo et al., 2009; Burleigh et al., 2015). Филогенетические исследования, основанные на морфологических признаках, сближают *Thalassornis* с более продвинутыми Охуринами (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009; Zelenkov et al., 2018; De Mendoza, 2019), что, по-видимому, отчасти объясняется конвергентным сходством в связи с отчетливой специализацией к нырянию у *Thalassornis* и Охуринами.

Молекулярные данные датируют дивергенцию Dendrocygninae эоценом – началом олигоцена (Claramunt, Cracraft, 2015; Sun et al., 2017) или концом олигоцена (Prum et al., 2015). С последней оценкой, выглядящей более правдоподобно, совпадает и калиброванная ископаемыми формами морфологическая филогения Galloanseres (Worthy et al., 2017). Правда в палеонтологической летописи группа появляется только в позднем миоцене Северной и Южной Америки (Becker, 1987; Dozo et al., 2010), а в плиоцене известна из Австралии и Южной Америки (Boles, Mackness, 1994). Ранее к Dendrocygninae иногда относили раннемиоценовых утиных из родов *Mionetta* и *Dendrochen* (Cheneval, 1987; Mlíkovský, 2002), однако теперь это сходство рассматривается как плезиоморфное, а *Mionetta* помещается в более продвинутое положение на филогенетическом дереве утиных (Worthy et al., 2022). Ископаемый род *Ankonetta* из раннего–среднего миоцена Аргентины отчасти сходен с Dendrocygninae, но его точная подсемейственная атрибуция остается не ясной (Cenizo, Agnolín, 2010), а наблюдаемое сходство может также оказаться плезиоморфным.

Филогенетически более продвинутой группой утиных представляется подсемейство савковых (Охуринами или Eresmaturinae⁴), в которое традиционно, по данным морфологии,

4 Для савковых использовались два подсемейственных названия – Erismaturinae Eyton, 1838 и Охуринами Swainson, 1831 (Bock, 1994). *Erismatura* Bonaparte, 1832 является младшим синонимом *Oxyura* Bonaparte, 1828 и таким образом, Охуринами должно считаться валидным названием. Однако *Oxyura* Bonaparte, 1828 иногда рассматривается как синоним *Oxyurus* Lamarck, 1816 (Nematoda), что послужило причиной

включали роды *Heteronetta*, *Nomonyx*, *Biziura* и *Oxyura* (см. Livezey, 1995b; McCracken et al., 1999). По современным представлениям несомненное ядро этой группы составляют масковые савки *Nomonyx dominicus*, населяющие Неотропическую биогеографическую область и питающиеся преимущественно растительным кормом, и шесть видов собственно савок из рода *Oxyura*, преимущественно животной пищи уток, ареал распространения которых включает главным образом субтропические регионы (но также частично захватывает умеренный и тропический пояса) в Северной и Южной Америке, восточной и южной Африке, Австралии и южной Палеарктике. Преимущественно растительная черноголовая утка *Heteronetta atricapilla*, населяющая субтропические регионы Южной Америки и являющаяся единственным облигатным гнездовым паразитом в отряде гусеобразных, по-видимому, филогенетически близка к родам *Nomonyx* и *Oxyura*, представляя наименее специализированных членов клады в современной фауне (McCracken et al., 1999; Burleigh et al., 2015). Лопастная утка *Biziura lobata*, обитающая в южной Австралии и на Тасмании, реконструируется как базальный представитель клады, включающей *Oxyurinae* и гусиных *Anserinae* (Gonzalez et al., 2009; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017), или же как базальный представитель линии, ведущей к *Oxyurinae* независимо от гусиных (Ео et al., 2009; Worthy et al., 2021). Все савковые – нырковые утки (за исключением черноголовой, кормящейся преимущественно на поверхности), населяющие кормные водоемы с богатой прибрежной растительностью; при этом специализация к нырянию особенно сильно выражена у *Biziura* и *Oxyura*, в результате чего эти утки с трудом передвигаются по суше и ведут преимущественно водный образ жизни; летают неохотно, для взлета этим птицам требуется длинный разбег.

Дивергенция савковых датируется поздним олигоценом – ранним миоценом (Prum et al., 2015; Sun et al., 2017), что соответствует появлению этой группы в палеонтологической летописи. Филогенетический анализ сближает с савковыми ископаемые роды *Manuherikia* и *Dunstanetta* из раннего миоцена Новой Зеландии (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009; Worthy et al., 2022). Ранее к этой кладе также относили более древний род *Pinpanetta* из позднего олигодена Австралии и ископаемый таксон *Dendrocheninae*, объединяющей *Mionetta* из

использования *Erismaturinae*. Однако согласно статье 53.2 кодекса зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004), омонимами в родовой группе являются таксоны с «одинаковым написанием» - таким образом, *Oxyurus* Lamarck, 1816 не является омонимом *Oxyura* Bonaparte, 1828, однако *Oxyurinae* Swainson, 1831 – несомненный омоним *Oxyuridae* Cobbold, 1864. Согласно статье 55.3 кодекса, омонимия названий группы семейства, возникнувшая на основании сходства, но не идентичности родовых названий, должна быть передана на рассмотрении Комиссии, чего до настоящего времени сделано не было. В этой работе используется *Oxyurinae* Swainson, 1831 как общеприменимое в последние 50 лет (исключения: De Mendoza, 2019; Worthy et al., 2022).

позднего олигоцена – раннего миоцена Европы и Африки (Намибия), а также предположительно из позднего миоцена Южной Америки, и *Dendrochen* из раннего миоцена Северной Америки (Worthy, 2009). Нами не было принято такое систематическое положение *Dendrocheninae* (см. Зеленков, Курочкин, 2015, с. 157); действительно, улучшенный филогенетический анализ показал, что *Mionetta* и *Pinpanetta* представляют собой утиных, базальных по отношению к кладам *Oxyurinae*, *Anserinae* и *Anatinae* (Worthy et al., 2022). К *Oxyurinae* были отнесены *Lavadytis pyrenae* из среднего миоцена США (Stidham, Hilton, 2016) и нелетающая морская утка *Cayaoa bruneti* Tonni, 1979 из раннего миоцена Аргентины (De Mendoza, 2019). Систематическое положение европейских предполагаемых оксиурин – «*Oxyura*» *doksana* Mlíkovský, 2002 из раннего миоцена Чехии и «*Aythya*» *chauviraе* Cheneval, 1987 из среднего миоцена Франции – оставалось неопределенным (Worthy et al., 2007; Worthy, Lee, 2008). Мною подтверждено отнесение «*Aythya*» *chauviraе* к *Oxyurinae* s.s. (глава 5-2). К этой группе могут также относиться нырковые утки *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011 и *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011 из среднего миоцена Монголии, систематическое положение которых остается не до конца ясным (см. Зеленков, 2011б, с. 2012).

Подсемейство гусиных (*Anserinae*) по молекулярным данным реконструируется или как сестринская группа к *Oxyurinae* (Gonzalez et al., 2009; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017), или как более продвинутая клада, сестринская к *Anatinae* (Prum et al., 2015). При этом морфологически гусиные весьма примитивны и реконструируются как одна из базальных групп *Anatidae* (Worthy, Lee, 2008). В *Anserinae* включают исключительно растительноядных птиц: 11 современных видов гусей *Anser* и 6 видов казарок *Branta* (оба рода помещаются в трибу *Anserini*), 6 видов лебедей *Cygnus* (триба *Cygnini*), а также куриных гусей *Cereopsis* и коскоробу *Coscoroba* в составе трибы *Cereopsini*. Гуси и казарки добывают пищу на лугах, болотах или в приливно-отливной зоне (иногда также в воде), они адаптированы к щипанию травы и довольно хорошо чувствуют себя на суше; способны к быстрому бегу. Лебеди, напротив, неуверенно чувствуют себя на суше, но прекрасно плавают и специализированы на сборе подводной растительности при помощи длинной шеи. Молекулярный филогенетический анализ также относит к подсемейству гусиных экологически и морфологически отличную мелкую розовоухую утку *Malacorhynchus membranaceus* – высокоспециализированного фильтратора, населяющего мелководные внутренние водоемы Австралии. Точное филогенетическое положение *Malacorhynchus* остается неясными – он помещается либо в качестве базального представителя подсемейства *Anserinae* (Gonzalez et al., 2009; Sun et al., 2017), либо в трибу *Cereopsini* (Burleigh et al., 2015). При этом анализ морфологических признаков без топологических ограничений не позволяет распознавать кладу *Anserinae+Malacorhynchus* (Worthy, Lee, 2008; Worthy et al., 2017). Фиксированное

включение в эту группу *Malacorhynchus* приводит к сближению с Anserinae (см. Worthy et al., 2022) еще одного представителя утиных неясного филогенетического положения – австралийской крапчатой утки *Stictonetta naevosa*, внешне весьма схожей с более продвинутыми утиными (Anatinae), но обладающей примитивной остеологией.

Дивергенция Anserinae датируется, по молекулярным данным, ранним миоценом (Prum et al., 2015; Sun et al., 2017), расхождение современных Anserini и Cygnini – концом раннего – средним миоценом, а расхождение современных родов *Anser* и *Branta* – поздним миоценом (Ottenburghs et al., 2016; Sun et al., 2017). Происхождение современных видов оценивается, в основном, плиоценом (Ottenburghs et al., 2016). Подсемейство, очевидно, имеет южное происхождение: хотя Anserini встречаются исключительно в Северном полушарии, все базальные представители группы (*Malacorhynchus*, *Cereopsis*, *Coscoroba*) населяют Австралию и нетропические регионы Южной Америки. Лебеди представляются более древней группой по сравнению с гусями, при этом наиболее базальный представитель лебедей, черношейный лебедь *C. melanocoryphus* (дивергенция которого оценивается древнее, чем расхождение родов Anserini), также приурочен к южноамериканскому континенту. Палеонтологическая летопись Anserinae очень неоднозначна; на основании крупных размеров к этой группе (или к одной из подгрупп – триб) относили ряд различных ископаемых гусеобразных, известных начиная с позднего эоцена (Howard, 1964). В то же время пока нет надежных подтверждений существований Anserinae ранее миоцена. “*Cygnavus*” *formosus* Kurochkin, 1968 из позднего эоцена Казахстана не может быть отнесен к семейству Anatidae (глава 5-2). Неясно систематическое положение *Cygnopterus affinis* из раннего олигоцена Бельгии. Этот таксон рассматривался как представитель лебедей (Cheneval, 1983), однако даже отнесение к Anserinae было поставлено под сомнение (Louchart et al., 2005; см. также Зеленков, 2019б). Крупный *Cygnopterus alphonsi* Cheneval, 1984 из раннего миоцена Франции, считавшийся лебедем, в действительности относится к ископаемой кладе Paranygocinae, не относящейся к кроновым Anatidae и демонстрирующей (?плезиоморфное) сходство с Anhimidae (Mayr, Smith, 2017). Известный по другим элементам скелета очень крупный (с лебедя) *Naranbulagornis khun* Zelenkov, 2019 из позднего палеоцена Монголии также отчасти сходен с Anhimidae, хотя очевидно представляет более продвинутую кладу гусеобразных (Zelenkov, 2019a). Кроме Paranygocinae, крупные (с гуся) представители известны и для позднеэоценовой – олигоценовой клады Romainvilliinae, также базальной по отношению к кроновым утиным (Mayr, 2008; Mayr, De Pietri, 2013; Stidham, Ni, 2014). Экологическая форма «гуся» также неоднократно возникала в группе Tadornini (см. ниже).

Древнейшим несомненным представителем подсемейства Anserinae может оказаться неназванный гусь из раннего миоцена Новой Зеландии, проявляющий морфологическое

сходство с современными *Cereopsis* и вымершими в четвертичное время нелетающими новозеландскими гусями *Cnemiornis* (Worthy et al., 2008). “*Anserobranta*” *robusta* из среднего миоцена Франции, по всей видимости, представляет древнейшую достоверную находку данной группы в Северном Полушарии, но этот таксон не удастся отнести ни к одной из современных триб, как и другую европейскую форму, ранее известную как “*Cygnus*” *atavus* (*C. cygniformes*) из верхов среднего миоцена Германии (глава 5-2; Беличенко, Зеленков, 2022а, б). Систематическое положение других среднемиоценовых форм (*Presbychen* из Северной Америки, “*Anser*” *brumeli* из Франции), представленных крайне фрагментарным материалом, остается неясным. *Anserobranta tarabukini* из низов верхнего миоцена Молдовы представляет собой стволовую форму подсемейства, до расхождения на трибы *Cygnini* и *Anserini* (Беличенко, Зеленков, 2022а, б). В конце позднего миоцена *Anserini* и *Cygnini* в фаунах Евразии и Северной Америки уже представлены хорошо дифференцированными видами (см. Bickart, 1990; Louchart et al., 2005; Зеленков, 2012; Волкова, Зеленков, 2020).

Представления о базальных филогенетических отношениях внутри подсемейства Anatinae – самой таксономически разнообразной и эволюционно продвинутой группой утиных – остаются не вполне ясным⁵. Базальной кладой реконструируются либо морские утки *Mergini* (Gonzalez et al., 2009; Sun et al., 2017), либо пеганковые или, иначе, земляные утки *Tadornini* (Donne-Gouse et al., 2002; Eo et al., 2009; Robertson, Goldstein, 2012; Liu et al., 2014; Buckner et al., 2018), либо даже объединение *Mergini*+*Tadornini* (Burleigh et al., 2015), хотя последнее кажется крайне маловероятным в свете различной экологии и морфологии двух групп. Пеганковые выглядят более подходящей группой на роль наиболее примитивных Anatinae, поскольку обладают промежуточной морфологией, позволяющей рассматривать их базальнее *Mergini*, а также склонны формировать крупные формы («гусей»), что может считаться примитивной чертой для продвинутых гусеобразных (Zelenkov, 2019a). Кроме того, эта группа в своем распространении приурочена преимущественно к Южному полушарию и включает более теплолюбивых представителей – это также косвенно подтверждает примитивность пеганковых по отношению к морским уткам. В то же время остается неясным положение некоторых примитивных родов Anatinae, таких как *Merganetta*, *Plectropterus* и *Salvadorina* – не исключено, что включение их в молекулярный филогенетический анализ сможет как-то повлиять на реконструируемую

⁵ До распространения молекулярно-генетических методов значительное влияние на систематику утиных оказали сугубо формально-кладистические работы Б. Лайвизи (Livezey, 1986, 1991, 1995а, б, 1996а, б, 1997а, б). Однако отделить корректные результаты от «филогенетического шума» в работах Лайвизи без специального анализа невозможно (см. например, критику его подхода: Mayr, 2008); кроме того, филогенетический анализ Лайвизи не позволяет различать конвергентное сходство у нырковых уток (Worthy, Lee, 2008). В связи с этим я не ориентируюсь на эти работы, в целом несомненно важные для понимания морфологического разнообразия утиных, как на надежный источник филогенетической информации.

топологию. В одной из работ *Merganetta* реконструируется как наиболее базальный представитель Anatinae (Burleigh et al., 2015).

Триба Tadornini включает две клады: в одну входят южноамериканские гуси из родов *Chloephaga* (4 вида) и *Oressochen* (2 вида, ранее рассматривавшиеся в составе родов *Chloephaga* и *Neochen*), в другую – нильский гусь *Alopochen aegyptiaca*, а также огари и пеганки, общим обликом также несколько напоминающие мелких гусей (7 видов в составе рода *Tadorna*). Представители группы – главным образом, пастбищные и преимущественно растительноядные птицы, относительно слабо адаптированные к водному образу жизни и поэтому более сухопутные, чем многие другие утиные. Населяющая аридную зону Евразии пеганка (*Tadorna tadorna*) отличается от остальных представителей группы более утиным обликом, водным образом жизни и животной диетой (в состав которой входят, в основном, беспозвоночные). Австралазиатский вид *Tadorna rajah* иногда реконструируется молекулярными филогенетиками как базальный по отношению к остальным видам *Tadorna* и *Alopochen* (Gonzalez et al., 2009) и на этом основании во многих современных руководствах рассматривается в составе отдельного рода *Rajah* (например, Dickinson, Remsen, 2013). Однако некоторые молекулярные работы все же показали монофилию традиционного рода *Tadorna*, включая *T. radjah* (Fulton et al., 2012; Burleigh et al., 2015).

Небольшую сестринскую кладу к пеганковым, согласно всем современным молекулярным исследованиям, составляют лесные и мускусные утки (роды *Aix* и *Cairina*; Gonzalez et al., 2009; Fulton et al., 2012; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017). Уверенная молекулярная поддержка для этой клады позволяет трактовать ее в качестве отдельной трибы Cairinini (традиционно в эту трибу включали также и ряд других родов утиных). Два вида небольших лесных уток (мандаринка *Aix galericulata* и каролинская утка *A. sponsa*) населяют преимущественно лесные водоемы восточной Евразии и Северной Америки. Эти птицы, характеризующиеся ярким оперением, сочетают способность к плаванию и нырянию с отчасти древесным образом жизни (гнездятся в дуплах и много времени проводят в кронах – особенно каролинская утка), часто собирают корм на суше, в лесной подстилке. Мускусная утка (*Cairina moschata*) – крупная (до 4 кг) птица, населяющая равнинные водоемы в тропиках Центральной и Южной Америки – также ведет отчасти древесный образ жизни, гнездится преимущественно в дуплах, собирает корм как на воде, так и на суше.

Дивергенция триб Cairinini и Tadornini (а также двух базальных клад в составе последней) оценивается средним миоценом, дивергенция современных родов – первой половиной позднего миоцена, а дивергенция внутри родов – от самого конца миоцена до плейстоцена (Fulton et al., 2012; Sun et al., 2017). В палеонтологической летописи группа появляется в раннем миоцене Новой Зеландии, где она представлена вымершим родом *Miotadorna* (Worthy et al., 2007), обычно включаемым в Tadornini (Worthy, Lee, 2008; Worthy,

2009). Примечательно, что анализ без топологических ограничений не позволил сблизить *Miotadorna* и современных Tadornini (Worthy, Lee, 2008) – поэтому не исключено, с учетом древнего возраста, что этот род может, в лучшем случае, представлять стволовых представителей клады Cairinini+Tadornini. Недавний анализ и вовсе показал возможность сближения *Miotadorna* с Anserinae (Worthy et al., 2022). Таким образом, древнейшими несомненными представителями Tadornini могут оказаться неназванные формы, очень сходные с современными *Tadorna*, из конца раннего – среднего миоцена Монголии, США и, возможно, Германии (Alvarez, Olson, 1978; Worthy, 2008; Зеленков, 2017в, 2019б). На рубеже раннего и среднего миоцена появляется и древнейший представитель рода *Aix*, известного из Прибайкалья и Монголии (Зеленков, Курочкин, 2012; Зеленков, 2019б). Представители Tadornini довольно обычны в плиоценовой палеонтологической летописи практически всесветно; в Северной Америке (где Tadornini в настоящее время отсутствуют) с позднего плиоцена (а возможно, и с миоцена; Bickart, 1990) известен вымерший род *Anabernicula* (например, Howard, 1964; Emslie, 1992). Современный южноамериканский род *Chloephaga* также появляется в летописи в плиоцене (Tambussi, Noriega, 1996).

Морские утки (Mergini) – группа животноводных нырковых утиных, населяющих преимущественно умеренные и высокие широты Северного полушария. Триба включает около 20 современных видов в составе 9 родов и один вымерший в историческое время вид – североамериканскую лабрадорскую гагу *Camptorhynchus labradorius*. Группа, несомненно, была более разнообразна еще в позднечетвертичное время и также включала несколько нелетающих островных форм: *Shiriyannetta hasegawai* из плейстоцена Японии и крупных абберрантных *Thambetochea* и *Chelychelynechen* из голоцена Гавайских островов (Olson, James, 1991; Watanabe, Matsuoka, 2015; см. Burleigh et al., 2015 относительно филогенетического положения гавайских *Thambetochea*). Все современные представители трибы ведут преимущественно водный образ жизни и хорошо адаптированы к нырянию. Группа включает уверенно поддерживаемую кладу, объединяющую турпанов, гоголей и крохалей (роды *Melanitta*, *Bucephala*, *Lophodytes*, *Mergellus* и *Mergus*); гаги, каменушки и морянки (роды *Clangula*, *Histrionicus*, *Polysticta* и *Somateria*) могут составлять отдельную кладу (Burleigh et al., 2015; Buckner et al., 2018). В то же время иногда *Clangula* реконструируется как базальный род (Gonzalez et al., 2009; Eo et al., 2009; Sun et al., 2017).

Дивергенция Mergini оценивается ранним-средним миоценом, а расхождение современным родов – от среднего до начала позднего миоцена (Fulton et al., 2012; Sun et al., 2017). В палеонтологической летописи группа известна начиная с конца раннего миоцена Прибайкалья, где отмечена форма, похожая на *Clangula* (Зеленков, 2019б). Во второй половине среднего миоцена морские утки довольно обычны и указаны из континентальных отложений Европы, Азии (Монголия) и Северной Америки (см. Зеленков, 2012а, 2013а;

Stidham, Zelenkov, 2017). Начиная с позднего миоцена группа становится очень редкой в палеонтологической летописи, но современные роды все же известны по фрагментарным находкам начиная с позднего миоцена – плиоцена (см. Зеленков, 2012, 2019б).

Наиболее продвинутую группу анатин составляют трибы *Aythiini* и *Anatini* и несколько близких к ним родов неясного филогенетического положения. Ядром клады *Aythiini* являются нырки из рода *Aythya* – ныряющие утки, специализированные к водному образу жизни и редко выходящие на сушу. Представители близкого рода *Netta* – менее специализированные ныряльщики, зачастую питающиеся на поверхности. К этой филогенетической линии также относятся монотипические роды уток Старого Света *Pteronetta*, *Marmaronetta* и *Asarcornis*, а также африканский голубокрылый гусь *Cyanochen* (Gonzalez et al., 2009; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017). Еще три монотипических рода, *Chenonetta*, *Hymenolaimus* и *Callonetta*, представители которых встречаются в Южном полушарии (Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия) могут представлять либо сестринскую кладу к *Aythiini*, либо более примитивную группу, сестринскую к *Aythiini* и *Anatini* (см. ниже; Gonzalez et al., 2009; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017; Buckner et al., 2018). Напоминающая гуся крупные гребенчатые утки (2 вида рода *Sarkidiornis*), обитающие в тропиках Африки и Южной Америки, или родственны трем вышеупомянутым родам, либо реконструируется как сестринская группа к *Anatini* (Gonzalez et al., 2009; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017; Buckner et al., 2018). В целом, представления о филогенетической структуре продвинутых *Anatinae* остаются довольно плохо разработанными.

Дивергенция *Aythiini* оценивается средним миоценом, а расхождение современных родов – поздним миоценом (*Netta* и *Aythya* – плиоценом; Sun et al., 2017). Несомненные *Aythiini* (род *Aythya*) появляются в палеонтологической летописи только во второй половине позднего миоцена – одновременно в Евразии и в Северной Америке (Курочкин, 1985; Becker, 1987; Зеленков, 2012а, 2016а, 2019б). Другие современные роды трибы *Aythiini* в ископаемом состоянии в неогене не отмечены. Два ископаемых рода относительно неспециализированных уток – *Matanas* из раннего миоцена Новой Зеландии и *Chenoanas* из раннего-среднего миоцена Евразии – проявляют выраженное сходство с современными *Chenonetta* (Worthy et al., 2007; Зеленков, 2012б; Zelenkov et al., 2018) и, с учетом их древнего геологического возраста, могут, в действительности, относиться к базальной радиации продвинутых *Anatinae*. Формы, сходные с современными видами рода *Aythya*, известны начиная с позднего плиоцена Северной Америки и Европы (Becker, 1987; Emslie, 1992; Sánchez Marco, 2005).

Триба *Anatini* включает всеветно распространенных речных уток (кормящихся обычно на поверхности воды, иногда на суше), которые традиционно рассматривались в роде *Anas* s.l. Позднее выяснилось, что в состав этой группы входят южноамериканские

утиные *Tachyeres*, *Lophonetta*, *Amazonetta* и *Speculanas*, что делает традиционный род *Anas* парафилетическим (Johnson, Sorenson, 1999; Gonzalez et al., 2009). Утки-пароходы (*Tachyeres* spp.), населяющие южные окраины Южноамериканского материка и Фолклендские острова, примечательны тем, что демонстрируют прогрессирующий отказ от полета, в разной степени проявляющийся у каждого из четырех видов (один вид еще сохраняет способность к полету; Fulton et al., 2012). Морфологическая обособленность *Tachyeres*, не позволяющая включить их в *Anas*, способствовала разбиению достаточно обширного традиционного рода *Anas* на четыре: *Anas* s.s. (31 современный вид; сюда относятся распространенные в Евразии кряква, чирок-свистунок и шилохвость), *Spatula* (10 видов; из обитающих в Евразии сюда относятся широконоски и чирки-трескунки), *Mareca* (5 видов; серая утка, касатка и связи) и *Sibirionetta* (1 вид: чирок-клоктун). Точные филогенетические отношения между этими родами и группой южноамериканских форм, по-видимому, не могут считаться разрешенными. По молекулярным данным не вызывает сомнения объединение *Anas* s.s. и *Mareca*. Взаимное филогенетическое положение родов *Spatula*, *Sibirionetta* и группы южноамериканских родов различается в различных работах, но чаще всего эти таксоны формируют кладу, сестринскую по отношению к кладе *Anas* s.s.+*Mareca* (Gonzalez et al., 2009; Mitchell et al., 2014; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017; Buckner et al., 2018). В одной работе (Fulton et al., 2012;) они формируют последовательность ветвей в основании Anatini.

Последние молекулярные исследования датируют дивергенцию Anatini средним миоценом, а расхождение базальных родов – в основном, поздним миоценом (Mitchell et al., 2014; Sun et al., 2017). При этом отнесение отдельных ископаемых форм к определенным родам в этой группе затруднено и до недавнего времени все ископаемые речные утки описывались в составе *Anas* s.l., зачастую, как и заведомо более примитивные представители Anatinae (Зеленков, 2012а). В действительности, все ранее описанные среднемиоценовые находки должны быть пересмотрены в свете современного представления о систематике трибы. С конца раннего миоцена по начало позднего миоцена в Евразии существовало разнообразие очень мелких уток *Mioquerquedula*, остеологически отчасти сходных с карликовыми гуськами *Nettapus* (Зеленков, Курочкин, 2012; Зеленков, 2017а, 2019б). В то же время систематическое положение современного рода *Nettapus* остается совершенно неясным – возможно, он представляет базальную линию утиных (Sraml et al., 1996), что ставит под вопрос и вероятное отнесение *Mioquerquedula* к трибе Anatini. Остеологически к *Nettapus* близок род *Helonetta* из раннего плейстоцена Флориды (Emslie, 1992). Несомненные представители *Anas* s.l. известны начиная с позднего миоцена – с территории Евразии и Северной Америки. Разнообразие описанных позднего миоценовых видов (см. Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2012; Zelenkov, Panteleyev, 2015) указывает на то, что в туролии (или раньше) группа Anatini уже испытала заметную радиацию. Находки современных видов

приурочены к плиоцену – плейстоцену. В плейстоцене – среднем голоцене западного побережья Северной Америки обитали очень крупные нелетающие утки из вымершего рода *Chendytes*, реконструируемые по молекулярным данным как базальные представители современных Anatini (Buckner et al., 2018).

Ископаемые семейства гусеобразных. В настоящее время в составе Anseriformes чаще всего распознается только одно ископаемое семейство – Presbyornithidae, объединяющее среднего и умеренно крупного размера длинноногих птиц-бродильщиков, известных преимущественно из позднего палеоцена и раннего эоцена Северной и Южной Америки, а также Монголии (см. Ericson, 2000; Stidham, 2001; Mayr, 2009, 2017; Kurochkin, Dyke, 2010; Tambussi, Degrange, 2013; Stidham, Eberle, 2016; Hood et al., 2019; Зеленков, 2021a). Филогенетическое положение пресбиорнитид остается не до конца ясным – они могут либо представлять стволых Anseriformes (Tambussi et al., 2019), либо относиться к кроновой радиации отряда (Worthy et al., 2017). Ранее предполагалось, что Presbyornithidae могут быть сестринской группой современных утиных (Ericson, 1997; Livezey, 1997a), однако все недавние исследования помещают это вымершее семейство базальнее на филогенетическом дереве. По нашему мнению, какие-то пресбиорнитиды все же могли быть предками современных Anatoidea (клада, включающая, в том числе, Anatidae; Зеленков, 2017в, 2018а, 2019б), поскольку стволые Anatoidea (Romainvilliinae) еще демонстрируют плезиоморфное сходство с Presbyornithidae (Mayr, 2008).

Представители семейства Presbyornithidae первоначально были описаны по изолированным костям задних конечностей как кулики или фламингообразные, однако затем были найдены их полные скелеты, показавшие наличие у этих околородных птиц настоящего утиного клюва – это послужило поводом выводить гусеобразных из примитивных ржанкообразных (Olson, Feduccia, 1980), что не было поддержано другими данными (ни молекулярной, ни морфологической филогенетикой; см. например, Зеленков, 2013в; Коблик, Зеленков, 2015). Несмотря на наличие утиного клюва, и в целом челюстного аппарата утиного типа, пресбиорнитиды еще не были способны к специализированному фильтрационному питанию мелкими пищевыми объектами, что характерно для современных уток (Olson, Feduccia, 1980; Zelenkov, Stidham, 2018).

Пресбиорнитиды неоднократно определялись по крайне фрагментарным материалам из позднемиоценовых (кампан – маастрихтских) отложений (Kurochkin, 2000; Норе, 2002), однако семейственная и даже отрядная принадлежность меловых находок предполагаемых пресбиорнитид остается неподтвержденной. Принадлежность *Teviornis gobiensis* из маастрихта Монголии (Kurochkin et al., 2002) к отряду Anseriformes была подтверждена (Зеленков, Курочкин, 2015; De Pietri et al., 2016), однако отнесение *Teviornis* к семейству Presbyornithidae может считаться только предварительным ввиду существования в

палеоцене-раннем эоцене ряда стволовых гусеобразных неясного систематического положения (*Anatalavis*, *Naranbulagornis* и *Conflictos*; Olson, 1999; Zelenkov, 2018; Tambussi et al., 2019). Более того, сходство с гусеобразными проявляется и у других меловых птиц (например, *Iaceornis*), отнесение которых к этому отряду (и даже кроновой группе Neornithes) остается под вопросом (Hope, 2002; Clarke, 2004; Mayr, 2017). К концу эоцена пресбиорнитиды повсеместно исчезают из палеонтологической летописи, но в Австралии aberrantные представители этой линии (род *Wilaru*) доживают до раннего миоцена (De Pietri et al., 2016).

Одна из репрезентативных коллекций ископаемых остатков пресбиорнитид известна из верхнепалеоцен – нижнеэоценовых отложений свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в южной Монголии (Kurochkin, Dyke, 2010). Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов из Цаган-Хушу были описаны как *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, в то время как еще более 150 костей были указаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010; Зеленков, Курочкин, 2015). Заметная размерная изменчивость пресбиорнитид из Цаган-Хушу была объяснена тем, что данные материалы, по-видимому, представляют смесь нескольких таксонов (Ericson, 2000; см. также Elzanowski, 2014). Ранее П. Эриксон (Ericson, 2000) предположил, что несколько видов пресбиорнитид могут быть представлены среди материалов по этой группе из нижнего эоцена США, но не исключил и половой диморфизм как объяснение размаха размерной изменчивости. Проведенная ревизия материалов по пресбиорнитидам из местонахождения Цаган-Хушу показала, что значительная часть выборки в действительности представляет стволовых Phoenicopterimorphae. Современные Phoenicopterimorphae (фламинго и поганки) заметно отличаются от Anseriformes остеологически, однако стволовые раннеэоценовые представители обеих групп характеризовались менее дивергентной морфологией (Feduccia, 1978; Ericson, 1999). Кроме того, в материалах из Цаган-Хушу обнаружен мелкий и морфологически продвинутый представитель пресбиорнитид (род *Bumbalavis*).

Более продвинутая группа примитивных гусеобразных – Romainvilliidae. Семейство известно по мелким (с чирка) представителям из позднего эоцена – раннего олигоцена Западной Европы (Франция, Англия) и Казахстана (см. Mayr, 2008; Зеленков, 2018a). Кроме того, к Romainvilliidae относят и крупных (с гуся) позднеэоцен–олигоценовых гусеобразных Евразии (Stidham, Ni, 2014; Mayr, De Pietri, 2013). Это ископаемое семейство ранее включалось в качестве подсемейства в современных утиных (Anatidae), однако отличающаяся морфология группы (в том числе, сходство с Presbyornithidae; Mayr, 2008) позволяет трактовать их в ранге семейства (Зеленков, 2018a). В этом отношении примечательно своеобразное строение коракоида ромаинвиллид – элемента скелета, очень однообразно устроенного у всех утиных.

Ископаемое семейство Paranyrociidae может занимать более базальное филогенетическое положение на филогенетическом дереве гусеобразных, чем Romainvilliidae, но пока остается очень плохо изученным – к этой группе относят несколько довольно крупных олигоцен – миоценовых форм из Европы и Северной Америки, отчасти сходных с современными паламедеями по строению тарсометатарсуса (Mayr, Smith, 2017; Mayr et al., 2022b).

Классификация Galliformes и Anseriformes. Ниже приведена семейственная и родовая классификация Galliformes и Anseriformes, принятая в настоящей работе и составленная с учетом разработанных в последующих главах представлений об ископаемом разнообразии этих отрядов. Для вымерших родов приводятся данные о географическом и временном распространении. Для современных родов указание на время существования дается только в тех случаях, когда род известен из доголоценовых отложений (от миоцена до плейстоцена). Указание «современность» приводится в тех случаях, когда род известен только в современности или же только в современности и в голоцене. Это связано с общими представлениями о дивергенции современных родов в доголоценовую эпоху – таким образом, информация о присутствии современных родов в голоцене не требует подтверждения и опускается.

ОТРЯД GALLIFORMES Temminck, 1820, курообразные

†Надсемейство Gallinuloidea Lucas, 1900

Роды *incertae sedis*

†Род *Argillipes* Harrison et Walker, 1977 – ранний эоцен Великобритании.

†Род *Percolinus* Harrison et Walker, 1977 – ранний эоцен Великобритании.

†Род *Namaortyx* Mourer-Chauviré et al., 2013 – эоцен Намибии.

†Род *Chambiortyx* Mourer-Chauviré et al., 2013 – ранний эоцен Туниса.

†Род *Bumbanortyx* Zelenkov, 2021 – ранний эоцен Монголии.

†Род *Bumbanipodius* Zelenkov, 2021 – ранний эоцен Монголии.

†Род *Sobniogallus* Tomek et al., 201 – ранний олигоцен Польши.

†Семейство Gallinuloididae Lucas, 1900

†Род *Gallinuloides* Eastman, 1900 – ранний эоцен США.

†Род *Paraortygoides* Mayr, 2000 – ранний эоцен Европы.

†Семейство Quercymegapodiidae Mourer-Chauviré, 1992

†Род *Quercymegapodius* Mourer-Chauviré, 1992 – поздний эоцен Франции.

†Род *Ludiortyx* Brodkorb, 1964 – поздний эоцен Франции.

†Род *Taubacrex* Alvarenga, 1988 – поздний олигоцен/ранний миоцен Бразилии.

†Род *Ameripodius* Mourer-Chauviré, 1992 – поздний олигоцен/ранний миоцен Бразилии и ранний миоцен Франции.

Надсемейство *Megapodiidea* Lesson, 1831

Семейство *Megapodiidae* Lesson, 1831, сорные куры, большеноги

†Род *Progura* De Vis, 1888 – поздний плиоцен–плейстоцен Австралии.

†Род *Latagallina* Shute, Prideaux et Worthy, 2017 – плейстоцен Австралии.

†Род *Garrdimalga* Shute, Prideaux et Worthy, 2017 – плейстоцен Австралии.

†Род *Mwalau* Worthy et al., 2015 – голоцен Океании.

Род *Alectura* Latham, 1824 – современность Австралии.

Род *Aepyodius* Oustalet, 1880 – современность Юго-Восточной Азии.

Род *Talegalla* Lesson, 1828 – современность Юго-Восточной Азии.

Род *Leipoa* Gould, 1840 – ранний плейстоцен – современность Австралии.

Род *Macrocephalon* S. Müller, 1846 – современность Индонезии.

Род *Eulipoa* Ogilvie-Grant, 1893 – современность Индонезии.

Род *Megapodius* Gaimard, 1823 – современность Австралии и Океании.

Надсемейство *Cracoidea* Rafinesque, 1815

Семейство *Cracidae* Rafinesque, 1815, краксовые

†Род *Boreortalis* Brodkorb, 1954 – миоцен Северной Америки.

Род *Chamaepetes* Wagler, 1832 – современность Центральной и Южной Америки.

Род *Penelopina* Reichenbach, 1862 – современность Центральной Америки.

Род *Penelope* Merrem, 1786 – современность Центральной и Южной Америки.

Род *Aburria* Reichenbach, 1853 – современность Южной Америки.

Род *Pipile* Bonaparte, 1856 – современность Южной Америки.

Род *Ortalis* Merrem, 1786 – предположительно миоцен – современность Центральной и Южной Америки.

Род *Oreophasis* G.R. Gray, 1844 – современность Центральной Америки.

Род *Nothocrax* Burmeister, 1856 – современность Южной Америки.

Род *Crax* Linnaeus, 1758 – современность Центральной и Южной Америки.

Род *Mitu* Lesson, 1831 – современность Южной Америки.

Род *Pauxi* Temminck, 1813 – современность Южной Америки.

Надсемейство *Phasianoidea* Horsfield, 1821

Роды *incertae sedis*

†Род *Telecrex* Wetmore, 1934 – поздний эоцен Китая.

†Род *Palaelectoris* Wetmore, 1930 – ранний миоцен США.

†Род *Archaeophasianus* Lambrecht, 1933 – ранний – средний миоцен США.

†Род *Nanortyx* Weigel, 1963, олигоцен Северной Америки.

†Род *Palaeolectoris* Hou, 1987 – средний миоцен Китая.

†**Семейство Paraortygidae** Mourer-Chauviré, 1992

Роды *incertae sedis*

†Род *Procrax* Tordoff et Macdonald, 1957 – поздний эоцен США.

†Род *Archaeoelectornis* Crowe et Short, 1992 – ранний олигоцен США.

†Род *Palaeonossax* Wetmore, 1956 – ранний олигоцен США.

†Подсемейство Scopelortyginae subfam. nov.

†Род *Scopelortyx* Mourer-Chauviré et al., 2015 – эоцен Намибии.

†Род *Xorazmortyx* Zelenkov et Panteleyev, 2019 – эоцен Узбекистана.

†Подсемейство Paraortyginae Mourer-Chauviré, 1992

†Род *Taoperdix* Milne-Edwards, 1869 – поздний олигоцен – ранний миоцен Европы.

†Род *Paraortyx* Gaillard, 1908 – поздний эоцен – ранний олигоцен Франции.

†Род *Pirortyx* Brodkorb, 1964 – поздний олигоцен Франции.

Семейство Numididae Longchamps, 1842, цесарковые

Род *Numida* Linnaeus, 1764 – современность Африки.

Род *Agelastes* Bonaparte, 1850 – современность Африки.

Род *Acryllium* G.R. Grey, 1840 – поздний плиоцен – современность Африки.

Род *Guttera* Wagler, 1832 – современность Африки.

Семейство Odontophoridae Gould, 1844, зубчатоклювые куропатки

Подсемейство Ptilopachinae Bowie, Cohen et Crowe, 2013.

Род *Ptilopachus* Swainson, 1837 – современность Африки.

Подсемейство Odontophorinae Gould, 1844

†Род *Miortyx* Miller, 1944 – ранний–средний миоцен Северной Америки.

†Род *Neortyx* Holman, 1961 – плейстоцен Северной Америки.

Род *Dendrortyx* Gould, 1844 – современность Северной и Центральной Америки.

Род *Oreortyx* S.F. Baird, 1858 – современность Северной Америки.

Род *Callipepla* Wagler, 1832 – плиоцен – современность Северной и Центральной Америки.

Род *Phylortyx* Gould, 1846 – современность Центральной Америки.

Род *Colinus* Goldfuss, 1820 – поздний плиоцен – современность Северной и Центральной Америки.

Род *Odontophorus* Vieillot, 1816 – современность Северной и Центральной Америки.

Род *Dactylortyx* Ogilvie-Grant, 1893 – современность Центральной Америки.

Род *Cyrtonyx* Gould, 1844 – современность Центральной Америки.

Род *Rhynchortyx* Ogilvie-Grant, 1893 – современность Северной и Центральной Америки.

Семейство Phasianidae Horsfield, 1821, фазановыеРод *incertae sedis*

†Род *Shandongornis* Ueh, 1977 – средний миоцен Китая.

†Подсемейство Palaeortyginae subfam. nov.

†Род *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869 – олигоцен – поздний миоцен Европы; ранний миоцен Прибайкалья.

Подсемейство Rollulinae Bonaparte, 1850, джунглевые куропатки

†Род *Baikalorollulus* gen. nov. – ранний миоцен Прибайкалья.

Род *Xenoperdix* Dinesen et al., 1994 – современность Африки

Род *Rollulus* Bonnaterre, 1791 – современность Юго-восточной Азии.

Род *Arborophila* Hodgson, 1837 – современность Юго-восточной Азии.

Род *Rhizothera* G.R. Gray, 1841 – современность Юго-восточной Азии.

Род *Melanoperdix* Jerdon, 1864 – современность Юго-восточной Азии.

Род *Caloperdix* Blyth, 1861 – современность Юго-восточной Азии.

Подсемейство Phasianinae Horsfield, 1821, фазановые

Роды *incertae sedis*

†Род *Miogallus* Lambrecht, 1933 – весь миоцен Евразии.

†Род *Robustogalla* gen. nov. – средний миоцен Европы.

†Род *Graciligalla* gen. nov. – средний – поздний миоцен Европы.

†Род *Lophogallus* Zelenkov et Kurochkin, 2010 – средний миоцен Монголии.

†Род *Linguornis* Yeh, 1980 – средний миоцен Китая.

†Род *Diangallus* Hou, 1985 – поздний миоцен Китая.

†Род *Rustaviornis* Burchak-Abramovich et Meladze, 1972 – миоцен Грузии.

Род *Rhizothera* Gray, 1841 – современность Юго-Восточной Азии.

Триба Coturnicini Reichenbach, 1848, перепелиные

†Род *Palaeocryptonyx* Deréret, 1892 – средний миоцен – ранний плейстоцен Европы.

†Род *Mioryaba* Zelenkov, 2016 – поздний миоцен Венгрии.

†Род *Bantamyx* Kurochkin, 1982 – поздний миоцен Монголии.

†Род *Lambrechtia*, Jánossy, 1974 – плиоцен – ранний плейстоцен Центральной Европы.

Род *Tetraogallus* J.E. Gray, 1832 – современность Евразии.

Род *Alectoris* Kaup. 1829 – плейстоцен – современность Палеарктики.

Род *Perdicula* Hodgson, 1837 – современность Южной Азии.

†Род *Ophrysia* Bonaparte, 1856 – современность Южной Азии.

Род *Pternistis* Wagler, 1832 – ранний плиоцен Польши и современность Африки.

Род *Ammoperdix* Gould, 1851 – современность юго-западной Азии и северной Африки.

- †Род *Tologuica* Zelenkov et Kurochkin, 2009 – ранний–средний миоцен Монголии и Прибайкалья.
- †Род *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869 – средний–поздний миоцен Европы.
- †Род *Megalocoturnix* Sanchez Marco, 2009 – ранний плиоцен Испании.
- †Род *Chauvireria* Voev, 1997 – поздний миоцен – ранний плейстоцен Восточной Европы и поздний плиоцен Монголии и Забайкалья.
- †Род *Plioperdix* Kretzoi, 1955 – плиоцен Восточной Европы.
- Род *Margaroperdix* Reichenbach, 1853 – современность Мадагаскара.
- Род *Coturnix* Bonnaterre, 1791 – плейстоцен – современность Восточного Полушария.
- Род *Synoicus* Gould, 1843 – современность Африки, юго-восточной Азии и Австралии.
- Триба *Pavonini* Rafinesque, 1815, павлиновые
- Род *Afropavo* Chapin, 1936 – современность Конго.
- Род *Pavo* Linnaeus, 1758 – плиоцен Европы и современность Южной и Юго-Восточной Азии.
- Род *Argusianus* G.R. Gray, 1849 – современность Юго-Восточной Азии.
- Род *Rheinardia* Maingounat, 1882 – современность Юго-Восточной Азии.
- Триба *Polyplectronini* Blyth, 1852, павлиньефазановые
- Род *Tropicoperdix* Blyth, 1859 – современность Юго-Восточной Азии.
- Род *Haematortyx* Sharpe, 1879 – современность Юго-Восточной Азии.
- Род *Galloperdix* Blyth, 1845 – современность Южной Азии.
- Род *Polyplectron* Temminck, 1807 – современность Юго-Восточной Азии.
- Триба *Gallini* Brehm, 1831, куриные
- Род *Peliperdix* Bonaparte, 1856 – современность Экваториальной Африки.
- Род *Ortygornis* Reichenbach, 1852 – ранний плиоцен Южной Африки – современность Южной Азии и Африки.
- Род *Francolinus* Stephens, 1819 – ранний плиоцен Южной Африки – современность Южной и Юго-Восточной Азии.
- Род *Campocolinus* Crowe et al., 2020 – современность Африки.
- Род *Scleroptila* Blyth, 1852 – современность Африки.
- †Род *Eurobambusicola* Zelenkov, 2016 – поздний миоцен – ранний плиоцен Венгрии и Украины.
- Род *Bambusicola* Gould, 1863 – плейстоцен – современность Южной Азии.
- Род *Gallus* Brisson, 1760 – современность южной и Юго-Восточной Азии.
- Триба *Ithaginini* Wolters, 1976, итагиновые
- Род *Lerwa* Hodgson, 1837 – современность Южной Азии.
- Род *Ithaginus* Wagler, 1832 – современность Южной Азии.

Триба Lophophorini G.R. Gray, 1841, моналовые

Род *Tragopan* Cuvier, 1829 – современность Южной Азии.

Род *Tetraophasis* Elliot, 1871 – современность Южной Азии.

Род *Lophophorus* Temminck, 1813 – современность Южной Азии.

Триба Perdicipini Blyth, 1833, серые куропатки

†Род *Megaperdix* gen. nov. – ранний плиоцен – ранний плейстоцен Евразии.

†Род *Titanoperdix* gen. nov. – ранний плейстоцен Прибайкалья.

Род *Perdix* Brisson, 1760 – ранний плиоцен – современность Евразии.

Триба Phasianini Horsfield, 1821, фазановые

†Род *Umbroperdix* gen. nov. – поздний миоцен Украины.

†Род *Panraogallus* – поздний миоцен Китая.

Род *Syrnaticus* Wagler, 1832 – поздний миоцен Евразии – современность Южной и Восточной Азии.

Род *Phasianus* Linnaeus, 1758 – поздний миоцен – современность Евразии.

Род *Chrysolophus* J.E. Gray, 1834 – современность Южной Азии.

Род *Crossoptilon* Hodgson, 1838 – современность Южной Азии.

Род *Catreus* Cabanis, 1851 – современность Южной Азии.

Род *Lophura* Fleming, 1822 – современность Южной и Юго-Восточной Азии.

Триба Pucrasini Wolters, 1976, кокласовые

Род *Pucrasia* G.R. Gray, 1841 – современность Южной Азии.

†Род *Centuriavis* Ksepka et al., 2022 – поздний миоцен США.

Триба Meleagridini G.R. Gray, 1840, индейковые

†Род *Rhegminornis* Wetmore, 1943 – ранний миоцен США.

†Род *Proagriocharis* Martin et Tate, 1970 – поздний миоцен/ранний плиоцен миоцен США.

Род *Meleagris* Linnaeus, 1758 – поздний миоцен – современность Северной и Центральной Америки.

Триба Tetraonini Leach, 1820, тетеревиные

Род *Bonasa* Stephens, 1819 – современность Северной Америки.

Род *Tetrastes* Keyserling et J.H. Blasius, 1840 – современность Евразии.

†Род *Paralagopus* gen. nov. – плиоцен – ранний плейстоцен Восточной Европы.

Род *Lagopus* Brisson, 1760 – ранний плиоцен Восточной Европы – современность Голарктики.

Род *Dendragapus* Elliot, 1864 – современность Северной Америки.

Род *Falcipennis* Elliot, 1864 – современность Восточной Азии и Северной Америки.

Род *Tetrao* Linnaeus, 1758 – ранний плиоцен Восточной Европы – современность Евразии.

Род *Centrocercus* Swainson, 1832 – современность Северной Америки.

Род *Tympanuchus* Gloger, 1841 – ранний миоцен – современность Северной Америки.

ОТРЯД ANSERIFORMES Wagler, 1831, гусеобразные

РОДЫ INCERTAE SEDIS

†Род *Teviornis* Kurochkin et al., 2002 – поздний мел Монголии.

†Род *Conflictocercus* Tambussi et al., 2019 – ранний палеоцен Антарктиды.

†Род *Anatalavis* Olson et Parris, 1987 – поздний мел-ранний палеоцен США и ранний эоцен Великобритании.

†Род *Naranbulagornis* Zelenkov, 2019 – поздний палеоцен Монголии.

†Род *Cousteauvia* Zelenkov, 2020 – поздний эоцен Казахстана.

†Род *Eoneornis* Ameghino, 1895 – ранний миоцен Аргентины.

Подотряд ANHIMAE Wetmore et Miller, 1926

Семейство Anhimidae Stejneger, 1885, паламедей

†Род *Loxornis* Ameghino, 1895 – поздний олигоцен Аргентины.

†Род *Chaunoides* Alvarenga, 1999 – поздний олигоцен – ранний миоцен Бразилии.

Род *Anhima* Brisson, 1760 – современность Южной Америки.

Род *Chauna* Illiger, 1811 – современность Южной Америки.

Подотряд ANSERES Wagler, 1831

Надсемейство Presbyornithoidea Wetmore, 1926

†Семейство Presbyornithidae Wetmore, 1926

†Род *Presbyornis* Wetmore, 1926 – палеоцен – ранний эоцен Северной Америки и Монголии.

†Род *Telmabates* Howard, 1955 – ранний эоцен Аргентины.

†Род *Bumbalavis* Zelenkov, 2020 – ранний эоцен Монголии.

†Род *Wilaru* Boles et al., 2013 – поздний олигоцен – ранний миоцен Австралии.

Надсемейство Anseranatoidea Leach, 1820

Семейство Anseranatidae Sclater, 1880, полулапчатые гуси

†Род *Eoanseranas* Worthy et Scanlon, 2009 – поздний олигоцен – ранний миоцен Австралии.

Род *Anseranas* Lesson, 1828 – плиоцен – современность Австралии.

Надсемейство Anatoidea Leach, 1820

Роды incertae sedis

†Род *Kustokazanser* gen. nov. – поздний эоцен Казахстана.

†Род *Cygnavus* Lambrecht, 1931 – ранний миоцен Германии.

†Род *Allgoviachen* Mayr et al., 2022 – поздний миоцен Германии.

†Род *Garganornis* Meijer, 2013 – поздний миоцен – ранний плиоцен Италии.

†**Семейство Paranyrociidae** Miller et Compton, 1939

†Род *Cygnopterus* Lambrecht, 1931 – ранний олигоцен – ранний миоцен Бельгии и Франции.

†Род *Paranyroca* Miller et Compton, 1939 – ранний миоцен США

†**Семейство Romainvilliidae** Lambrecht, 1933

†Род *Romainvillia* Lebedinsky, 1927 – поздний эоцен Франции и Казахстана.

†Род *Saintandrea* Mayr et De Pietri, 2013 – поздний олигоцен Франции.

†Род *Paracygnopterus* Harrison et Walker, 1979 – ранний олигоцен Англии.

Семейство Anatidae Leach, 1820, утиные

Роды *incertae sedis*

†Род *Teleornis* Ameghino, 1899 – поздний олигоцен Аргентины.

†Род *Pinpanetta* Worthy, 2009 – поздний олигоцен Австралии.

†Род *Australotadorna* Worthy, 2009 – поздний олигоцен Австралии.

†Род *Eutelornis* Ameghino, 1894 – ранний миоцен Аргентины.

†Род *Miotadorna* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии.

†Род *Ankonetta* Cenizo et Agnolín, 2010 – ранний миоцен Аргентины.

†Род *Sinanas* Yeh, 1980 – средний миоцен Китая.

†Род *Megalodytes* Howard, 1992 – средний миоцен США.

†Род *Sharganetta* Zelenkov, 2011 – средний миоцен Монголии.

†Род *Nogusunna* Zelenkov, 2011 – средний миоцен Евразии.

†Род *Heterochen* Short, 1970 – поздний миоцен США.

†Род *Wasonaka* Howard, 1966 – поздний миоцен/ранний плиоцен Мексики.

†Род *Bambolinetta* Mayr et Pavia, 2014 – поздний миоцен Италии.

†Род *Centrornis* Andrews, 1897 – поздний плейстоцен Мадагаскара.

†Род *Talpanas* Olson et James, 2009 – голоцен Гавайев.

Род *Stictonetta* Reichenbach, 1853 – современность Австралии.

Род *Biziura* Stephens, 1824 – плейстоцен – современность Австралии.

Подсемейство *Dendrocygninae* Reichenbach, 1850, свистящие утки

Род *Dendrocygna* Swainson, 1837 – поздний миоцен – современность, тропики Всесветно.

Род *Thalassornis* Eyton, 1828 – современность Африки.

†Подсемейство *Dendrocheninae* Livezey et Martin, 1988

†Род *Mionetta* Livezey et Martin, 1988 – поздний олигоцен – средний миоцен Африки и Европы.

†Род *Dendrochen* Miller, 1944 – ранний миоцен США.

Подсемейство Oxyurinae Swainson, 1831, савковые

†Род *Uyrekura* gen. nov. – ранний олигоцен Казахстана.

†Род *Sayaoa* Tonni, 1979 – ранний миоцен Аргентины.

†Род *Dunstanetta* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии.

†Род *Manuherikia* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии.

†Род *Lavadytis* Stidham et Hilton, 2016 – средний миоцен США.

Род *Heteronetta* Salvadori, 1865 – современность Южной Америки.

Род *Nomonyx* Ridgway, 1880 – современность Южной и Северной Америки.

Род *Oxyura* Bonaparte, 1828 – поздний миоцен Европы – современность, всесветно.

Подсемейство Anserinae Vigors, 1825, гусиные

Роды *incertae sedis*

†Род *Presbychen* Wetmore, 1930 – средний миоцен США.

†Род *Anserobranta* Kurochkin et Ganya, 1972 – поздний миоцен Молдовы.

†Род *Cygnanser* Kretzoi, 1957 – поздний миоцен Венгрии.

†Род *Paracygnus* Short, 1969 – поздний миоцен США.

Род *Malacorhynchus* Swainson, 1831 – современность Австралии.

Триба Cereopsini Vigors, 1825

†Род *Cnemiornis* Owen, 1866 – голоцен Новой Зеландии.

Род *Cereopsis* Latham, 1801 – ранний плиоцен – современность Австралии.

Род *Coscoroba* Reichenbach, 1853 – современность Южной Америки.

Триба Cygnini Vigors, 1825, лебединые

†Род *Afrocygnus* Louchart et al., 2005 – поздний миоцен Чада.

Род *Cygnus* Bechstein, 1803 – поздний миоцен Голарктики – современность Голарктики, Южной Америки и Австралии.

Триба Anserini Vigors, 1825, гусиные

†Род *Ermochen* Brodkorb, 1961 – поздний миоцен США.

†Род *Heteroanser* Zelenkov, 2012 – поздний миоцен Монголии.

†Род *Bonibernicla* Kurochkin, 1985 – поздний миоцен Монголии.

Род *Branta* Scopoli, 1769 – поздний миоцен – современность Голарктики.

Род *Anser* Brisson 1760 – поздний миоцен – современность Голарктики.

Подсемейство Anatinae Leach, 1820, утиные

Роды *incertae sedis*

†Род *Aminornis* Ameghino, 1899 – поздний олигоцен Аргентины.

- †Род *Matanas* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии.
- †Род *Chenoanas* Zelenkov, 2012 – ранний/средний миоцен Евразии.
- †Род *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012 – ранний/средний миоцен Евразии.
- †Род *Helonetta* Emslie, 1992 – ранний плейстоцен США.
- Род *Merganetta* Gould, 1842 – современность Южной Америки.
- Род *Plectropterus* Stephens, 1824 – современность Африки.
- Род *Hymenolaimus* Grey, 1843 – современность Новой Зеландии.
- Род *Salvadorina* Rothschild et Hartert, 1894 – современность Новой Гвинеи.
- Род *Sarkidiornis* Eyton, 1838 – современность Африки и Южной Америки.
- Род *Nettapus* Brandt, 1836 – плиоцен Австралии – современность тропиков Старого Света.
- Род *Chenonetta* Brandt, 1836 – современность Австралии.
- Род *Callonetta* Delacour, 1936 – современность Южной Америки.
- Триба Tadornini Reichenbach, 1849, пеганковые
- †Род *Proanser* Umanskaya, 1979 – поздний миоцен Украины.
- †Род *Brantadorna* Howard, 1964 – плиоцен США.
- †Род *Anabernicula* Ross, 1935 – ?поздний миоцен – плейстоцен США.
- †Род *Nannonetta* Campbell, 1979 – поздний плейстоцен Перу.
- Род *Chloephaga* Eyton, 1838 – плиоцен – современность Южной Америки.
- Род *Oressochen* Bannister, 1870 – плейстоцен Южной и Центральной Америки – современность Южной Америки.
- Род *Alopochen* Stejneger, 1885 – ранний плейстоцен – современность Африки.
- Род *Tadorna* Voie, 1822 – ?средний миоцен – современность Старого Света.
- Триба Cairinini Boetticher, 1936
- Род *Aix* Voie, 1828 – ранний/средний миоцен Азии – современность Азии и Северной Америки.
- Род *Cairina* Fleming, 1822 – современность Южной и Северной Америки.
- Триба Mergini Rafinesque, 1815, морские утки (крохалиные)
- †Род *Protomelanitta* Zelenkov, 2012 – средний миоцен Монголии и США.
- †Род *Shiriyannetta* Watanabe et Matsuoka, 2015 – средний–поздний плейстоцен Японии.
- †Род *Thambetochen* Olson et Wetmore, 1976 – голоцен Гавайев.
- †Род *Chelychelynechen* Olson et James, 1991 – голоцен Гавайев.
- †Род *Ptaiochen* Olson et James, 1991 – голоцен Гавайев.
- Род *Clangula* Leach, 1819 – ?средний миоцен Евразии – современность Голарктики.
- †Род *Ocyplonessa* Brodkorb, 1961 – средний–верхний миоцен США.

Род *Histrionicus* Lesson, 1828 – плиоцен Северной Америки – современность Азии и Северной Америки.

†Род *Camptorhynchus* Bonaparte, 1838 – голоцен Северной Америки.

Род *Polysticta* Eytton, 1836 – современность Голарктики.

Род *Somateria* Leach, 1819 – плиоцен Северной Америки – современность Голарктики.

Род *Melanitta* Voie, 1822 – плиоцен Северной Америки – современность Голарктики.

Род *Vucephala* Baird, 1858 – поздний миоцен Северной Америки – современность Голарктики.

Род *Mergellus* Selby, 1840 – плейстоцен – современность Евразии.

Род *Lophodytes* Reichenbach, 1853 – современность Северной Америки.

Род *Mergus* Linnaeus, 1758 – ?средний миоцен – современность Голарктики, современность Бразилии, голоцен Новой Зеландии.

Триба *Aythiini* Delacour et Maug, 1945, нырковые

Род *Pteronetta* Salvadori, 1895 – современность Африки.

Род *Cyanochen* Bonaparte, 1856 – современность Эфиопии.

Род *Marmaronetta* Reichenbach, 1853 – ранний плейстоцен – современность Палеарктики.

Род *Asarcornis* Salvadori, 1895 – современность Южной и Юго-Восточной Азии.

Род *Netta* Kaup, 1829 – современность Евразии, Африки и Южной Америки.

Род *Aythya* Voie, 1822 – поздний миоцен – современность, всесветно.

Род *Rhodonessa* Reichenbach, 1853 – современность Южной Азии.

Триба *Anatini* Vigors, 1825, речные утки

†Род *Tagayanetta* gen. nov. – ранний – средний миоцен Прибайкалья.

†Род *Chendytes* Miller, 1925 – ранний плейстоцен – голоцен Северно-Восточной Пацифики.

Род *Tachyeres* Owen, 1875 – плиоцен – современность Южной Америки.

Род *Lophonetta* Riley, 1914 – современность Южной Америки.

Род *Speculanas* Boetticher, 1929 – современность Южной Америки.

Род *Amazonetta* Boetticher, 1929 – современность Южной Америки.

Род *Spatula* Voie, 1822 – современность, всесветно.

Род *Sibirionetta* Boetticher, 1929 – современность Азии.

Род *Mareca* Stephens, 1824 – плейстоцен – современность Евразии, Африки и Америки.

Род *Anas* Linnaeus, 1758 – поздний миоцен – современность, всесветно.

ГЛАВА 2

ОСНОВНЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ GALLOANSERES СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

В пределах исследуемого региона местонахождения с остатками Anseriformes и Galliformes, как и птиц в целом, распределены весьма нерегулярно и относительно редки. Репрезентативные фауны Galloanseres известны всего из нескольких палеогеновых местонахождений Европы и Центральной Азии. Раннемиоценовые авифауны известны только из Западной Европы и Прибайкалья (одно местонахождение); среднемиоценовые – преимущественно из Западной Европы и Монголии (также только одно репрезентативное местонахождение); позднемиоценовые – преимущественно из Восточной Европы и Внутренней Азии; раннеплиоценовые – преимущественно из Внутренней Азии; позднеплиоценовые – из Внутренней Азии. Ниже следует краткая характеристика основных местонахождений, содержащих наиболее репрезентативные материалы по Anseriformes и Galliformes, изученные в настоящей работе (рис. 2-1, 2-2).

ПАЛЕОЦЕН-ОЛИГОЦЕН

Мессель (Германия). Местонахождение Мессель расположено вблизи одноименного поселка в окрестностях г. Франкфурт-на-Майне (земля Гессен, Юго-Западная Германия) и приурочено к месторождению битумных сланцев, сформировавшихся в мааре (плоскодонном вулканическом кратере, окруженном невысоким валом) на рубеже ипрского и лютетского веков раннего эоцена (ранее Мессель относили к среднему эоцену). Во время формирования отложений мессельской формации, длившегося около одного миллиона лет (~48–47 млн л.; Metz, Renne, 2005; Smith et al., 2018), маар представлял собой озеро, а окружающая местность была покрыта т.н. «паратропическими» лесами, в которых жили животные, родственники которых сейчас населяют преимущественно тропические или субтропические регионы Южной Америки, Африки и Австралии. Первое палеонтологическое открытие в Месселе (находка остатков ископаемого крокодила) было сделано в 1875 г., и с тех пор местонахождение активно изучается. Десятки тысяч находок ископаемых позвоночных, сделанные в Месселе за последние 143 года, характеризуются внушительным таксономическим разнообразием и прекрасной сохранностью – это очень часто фрагменты или целые скелеты животных, во многих случаях с остатками мягких тканей (Smith et al., 2018). Научная ценность Месселя настолько велика, что в 1995 г. местонахождение было включено в список Всемирного наследия ЮНЕСКО.

Птицы – одна из наиболее разнообразных групп позвоночных в Месселе. Только коллекция Зенкенбергского института насчитывает около 1000 скелетных остатков. Около 70 видов птиц, известных из Месселя, представляют практически все известное разнообразие континентальных авифаун: от нелетающих гигантских Gastornithidae и похожих на тинаму

палеогнат Lithornithidae до разнообразных мелких лесных форм (трогоны, птицы-мыши, удода, ракшеобразные, родственники воробьеобразных – зигодактилиды). Гусеобразные в местонахождении не представлены, а курообразные известны по нескольким скелетам *Paraortygoides messelensis* – не крупного представителя семейства Gallinuloididae (Maug, 2000, 2006; Smith et al., 2018). Значительная часть таксонов позвоночных, представленных в фауне Месселя, характеризуется мозаичной морфологией, сочетающей в различных элементах скелета черты, устойчиво проявляющиеся в нескольких современных группах. Не является исключением и *Paraortygoides*, сочетающий признаки курообразных и гусеобразных (Maug, 2006).

Керси (Phosphorites du Quercy; Франция). Это классическое местонахождение, открытое еще в середине XIX столетия, расположено в юго-западной Франции (Окситания) и приурочено к системе карстовых полостей, заполненных глинистыми отложениями нижнего эоцена – верхнего олигоцена (MP 10/11–MP 28; 49–26 млн л.), богатыми фосфатом кальция. Долгое время карстовая система использовалась для добычи фосфатов, которые поднимались на поверхность вместе с заполняющими полости глинами и затем вручную сортировалась – отобранные таким образом материалы по ископаемым позвоночным, и, в частности птицам, описанные ранними авторами (Lydekker, 1891; Milne-Edwards, 1892; Gaillard, 1908, 1939), не имеют стратиграфической привязки (Mourer-Chauviré, 1992, 2006). Начиная с 1965 г. на местонахождении организованы послынные сборы палеонтологических материалов в оставшихся неразработанными полостях; с учетом полученной стратиграфической информации удалось проследить эволюцию наземных фаун региона на протяжении значительной части эоцена и всего олигоцена (Legendre et al., 2006). Фосфориты Керси исключительно богаты птицами: всего из местонахождения установлено более 70 видов, в том числе десять таксонов курообразных четырех семейств (Mourer-Chauviré, 2006).

Наран-Булак и Цаган-Хушу (Монголия). Местонахождения расположены в западной части Нэмэгэтинской впадины в 6 км друг от друга поблизости от родника Наран-Булак (Девяткин, 1981; Бадамгарав, Решетов, 1985; Russel, Zhai, 1987). Отложения свиты наран-булак представлены тремя пачками, из которых пачки жигден и наран относят к верхнему палеоцену (гашатий), а пачку бумбан – к низам эоцена (бумбаний; Бадамгарав, Решетов, 1985; Russel, Zhai, 1987; Missiaen, 2011; Ting et al., 2011). Богатая фауна местонахождения, включающая разнообразных млекопитающих, амфибий и рептилий, изучалась многими авторами (обзор фауны см.: Dashzeveg et al., 1998; Lopatin, 2006; Данилов и др., 2017; Hood et al., 2019; Лопатин, 2019б). Значительную часть материалов по птицам из местонахождений представляют остатки гусеобразных Presbyornithidae, которые в первоначальной публикации (Kurochkin, Dyke, 2010) были смешаны с Phoenicopterimorphae (Зеленков, 2021а). Остатки Presbyornithidae наиболее многочисленны в пачке бумбан, но происходят из всех трех пачек свиты наран-булак (Kurochkin, Dyke, 2010) и в данной работе

анализируются вместе; различий между материалами по птицам из пачки бумбан и немногочисленными материалами из палеоценовых пачек на данный момент не выявлено. В палеоценовых слоях также найдена крупная гусеобразная птица *Naranbulagornis khun* (Zelenkov, 2019). Курообразные представлены двумя эндемичными ископаемыми родами и видами неясного систематического положения: *Bumbanortyx* и *Bumbanipodius* (Зеленков, 2021б).

Челкар-Тениз (включая овраги Кур-Сай и Мын-Сай; Казахстан). Местонахождение, открытое в 1912 г., располагается в Тургайской впадине в Центральном Казахстане и известно также под названиями Шалкартениз и Челкар-Тенгиз (Тлеубердина, 2017). Ископаемые остатки позвоночных были собраны вблизи солончака Шалкартениз: птицы известны из оврагов Кур-Сай и Мын-Сай на северной окраине солончака в чинке Шалкар-Нура (Челкар-Нура; Курочкин, 1973). Челкарнуринская (чиликтинская) свита, из которой происходят материалы по позвоночным из окрестностей Челкар-Тениза, первоначально относилась к верхнему олигоцену (индрикотериевые слои), но в настоящее время обычно датируется второй половиной нижнего олигоцена (Porov et al., 2002; Тлеубердина, 2017) и сопоставляется с новомихайловской свитой юга Западной Сибири (Геологические и биотические..., 1996). И.Г. Данилов с соавторами (Данилов и др., 2017) обозначают возраст свиты как «олигоцен». Существует также мнение, не нашедшее подтверждения, что верхний горизонт на местонахождении может относиться к нижнему миоцену (Kordikova, 1994). Подобное утверждение основывалось на определении в челкарнуринских материалах нескольких таксонов млекопитающих, характеризующих более молодые фауны. Нужно отметить, что эти определения были в дальнейшем пересмотрены: так, тушканчик *Parasminthus quartus* из Челкар-Нуры был выделен в отдельный род *Bohlinosminthus* (Lopatin, 1999), а бобр, предположительно отнесенный к *Steneofiber*, в действительности, представляет валидный род *Propalaeocastor*, известный из раннего олигоцена Синьзяня (Wu et al., 2004).

Донызтау (Донгустау, Донустау; Казахстан). Местонахождение располагается в Тургайской впадине в Западном Казахстане примерно в 30–35 км на северо-восток от озера Шалкартениз (Тлеубердина, 2017). Находки птиц в чинке Донгустау приурочены к тому же стратиграфическому уровню, что и на местонахождении Челкар-Тениз (Геологические и биотические..., 1998) и, таким образом, также датируются второй половиной раннего олигоцена.

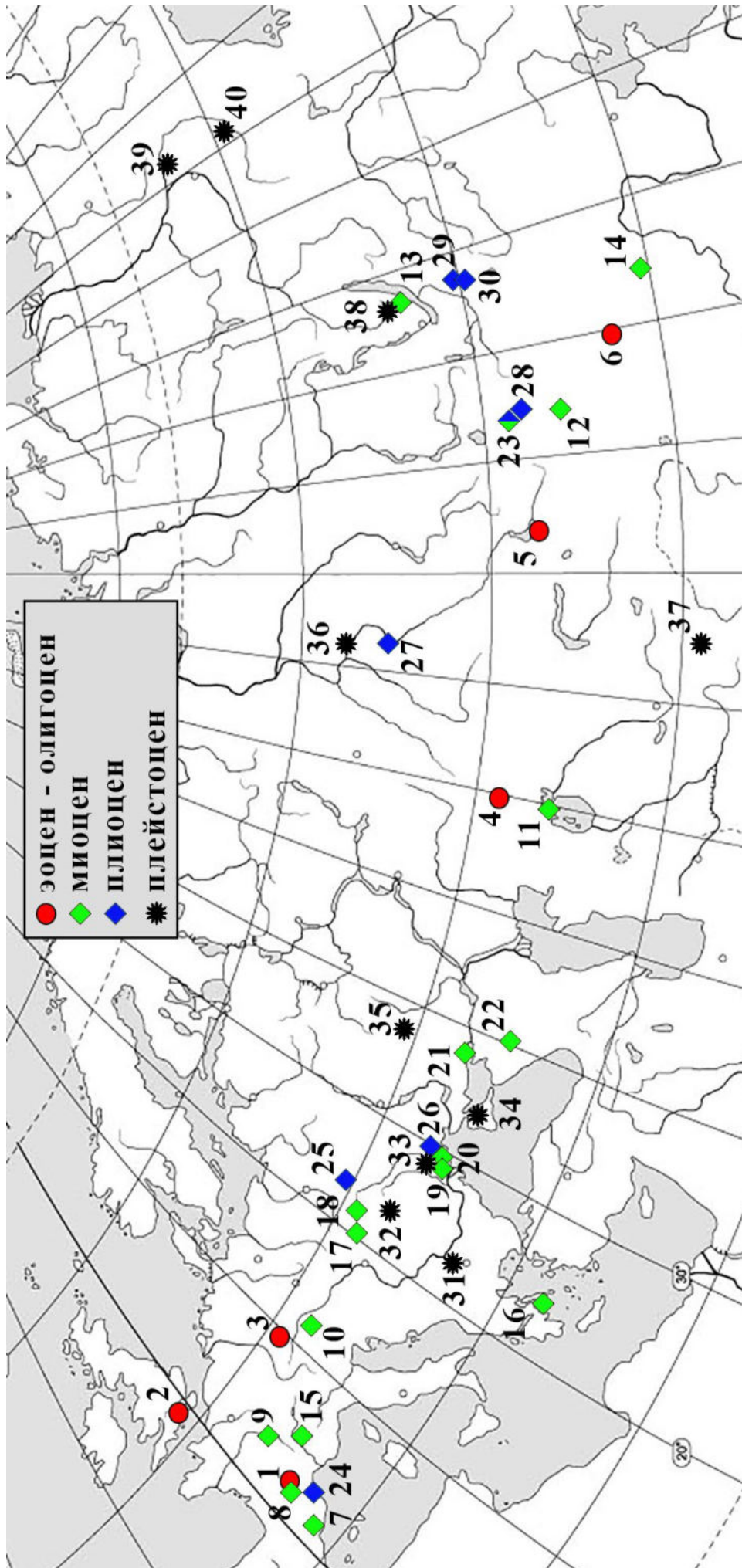


Рис. 2-1. Избранные местонахождения кайнозойских Galloanseres: 1 – Керси (Франция), 2 – Лондон Клэй (Англия), 3 – Мессель (Германия), 4 – Доницгау, Челкар-Тениз (Казахстан), 5 – Польш (Казахстан), 6 – Цаган-Хушу (Монголия); 7 – Кан Мас (Испания), 8 – Сен-Жеран-ле-Пюи (Франция), 9 – Сансан (Франция), 10 – Штайнхайм (Германия), 11 – Акыле (Казахстан), 12 – Шарга (Монголия), 13 – Тагай (Прибайкалье), 14 – Тайрум Нор (Китай), 15 – Ла-Грив-сан-Альбан (Франция), 16 – Пикерми (Греция), 17 – Рудабанья (Венгрия), 18 – Польгарди (Венгрия), 19 – Кишинев (Молдова), 20 – Гребеники, Черевичное (Украина), 21 – Морская-2 (Приазовье), 22 – Солнечнодольск (Предкавказье), 23 – Хиргис-Нур 2 (Монголия), 24 – Перпиньян (Франция), 25 – Венже, Рембеллици Крулевски (Польша), 26 – Этулия, Когловина, Одесские Катакомбы (Молдова, Украина), 27 – Ростовка (Западная Сибирь), 28 – Чоно-Хариах 1 и 2 (Монголия), 29 – Береговая (Забайкалье), 30 – Шамар (Монголия), 31 – Выршец (Болгария), 32 – Бетфия (Румыния), 33 – Этулия-3, Когловина-3 (Молдова, Украина), 34 – Таврида (Крым), 35 – Змеевка (Белгородская обл.), 36 – Скородум, Романово (Западная Сибирь), 37 – Истыгская пещера (Таджикистан), 38 – Малые Голы (Прибайкалье), 39 – Ихине 2 (Якутия), 40 – Дюктайская стоянка (Якутия).

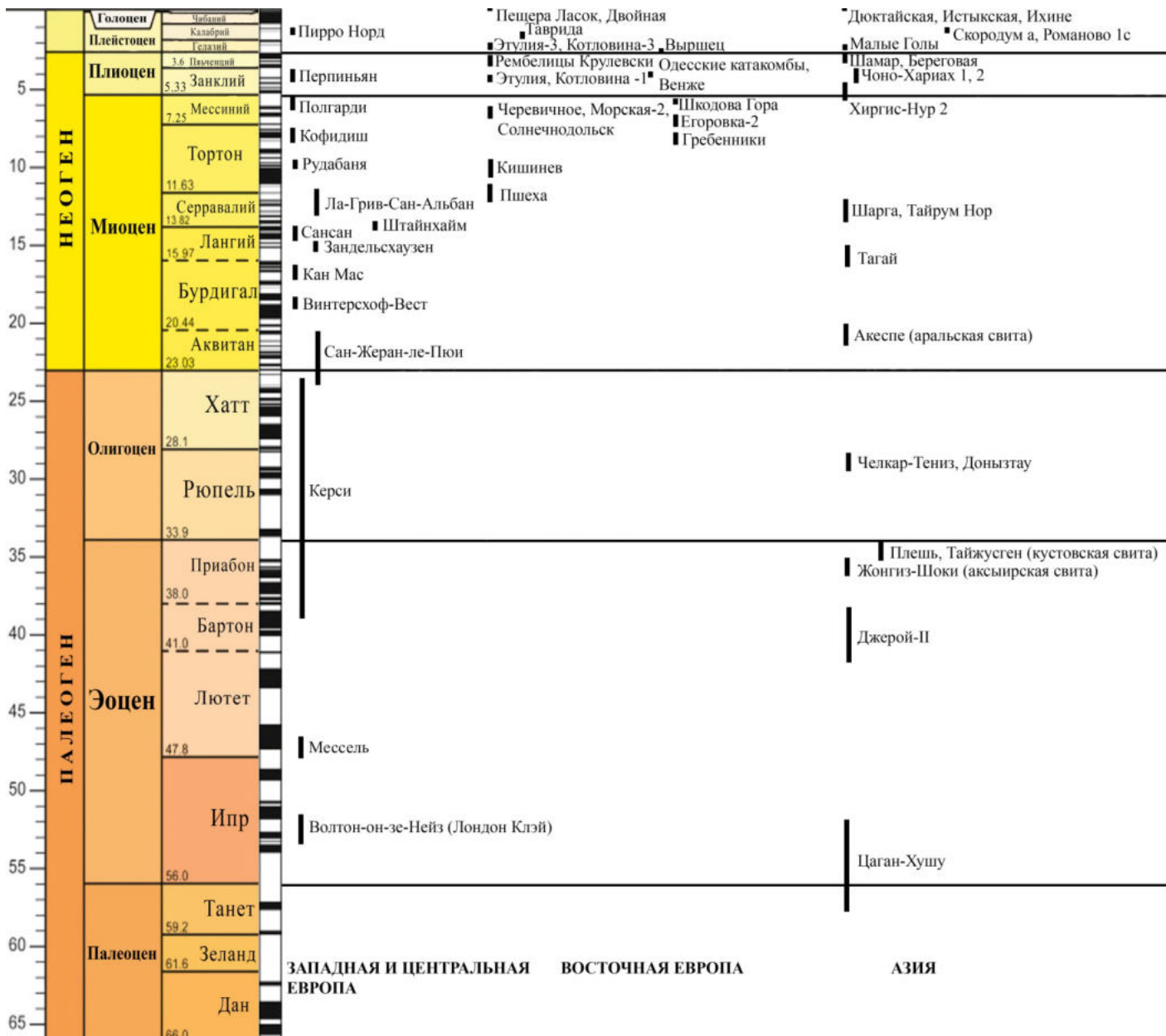


Рис. 2-2. Стратиграфическое положение важнейших местонахождений Galloanseres кайнозоя Евразии.

НИЖНИЙ–СРЕДНИЙ МИОЦЕН

Сен-Жеран-ле-Пуи (Франция). Это классическое раннемиоценовое местонахождение располагается в Центральной Франции (департамент Алье; регион Овернь-Рона-Альпы) и представляет собой серию известняковых карьеров; оно интенсивно изучается с начала XIX столетия (первая публикация датируется 1833 г.) до настоящего времени. Ископаемые остатки позвоночных (в том числе, обычные остатки околоводных и наземных птиц) в значительной степени приурочены к мергелям, представляющим собой зафиксированные между строматолитовыми постройками отложения грязевых потоков, формировавшихся в озерно-речных условиях с флуктуирующими гидрологическими условиями при чередовании фаз более и менее гумидного климата. В дельтовых отложениях, также представленных на местонахождении, встречаются только остатки околоводных птиц (De Pietri et al., 2011).

Отложения в окрестностях Сен-Жеран-ле-Пюи относят к преимущественно к раннему миоцену, зона млекопитающих MN 2a (~20.0–21.7 млн. л.; Steininger, 1999; Hugueney et al., 2006; Hilgen et al., 2012; Mourer-Chauviré et al., 2013). В то же время значительная часть материалов по птицам происходит из старых сборов и не может быть точно датирована, поскольку некоторые местонахождения Сен-Жеран-ле-Пюи относятся к зоне MN 1, а отдельные слои (в частности, нижние уровни местонахождения Billy-Créchy) – к терминальному олигоцену (De Pietri et al., 2011; Mourer-Chauviré et al., 2013).

Фауна птиц Сен-Жеран-ле-Пюи исключительно разнообразна и включает (по последней сводке: Mourer-Chauviré et al., 2013) 69 видовых таксонов, представляющих практически все таксономическое разнообразие птиц: от околородных гагар, трубконосых, разнообразных веслоногих и ржанкообразных, а также фламингообразных до многочисленных лесных птиц, в том числе дятлообразных, воробьеобразных, трогонообразных, птиц-мышей и других. Многие таксоны были первоначально установлены А. Мильн-Эдвардсом и преимущественно в составе современных родов, однако теперь практически все из них пересмотрены и отнесены к базальной радиации соответствующих современных таксонов, иногда – за пределы современных семейств (например, De Pietri et al., 2011; De Pietri, Mayr, 2012). Курообразные представлены последним представителем архаичных Quercumegapodiidae – родом *Ameripodius* (Mourer-Chauviré, 2000) и несколькими видами примитивных фазановых *Palaeortyx* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005); гусеобразные – примитивными утиными *Mionetta* (3 традиционно выделяемых вида) и довольно крупным “*Cygnopterus*” *alphonsi*, в настоящее время относимым к Paranyticidae (Mayr, Smith, 2017). С учетом значительного разнообразия околородных птиц в отложения Сен-Жеран-ле-Пюи и таксономического богатства утиных в других ранне- и среднемиоценовых местонахождениях мира, можно предположить, что видовое разнообразие этой группы недооценено.

Винтерсхоф-Вест (Германия). Местонахождение располагается в Баварии недалеко от города Айхштетт к северу от Мюнхена и относится к раннему миоцену (верхняя часть зоны MN 3). По появлению насекомоядных *Paenelimnocus* фауну датируют хронологической отметкой около 18.7 млн л.; при этом отмечается, что это биохронологическое событие происходит примерно на 2 млн л. раньше в Баварии, чем в Испании (van den Hoek Ostende et al., 2016). Авифауна местонахождения включает умеренно разнообразие лесных птиц, в том числе несколько фазановых (Mlíkovský, 2002).

Зандельсхаузен (Германия). Это богатое местонахождение миоценовой фауны и флоры, открытое в 1959 г., располагается в Баварии примерно в 60 км к северу от Мюнхена. Оно приурочено к Североальпийскому краевому прогибу – так называемому Молассовому бассейну на северной границе Альп – и относится к зоне OSM C+D локальной биозональной шкалы, ранее датировавшейся 16.3–16.5 млн л. (Moser et al., 2009). Другие авторы (Pietro, Rummel, 2016) отмечают ошибочность такой датировки и относят фауну мелких

млекопитающих местонахождения к хронологическому интервалу 15.2–15.3 млн л. (согласно уточняющей схеме последних авторов). Авифауна местонахождения не очень богата и включает несколько таксонов фазановых (как крупных, так и мелких, ранее определявшихся как *Miophasianus altus*, *Palaeortyx intermedia* [ныне трактуется в составе *P. phasianoides*], Phasianidae indet.) и утиных (*Mionetta blanchardi*, *M. natator*, Anseriformes indet.; Göhlich, 2002), в целом отражающих раннемиоценовый этап эволюции сообществ птиц Европы. Присутствие крупного фазана и морфологически продвинутой *Mionetta blanchardi* соответствует более позднему в рамках раннего миоцена возрасту местонахождения, относимого по фауне млекопитающих к зоне MN 5.

Тагай (Россия, Прибайкалье). Местонахождение Тагай, открытое в 1953 г. (Логачев и др., 1964), расположено в Тагайской бухте на юго-западе острова Ольхон на Байкале, приблизительно в 10 км к юго-западу от дер. Хужир. Песчано-глинистую толщу тагайского разреза с несколькими горизонтами карбонатных стяжений и пресноводных известняков Мац с соавторами выделяют в тагайскую свиту (Мац и др., 2001), накапливавшуюся в течение нескольких десятков тысяч лет в условиях мелководных или средних глубин бессточных озер и в субэаральных условиях при тепло-умеренном климате с чередованием гумидных и семиаридных фаз (Мац и др., 2001; Koessler, 2003; Сизов, Клементьев, 2015). Целенаправленные палеонтологические и геологические работы на местонахождении были возобновлены в 2008 г. (Клементьев, 2009; Данилов и др., 2012; Тесаков и др., 2014; Сизов, Клементьев, 2015); с 2012 по 2021 гг. на тагайском местонахождении проводились регулярные сборы остатков позвоночных, организованные Институтом Земной коры СО РАН (Иркутск), ПИН РАН, ЗИН РАН и Геологическим институтами РАН (Москва). Геологии и палеонтологии мелких млекопитающих местонахождения (по результатам полевых исследований 2014 г.) посвящена серия недавних публикаций совместного российско-австрийского коллектива (Daxner-Höck et al., 2022e; Daxner-Höck, Shchetnikov, 2022 и ссылки в этой работе).

Тагай – самая северная точка в Евразии, содержащая теплолюбивую анхитериевую фауну позвоночных, и единственное местонахождение с репрезентативной авифауной птиц миоценового климатического оптимума в Сибири и на территории России в целом. Богатая фауна позвоночных местонахождения изучается уже более полувека (Логачев и др., 1964; Вислобокова, 1990; Хозацкий, Чхиквадзе, 1993; Vislobokova, 1994, 2004; Erbayeva, Fillipov, 1997; Rage, Danilov, 2008; Erbayeva, Alexeeva, 2013; Syromyatnikova, 2014, 2015, 2016; Тесаков, Лопатин, 2015; Klementiev, Sizov, 2015; Sotnikova et al., 2019; Chernansky et al., 2020; Erbayeva et al., 2022; Daxner-Höck et al., 2022a, b, c, d; Mörs et al., 2022; Voyta et al., 2022). Фауна птиц Тагай включает заметное разнообразие околоводных птиц, в том числе утиных (Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Горобец, 2013; Zelenkov, 2016a; Zelenkov et al., 2018). Кроме того, детально изучены тагайские поганки (Зеленков, 2015д) и попугаи (Zelenkov,

2016с), дятлообразные–бородастики (Volkova, 2020), лазающие воробьиные (Волкова, Зеленков, 2018). Обозначено присутствие других групп мелких лесных птиц (Волкова, 2018, 2020, 2022) и курообразных (Зеленков и др., 2018).

Первоначально местонахождение было отнесено к среднему–верхнему миоцену (Логачев и др., 1964); затем, по фауне копытных, его возраст был пересмотрен как раннемиоценовый (зона млекопитающих MN 3–4; Вислобокова, 1990; Vislobokova, 1994; 2004). А.Г. Филлипов с соавторами (Филлипов и др., 2000) сопоставляют фауну Тагайского местонахождения с фауной местонахождения Ая на западном берегу Байкала и относят обе фауны к началу среднего миоцена. Сходным образом (MN 5) определяют возраст местонахождения Роесснер и Моерс (Rössner, Mörs, 2001) – эти авторы поставили под сомнение определение ряда раннемиоценовых таксонов, указанных Вислобоковой. Предположительное отнесение Тагая к зоне MN 5 они базируют исключительно на присутствии необычного оленя *Orygotherium*, специфичного для этого хронологического интервала в Европе; другие формы, определенные авторами, имеют более широкие интервалы в европейских фаунах (по крайней мере, MN4–6). Фауна змей местонахождения сходна с таковой конца раннего – начала среднего миоцена Европы (Rage, Danilov, 2008). Новый комплекс биохронологических данных по позвоночным подтверждает отнесение местонахождение к концу раннего – самому началу среднего миоцена и в целом позволяют сопоставлять тагайскую фауну с зоной млекопитающих MN 5 Европы (Зеленков, Мартынович, 2013; Erbayeva, Alexeeva, 2013; Тесаков и др., 2014; Сыромятникова, 2015, 2016 Тесаков, Лопатин, 2015; Klementiev, Sizov, 2015). Одно исследование (Daxner-Höck et al., 2013) несколько противоречит подобной трактовке возраста Тагая и относит тагайскую фауну к тунгурскому веку второй половины среднего миоцена (около 13 млн л.; биозоны MN7-8, MNU7). Возраст этими авторами определяется по сходству тагайских грызунов из семейств Eomyidae и Cricetidae со среднемиоценовыми (MN 6–8) формами из Европы (но см. Daxner-Höck et al., 2022d), а также по эктотермным позвоночным (отсутствие теплолюбивых *Channa* и *Trionyx* – аргумент в пользу более молодого возраста фауны). Однако такая трактовка противоречит другим данным по амфибиям, грызунам и копытным (Вислобокова, 1990; Vislobokova, 1994; 2004; Erbayeva, Alexeeva, 2013; Тесаков и др., 2014; Сыромятникова, 2015, 2016 Тесаков, Лопатин, 2015; Klementiev, Sizov, 2015), явно указывающим на более древний, чем «тунгурской» (MNU7) эволюционный уровень байкальской фауны. Примечательно, что змееголовые рыбы *Channa* позже были найдены на местонахождении (Тесаков и др., 2014).

В серии последних публикаций по геологии и фауне Тагая (Daxner-Höck, Shchetnikov, 2022 и ссылки) возраст местонахождения принимается как близкий к границе раннего и среднего миоцена и сопоставляется с хронологическим интервалом 16.5–16.3 млн л. (низы зоны MN 5). При этом важно, что материалы по конкретным группам (в частности,

Cricetodontinae; Daxner-Hock et al., 2022d) не позволяют однозначно определять возраст тагайской фауны относительно границы лангия и бурдигала, но зачастую указывают на интервал от концов раннего до среднего миоцена. Оценка возраста в упомянутых работах российско-австрийского коллектива основывается на палеомагнитных данных (Kazansky et al., 2022). Однако в указанной работе сопоставление с интервалом 16.5–16.2 млн л. принимается как один из возможных вариантов (наряду с интервалами 16.0–14.5 млн л. и 13.5–11.0 млн л.). Предпочтение древнейшему интервалу дается как раз на основании палеонтологических данных этого же коллектива (Kazansky et al., 2022) – таким образом, очевидно наличие замкнутого круга в аргументации. Несмотря на сходство со среднемиоценовыми фаунами по ряду групп (например, Daxner-Hock et al., 2022e), альтернативный интервал 16.0–14.5 млн л., соответствующий хронам C5Br-C5AD, в работе данного коллектива авторов практически не рассматривается.

Птицы могут уточнить датировку местонахождения. Ранее обсуждение возраста Тагая отчасти базировалось на фазановых, по которым байкальская фауна оценивалась в широком диапазоне раннего – среднего миоцена (зоны MN 3–MN 5 Европы; Зеленков, Мартынович, 2013; Тесаков и др., 2014). Согласно данным настоящего исследования, в фауне Тагая присутствуют примитивные фазановые *Palaeortyx brevipes*, (вид известен из Сен-Жеран-ле-Пюи во Франции; MN 2), тропические куропатки роллюлины, не известные в Европе до начала позднего миоцена (валлезия, MN 9–10; Zelenkov, 2017), представитель рода *Tologuica*, известного из тунгурской фауны местонахождения Шарга в Монголии (MN 7+8; Зеленков, Курочкин, 2009a), а также крупные фазаны *Miogallus*, существующие в Европе в интервале MN 5–8 (см. Зеленков и др., 2018). Подобный безаналоговый комплекс фазановых тяготеет по своему эволюционному уровню ко второй половине среднего миоцена (судя по присутствию роллюлин и тологуики); при этом *Palaeortyx* может рассматриваться как реликт позднего олигоцена – раннего миоцена. Сочетание *Miogallus* и *Palaeortyx* характеризует местонахождения Зандельсхаузен в Германии (первая половина зоны MN 5, конец раннего миоцена) и Сансан во Франции (зона MN 6, середина среднего миоцена), но не более поздние местонахождения конца среднего миоцена (такие как Штайнхайм в Германии и Ла-Грив во Франции), где несомненные *Palaeortyx* уже отсутствуют, а крупные фазановые *Miogallus* сменяются родом *Robustogalla*. В то же время фазановые как лесные птицы, обычно не способные к длительным перелетам, характеризуются ограниченной способностью преодолевать географические преграды (горные цепи, водные или открытые пространства) и поэтому сопоставление удаленных фаун по ним может быть затруднено.

Более информативны данные по околородным птицам: в частности утиным, которые имеют в настоящее время и могли иметь в прошлом очень широкие ареалы, способны к быстрому расселению и преодолению существенных преград (особенно водных). Фауна утиных Тагая включает *Tadornini* gen. indet., *Chenoanas*, *Mioquerquedula*, *Aix* и морских уток

Mergini – все эти таксоны присутствуют и в местонахождении Шарга в Монголии (Зеленков, Курочкин, 2011, 2012). Общих родов с раннемиоценовыми фаунами Европы, Азии или Новой Зеландии нет, как нет в Тагае и характерных раннемиоценовых *Mionetta*, известных в Западной Европе вплоть до начала зоны MN 5 (Зандельсхаузен; Göhlich, 2002). Одновозрастные с Шаргой местонахождения Европы (Штайнхайм, Ла-Грив) характеризуются присутствием Mergini и *Tadorna*, но *Chenoanas* и *Aix* в них пока не отмечены. Зато роды *Chenoanas* и *Mioquerquedula* присутствуют в местонахождении Сансан, где они даже представлены общим с тагайской фауной видами – *Chenoanas sansaniensis* и *Mioquerquedula* sp. 1 (Zelenkov et al., 2018; см. ниже).

Резюмируя, тагайская фауна фазановых не имеет прямых аналогов в мире, но в целом сопоставляется с зонами млекопитающих MN 5–6 Европы. В то же время представляется, что эволюция лесных курообразных в удаленных регионах Евразии могла быть отчасти разобщена, и поэтому сходные компоненты фауны могут фиксироваться на различных временных интервалах в Азии и в Западной Европе. Тагайская фауна околородных утиных – птиц, имеющих более широкие ареалы в современности и в прошлом – имеет еще более отчетливый среднемиоценовый облик. Таксономическая структура сообществ утиных Тагая очень близка к таковой Шарги, но отличается на видовом уровне, что указывает на ее очевидную древность. С другой стороны, в Тагае имеется два общих вида с фауной Сансана – причем из родов, также характерных для Шарги. Близость с Сансаном показательна, поскольку было отмечено, что именно фауна Сансана маркирует вселение в Европу ряда азиатских видов млекопитающих – представителей среднемиоценовых «тунгурских» ассоциаций (Mirzaie Ataabadi et al., 2013). Временное распространение тунгурской фауны в Китае удается датировать 11.8–13.7 млн. л., но нижняя граница может быть до 15 млн. л. (Wang et al., 2013), что соответствует датировке местонахождения Сансан (14.1 млн. л.; Kalin, Kempf, 2009).

По-видимому, тагайская фаунистическая ассоциация маркирует переход от ранне- к среднемиоценовым сообществам наземных позвоночных Евразии, при этом принадлежность к начальным этапам среднего миоцена (до широкого распространения тунгурских фаун) удается зафиксировать только по мобильным и эврибионтным околородным таксонам утиных. Раннемиоценовый облик фауны Тагая, выявляющийся по лесным обитателям с более медленной и отчасти ограниченной дисперсией (в том числе, крупным и мелким млекопитающим, а также лесным птицам), можно считать примитивным (реликтовым) компонентом этого сообщества, отражающим более медленное преобразование наземных биоценозов. Примечательно, что эволюция утиных в большой степени привязана к динамике водно-болотных ландшафтов и, таким образом, отчасти независима от лесных биомов. При этом биоты континентальных водоемов Евразии значительно лучше коррелируются с открыто-морскими, по которыми и устанавливается граница раннего и среднего миоцена

(Palcu et al., 2017). С учетом вышесказанного здесь по фауне утиных в качестве наиболее вероятной датировки местонахождения принимается нижнелангйская (16.0–14.5 млн л.; см. Kazansky et al., 2022). Вероятно, фауну Тагая можно сопоставить с серединой этого интервала, самыми верхами (среднемиоценовой частью) зоны млекопитающих MN 5 Европы и наиболее поздними (переходными) Шанваньскими фаунами Китая.

Сансан (Франция). Это классическое местонахождение миоценовой фауны, открытое в 1834 г. и расположенное в юго-западной части Франции в провинции Окситания (департамент Герс) – одно из самых богатых в мире. Сбор ископаемых остатков позвоночных в глинисто-карбонатных и мергелистых отложениях Сансана начался еще в первой половине XIX века; материалы по птицам, в том числе из этого местонахождения, легли в основу монументальной работы А. Мильн-Эдвардса (Milne-Edwards, 1869-1871) – основателя современной палеорнитологии.

Очень богатая (85 видов) фауна млекопитающих местонахождения характеризует смешанные ландшафты: преимущественно лесные и отчасти открытые (в том числе, озерно-болотные), существовавшие в условиях субтропического или тропического климата (среднегодовые температуры 16–19°C) с выраженной сезонностью (реконструируемые перепады температур – от 7 до 25°C; Costeur et al., 2012). Примечательно не имеющее аналогов таксономическое богатство (9 видов) крупных растительноядных млекопитающих весом более тонны, в том числе пяти видов хоботных, а также необычное богатство листоядных форм – браузеров. Последнее свидетельствует о крайне высокой первичной продуктивности экосистемы, объясняемой повышенным (в 1.5–2 раза выше современного уровня) содержанием углекислоты в воздухе (Costeur et al., 2012). В то же время для хомяков из Сансана уже отмечается возрастание уровня гипсодонтии – и это рассматривается как один из первых маркеров начинающейся реорганизации сообществ при переходе от гумидного климата миоценового оптимума к позднемиоценовой аридизации (Costeur et al., 2012).

Сансан – типовое местонахождение зоны MN 6. По мнению большинства авторов, оно относится к начальной (Bernor et al., 1996; Kälin, Kempf, 2009 и др.) части этого хронологического интервала, характеризующегося заметным возрастанием числа азиатских мигрантов в Европе и усилением фаунистических обменов между Евразией и Африкой (Bernor et al., 1996). Это биотическое событие, маркирующее распространение фаун MN 6 в Центральной и Западной Европе, совпадает, по мнению предыдущих авторов, с глобальной регрессией мирового океана в конце лангия (Bernor et al., 1996; Steininger et al., 1996). При этом возраст Сансана и, как следствие, начала зоны MN 6, определялся неоднозначным образом: первоначально оно было оценено интервалом 15.2–14.9 млн л., при этом накопление костеносного слоя предположительно датируется периодом около 100 000 лет (Steininger et al., 1996; Sen, Ginsburg, 2000). Другие авторы датируют местонахождение более

молодым возрастом: 13.6 млн. л. (Daams et al., 1999) или 14.1 млн. л. (Kälin, Kempf, 2009; см. также Van der Meulen et al., 2011), основываясь на корреляциях с местонахождениями центральной Испании и Швейцарии, соответственно¹. Характерную для Сансана ассоциацию хомяков в южной Германии относят к интервалу 14.2–14.0 млн. л. (Prieto, Rummel, 2016). Фауна Сансана также часто сопоставляется со среднемиоценовой фауной местонахождения Форт-Тернан в Кении, которое датируется 13.7 ± 0.3 млн. л. (Pickford et al., 2006).

Древняя хронологическая отметка в 15 млн л. большинством авторов оценивается завышенной, а магнитостратиграфическая секция – слишком короткой для однозначных корреляций (Daams et al., 1999). Костер с соавторами (Costeur et al., 2007) полагают, что Сансан может оказаться еще более древним (заметно древнее 15 млн л.), но в этой работе граница лангия и сerratavia определялась как 14.8 млн л. н. (формирование местонахождения предшествовало этой дате). Однако по современным представлениям граница лангия и сerratavia принимается за отметку 13.82 млн л. н. (; Hilgen et al., 2012), что соответствует установившемуся к этому времени низкому уровню мирового океана (Miller et al., 2020) и границе чокракского и караганского ярусов Восточного Паратетиса, маркирующей регрессию морских бассейнов в Восточной Европе (Palcu et al., 2017).

Представляет интерес соответствие времени формирования фауны Сансана с глобальным среднемиоценовым похолоданием, обычно датируемым около 14.2–13.8 млн. л. н. (Shevenell et al., 2004). Именно в это время (14.1–13.7 млн. л. н.), судя по палеоизотопным данным, фиксируется похолодание и в соседней центральной Испании (Domingo et al., 2012). Палеоизотопные океанические данные свидетельствуют, что резкое снижение температуры мирового океана имело место около 13.9–13.8 млн. л. (Holbourn et al., 2013), что полностью соответствует данным о начале глобальной регрессии мирового океана (см. выше). Полученные недавно данные по почвенным палеотемпературам с территории Швейцарии показывают, что выраженное похолодание, контрастирующее с минимальными показателями климатического оптимума миоцена (16.5–16.0 млн. л. н.), фиксируется здесь уже после 14.4 млн. л. н. (тренд падения температур начинается 14.9 млн. л. н.) и к отметке 14.1 млн. л. н. оно уже достигло пика (Methner et al., 2020). Биота Сансана, судя по таксономическому богатству листоядных млекопитающих и высокой первичной продуктивности, очевидно, существовала в период, непосредственно предшествующий глобальному среднемиоценовому похолоданию или же она может быть приурочена к его

¹ Даамс с соавторами (Daams et al., 1999) датируют нижнюю границу зоны MN 6 в Северной Испании отметкой 13.75 млн. л. н., проводя нижнюю границу выше локальной для бассейна Калатаюд биозоны «Е» - на этом же строится и предполагаемая датировка Сансана. В то же время Калин и Кемпф (Kälin, Kempf, 2009) на основании присутствия хомяков *Cricetodon* включают зону «Е» в MN 6 и этим смещают нижнюю границу MN 6 в Испании ближе к 14.1 млн. л. н. Таким образом, разница в датировке Сансана двух указанных коллективов авторов фактически нивелируется. Некоторое различие в сопоставлении Сансана с испанскими и швейцарскими фаунами несомненно объясняется тем, что формирование фаун MN 6 в Испании (14.1 млн. л. н.) запаздывало по сравнению с Центральной Европой, где это событие относится к 14.9 млн. л. н. (Kälin, Kempf, 2009).

самому началу (см. также Costeur et al., 2007), что следует из выявленной сезонности и нарастающей гипсодонтии у хомяков (см. выше). При этом выявленная отчетливая асинхронность фаун мелких млекопитающих среднего миоцена Центральной и Западной Европы (Van der Meulen et al., 2011; Hoeck Ostende et al., 2016) позволяет считать Сансан более молодым местонахождением по сравнению с центральноевропейскими при общем сходстве их фаун. В свете вышесказанного, оценка в 13.9 ± 0.2 млн. л. для возраста фауны Сансана выглядит, по нашим представлениям, наиболее правдоподобной. Важно заметить, что хорошо изученная фауна мелких млекопитающих Швейцарии показывает, что Сансан приурочен не к ранней, как считалось ранее, а средней–поздней части зоны млекопитающих MN 6 – по крайней мере, в той степени, в которой эта зона может быть охарактеризована в Центральной Европе. В то же время нельзя исключить не только несинхронность основных фаунистических событий в Центральной и Западной Европе, но и общую неизохронность эволюции наземной биоты: вполне возможно, что ранние этапы становления фаун MN 6 проходили в более сжатые сроки на Иберийском полуострове и на юге Франции.

Фауна птиц Сансана не столь богата, по сравнению с таковой млекопитающих, и включает, с учетом неназванных таксонов, не более тридцати форм, преимущественно лесных обитателей, таких как фазановые, ястребиные, совиные, птицы-мыши, попугаи и воробьиные (Cheneval, 2000; Manegold et al., 2004; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Pavia, 2014). Околоводные птицы представлены цаплей, ибисом, утиными, журавлем, пастушковыми птицами и куликом (Cheneval, 2000; Zelenkov et al., 2018). По представлениям предыдущих авторов, фауна Galloanseres из местонахождения Сансан включала как древние раннемиоценовые формы (*Palaeortyx*), так и продвинутые, характерные для среднего или даже позднего миоцена–современности (*Palaeoperdix*, *Miophasianus* из курообразных, *Anserobranta*, *Anas*, *Aythya* из гусеобразных). Нами проведена таксономическая ревизия курообразных и гусеобразных из Сансана; присутствие современных родов не подтвердилось (Zelenkov et al., 2018; см. ниже).

Ла-Грив-Сен-Альбан (Франция). Местонахождение расположено в южной Франции примерно в 30 км к юго-востоку от г. Лион и представляет систему карстовых полостей, сформированных в среднеюрских известняках и заполненных глинистыми красноцветными отложениями миоценового возраста. Оно было открыто в 1845 г. и подробно изучалось во второй половине XIX столетия. Первые данные по фауне Ла-Грива были представлены Ч. Депере (Depéret, 1887). В дальнейшем авифауна птиц изучалась различными авторами (Ennouchi, 1930, Ballmann, 1969a; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Pavia, Mourer-Chauviré, 2011 и др.); она включает заметное разнообразие лесных птиц (турако, совы, птицы-мыши, бородастики, зигодактилиды, курообразные) в сочетании с формами открытых и околоводных местообитаний (утиные, кулики, пастушки). Мелкие фазановые из этого местонахождения были частично ревизованы ранее (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005);

материалы по крупной утке, относимой к “*Anas*” *sansaniensis* (Cheneval, 1987; Mlíkovský, 2002), ревизованы нами как принадлежащие *Tadorna* (Zelenkov et al., 2018). В настоящей работе ревизованы остальные фазановые из Ла-Грива.

Местонахождение Ла-Грив-Сен-Альбан относится ко второй половине среднего миоцена; при этом костеносные толщи из разных полостей отличаются по возрасту и соответствуют зонам млекопитающих MN 7 и MN 8 (Mein, Ginsburg, 2002; цит. по Pavia, Mouger-Chauvire, 2011). Значительная часть собранных в ранние годы материалов, включающая типовые по многим таксонам позвоночных, не имеет точной геологической привязки, поэтому местонахождение было выбрано как типовое для нерасчлененной зоны млекопитающих MN 7+8. Нижняя граница зоны MN 7+8 обычно оценивается в интервале от 13.2–12.6 млн. л. для Пиренейского полуострова (Daams et al., 1998; Casanovas-Vilar et al., 2016) или 13.5 млн. л. для Швейцарии и Австрии (Daxner-Hock, 2001; Kälin, Kempf, 2009). Верхняя граница распространения фаун MN 7+8, соответствующая нижней границе валлезийского века млекопитающих в Европе, обычно оценивается в 11.1–11.2 млн. л. (Hilgen et al., 2012). При этом маркируют нижнюю границу валлезия гиппарионы, появляющиеся в Центральной Европе (Австрия) и на Пиренейском полуострове около 11.4–11.0 млн. л. н. (Bernor et al., 2017; см. Зеленков и др., 2022). В то же время верхняя хронологическая граница распространения местонахождений с фауной MN 7+8 в южной Франции оценивается в 10.5 млн. л.; это объясняется сохранением здесь гумидных среднемиоценовых палеообстановок (Gomez Cano et al., 2011).

Штайнхайм (Германия). Местонахождение расположено в Баварии и приурочено к пресноводному озеру, сформировавшемуся в метеоритном кратере диаметром около 3.5 км, который долгое время считался одновозрастным с расположенным поблизости более крупным и хорошо изученным кратером Нордлингер Рис, в настоящее время датированным 14.8 (Schneider et al., 2018) или 14.93–15.0 млн. л. н. (Rocholl et al., 2018). Недавно было показано, что Штайнхайм, скорее всего, представляет собой независимую геологическую структуру и, по-видимому, сформировался в результате отдельного импакта около 14.3 млн л. н. или моложе (Buchner et al., 2020). Озеро на месте кратера функционировало несколько сотен тысяч лет (по оценкам, до одного миллиона), его отложения обычно датируются 14.3–13.5 млн л. (Tütken et al., 2006). Кости позвоночных обильны в средней–верхней части разреза, соответствующей горизонтам с эндемичными гастроподами *Gyraulus trochiformis*/*G. oxystoma*, которые относят к сerratалию (Aiglstorfer et al., 2017). По присутствию короткоживущего таксона-индикатора *Megacricetodon gregarious* Штайнхайм датируют коротким интервалом около 13.8 млн. л. (Kälin, Kampf, 2009; Prieto, Rummel, 2016). Палеоизотопный анализ указывает на среднегодовые температуры около 19 °C в период формирования отложений, что соответствует уровню миоценового климатического максимума (Tütken et al., 2006). Судя по остаткам флоры, в окрестностях озера росли

листопадные леса средиземноморского типа с *Quercus*, указывающие на теплоумеренный климат с выраженным сухим сезоном, однако берег озера был покрыт влажным аллювиальным лесом. В целом, климат реконструируется от семиаридного до умеренно-гумидного (Tütken et al., 2006).

Местонахождение Штайнхайм – типовое для зоны MN 7 (Mein, 1989). Фауна местонахождения, формировавшегося в течение нескольких сотен тысяч лет после импакта, может быть лишь немного моложе Сансана (на хронологическую близость фаун Сансана и Штейхайма указывали многие авторы), но соответствует следующему биохронологическому этапу ввиду своего значительно более восточного расположения – с учетом постепенности распространения восточных фаунистических элементов на запад в среднем миоцене (см. van der Meulen et al., 2011; Hoesck Ostende et al., 2016).

Шарга (Монголия). Это до сих пор остающееся плохо изученным местонахождение располагается в озерной котловине Шаргаин-Гоби на территории сомона Шарга Гоби-Алтайского аймака; оно приурочено к останцу Их-Бэрх-Тологой (координаты останца: N 46° 08', E 95° 05'), удаленному от современного озера Шаргаин-Цаган-Нур на юг на 12–13 км и от сомона Шарга на 27–30 км в юго-западном направлении. Останец представляет собой остатки древнего плато протяженностью около 1.5 км, склоны которого круто опускаются к долине и изрезаны многочисленными глубокими оврагами. Общая мощность неогеновой толщи составляет здесь около 50 м в интервале высот 1036–1085 м над уровнем моря. В нижней части осадки представлены светлыми алевритами и песками, в верхней части – крупнозернистыми песками, конгломератами и песчаниками (Зеленков, 2011ж). Кости мелких позвоночных встречаются по всему разрезу, но преимущественно приурочены к линзам с раковинами гастропод на абсолютной высоте 1051 м. Кости птиц – одни из самых многочисленных на изученных автором обнажениях, наряду с костями мелких млекопитающих.

По наблюдениям А.К. Агаджаняна (Зеленков, 2011ж), большинство костей позвоночных приурочено в Шарге к толщам алевритов. Структура осадка свидетельствует о том, что накопление костей происходило в прибрежной зоне водоема. Отсутствие косой слоистости и частичек средне- и крупнозернистого песка исключает сортировку и концентрацию материала водным потоком. По-видимому, отмыв и концентрация костей позвоночных происходили за счет волн прибоя, которые должны были постоянно существовать в прибрежной зоне крупного водоема. Неоднородность концентрации материала обусловлена тем, что наибольший эффект волноприбойные явления давали на участках побережья, расположенных перпендикулярно господствующим ветрам.

Шарга была первым изученным местонахождением раннего–среднего миоцена во внутренней Азии с богатой фауной птиц. Первые материалы по птицам были собраны в данном местонахождении отрядами ССМГЭ (под руководством Е.В. Девяткина и В.С.

Зажигина) в конце 1960-ых гг. XX века, на основании которых были описаны *Anas saporata*, *Palaeoaramides tugarinovi*, *Porzana risilla*, *Tringa* sp., *Anthus* sp. и *Oenanthe deserti* (Курочкин, 1980; Курочкин, 1985). На рубеже XX и XXI вв. в Шарге работали отряды ССМПЭ под руководством Е.К. Сычевской, А.А. Карху, Е.Н. Курочкина, В.С. Терещенко и А.К. Агаджаняна (последний с участием автора – в 2010 г.), в результате чего было собрано много новых материалов по птицам. Кроме того, значительное число костей птиц (в основном, воробьеобразных), было собрано в 1978–1979 гг. В.С. Зажиговым и передано в ПИН РАН. Изучение этих материалов позволило установить ряд новых видов и родов птиц, в том числе утиных и фазановых (Зеленков, Курочкин, 2009а, 2011, 2012; Зеленков, 2011а, б, ж, 2012а; Zelenkov, 2013, 2016а; Elzanowski, Zelenkov, 2015; Zelenkov et al., 2018).

Первоначально Шарга (называемая «точка 1080 м в Шаргаин-Гоби») сопоставлялась с верхней подсвитой свиты Хиргис-Нур и на этом основании относилось к «среднему» плиоцену (Курочкин, 1985; терминальный миоцен – ранний плиоцен в современном понимании). Позднее возраст местонахождения по рыбам был определен в широких пределах как средний–верхний миоцен (Сычевская, 1989). Данные по мелким млекопитающим позволяют сопоставлять отложения местонахождения Шарга, относимые к свите Ошин, с биофонами MN 7–8 (Зажигин, Лопатин, 2000, 2001; Zazhigin, Voyta, 2018)². Сравнительный анализ таксономического разнообразия птиц Шарги указывает на общее сходство этой авифауны со среднемиоценовыми (MN 6–8) фаунами Европы (Zelenkov, 2016а; Зеленков, 2019а, б) и Северной Америки (Stidham, Zelenkov, 2017).

ВЕРХНИЙ МИОЦЕН

Рудабанья (Венгрия). Это группа местонахождений раннегиппарионовой фауны, широко известных в первую очередь благодаря находкам гоминид, располагается на северо-востоке Венгрии. Впервые ископаемые остатки позвоночных были обнаружены здесь в 1902 г.; активные сборы на местонахождении проводились в 1960–1970-х, а затем в 1990-х гг. (Bernor et al., 2004). Формирование местонахождений комплекса Рудабанья связано с разнообразными прибрежными условиями северных окраин флуктуирующего Паннонского озера (изолированного пресноводного бассейна – наследника Центрального Паратетиса); отложения с остатками позвоночных относятся к началу позднего миоцена и датируются около 10.0–9.7 млн л. (зона MN 9; Bernor et al., 2004). Богатая фауна позвоночных, насчитывающая более 110 видов, существовала в условиях заболоченных лесов на окраине озера и открытых илистых равнин (Andrews, Cameron, 2010). Авифауна включает по меньшей мере пять фазановых (представители Rollulinae и “*Miophasianus*” *medius*, а также формы неясного систематического положения) и три таксона утиных, включая два мелких возможных представителя *Mioquerquedula* (Zelenkov, 2017).

² В недавнем исследовании (Zazhigin, Voyta, 2018) местонахождение названо Шарга 2. В.С. Зажигин (личное сообщение) разделяет Шарга 1 и 2 по характеру сбора материала: все остатки, собранные на поверхности обнаженных склонов, обозначаются как Шарга 1.

Черевичное (Украина). Это крупное многослойное местонахождение позвоночных, разрабатывавшееся украинскими палеонтологами с 1960 г. (Короткевич, 1988), расположено в Одесской области на восточном берегу Хаджибейского лимана у одноименного села и севернее него. Основной костеносный горизонт зеленоватых суглинков и супесей, к которому приурочены также и остатки птиц (Уманская, 1979), располагался непосредственно под слоем алевритов и почвой. Он называется просто «Черевичное» или «Черевичное-1» и датируется самым концом мэотиса (нижняя часть зоны MN 13; Nesin, Nadachowski, 2001; Тесаков, 2021). Отсюда описано несколько таксонов птиц (см. Vocheňski et al., 2019), но для данной работы представляет интерес находка крупного фазана и необычной куропатки, оставшихся до настоящего времени неописанными. Несколькими метрами ниже по разрезу была обнаружена более древняя фаунистическая ассоциация мелких млекопитающих, известная как «Черевичное, нижний слой» или **Черевичное-3**, и датируемая традиционно низами зоны MN 12 (Несин, 2013) или, по новым представлениям, зоной MN 11 (Тесаков, 2021). Фауна, обозначаемая как **Черевичное-2**, или «**Черевичное, средний слой**» (Nesin, Nadachowski, 2001), имеет заметно более молодой возраст и может датироваться первой половиной зоны MN 17 (ранний плейстоцен, гелазий; Тесаков, 2021). Выше по разрезу известен еще один комплекс, обозначаемый как Черевичное-1 или **Морозовка-1**, и датируемый самым концом калабрия – началом среднего плейстоцена (Тесаков, 2021).

Морская-2 (Россия). Местонахождение приурочено к северо-восточной части Таганрогского залива Азовского моря и располагается примерно в 10 км к востоку от г. Таганрог (Ростовская обл.; Титов и др., 2006). Оно датируется поздним мэотисом и сопоставляется с концом первой половины зоны MN 13 (6.3–6.0 млн. л.; Titov, Tesakov, 2013; Frolov et al., 2020; Тесаков, 2021). До недавнего времени это было единственное местонахождение репрезентативной фауны позднемиоценовых позвоночных, и птиц, в частности, в Европейской части России (Пантелеев, 2005; Титов и др., 2006). Предварительное изучение материалов по птицам позволило установить присутствие нескольких таксонов куро- и гусеобразных птиц (Пантелеев, 2005). В дальнейшем мелкая фазановая птица из Морской-2 была описана как *Plioperdix hungaricus*, а средних размеров утка, сходная по размерам с современной широконосой – как *Anas kurochkini*, возможно, родственная современным *Anas platyrhynchos* (Zelenkov, Panteleyev, 2015). Позднее было отмечено, что таксономический статус *Plioperdix hungaricus* из Морской-2 требует ревизии (Зеленков, Горобец, 2022), результаты которой приведены в этой работе (данная форма перемещена в род *Chauvireria*).

Солнечнодольск (Россия). Это открытое в 2009 г. местонахождение позднемиоценовых позвоночных располагается в нескольких километрах восточнее г. Солнечнодольск Ставропольского края (Тесаков и др., 2013). Репрезентативная фауна позвоночных, преимущественно мелких, происходит из толщи озерно-аллювиальных песков

и алевроитов и включает значительное разнообразие земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих, позволяющих датировать местонахождение поздним туролием, серединой зоны MN 13 (Тесаков и др., 2010, 2013; Titov, Tesakov, 2013; Syromyatnikova et al., 2021). Это самое восточное из местонахождений туролийской фауны в Европе и одно из двух известных к настоящему времени местонахождений позднего миоцена с остатками птиц на территории юга Европейской части России. Оно формировалось вблизи южного побережья черноморско-каспийского пролива Восточного Паратетиса (в отличие от близковозрастного местонахождения Морская-2, приуроченного к северному побережью этого водоема). Экологический облик фауны Солнечнодольска – отчетливо саванно-степной с присутствием околотовных и лесных местообитаний (Тесаков и др., 2010; Syromyatnikova et al., 2021). Как и в фауне Морской-2, в Солнечнодольске присутствуют мелкие фазановые и утки *Anas kurochkini*.

Польгарди (Венгрия). Серия местонахождений Польгарди (открыты с 1909 по 1988 гг.) приурочена к карстовым полостям в известняках, расположенных вблизи одноименного поселения в западной Венгрии. Обычно под обобщенным наименованием «Польгарди» подразумевается местонахождение Польгарди 2, но остатки птиц наиболее обычны в местонахождениях Польгарди 3, 4 и 5. Позднетуролийский фаунистический комплекс Польгарди датируется понтом и относится к верхам зоны MN 13 (~6.1–5.3 млн л.; Jánossy, 1991; Wang et al., 2013). Авифауна местонахождения изучалась рядом авторов (Jánossy, 1991; Kessler, 2009a, b, 2010, 2013; Kessler, Hir, 2012a, b) и недавно была ревизована нами (Зеленков, 2016а, б, 2017; Zelenkov, 2016b). Таксономическая ревизия утиных (два вида) и фазановых (пять видов) приведена в этой работе.

Хиргис-Нур 2 (Монголия). Это одно из крупнейших местонахождений гиппарионовых фаун в Евразии расположено в северо-западной части Монголии на северо-западном берегу озера Хиргис-Нур (Котловина Больших Озер; аймак Увс). Здесь на обширной площади в несколько квадратных километров обнажаются вскрытые временными потоками отложения древней озерной котловины. Общая мощность разреза на местонахождении превышает 150 метров: нижняя его часть представлена свитами ошин и алтан-тэли (средний – верхний миоцен), средняя часть – свитой хиргис-нур (верхний миоцен – нижний плиоцен), а верхняя – плейстоценовой свитой туин-гол. Ископаемые остатки животных встречаются на всем протяжении разреза, но наиболее репрезентативная фауна позвоночных приурочена к песчано-алевритово-глинистым, а также отчасти мергелистым озерно-аллювиальным отложениям свиты хиргис-нур (мощностью около 60 м), для которой местонахождение Хиргис-Нур 2 является стратотипическим (Девяткин, 1981). Богатая фауна птиц происходит из верхней части пачки А (Девяткин, 1981) на абсолютном уровне 1094–1097 м (Зеленков, 2011ж), что соответствует самым верхам интервала 37–62 м по Девяткину (1981) и образцам 13/18 в более ранних работах (Девяткин, Жегалло, 1974). Единичные

фрагменты костей птиц были собраны в основной части пачки А (уровень 10–37 по Девяткину, 1981), а также в базальных горизонтах пачки Б, залегающей над пачкой А с размывом.

Первоначально возраст свиты определялся как средний – верхний плиоцен (Девяткин, Жегалло, 1974 и др.). Позднее эти представления были пересмотрены, и свиту хиргис-нур стали считать ранне- и среднеплиоценовой (Девяткин, 1981) – эта точка зрения была принята Е.Н. Курочкиным (1985). Позднейшие палеомагнитные и биостратиграфические исследования позволили удревнить возраст свиты, и в настоящее время ее основную часть (низы пачки А) относят к терминальному верхнему миоцену (вторая половина зоны MN 13), а верхнюю (верхи пачки А и пачку Б) – к раннему плиоцену (Певзнер и др., 1982; Девяткин, 1994). По мелким млекопитающим удается установить туролийский облик и предполагаемый возраст фауны для уровней до 24 включительно (Певзнер и др., 1982; Зажигин и др., 2002); начиная с уровня 29 фауна включает русциниские виды. Таким образом, изначальное разделение фауны Хиргис-Нура 2 по интервалам уровней 10–37 и 37–62 (Девяткин, 1981) не подтверждается. При этом Зажигин с соавторами (2002; Зажигин, Лопатин, 2001) относят уровни 17–30 к самым низам зоны MN 14 плиоцена (~5.3–5.2 млн л.³), а более высокие уровни 50–60 – к нижней части зоны MN 14 (5.2–4.5 млн л.). Близкие оценки дают Вангенгейм с соавторами (2005): согласно этим автором, уровень 37 датируется поздним миоценом (~5.9 млн л.), а уровень 57 – самым ранним плиоценом (~5.2 млн л.).

Богатые материалы по птицам из местонахождения Хиргис-Нур 2 были собраны в разные годы Е.В. Девяткиным, В.С. Зажигиным, В.И. Жегалло, Е.К. Сычевской, Е.Н. Курочкиным, А.А. Карху, А.К. Агаджаняном и автором (в 2010 г.). Комплексное изучение авифауны местонахождения Хиргис-Нур 2 было проведено Е.Н. Курочкиным (1971, 1976, 1982б, 1985 гг.), который установил здесь богатую фауну из 28 форм, преимущественно описанных в качестве новых вымерших видов, два из которых (ископаемые аист и лебедь) были также найдены на близлежащем разрезе Хиргис-Нур 1. Систематическое положение и таксономический статус некоторых из этих форм были позднее пересмотрены; были описаны новые находки (Зеленков, Курочкин, 2009б, 2010, 2012, 2015; Зеленков, 2011ж, 2012б, 2019в; Zelenkov, 2013b; Волкова, Зеленков, 2020). Из более древних слоев (уровни 10–37) нижней подсвиты свиты хиргис-нур известны две формы лебедей неясного таксономического статуса, мелкая утка, сходная с позднемиоценовым североамериканским видом *Anas pullulans*, вымерший вид крупного аиста *Ciconia lucida* и еще один не определимый до рода аист (*Ciconiidae* gen. indet.), а также пастушок рода *Rallus* (Курочкин 1985; Зеленков, Курочкин, 2011).

³ здесь и в следующем случае временная оценка дана автором в соответствии с современными представлениями о хронологии биозон млекопитающих.

Подавляющее большинство остатков птиц из местонахождения Хиргис-Нур 2 происходит из более молодой верхней подсвиты свиты хиргис-нур (уровни 37–62), где доминируют остатки околоводных птиц и, в частности, гусеобразных (см. Зеленков, 2019в). Здесь относительно обычны остатки крупного лебедя *Cygnus pristinus*, а также еще одного несколько более мелкого лебедя. Велико разнообразие гусиных: из Хиргис-Нура 2 описаны *Anser devjatkini*, *Heteroanser vicinus*, *Bonibernicla ponderosa* и еще одна неназванная необычная форма (Волкова, Зеленков, 2020). Утки представлены нырками *Aythya molesta* и *A. magna* (родовая принадлежность последней формы остается неясной; Зеленков, 2012б), а также два неназванных представителя рода *Anas* s.l. – очень мелкая утка, похожая на *A. pullulans* (также известна из одновозрастного местонахождения Явор 1) и еще одна средних размеров, похожая на современную *A. strepera* (Зеленков, 2012б). Присутствие в отложениях свиты хиргис-нур мелкой утки *Anas saporata* не подтвердилось. Курообразные птицы в фауне Хиргис-Нура 2 представлены мелкой фазановой птицей *Bantamux georgicus*, средних размеров фазаном *Syrmaticus kozlovae*, а также еще одним неопределимым до рода фазаном (Зеленков, 2019в).

НИЖНИЙ ПЛИОЦЕН

Чоно-Хариах (Монголия). Местонахождения Чоно-Хариах 1 и 2 расположены в котловине Больших Озер в пределах сомона Дэргэн (Ховд), в 1–2 км к северу от р. Чоно-Хариах. В обоих местонахождениях временными потоками вскрываются пески и алевроиты верхней части пачки А – нижней части пачки Б свиты хиргис-нур (Девяткин, 1981, 1994). Отложения обнажаются в интервале высот 1171–1195 м (Зеленков, 2011ж).

Местонахождение Чоно-Хариах 1 расположено в нескольких километрах к востоку от гипсометрической точки 1690 м (поднятие Цом-Ула). В разрезе Чоно-Хариах 1 палеонтологические объекты обнаружены нами на двух уровнях: 1171 и 1187.5 м (Зеленков, 2011ж). Основной горизонт находок костей, в том числе птичьих, приурочен к уровню 1187.5 м. Фауна мелких млекопитающих указывает на более молодой возраст фауны Чоно-Хариах 1 по сравнению с основным костеносным горизонтом (ур. 37–62) местонахождения Хиргис-Нур 2 и соотносится с верхами биозоны MN 14 – низами биозоны MN 15 (Зажигин, Лопатин, 2001).

Богатое местонахождение Чоно-Хариах 2 расположено в 12 км восточнее Чоно-Хариах 1 и в нескольких километрах восточнее небольшого населенного пункта Аргалант. В разрезе Чоно-Хариах 2 фауна млекопитающих нижних и верхних уровней несколько отличается. Из низов разреза известны одновременно *Microtodon* и примитивные полевки *Aratomys* (Девяткин, 1981); присутствие первых указывает на относительную древность этих отложений, позволяя сближать фауну этого местонахождения с фауной Хиргис-Нур 2, в то время как наличие *Aratomys* может свидетельствовать в пользу более молодого возраста этих слоев по сравнению с верхами пачки А местонахождения Хиргис-Нур 2 (Зеленков, 2011ж). В

верхах разреза *Microtodon* отсутствует, а остатки *Aratomys* доминируют, при этом также появляются *Promymotis* (Девяткин, 1981). Этот уровень соответствует основному костеносному горизонту местонахождения Чоно-Хариах 1, где также доминируют *Aratomys* и не обнаружен *Microtodon* (Зеленков, 2011ж). Остатки птиц в местонахождении Чоно-Хариах 2 найдены в толще алевроитов на уровне 1166 м в слое, содержащем многочисленные кости мелких позвоночных, среди которых преобладают остатки рыб. Этот уровень соответствует верхам зоны MN 14 – зоне MN 15 (Девяткин, 1994; Зажигин, Лопатин, 2001) и может иметь возраст в интервале около 4.5–3.6 млн л. Многочисленные материалы по птицам были собраны на местонахождениях Чоно-Хариах 1 и 2 в разные годы Е.В. Девяткиным, В.С. Зажигиным, В.И. Жегалло, Е.К. Сычевской, А.А. Карху, а также А.К. Агаджаняном и нами (2010 г.). Фауна птиц, включая гусеобразных и курообразных, в значительной мере сходна с таковой из местонахождения Хиргис-Нур 2 (Зеленков, 2015в, 2019в; Zelenkov, 2016a).

Этулия (Молдова). Это многослойное местонахождение располагается на самом юге Молдовы, в окрестностях одноименного села поблизости от оз. Кагул. Наименование «Этулия» употребляется для нижнего костеносного горизонта местонахождения, откуда известна фауна т.н. «молдавского руссильона», сопоставляемая в настоящее время с началом второй половиной раннего плиоцена (~4.2–4.0 млн л.; Тесаков, 2021). Среди немногочисленных остатков птиц (Курочкин, 1985; Wocheński, Kurochkin, 1987) присутствуют материалы по мелким перепелиным, обозначавшиеся как *Plioperdix pontica*, а также крупные серые куропатки, первоначально описанные как *Phasianus eltuliensis*, но ныне относимые нами к *Megaperdix* gen. nov. Нами было показано (Зеленков, Горобец, 2020), что в сборах из Этулии, изученных Е.Н. Курочкиным и переданных ему Н.А. Константиновой (Курочкин, 1985), действительно присутствуют материалы по *Plioperdix pontica*, однако часть материалов, отнесенных к этому виду, в действительности представляет другой таксон мелких фазановых и, очевидно, происходит из верхнего костеносного уровня, датированного ранним плейстоценом (2.4–2.2 млн л.; MN 17) и обозначаемого как местонахождение **Этулия 3** (Тесаков, 2004, 2021).

Котловина (Украина). Местонахождение располагается на крайнем юго-западе Одесской области (Украина) поблизости от Этулии и также представлено несколькими разновозрастными захоронениями, относящимися к трем пачкам древнего аллювия (Несин, 2013). Нижний слой (**Котловина 1**) по возрасту соответствует нижнему слою Этулии и относится к началу второй половины раннего плиоцена (~4.2–4.0 млн л.; MN 15), а верхний (**Котловина 3**) – раннему плейстоцену (2.2–2.1 млн л.; MN 17; Тесаков, 2021). Средний слой (**Котловина 2**) относится к раннему плейстоцену, но содержит переотложенный материал, датированный концом раннего плиоцена (Несин, 2013; Тесаков, 2004, 2021). В ранних сборах на местонахождении произошло перемешивание материалов из разных горизонтов (Тесаков,

2004). Мелкие перепелиные из Котловины, традиционно обозначавшиеся как *Plioperdix pontica* (Курочкин, 1985; Bocheński, Kurochkin, 1987), в действительности относятся как минимум к двум таксонам. *Plioperdix pontica*, судя по всему, принадлежат материалы из Котловины-1 (Зеленков, Горобец, 2020).

Одесские катакомбы (Украина). Это классическое местонахождение, открытое в 1928 г. (Несин, 2013), приурочено к карстовым полостям в окрестностях г. Одессы (южная Украина) и содержит богатую фауну позвоночных второй половины раннего плиоцена (середина зоны MN 15; ~4.0–3.8 млн л.; Тесаков, 2021). Из Одесских катакомб происходят первые изученные остатки ископаемых Galloanseres с территории России: А.Я. Тугариновым (1940) отсюда были описаны мелкие фазановые, в дальнейшем получившие известность как *Plioperdix pontica* (см. Курочкин, 1985), а также более крупный *Alectoris pliocaena*, которого мы относим к серым куропаткам *Perdix*. Долгое время к *Plioperdix pontica* или роду *Plioperdix* относили (ошибочно) все сходные по размеру формы из плиоцена и раннего плейстоцена Евразии (Зеленков, Горобец, 2020).

Венже (Weże; Польша). Местонахождение, обнаруженное в 1934 г., располагается в южной части Польши вблизи г. Дзялошин (Лодзинское воеводство). Аккумуляция костей крупных и мелких позвоночных происходила в вертикальной карстовой полости, при этом значительная часть материала накапливалась как результат жизнедеятельности пернатых хищников. Другая часть материала поступали в карстовые полости естественным путем (Sulimski, 1964). Нижний красноцветный слой на местонахождении содержит фауну раннеплиоценовых позвоночных, относимых к зоне MN 15 (Kowalski, 1990), при этом совместное присутствие *Miomys hajnackensis* (=hassiacus) и *Promiomys gracilis* позволяет сопоставлять ассоциацию из Венже 1 с зоной MNR 7 в Восточной Европе (см. Тесаков, 2021), и, таким образом, датировать ее самым концом раннего плиоцена (~3.85–3.65 млн л.). Экологический облик фауны млекопитающих и рептилий указывает на теплый и довольно аридный климат, при этом наряду с обитателями аридных фаун присутствуют и лесные формы (Kowalski, 1990). Толстый кальцитовый слой, перекрывающий нижний горизонт, по-видимому, содержит более молодую фауну, сопоставляемую с ранним-средним плейстоценом (Sulimski, 1964). Из местонахождения была описана мелкая фазановая птица «*Francolinus*» *capeki wenzensis* Jánossy, 1974 – переизучение оригинальных материалов показало, что они принадлежат нескольким таксонам, в том числе *Plioperdix pontica* (характерному для зон MN 15b–MN16a) и представителю африканского по своему распространению рода *Pternistis*. Фауна также включает примитивного глухаря (*Tetrao conjugens*). Белая куропатка («*Lagopus*» *atavus*) была приписана к данному местонахождению ошибочно (Mlíkovský, 2002) – по-видимому, из-за некорректного указания в подписи к рисунку 1 в работе Яноши (Jánossy, 1974). В действительности, весь материал по «*Lagopus*» *atavus* в последней публикации происходит из значительно более молодого

местонахождения Рембелицы Крулевски 1 (см. ниже). Присутствие белых куропаток как типичных представителей холодных ледниковых фаун в раннем плиоцене Венже 1 наряду с остатками типичных обитателей аридных ландшафтов представляется маловероятным.

ВЕРХНИЙ ПЛИОЦЕН

Рембелицы Крулевски 1 и 2 (Rębielice Królewskie; Польша). Местонахождения расположены поблизости от одноименного населенного пункта в южной части Польши, на севере Силезского воеводства. Первоначально местонахождения Рембелицы Крулевски 1 и 2 считались одновозрастными; при этом репрезентативная фауна птиц известна только из Рембелиц 1 – отсюда описано несколько таксонов фазановых, в том числе две формы тетеревиных (включая белых куропаток «*Lagopus*» *atavus*) – одних из древнейших в Евразии (Jánossy, 1974; Mlíkovský, 2002; Vocheňski et al., 2012). В настоящее время фауна местонахождения Рембелицы Крулевски 2 относится к первой (зона MN 16a; 3.6–3.15 млн л.), а Рембелиц Крулевских 1 – ко второй половине позднего плиоцена (зона MN 16b; 3.15–2.7 млн л. н.; Тесаков, 2004, 2021). Мелкие фазановые из обоих местонахождений, ранее относимые к «*Plioperdix*» *minor*, в действительности представляют разные таксоны, при этом форма из Рембелиц 2 идентична *P. ponticus* из Одесских катакомб, что соответствует более древнему возрасту местонахождения (Зеленков, Горобец, 2020).

Шамар (Монголия). Местонахождение расположено в Селенгинском аймаке (Северная Монголия) на левом берегу р. Орхон в нескольких километрах к юго-западу от поселка Шамар. Здесь в долине реки сохранился сложенный верхнекайнозойскими отложениями останец (Их-Бургэ), на северном склоне которого искусственной выемкой под опору электропередач были вскрыты верхнеплиоценовые отложения, дополненные потом двумя раскопами (Девяткин, Зажигин, 1974). Отложения местонахождения Шамар имеют делювиально-пролювиальное происхождение и накапливались в условиях сухого и теплого климата с отдельными периодами увлажнения (Лискун, Бадамгарав, 1977). Возраст местонахождения оценивается, несомненно, моложе 3.1 млн. л. (на основе датировок базальтов, подстилающих сходные отложения в долине реки Орхон – Девяткин, 1981), и таким образом, соответствует базальному виллафранку (биозоне MN 16a) (Вислобокова и др., 1993). Иногда предполагается, что в разрезе местонахождения можно выделить несколько биостратиграфических подразделений, при этом верхние подразделения имеют возраст не моложе 1.8 млн. л. (Девяткин, 1994). Таким образом, по абсолютному возрасту фауна Шамара может соответствовать фауне забайкальского местонахождения Береговая, относимого к зоне MN 16b, то есть имеющей возраст около 2.6 млн л. (Вислобокова и др., 1993; Ербаева и др., 2005).

Фауна птиц Шамара содержит значительное разнообразие мелких птиц (в первую очередь, воробьиных; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020а, б; Паластрова, 2022), в том числе мелких фазановых, родственных *Plioperdix*, а также серых куропаток: *P.*

margaritae и более крупной *P. inferna* (Зеленков, Курочкин, 2009б; см. Зеленков, Горобец, 2020; Паластрова, 2022).

Береговая (Забайкалье). Это стратотипическое местонахождение чикойского фаунистического комплекса расположено в Южном Забайкалье (Бичуринский район, Республика Бурятия) на правом берегу реки Чикой (приток Селенги) недалеко от фермы Береговая. Красноцветные суглинки и пески Береговой, по генезису представляющие склоновые образования, содержат богатую фауну млекопитающих, при этом источником многочисленных костей и фрагментов скелетов могли явиться многолетние скопления погадок и экскрементов хищных млекопитающих и/или птиц (Базаров и др., 1976; Алексеева, 2005). Фауна представлена обитателями склонов и приречных биотопов, наиболее многочисленны корнезубые бесцементные полевки *Villanyia* (около 70% остатков мелких млекопитающих). Отложения Береговой имеют возраст около 2.7–2.6 млн л. и относятся к раннему виллафранку – биозоне MN 16b (Вислобокова и др., 1993; Ембаева и др., 2005); они откладывались в условиях теплого семиаридного климата, доминировавшими растительными ассоциациями были степи и лесостепи типа саванн, а также разнотравные луга (Алексеева, 2005).

В местонахождении М.А. Ембаевой собраны многочисленные кости птиц, преимущественно мелких (воробьиные и др.; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020а, б; Паластрова, 2022). Как и в Шамаре, присутствуют мелкие перепела и серые куропатки, а также два таксона утиных – гусь и древнейший евроазиатский огарь (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009б; Паластрова, 2022).

НИЖНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН

Выршец (“Varshets”, Болгария). Это местонахождение, открытое в 1987 г., располагается на северо-западе Болгарии неподалеку от одноименного города (Spassov, 1997; Воев, 2016). Многочисленные костные остатки позвоночных содержатся в красноцветном заполнении каверн, образовавшихся в юрских известняках (Spassov, 1997). Фауна Выршеца датируется самым началом плейстоцена (ранний гелазий; низы MN 17a; ~2.23 млн л. н.; Spassov, 1997, 2003) и включает значительное разнообразие наземных птиц (более 50 таксонов), при этом наиболее многочисленны на местонахождении остатки мелкого перепела *Chauvireria balcanica* (Воев, 1997). Также присутствуют тетерева, белые и серые куропатки *Perdix* sp. и неопределенная более крупная фазановая птица. Утиные представлены единственной костью неопределенной речной утки (Воев, 2016).

Крыжановка (Украина). Многослойное местонахождение, располагающееся у одноименной деревни в береговом обрыве Черного Моря у г. Одесса. Нижние костеносные горизонты (**Крыжановка-1** и **2**) соответствуют переходу от позднего плиоцена к плейстоцену и датируются интервалом 2.7–2.4 млн л. н., средний (**Крыжановка-3**) датируется интервалом 2.4–2.2 млн л. н. (первая половина зоны MN 17), а верхний

(Крыжановка-4) – интервалом 2.1–1.9 млн л. н. (Тесаков, 2004, 2021). Среди птиц присутствуют перепела, ранее определявшиеся как *Plioperdix pontica* (Воинственский, 1967; но см. Зеленков, Горобец, 2020) – послонная привязка для этих материалов отсутствует.

Этулия 3. Местонахождение датируется интервалом 2.4–2.2 млн л. н. (первая половина MN 17; Тесаков, 2004, 2021). См.: «Этулия».

Котловина 3. Местонахождение датируется интервалом 2.2–2.1 млн л. н. (середина MN 17; Тесаков, 2004, 2021). См.: «Котловина».

Малые Голы 1 (Прибайкалье). Местонахождение расположено в западном Прибайкалье, на левом берегу р. Анги (Иркутская обл.) у одноименной деревни и является стратотипом аллювиальной ангинской свиты, датируемой ранним плейстоценом. По фауне млекопитающих, собранных разными исследователями в 1960–1970-х гг., в разрезе Малые Голы было выделено несколько стратиграфических уровней: Малые Голы 1 и 2 датируются серединой гелазия (2.2–2.1 млн л.; MN 17), в то время как комплекс Малые Голы 3 имеет более молодой возраст и датируется 2.0–1.6 млн л. (Тесаков, 2021). Материалы по птицам были собраны в последние годы (начиная с 2016 г.) из уровня Малые Голы 1.

Таврида (Крым). Это открытое в 2018 г. карстовое пещерное местонахождение располагается в центральной части Крымского полуострова в окрестностях пос. Зуя Белогорского района (Лопатин и др., 2019; Оксиненко, Лавров, 2021). В галереях пещеры была обнаружена репрезентативная фауна раннеплейстоценовых позвоночных, сопоставляемая с фаунами середины раннего плейстоцена Восточной Европы и, в частности, с фауной местонахождения Дманиси в Грузии. Возраст основной фаунистической ассоциации из пещеры Таврида, также включающей остатки птиц, оценивается как 1.9–1.5 млн л., но возможно, приближается к отметке 1.8 млн л. (Лопатин и др., 2019; Zelenkov et al., 2019). Таким образом, это практически единственное местонахождение с репрезентативной фауной птиц позднего гелазия – раннего калабрия (верхи MN 17 – низы MQ 1) в Причерноморье (небольшая авифауна также известна из другого крымского местонахождения Тарханкут; Горобец, 2018). Сообщество птиц Тавриды включает древнейшие европейские находки огаря и широконоски, а из курообразных – серую куропатку *Perdix*, белую куропатку *Paragopus atavus* и тетерева *Lyrurus partium*.

ГЛАВА 3

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА GALLOANSERES НА ПРИМЕРЕ РЕЧНЫХ УТОК (*ANAS S.L.*)

3-1. Вводные замечания. Ископаемые материалы по многим группам птиц, в том числе и по Galloanseres, по большей части представлены изолированными фрагментами длинных костей конечностей – при этом общая диагностичность посткраниального скелета птиц такова, что позволяет, при сохранении некоторых значимых структур, определять даже сильно фрагментированные остатки до рода, а в ряде случаев – и до вида (в особенности, когда виды различаются по размерам; Зеленков, 2013б). Так, значительное число таксонов ископаемых утиных установлено по плечевым костям, представляющим хороший маркер филогенетического положения (Зеленков, 2012а). Зачастую считается (Журочкин, 1979), что индивидуальная изменчивость посткраниального скелета у птиц минимальна или практически отсутствует. Однако работы последних десятилетий показали, что в общем виде это не так: порой отмечается довольно заметная размерная изменчивость, а в ряде случаев удается показать и структурную (например, Ericson, 1987; Bocheński, 1994; Tomek, Bocheński, 2000; Stewart, 2007 и др.). Авторы указанных работ не отрицают принципиальной возможности определять фрагментарные кости птиц, но обращают внимание на необходимость оценки индивидуальной изменчивости. В то же время специальных исследований по индивидуальной изменчивости у Galloanseres ранее не проводилось (за исключением размерной; см. ниже). В этой работе предпринята попытка изучить размах остеологической изменчивости на примере одной морфологически гомогенной группы – европейских речных уток (род *Anas s.l.*).

Ранее индивидуальная и внутривидовая изменчивость скелета утиных прицельно изучалась лишь в нескольких работах (Latimer, Wager, 1941; Verheyen, 1955; Woelfle, 1967; Livezey, 1993). Так, Латимер и Вагер (Latimer, Wager, 1941) исследовали изменчивость скелета у кряквы из Канзаса (США), преимущественно на черепе. Для посткраниального скелета учитывались лишь длины основных костей и их вес. На основе только средних показателей длины и веса костей, а также коэффициентов вариации было отмечено, что вес костей более вариабелен, чем их длина. Кроме того, было показано, что самцы достовернее крупнее самок по всем измерениям, но отсутствие в этой работе данных по размаху изменчивости не позволяет судить о том, насколько сильно перекрываются выборки по полам (при различающихся средних диапазонов изменчивости может быть очень сходным). Позднее, Р. Верейен (Verheyen, 1955) изучал индивидуальную изменчивость на примере турпана (*Melanitta nigra*), однако в отношении костей конечности им были рассмотрены только общие длины костей и их относительные пропорции. Автор отметил, что наибольшую стабильность проявляют, в том числе, пропорции костей конечности, при этом

пропорции таза и грудины, наряду с некоторыми особенностями показателями черепа, демонстрируют наибольшую индивидуальную изменчивость. В более поздней работе по изменчивости европейских уток (Woelfle, 1967) рассматривались только границы изменчивости; в результате были приведены таблицы с диапазоном вариации отдельных размерных характеристик (как правило, несколько основных промеров для каждого элемента посткраниального скелета). Эти данные показали, что существует значительное перекрытие между полами по всем метрическим показателям. Б. Лайвизи (Livezey, 1993) исследовал размерную изменчивость речных уток с особым акцентом на морфологическое изменение островных видов, но приведенные им данные включают только средние показатели и статистически достоверные различия между видами и полами (при значительном перекрывании абсолютных значений). Из полученных им данным следует отметить постоянство пропорций элементов крыла у различных видов уток при заметно большей вариации пропорций задней конечности – как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне (Livezey, 1993).

Понимание размаха размерной изменчивости у отдельных видов утиных, полученное благодаря работам предшествующих исследователей, имеет общее значение при работе с палеонтологическим материалом, однако не проясняет характер структурной изменчивости – то есть то, насколько отдельные морфологические элементы или части скелета более стабильны, чем другие. В этой работе предпринята первая известная нам попытка оценить размах структурной изменчивости костей посткраниального скелета птиц (Зеленков, 2018б, 2022б; Zelenkov, 2019b).

3-2. Материал и методы. Материалом для изучения остеологической изменчивости у речных уток послужили посткраниальные скелеты 243 экз. 7 видов европейских представителей рода *Anas* s.l. из ряда европейских музеев и научных организаций. Больше всего экземпляров (74 полных и 7 частичных) пришлось на крякву (*A. platyrhynchos*). Материал по остальным видам распределился следующим образом: чирок-трескунок (*Spatula querquedula*) – 14 полных и 6 частичных экземпляров, чирок-свистунок (*Anas crecca*) – 31 полный и 2 частичных, свиязь (*Mareca penelope*) – 23 полных и 4 частичных, широконоска (*Spatula clypeata*) – 25 полных и 3 частичных, серая утка (*Spatula strepera*) – 16 полных и 2 частичных, шилохвость (*Anas acuta*) – 17 полных и 5 частичных. Неравномерная сохранность скелетов (у многих из них отсутствовали или были сильно повреждены отдельные элементы) обуславливает неравномерность выборки по отдельным костям.

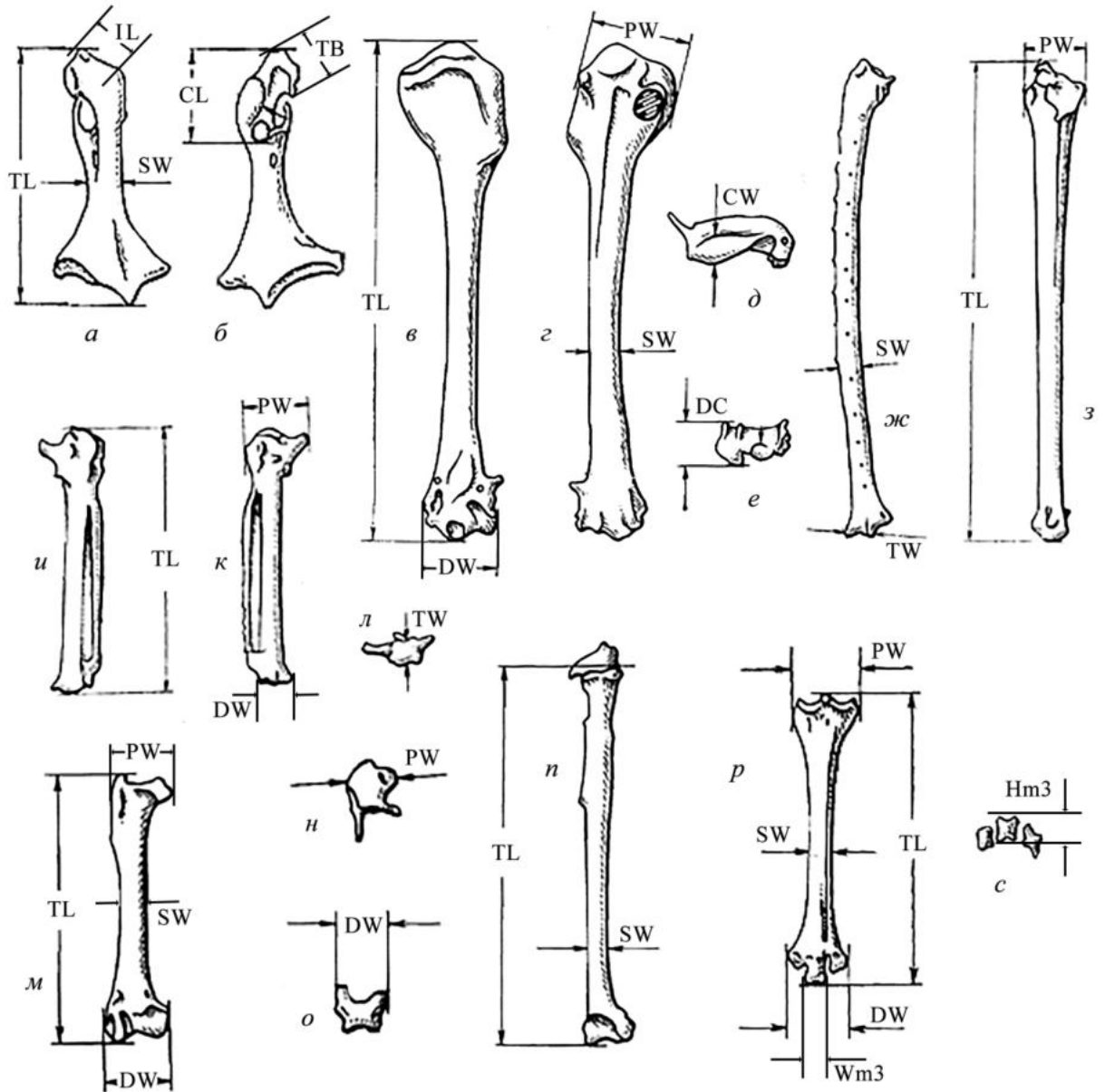


Рис. 3-1. Промеры костей посткраниального скелета, использованные в данной работе: коракоид (а – с вентральной, б – с дорсальной стороны); плечевая кость (в – с краниальной, г – с каудальной, д – с проксимальной, е – с дистальной стороны); локтевая кость (ж – с вентральной; з – с краниальной стороны); карпометакарпус (и – с дорсальной, к – с вентральной, л – с проксимальной стороны); бедренная кость с каудальной стороны (м); тибиятарсус (н – с проксимальной; о – с дистальной; п – с каудальной стороны); тарсометатарсус (р – с дорсальной стороны; с – с дистальной стороны). Вне масштаба (по: Курочкин, 1979, с изменениями). **Обозначения:** CL – краниальная длина; CW – ширина головки плечевой кости; DC – высота дорсального мышелка; DW – ширина дистального эпифиза; Hm3 – высота trochlea metatarsi III; IL – длина акрокоракоплечевой связки; TB – ширина “tuberculum brachiale”; TL – общая длина; TW – ширина пястного блока (со стороны предплечья и кисти); PW – ширина проксимального эпифиза; SW – ширина стержня; Wm3 – ширина trochlea metatarsi III.

Информация о поле не учитывалась в исследовании. Ранее было показано, что у речных уток имеется существенное перекрытие между полами по всем метрическим параметрам длинных костей (Woelfle, 1967; Livezey, 1993), при этом размер вида может меняться со временем (Ericson, 1987). Каких-либо качественных межполовых различий (за исключением строения трохеи; Гарчевская, 1972) для утиных не было отмечено ни нами, ни в литературе. Таким образом, достоверное определение пола у ископаемых представителей

утиных едва ли возможно (за исключением строго диморфных видов), поэтому фокус этой работы ориентирован на межвидовую изменчивость – именно определение видовой принадлежности представляет на данном этапе развития палеонтологии максимальную выполнимую задачу. В результате здесь рассматриваются совокупные выборки по видам (см. также: Livezey, 1989).

Изученные скелеты происходят из различных географических регионов Евразии: в значительной степени из Европы, но также и из Азиатской части России и Казахстана. Благодаря наличию у утиных ярко выраженной натальной дисперсии (Greenwood, Harvey, 1982) едва ли можно предполагать наличие дискретной географической структуры ареалов в пределах евразийского континента, что было подтверждено и молекулярными исследованиями (Kulikova et al., 2005; Peters et al., 2014). В связи с этим изучение собранной выборки без привязки к географическому происхождению отдельных экземпляров представляется здесь оправданным. Кроме того, нас в первую очередь интересовал размах изменчивости вида в пределах ареала и по возможности при наиболее разнообразных условиях – именно эти данные могут использоваться при работе с ископаемыми утинами.

Для каждой длинной кости посткраниального скелета (за исключением лучевой, которая в палеонтологии птиц практически не используется и считается слабо диагностичной) были взяты несколько измерений (рис. 3-1; Приложение 1), удобных для отражения общих пропорций элемента и его отдельных частей (проксимальных и дистальных суставных поверхностей, стержня и отдельных морфологических деталей – таких как мышцелки). Кроме линейных промеров, рассчитывался и анализировался большой ряд возможных соотношений (см. ниже).

Стандартные статистические показатели, такие как стандартное отклонение и коэффициент вариации, не несут необходимой информации об абсолютных показателях и пределах изменчивости, которые, в свою очередь, представляют наибольший интерес с точки зрения данного исследования. В связи с этим в этой работе для каждого линейного размера рассчитывался еще один дополнительный показатель – **диапазон вариации** относительно среднего в процентах (**далее ДВ**), равный сумме максимального и минимального отклонений (в процентах) от среднего для изучаемого показателя:

$$ДВ = \sum \left(\frac{MAX - \mu}{\mu} \times 100\% + \frac{\mu - MIN}{\mu} \times 100\% \right)$$

Так, если максимальное (MAX) и минимальное (MIN) значение оба отклоняются от среднего (μ) на 10 процентов, то ДВ для данного показателя составляет 20. Стандартное отклонение и коэффициент вариации представляют собой функции математической дисперсии выборки, а, следовательно, зависят, в том числе, и от размера выборки. При этом как стандартное отклонение, так и коэффициент вариации могут иметь разные значения при сходном ДВ и поэтому представляются менее информативными с позиции изучения

абсолютного размаха изменчивости (но более адекватны для описания изменчивости в популяциях). Абсолютные метрические показатели (размерные характеристики) – это то, посредством чего непосредственно организм взаимодействует со средой, поэтому ДВ, оценивающий реализованные в природе пределы размерной изменчивости, представляется параметром, лучше отвечающим задачам настоящей работы (по причине того, что различия в ДВ могут быть использованы для интерпретации наблюдаемых различий при работе с ископаемым материалом). Поскольку в этой работе изучалось только общий размах изменчивости (но не его симметрия), то выбор в качестве отправной точки для оценки отклонений среднего арифметического или моды не принципиален. Для сравнения варибельности различных показателей или видов рассчитывались средние ДВ (далее «СДВ») и общие ДВ (далее «ОДВ»); последний представляет собой арифметическую сумму отдельных ДВ для отдельно взятого измерения/вида.

Коэффициенты вариации использовались в данной работе только в качестве вспомогательной оценки относительной стабильности индексов – в связи с малой амплитудой изменчивости последних по сравнению с линейными размерами. При этом сравнение коэффициентов вариации у разных видов (с различным размером выборки) не проводилось – оценивался только общий размах изменчивости коэффициентов вариации по каждому индексу у всех изученных видов. Манипуляции с размером выборки (случайным образом исключалась часть данных) показали, что коэффициент вариации может варьировать в пределах 15-50%, в то время как в этой работе значение придавалось только существенному различию в индексах (при разнице показателей в 200–300 %).

Статистическая обработка проводилась в программах PAST и STATISTICA 12.

3-3. Результаты. Линейные измерения. ДВ отдельных линейных измерений различных элементов посткраниального скелета утиных у всех исследованных видов варьировали от минимальных 5% (ширина проксимального эпифиза тибиотарсуса у *A. strepera*) до максимального 41% (ширина стержня тибиотарсуса у *A. platyrhynchos*; см. Приложение 2). Для большинства измерений ДВ составляли от 7% до 27% (рис. 3-2А). Заметно увеличенные ДВ отмечены для трех измерений коракоида: от 21 до 37% (в зависимости от вида) для высоты *facies articularis clavicularis* (ОДВ = 192), от 16 до 32% для ширины стержня (ОДВ = 171) и от 22 до 37% для длины *impressio lig. acrocoracohumeralis* (ОДВ = 222). Общая длина коракоида и длина краниальной части коракоида демонстрировали заметно меньшую изменчивость, сравнимую с таковой у большинства других изученных размерных параметров. Большинство параметров других элементов скелета не показали заметных различий в изменчивости (за некоторыми исключениями, см. ниже).

Наименее варибельным параметром у всех костей оказалась общая длина: СДВ длины костей по всем элементам скелета был наименьшим (рис. 3-3), при этом ДВ длинны

проксимальных элементов крыла (плечевая и локтевая кость) показали наименьшие абсолютные значения из всех изученных параметров (рис. 3-2А). ДВ длины плечевой кости варьировал у разных видов от 9 до 15%; ОДВ = 88, что составляет наименьший абсолютный показатель, полученный в данной работе. Немного более вариабельной оказалась длина локтевой кости: от 11 до 19%; ОДВ = 95. ДВ длины костей задней конечности оказались больше, чем таковые для костей передней конечности, и были сравнимы с ДВ других параметров соответствующих элементов скелета (рис. 3-2А).

Наиболее вариабельным параметром у всех изученных элементов скелета оказалась ширина стержня (рис. 3-3) – только в случае с локтевой костью вариабельность этого измерения была перекрыта шириной дистального блока (ДВ в этом случае варьировал от 14 у *A. strepera* до 40% у *A. acuta*). СДВ для ширины стержня варьировал от 19 до 24% в зависимости от элемента скелета (рис. 3-3).

Ширина проксимального и дистального эпифизов характеризовались примерно сопоставимым размахом изменчивости у плечевой кости, тибиотарсуса и тарсометатарсуса (ДВ = 14–17%). В локтевой кости и карпометакарпусе ширина проксимального эпифиза была заметно более стабильна, чем дистального; для бедренной кости отмечена противоположная картина (рис. 3-3).

Средние показатели по видам и элементам скелета. СДВ всех учитываемых промеров различались как для отдельных элементов скелета, так и для различных видов. Во всех случаях кроме шилохвосты наибольший СДВ (20–30%) был характерен для корakoида – при этом, в ряде случаев он заметно превышал обобщенные СДВ по другим костям (рис. 3-4А). У четырех из 6 изученных видов вторым по СДВ была локтевая кость, но у чирка-трескунка это оказался карпометакарпус, а у чирка-свистунка и особенно у кряквы (самого мелкого и самого крупного из изученных видов) заметную изменчивость показали все кости задней конечности. В целом, тарсометатарсус характеризуется повышенной изменчивостью у всех видов, кроме чирка-трескунка и серой утки (у этого вида этот элемент скелета наименее изменчив). У свиязи наименее изменчивым оказался тибиотарсус, а у широконоски и чирка-трескунка – бедренная кость. СДВ плечевой кости был небольшим во всех случаях, а для шилохвосты – наименьшим из всех элементов скелета.

Сравнение СДВ отдельных элементов скелета у разных видов показывает, что кряква – в целом, самый вариабельный вид (рис. 3-4Б). Исключениями являются СДВ локтевой кости и карпометакарпуса, которые оказались наибольшими у шилохвосты. Наименее вариабельны СДВ большинства костей у серой утки; но локтевая кость и особенно бедренная наименее вариабельны у чирка-трескунка (рис. 3-4Б).

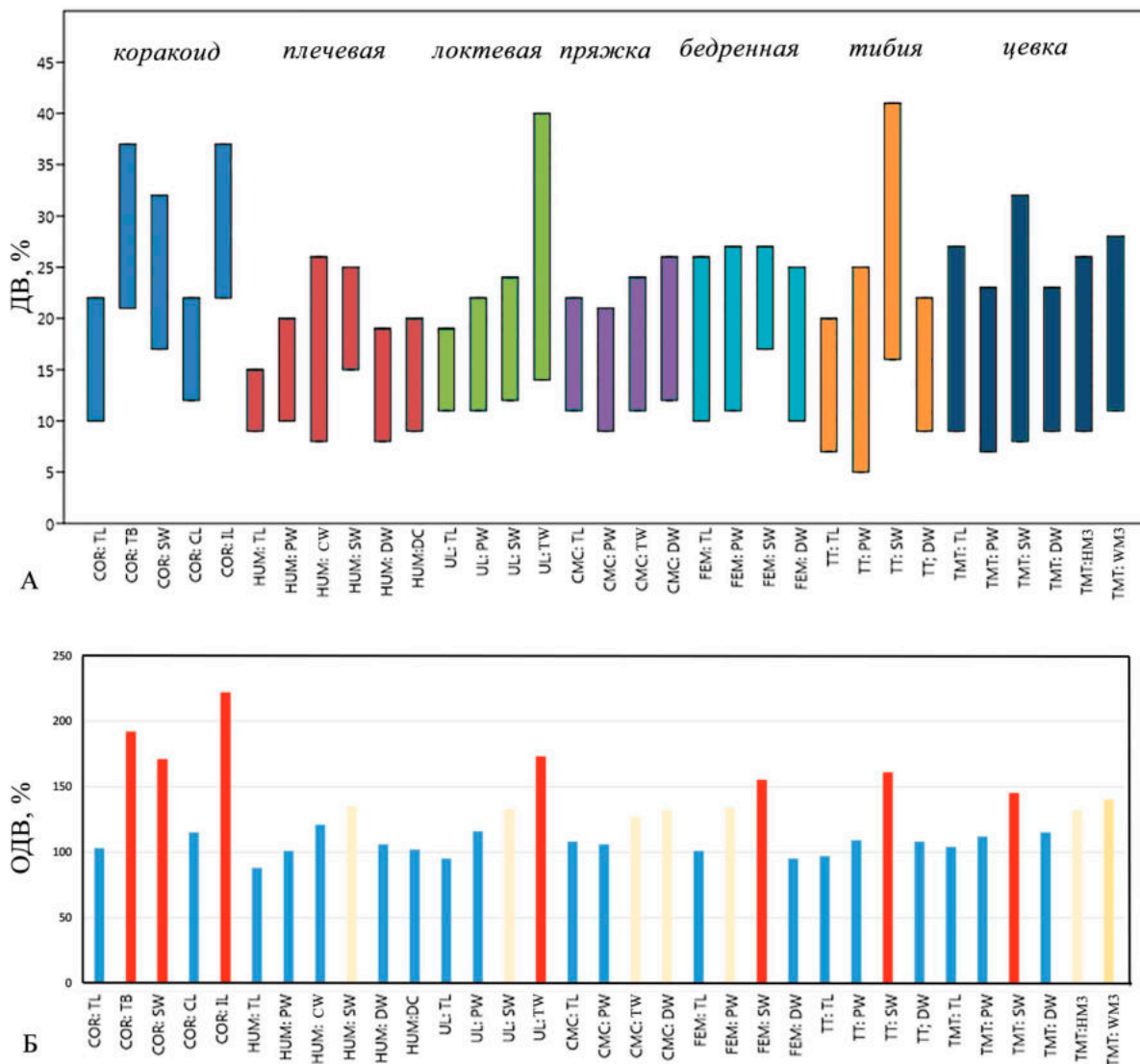


Рис. 3-2. Индивидуальная изменчивость основных параметров посткраниального скелета Anatidae (см. рис. 3-1) на примере европейских речных уток (*Anas s.l.*). А: Амплитуда диапазонов вариации (ДВ; см. текст) остеологических параметров у разных видов. Границы каждого столбика определяются минимальным и максимальным показателями ДВ у изученных видов. Цветом выделены различные элементы скелета. Б: Суммарные ДВ (ОДВ) остеологических параметров по всем видам речных уток. Цветом выделены три условные группы: с низкой (синие), умеренной (бежевые) и повышенной (красные) изменчивостью.

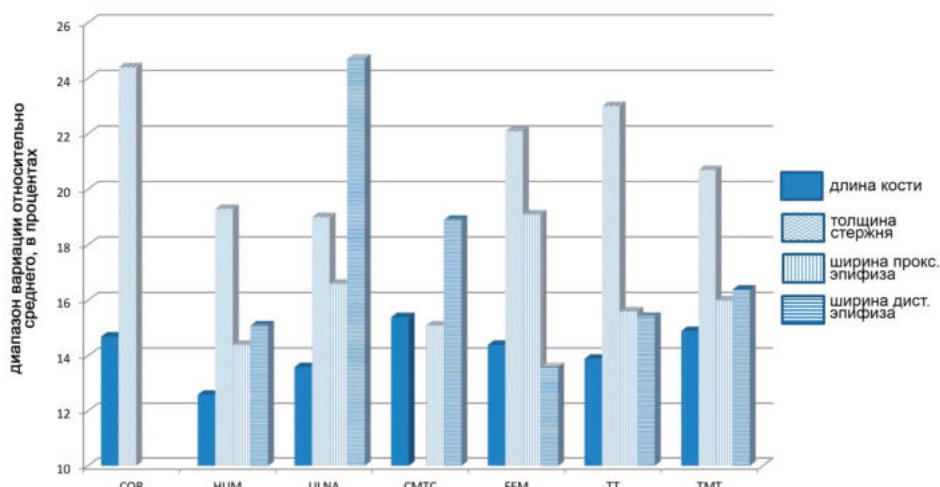


Рис. 3-3. Средние ДВ (СДВ) основных остеологических параметров, рассчитанные по всем изученным видам речных уток (*Anas s.l.*). Обозначения (слева направо): COR – коракоид, HUM – плечевая кость; ULNA – локтевая кость; CMTC – карпометакарпус; FEM – бедренная кость; TT – тибитарсус; TMT – тарсометатарсус.

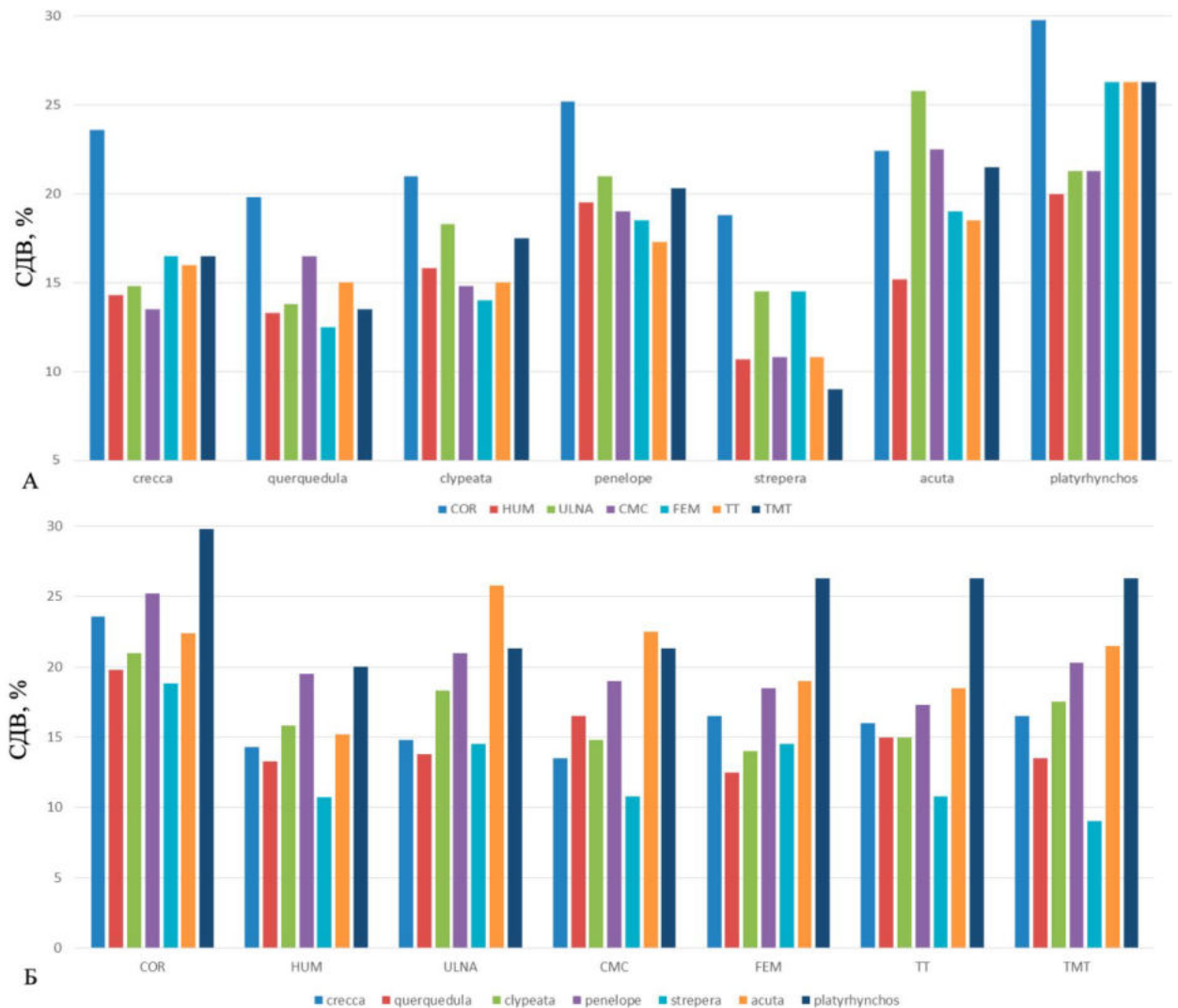


Рис. 3-4. Сравнение изменчивости основных параметров посткраниального скелета у речных уток (*Anas s.l.*) по видам и элементам. А – СДВ по всем промерам каждой из изучаемых костей, сгруппированные по видам. Б – то же, но сгруппированные по элементам скелета. Обозначения: см. рис. 3-3.

Отношения и корреляции. Все линейные измерения статистически достоверно позитивно коррелировали между собой, при этом коэффициент корреляции был довольно высок (Приложение 2). Хуже всего прослеживалась корреляция между отдельными измерениями и шириной стержня.

Все исследованные отношения не показали зависимость от размера; корреляция между ними и линейными измерениями отсутствовала (Приложение 2). Вариация абсолютных показателей отдельных отношений оказалась очень мала и в большинстве случаев не превышала 10% относительно среднего значения (Приложение 2), хотя индексы, в которых учитывалась ширина стержня, все же показали больший коэффициент вариации (за некоторым исключением; например, в локтевой кости). Индекс удлинения коракоида, представляющий собой отношения краниальной длины к длине кости, варьировал у всех видов от 0.31 до 0.39, в то время как индекс робустности коракоида (отношения ширины стержня к общей длине) варьировал от 0.1 до 0.13 (Приложение 2). В плечевой кости индекс робустности варьировал от 0.07 до 0.08; отношение «дорсальный мышцелок/общая длина»

составляло от 0.08 до 0.10, а отношение «проксимальная ширина/общая длина» – от 0.20 до 0.25 у всех видов. Отношение «дорсальный мышцелок/ширина проксимального эпифиза», связывающий максимально удаленные в анатомическом отношении части плечевой кости, варьировал от 0.39 до 0.46. Подавляющее большинство остальных индексов (за некоторым исключением, см. ниже) показали сходную незначительную изменчивость.

Более выраженная изменчивость была характерна для отношений, учитывающих ширину стержня: например, индекс «дистальный мышцелок/ширина стержня» плечевой кости варьировал в широких пределах: от 1.06 до 1.47 у различных изученных видов. Индекс «ширина головки/ширина стержня» плечевой кости варьировал широко: от 0.92 до 1.33. В тарсометатарсусе индекс «ширина стержня/ширина дистального эпифиза» также показал заметную вариацию: от 0.42 до 0.58. Однако в локтевой кости индекс «ширина стержня/общая длина» оказался стабильным, варьируя в пределах от 0.05 до 0.07. В карпометакарпусе индексы, учитывающие общую длину кости (ширина проксимального эпифиза/общая длина; ширина блока/общая длина; ширина дистального эпифиза/общая длина) характеризовались меньшей изменчивостью (два последних варьировали в пределах от 0.10 до 0.12), в то время как два других (дистальная ширина/проксимальная ширина; дистальная ширина/ширина блока) варьировали более значительно (Приложение).

Заметная вариация отмечена для индекса «ширина проксимального эпифиза/ширина дистального эпифиза» бедренной кости, который варьировал от 0.86 до 1.14 (то есть, проксимальный эпифиз мог либо превышать дистальный по ширине, либо уступать ему). Оба эпифиза бедренной кости составляют 0.19–0.25 от общей длины кости, а ширина стержня – 0.07–0.11 от общей длины. Проксимальный и дистальный эпифизы тибиятарсуса варьируют в пределах от 0.09 до 0.13 от длины кости, и их отношение приближается к 1. Индекс робустности тибиятарсуса (ширина стержня/общая длина) варьировал в пределах от 0.04 до 0.06 у разных видов. Несколько индексов тарсометатарсуса оказались более вариабельными, чем таковые у других элементов скелета; наиболее стабильным для тарсометатарсуса оказалось отношение проксимального к дистальному эпифизов, но и оно варьировало заметным образом – от 0.17 до 0.23 у разных видов (Приложение 2: Таблица 11).

Несмотря на весьма сходные диапазоны вариации, индексы характеризовались различными коэффициентами вариации (рис. 3-5А), что соответствует различной дисперсии абсолютных значений индекса внутри диапазона его значений. Наименьший коэффициент вариации (2.47–2.88 у разных видов) был характерен для соотношения «проксимальная ширина/общая длина» плечевой кости ($H:PW/TL$), за которым следовало отношение «дорсальный мышцелок/проксимальная ширина» плечевой кости ($H:DC/PW$, 2.56–3.76).

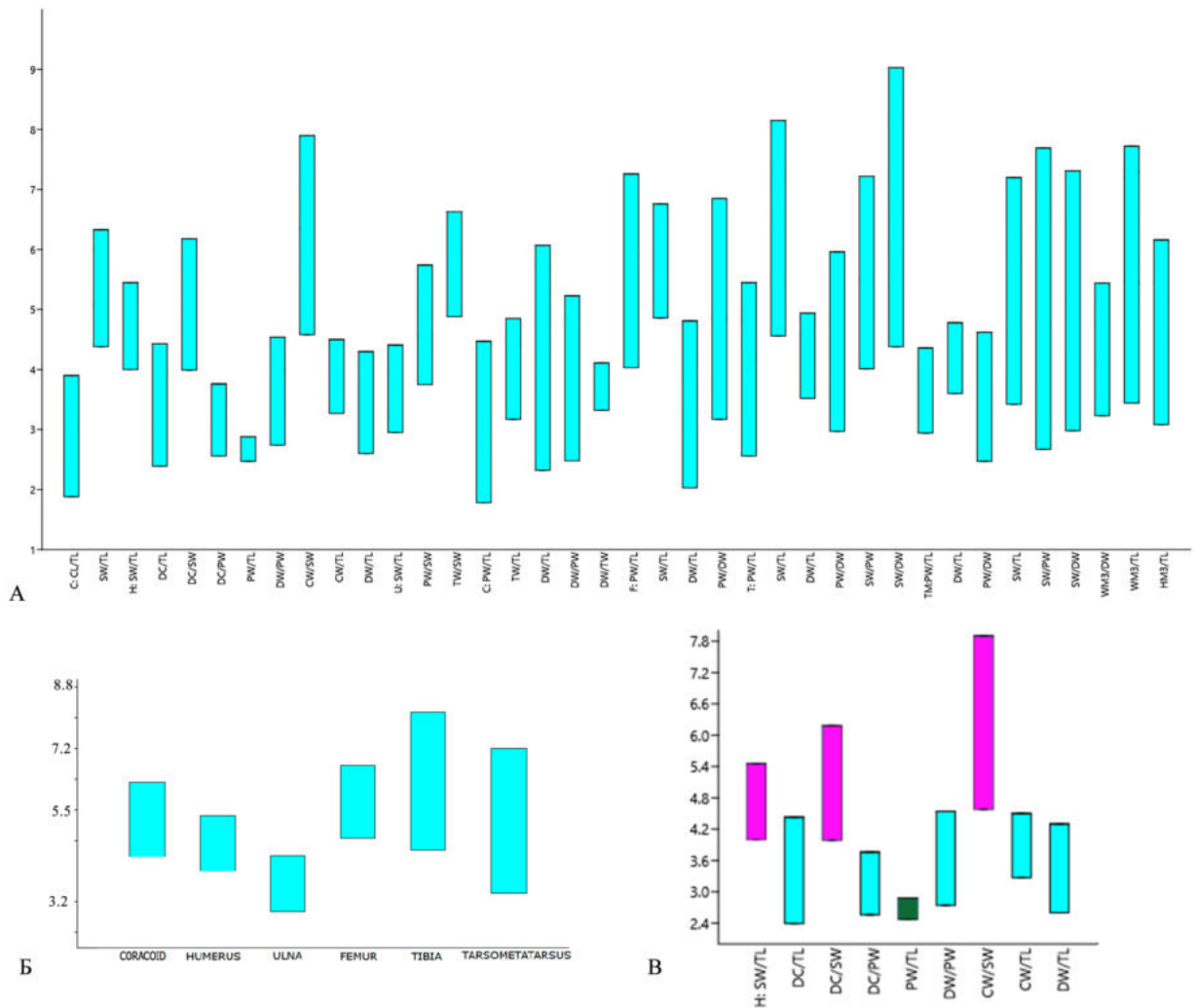


Рис. 3-5. Амплитуда изменчивости коэффициентов вариации у изученных индексов (соотношений): А – все индексы (верхний и нижний края столбиков соответствуют наибольшему и наименьшему показателям коэффициента вариации у разных видов); Б – коэффициенты вариации индекса робустности (TL/SW) у разных костей конечностей; В – амплитуды изменчивости коэффициентов вариации индексов плечевой кости.

Наибольший коэффициент вариации был характерен для индексов, учитывающих ширину стержня (за исключением локтевой кости, у которой ширина стержня относительно стабильна). Для плечевой кости (рис. 3-5В) самый большой коэффициент корреляции был характерен для отношения «ширина головки/ширина стержня» (H:SW/TL, 4.58–7.90). Увеличенные коэффициенты вариации характеризовали индексы, учитывающие проксимальную ширину бедренной кости, что соответствует увеличенной изменчивости этого линейного промера. В тарсометатарсусе увеличенный коэффициент вариации характеризовал индексы, учитывающие измерения trochlea metatarsi III, в особенности по отношению к длине кости (рис. 3-5А). Примечательно уменьшение коэффициента вариации «индекса робустности» в последовательности коракоид–плечевая кость–локтевая кость, то есть по направлению от плечевого пояса к дистальной части свободной передней конечности; для костей задней конечности подобной зависимости не выявлено (рис. 3-5Б). В задней конечности наименьшие коэффициенты вариации были характерны для индексов

«дистальная ширина/общая длина» у всех костей, а для тарсометатарсуса – также индексы, учитывающие проксимальную ширину этого элемента.

3-4. Общая оценка размаха изменчивости и его вариации. Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что суммарный диапазон изменчивости по линейным параметрам основных длинных костей посткраниального скелета европейских видов речных уток невелик и в подавляющем числе случаев составляет около 10–25% относительно среднего (что соответствует отклонениям в размере 5–12% в каждую стороны от среднего). При этом выявлена неоднородность наблюдаемой изменчивости: в целом, толщина стержня (и, соответственно, общая робустность кости) варьирует наибольшим образом, а длина костей – наименьшим. Это, по-видимому, соответствует отмеченному ранее наблюдению, что вес отдельных элементов скелета кряквы более изменчив, чем их длина (Latimer, Wager, 1941). При этом наши данные показали, что наиболее стабильны длины костей передней конечности, а задняя конечность у речных уток более вариабельна. Самые стабильные показатели характеризуют плечевую кость, а коракоид оказывается наиболее вариабельным элементом скелета (при этом и для коракоида имеются стабильные промеры). Увеличенную изменчивость показывают некоторые параметры и других элементов скелета – в частности, бедренной кости или блоков тарсометатарсуса.

Подавляющее большинство исследованных индексов (соотношений) крайне стабильны; их ДВ составляет не более 10% (за исключением индексов, основанных на толщине стержня). При этом индексы не показывают зависимости от размера кости, что указывает на постоянство основных пропорций длинных костей посткраниального скелета уток независимо от размера. Вариабельность индекса робустности снижается от проксимальных элементов передней конечности к дистальным: в результате наименее вариабельная (в целом) плечевая кость характеризуется наибольшим диапазоном изменчивости по своей робустности, в то время как очень вариабельная по сумме параметров локтевая кость – наименьшим (рис. 3-5Б). В задней конечности наименьшую изменчивость показывают соотношения дистальных сочленовных поверхностей (общая дистальная ширина), а в случае с тарсометатарсусом – также и проксимальной.

Приведенные выше данные могут быть использованы для ранжирования отдельных параметров конструкции конечностей уток по степени их надежности для установления таксономической принадлежности описываемых остатков. Так, плечевая кость может считаться наиболее надежным элементом, при этом следовало бы учитывать, что робустность ее стержня может существенно варьировать. Высокая стабильность пропорций мыщелков плечевой кости указывает на возможность идентификации даже по крайне фрагментарным остаткам. Соответствие проксимальных и дистальных структурных элементов плечевой кости (головки и дорсального мыщелка) указывает на возможность сопоставления изолированных проксимальных и дистальных эпифизов – с учетом того, что обсуждаемые

показатели также хорошо коррелируют с длиной кости (то есть, с общим ее размером). В целом, общая длина костей передней конечности – один из наиболее стабильных категорий параметров. В задней конечности наиболее стабильны соотношения суставных поверхностей; в случае тарсометатарсуса имеет значение только общая ширина дистального сочленения, при этом параметры отдельных блоков изменчивы сильнее. Изменчивость робустности костей задней конечности значительна и вовсе не должна учитываться в идентификации и диагностике видов.

Примечательно соотношение вариабильности отдельных элементов посткраниального скелета и их общей диагностичности на уровне семейства утиных. Так, наиболее стабильная плечевая кость часто не позволяет различать близкие роды утиных (но надежна для различения филогенетически удаленных родов: Зеленков, 2012a), которые при этом удается различить по в целом изменчивому коракоиду. Очевидно, таким образом, что само по себе наличие изменчивости представляет собой не только препятствие для диагностики, но также и сырой материал для действия отбора – какие-то из изменчивых признаков могут фиксироваться в определенных линиях по ходу эволюции, становясь диагностичными. В связи с этим не следует интерпретировать изменчивые элементы (такие как коракоид) как малопригодные для диагностики. Напротив, именно эти элементы могут удачно использоваться для межродовой дифференциации, однако внутриродовая диагностика на основании мелких отличий в этих элементах скелета должна проводиться с осторожностью (с учетом приведенных выше данных).

3-5. Эволюционная интерпретация. Выявленная заметная неоднородность изменчивости в посткраниальном скелете уток (Зеленков, 2018б, 2022б; Zelenkov, 2019b) позволяет предполагать, что более стабильные параметры находятся под бóльшим контролем естественного отбора. Низкая изменчивость по ним может объясняться действием стабилизирующего отбора (в том числе – как результат контрбаланса разнонаправленных векторов отбора; Северцов, 1990), и, в частности, может представлять собой результат онтогенетической программы, так или иначе определяющей низкий размах изменчивости определенных параметров дефинитивного фенотипа. В случае с утиными приходится говорить о стабильности на весьма длительном временном промежутке в миллионы лет: современные виды уток, не проявляющие морфологических или пропорциональных отличий от рецентных экземпляров, определяются уже как минимум в раннеплейстоценовых отложениях (см. Зеленков, 2014; Zelenkov, 2018), но в целом конструктивный тип речных уток сложился уже в позднем миоцене, и ряд позднемиоценовых таксонов не всегда удается отличить от современных по деталям остеологии (см. главу 5-2). В независимости от того, какой именно механизм мы принимаем для объяснения наблюдаемого разнообразия изменчивости, очевидна та или иная роль отбора в обеспечении фенотипической стабильности, что в свою очередь позволяет предполагать эволюционные интерпретации.

Очень заметные различия по изменчивости отдельных показателей характерны для коракоида – некоторые из измерений оказались одними из самых изменчивых в скелете вообще, однако при этом общая длина кости и длина ее суставной плечевой части очень стабильны. Коракоид птиц сильно удлинен (вытянут) по сравнению с таковым у рептилий, что позволяет вынести плечевой сустав дорсально относительно его примитивного положения в нижней части туловища (Jenkins, 1993), таким образом обеспечивая необходимую глубину взмаха (и предоставляя расстояние, определяющее длину волокон летательных мышц *m. pectoralis* и *m. supracoracoideus*). В связи с этим низкая изменчивость длины коракоида по сравнению с другими параметрами этой кости очевидно свидетельствует о важности достаточно точной фиксации плечевого сустава относительно грудины – места крепления основных летательных мышц. Подобное устойчивое положение плечевого сустава по всей видимости обеспечивает стабильность кинематических параметров взмаха. При этом со стабильностью общей длины кости и длины ее суставной плечевой части контрастирует высокая изменчивость длины отпечатка *lig. acrocoraco humeralis* – мощнейшей связки в локомоторном аппарате птиц и основного фиксатора крыла в летательном аппарате, играющей ключевую роль в балансе сил в плечевом суставе (Baier et al., 2007). Длина данного отпечатка на коракоиде в целом соответствует ширине связки *lig. acrocoraco humeralis* – в данном случае изменчивость этого параметра может свидетельствовать об избыточности той максимальной нагрузки, которую может выдерживать акрокаракоидноплечевая связка в обычном режиме функционирования плечевого сустава (с учетом того, что длина связки должна быть относительно постоянна, поскольку определяется глубиной взмаха и степенью ротации плечевой кости). Альтернативная интерпретация, согласно которой особи с более широкой связкой при полете испытывают бóльшие нагрузки в плечевом суставе (в основном вызванные активностью грудного мускула – основного опускающего крыла) кажется маловероятной. В то же время сохранение этой избыточности в эволюции уток может быть объяснено тем, что оно не требует энергетических затрат (в противовес мускульному контролю над балансом сил в суставах), а затраты на строительный материал у уток не подвержены существенному контролю отбором (что, в частности, иллюстрирует значительная изменчивость толщины костей).

Наименьший разброс индивидуальной изменчивости среди всех изученных параметров обнаружен у длин проксимальных элементов крыла – плечевой и локтевой костей. Длина карпометакарпуса также варьирует несильно. Таким образом, общие пропорции крыла представляются наиболее стабилизированным параметром в конструкции передних конечностей утиных – по всей видимости, это отражает адаптивную отточенность устройства их летательного аппарата. Низкая межвидовая и внутривидовая изменчивость пропорций передней конечности уже отмечалась ранее (Livezey, 1993), но не сравнивалась с

другими параметрами изменчивости крыла. При этом пропорции элементов крыла заметно варьируют у различных групп современных птиц в зависимости от реализуемых ими типов полета (Штегман, 1950; Nudds et al., 2004; Serrano et al., 2017), поэтому каждый конкретный вариант устройства крыла, несомненно, отражает определенную летную специализацию (как часть компромисса с другими адаптациями).

Стабильность устройства летательного аппарата речных уток, в свою очередь, может указывать на важную роль полета для выживания отдельных особей и, следовательно, для приложения действия стабилизирующего отбора. Ключевой полетной специализацией речных уток, определяющей специфику именно этой группы, может оказаться их способность к практически вертикальному взлету (Тугаринов, 1941; Raikow, 1973) без характерного для практически всех водоплавающих птиц разбега – эта адаптация реализуется у речных уток с сохранением общей для утиных способности к мощному продолжительному полету, поэтому не ухудшает общие полетные характеристики представителей этой группы. Вертикальный взлет позволяет речным уткам моментально избегать опасности и, следовательно, населять некрупные водоемы, в том числе в лесной зоне, недоступные для более примитивных представителей утиных (рис. 3-6). Эта способность также позволяет речным уткам питаться непосредственно у береговой линии или вблизи берега – в зонах, где ощутимо воздействие наземных хищников и поэтому зачастую избегаемых другими утиными. Большинство видов речных уток также могут взлетать «свечкой» и с земли, что открывает для них прибрежные биотопы. Вероятно, что именно способность безопасно использовать некрупные водоемы в лесной и лесостепной зоне и обусловила эволюционный успех и широкое распространение речных уток по сравнению с другими утиными. В то же время указанное развитие летных адаптаций потребовало увеличения общих размеров крыльев, что идет в конфликт с нырятельными адаптациями (Штегман, 1950; Raikow, 1973) – речные утки, действительно, ныряют очень неохотно.

Примечательно, что длины элементов задней конечности варьируют заметно бóльшим образом по сравнению с костями крыла. При этом особенно вариабельной оказалась длина цевки – основного движущегося отдела задней конечности при плавании. Из этого следует, что наземная (или водная) локомоция не играет такой критической роли в выживании речных уток, как полет – во всяком случае, устройство задней конечности слабее контролируется отбором. Обращает на себя внимание необычайно высокая изменчивость проксимального эпифиза бедренной кости, что удается связать с незначительной амплитудой движения в тазобедренном суставе у птиц в целом (Gatesy, 1999) и, в частности, у уток – как во время прогулки, так и во время кормления на воде (показано для *Callonetta*; Provini et al., 2012).

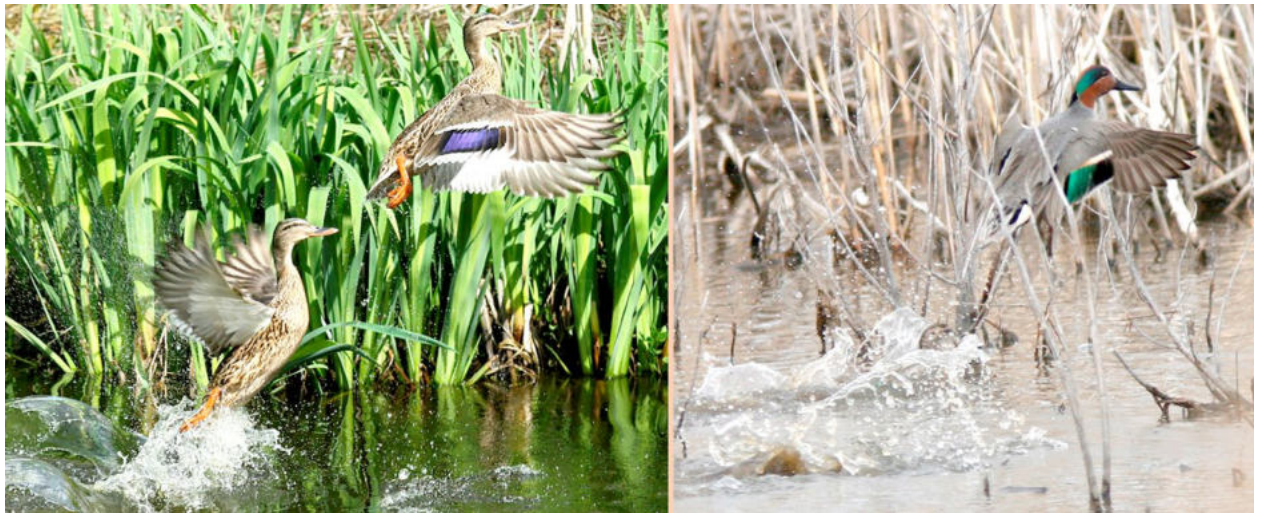


Рис. 3-6. Вертикальный взлет среди густой растительности у кряквы (слева) и чирка-свистунка (справа).

Ряд случаев повышенной изменчивости в скелете речных уток можно объяснить различиями в сложности суставов. Так, предплечезапястный сустав включает несколько мелких костей и поэтому очевидно не может напрямую сопоставляться с суставами, включающими только две кости. Дистальная часть тарсометатарсуса включает три сустава с пальцами, а дистальная часть карпометакарпуса – два сустава, которые имеют больше возможных степеней свободы в своей изменчивости, чем, например, интертарсальный сустав. Эти факторы могут объяснять (по крайней мере, частично) повышенную вариабильность дистальной ширины локтевой кости, карпометакарпуса, дистального тарсометатарсуса, а также дистальной части бедренной кости (формирующей сустав с тибиятарсусом и малой берцовой костью).

Отмеченная повышенная изменчивость общих параметров робустности кости (заметные вариации в толщине стержня у всех элементов независимо от их длины) имеет несомненное эволюционное значение. Эти данные позволяют утверждать, что необходимость воспроизвести стабильную по пропорциям элементов и их суставных частей конструкцию имеет приоритет над контролем вовлеченных в реализацию этой программы ресурсов. Более толстые кости при равной длине требуют большего объема строительного материала, что очевидно не является критическим ограничивающим фактором для речных уток. По всей видимости, популяции речных уток весьма незначительно контролируются доступностью ресурсов в сравнении с давлением отбора со стороны хищников – это также косвенно подтверждается масштабной изменчивостью задней конечности как локомоторного аппарата, обеспечивающего непосредственный доступ организма к пищевым ресурсам. При этом на разных этапах онтогенеза уток выживание обеспечивается различными локомоторными модулями – у еще не способных к полету птенцов критическое значение имеет быстрое развитие задней конечности при существенном отставании развития крыла (Dial, Cartier, 2012). Нельзя исключить, что необходимое для выживания птенцов быстрое развитие задней конечности может осуществляться за счет некоторого снижения

эволюционного контроля (со стороны отбора) за этим развитием и в результате также объясняет повышенную изменчивость в данном локомоторном модуле.

Разные виды речных уток демонстрируют неравномерную изменчивость, что также может иметь эволюционное значение. Наиболее изменчива кряква; в наименьшей степени – серая утка. Эти два вида – самые близкие среди изученных видов по размерам, поэтому размах изменчивости в данном случае не может объясняться только массой тела. Размер доступной выборки по крякве, который заметно превышает таковые для других видов, также очевидно не главный фактор, поскольку шилохвость, представленная небольшим числом изученных экземпляров, характеризуется еще более значительной изменчивостью по некоторым частям скелета (локтевая кость, карпометакарпус), чем кряква. Для связи характерна такая же, как для кряквы, изменчивость плечевой кости. Поэтому можно связать увеличенную изменчивость кряквы с активным освоением этим видом урбанистических и в целом антропогенных ландшафтов. В то же время нельзя сказать точно, является ли повышенная изменчивость кряквы предпосылкой или следствием обитания этого вида в населенных пунктах (возможно, представляет собой комбинацию того и другого).

Интересно, что наименьшая изменчивость характерна для серой утки – вида с относительно узкой биотопической приуроченностью и самым ограниченным и наиболее южным ареалом, охватывающим преимущественно степную и лесостепную зоны Евразии (Тугаринов, 1941). Опять-таки, низкая изменчивость может оказаться как причиной, так и следствием ограниченного ареала вида. Наблюдаемое в последние десятилетия заметное снижение численности серой утки в южных частях ареала (Белик, 2014) может, таким образом, быть связано (по меньшей мере, отчасти) с уязвимостью этого вида к климатическим изменениям в связи с ее слабой морфологической изменчивостью. Напротив, сильной изменчивостью характеризуются северные виды – шилохвость и свиязь. Неустойчивость климатических условий в высоких широтах может способствовать поддержанию относительно высокой морфологической изменчивости у северных видов в сравнении с южными, исторически обитавшими в более равномерных и предсказуемых климатических условиях.

ГЛАВА 4

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ GALLOANSERES

4-1. Общие замечания. Определение филогенетического положения ископаемых (допозднечетвертичных) таксонов, играющих в ряде случаев определяющую роль в реконструкции эволюции отдельных групп птиц, возможно только с применением остеологических данных. При этом комбинированный анализ, включающий как молекулярные, так и остеологические данные (например, Crowe et al., 2006; Ksepka, 2009), противоречит основополагающему принципу филогенетического (кладистического) анализа – независимости каждого используемого признака (Wiley, Liebermann, 2009). Возможная взаимозависимость комплекса признаков, принадлежащих к различным наборам данных, может усиливать поддержку определенных топологий, независимо от реальной филогенетической истории организмов. Несомненно, что фенотип организма в той или иной мере зависит от генома, поэтому очевидно, что существует связь между молекулярными и морфологическими признаками (хотя и нелинейная).

Необходимо несколько слов сказать об общем значении морфологической филогенетики. Зачастую принимается примат молекулярной филогении над морфологической – в первую очередь, по причине несомненной пластичности морфологических признаков. Концептуально это, конечно, не так – молекулярные признаки, так же, как и морфологические, не лишены проблемы гомопластического сходства и конвергентной (например, Sackton et al., 2019) эволюции (плюс существенная проблема неполной геномной сортировки линий и, как следствие, априорное несоответствие геномных и «организменных» филогенетических деревьев; например, Gori et al., 2016), а существующие модели молекулярной эволюции, создающий фундамент математического анализа геномных последовательностей, далеко не в полной мере учитывают как внутригеномные, так и интертаксономические вариации в темпе и характере эволюции отдельных сайтов (обзор: Зеленков, 2015д). Тем не менее, на современном этапе филогенетики все же необходимо признать приоритет молекулярных данных над морфологическими (по крайней мере, для таксономически богатых кроновых радиаций), что объясняется двумя основными причинами: во-первых, это значительное таксономическое разнообразие, доступное для анализа молекулярным филогенетикам, а во-вторых – это доступное для этого же анализа разнообразие генетических маркеров. При этом первый фактор (таксономическое разнообразие) можно считать наиболее существенным преимуществом молекулярного метода, поскольку анализируемые геномные изменения, несмотря на свое множество, все же восходят к очень простым (бинарным) модификациям, несравнимым с более сложным иерархичным необратимым (в своей основе) многообразием морфологической эволюции, результаты которой анализируются морфологической филогенетикой. Именно реконструкция иерархичных и необратимых (ввиду нелинейности

своей организации) изменений в эволюции морфологических структур и обуславливает потенциал морфологической филогенетики, хотя ее наиболее сильная сторона (возможность включения в анализ «промежуточных», вымерших форм) в то же время и является наиболее уязвимой – поскольку лишь малая часть этого промежуточного разнообразия, представленная в палеонтологической летописи, доступна для полноценного анализа.

С учетом вышесказанного представляется обоснованным использование филогенетических деревьев, полученных молекулярными методами, для формирования рамочной топологии в морфологических анализах. Такой подход традиционно используется в палеонтологической практике при несоответствии топологий, полученных по данным остеологии и генетики (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009; Zelenkov et al., 2018; Worthy et al., 2022). При этом необходимо принимать во внимание возможную ошибочность молекулярных топологий, поэтому в этой работе в качестве «рамочных» использовались только наиболее надежно установленные (непротиворечивые) представления о филогении современных представителей группы.

4-2. Филогения Galliformes. Представления о филогенетических взаимоотношениях среди ныне живущих курообразных достаточно хорошо разработаны (Kimball et al., 2021a, b). Их обзор, основанный на молекулярно-генетических исследованиях, приведен в главе 1. Полученные молекулярные топологии филогенетических деревьев, несмотря на ряд противоречивых узлов, в целом обладают достаточно хорошим уровнем разрешения, позволяющим использовать их в качестве рамочной основы для реконструкции родственных связей ископаемых таксонов курообразных. В то же время для ряда групп и таксонов точное филогенетическое положение остается не полностью ясным (это, например, справедливо по отношению к крупным кладам внутри Phasianinae). Базальные кладогенетические события в ряде крупных и мелких клад также остаются не вполне разрешенными. На этом фоне обращает внимание отсутствие разработанной филогении курообразных на основе морфологических признаков – это существенно затрудняет палеонтологическое изучение эволюции группы, остеологически в целом довольно однообразной.

Первая попытка построить таксономически обширную остеологическую филогению курообразных птиц была предпринята Г. Дайком с соавторами (Duke et al., 2003), использовавшим достаточно представительный объем данных (102 признака для 61 таксона) и показавшим общее соответствие между молекулярной топологией и данными остеологии (на уровне семейств и их монофилии). В то же время авторам не удалось добиться даже минимально удовлетворительного разрешения внутри богатого семейства Phasianidae, а зубчатоклювые куропатки и джунглевые куропатки были реконструированы как члены клады перепелиных. Такие результаты в целом соответствуют представлениям об остеологической мономорфности продвинутых курообразных (за исключением Cracidae и Megapodiidae; Verheyen, 1956).

Данные из работы Дайка с соавторами были использованы для комбинированного молекулярно-морфологического филогенетического анализа 156 таксонов курообразных (Crowe et al., 2006), однако при этом были допущены серьезные ошибки в выборе и использовании ископаемых таксонов для калибровки филогении (Maug, 2008; Ксерка, 2009). Г. Майр (Maug, 2009) также обратил внимание на некорректность кодировок ряда признаков в матрице Дайка с соавторами. Проблема кодировок отдельных признаков в работе Дайка с соавторами была рассмотрена нами с другой позиции: независимый анализ использованных Дайком признаков показал, что эти морфологические черты, действительно, демонстрируют изменчивость у курообразных, однако размах и характер этой изменчивости не позволяет фиксировать ее в виде нескольких однозначных состояний, как это было сделано в работе Дайка (Зеленков, 2009). В то же время проведенный нами упрощенный анализ более стабильных и однозначных для интерпретации остеологических признаков у некоторых современных и ключевых ископаемых фазановых так же не привел к удовлетворительной топологии результирующего филогенетического дерева (Зеленков, 2009). Остеологическая матрица Дайка с соавторами также были ревизована и дополнена Д. Чепкой (Ксерка, 2009) – это позволило несколько улучшить топологию, однако необходимое разрешение и минимальное соответствие молекулярной топологии только на основании морфологических признаков все равно не было достигнуто. Недавно эта совмещенная морфологически-молекулярная матрица была использована для реконструкции филогенетического положения позднемиоценового фазана из Китая (Li et al., 2018) – в этой работе, как и в других совмещенных анализах, топологию всецело определяет массив молекулярно-генетических данных по современному разнообразию.

Новый анализ: общие замечания. В рамках этой работы был проведен новый филогенетический анализ для Galliformes. В наши задачи входило формирование таксон-признаковой матрицы, которая позволила бы реконструировать топологию филогенетических отношений современных Galliformes с минимальной коррекцией по молекулярными данным. Это необходимо для достаточно надежного определения филогенетического положения ископаемых форм в тех частях дерева, где применение рамочной топологии, заданной генетическими данными, ограничено (в частности, для базальной радиации отряда в целом и для стволовых частей в ряде современных линий). С этой целью был произведен скрининг остеологии курообразных на предмет выявления устойчивых надвидовых различий в строении скелета: признаки, демонстрирующие значительную изменчивость на внутривидовом или околовидовом уровнях, принципиально не учитывались. Также ограничивалось использование признаков, для которых однозначная идентификация и разграничение состояний оказывается затруднительно.

Остеологический анализ доступного разнообразия современных и репрезентативных ископаемых представители Galliformes позволил сформировать новую таксон-признаковую

матрицу, включающую 80 исключительно скелетных признаков, закодированных для 67 современных и 10 ископаемых видов Galliformes (Приложение 3). При этом структурные различия в скелете видов птиц одного рода обычно отсутствуют или минимальны (по крайней мере, в случае с Galliformes), поэтому фокус в представленной матрице был сделан на родовое разнообразие. Значительная часть современного таксономического разнообразия отряда оказалась охваченной. 21 признак был оставлен без изменений по сравнению с предыдущей матрицей (Kserka, 2009), еще 12 были переформулированы или модифицированы, остальные – добавлены в качестве новых или же переработаны кардинальным образом, требующим полное перекодирование. 12 признаков были закодированы как ординированные (т.е. аддитивные). В качестве внешней группы использовалась *Anhima* как базальный представитель сестринских Anseriformes, при этом морфологически наиболее близкий к изучаемой группе Galliformes.

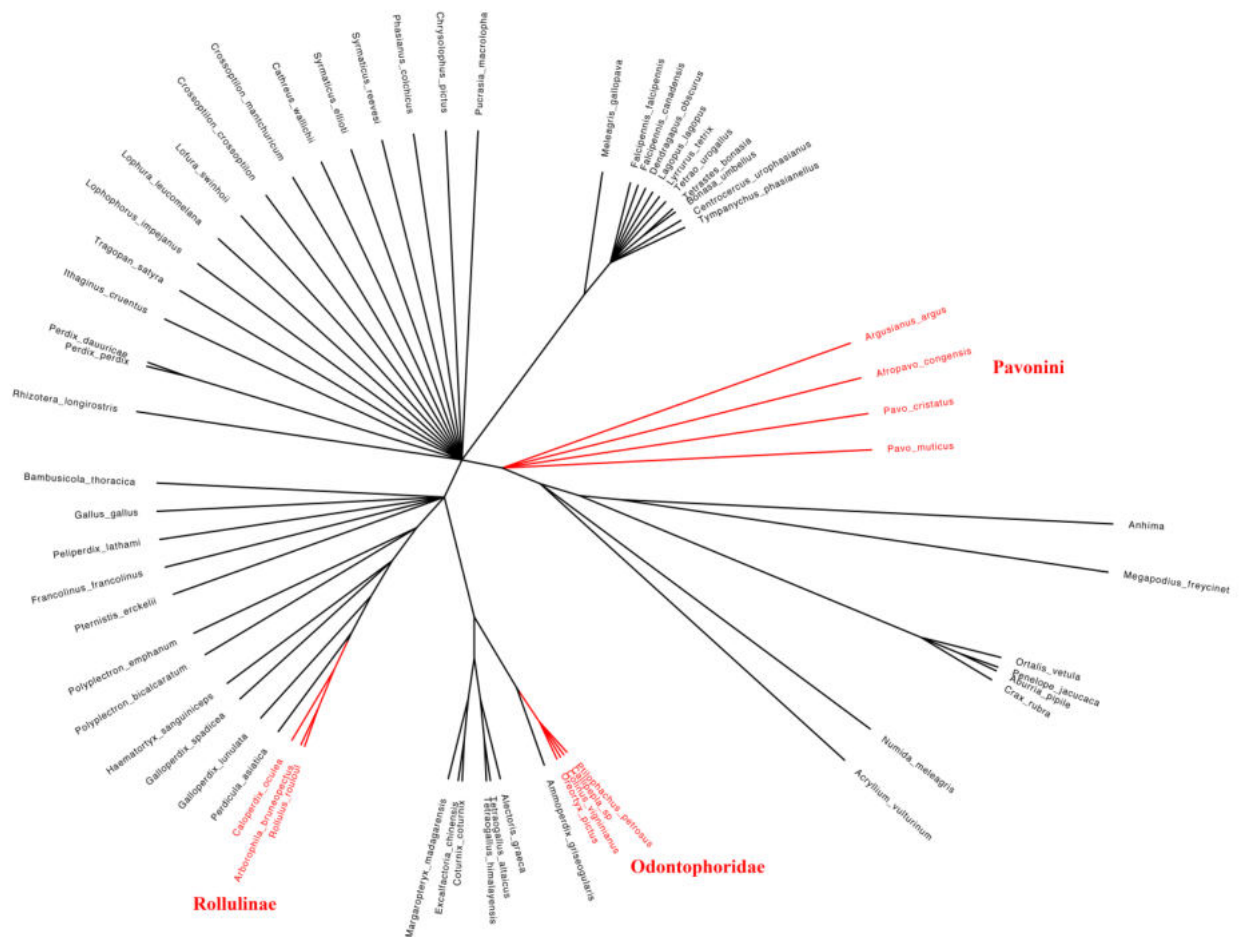


Рис. 4-1. Строгий консенсус из 642 наиболее парсимоничных деревьев, полученных в результате анализа новой таксон-признаковой матрицы Galliformes. Красным выделены группы, филогенетическое положение которых не соответствует молекулярным данным.

Собственно филогенетический анализ проводился в программе RAUP 4.0a. Поиск наиболее патримониальных деревьев был выполнен эвристическим методом (“heuristic search”) с применением TBR-алгоритма обмена ветвей с установленным по умолчанию лимитом повторного подключения, равным 8. В каждом анализе было проведено 5000 случайных репликаций, при этом предварительный анализ изучаемой матрицы показал, что

оптимальная топология обнаруживается уже при значении до 2000 репликаций. Признаки с несколькими состояниями интерпретировались как проявление полиморфизма. Тестировались оба варианта оптимизации (ACSTRAN и DELTRAN).

Базовый анализ современных таксонов без топологических рамок. Для оценки надежности филогенетического сигнала, заключенного в полученной таксон-признаковой матрице, первоначально был проведен анализ без топологических ограничений и без включения ископаемых видов. В результате было получено 642 наиболее парсимоничных деревьев длиной 432. Строго консенсусное (непротиворечивое) дерево (рис. 4-1) в значительной степени соответствует топологии, полученной при анализе молекулярных данных (Kimball et al., 2021a): Megapodiidae, Cracidae и Numididae реконструируются последовательными базальными ветвями Galliformes, как и в случае с предыдущей матрицей (Ксерка, 2009). Выявляется монофилия Tetraonini+*Meleagris* и Pavonini; в составе одной клады оказываются представители трибы Polyplectronini. Также на консенсусном дереве находит поддержку крупная клада фазановых, включающая представителей трибы Gallini (ее члены формируют политомию в основании клады), Polyplectronini и Coturnicini – противопоставление этой группы, выявляемой также молекулярными данными (Kimball et al., 2021a), другим фазановым впервые удалось показать на основании остеологии. Остальные фазановые формируют политомию в основании семейства.

Несмотря на довольно реалистичную топологию, выявляемую при анализе разработанной матрицы, несколько таксонов реконструируется в позициях, не соответствующих молекулярной топологии. Так, павлиновые Pavonini реконструируются как наиболее базальная группа фазановых, в то время как они занимают заметно более продвинутое положение согласно молекулярным данным (Kimball et al., 2021a), джунглевые куропатки Rollulinae помещаются в кладу Polyplectronini продвинутых фазановых, в то время как на молекулярных деревьях они реконструируются как самые базальные фазановые; зубчатоклювые куропатки Odontophoridae включаются в состав трибы Coturnicini, хотя молекулярные данные однозначно реконструируют их как сестринское семейство к Phasianidae. Положение *Perdicula*, сближаемой с Rollulinae, очевидно, вызвано ошибочной поляризацией состояний признаков, связанных с некорректным помещением на дерево вышеупомянутых групп.

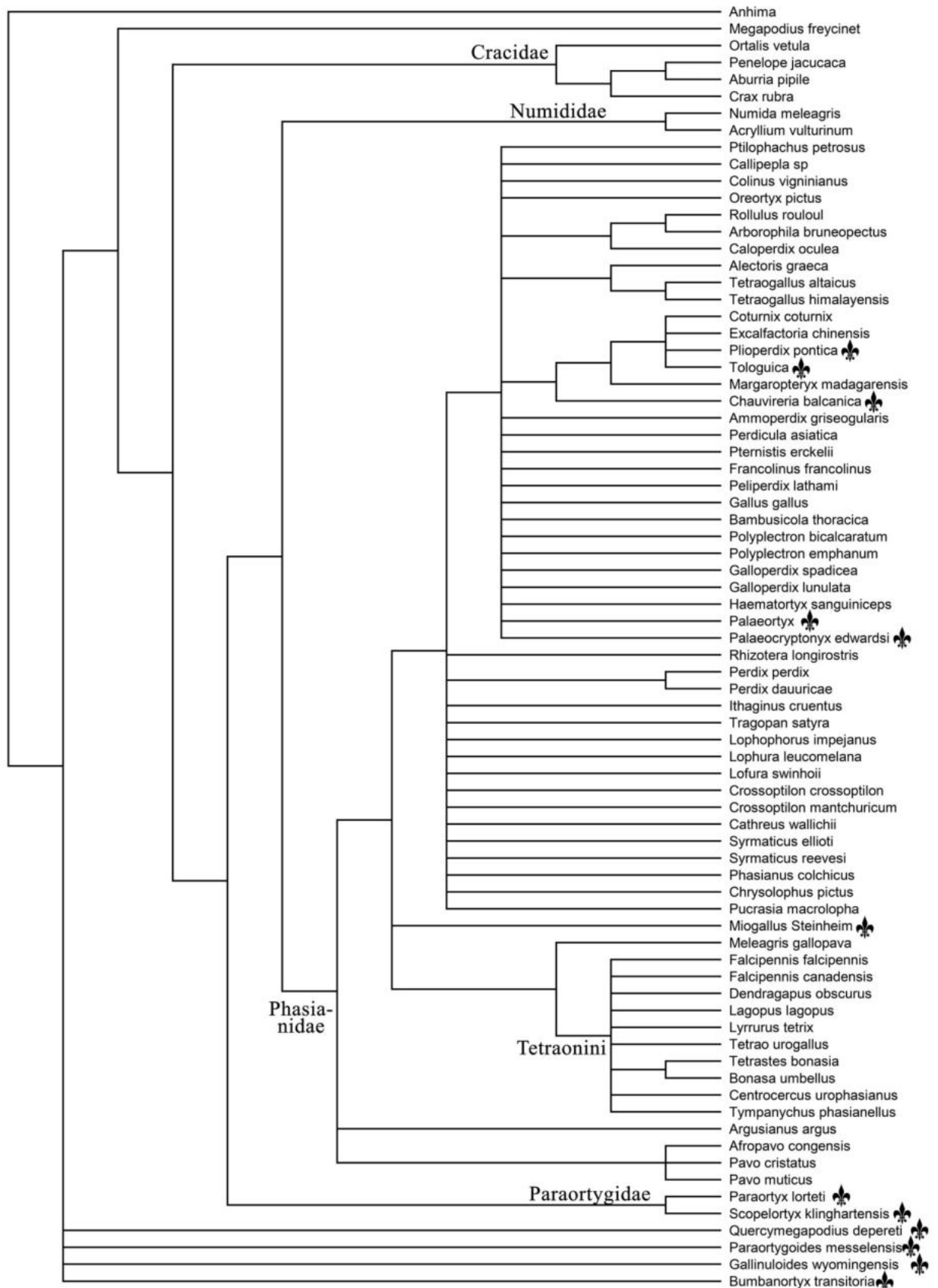


Рис. 4-2. Строгий консенсус из 181 наиболее парсимоничного дерева, полученных при анализе новой таксон-признаковой матрицы Galliformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом).

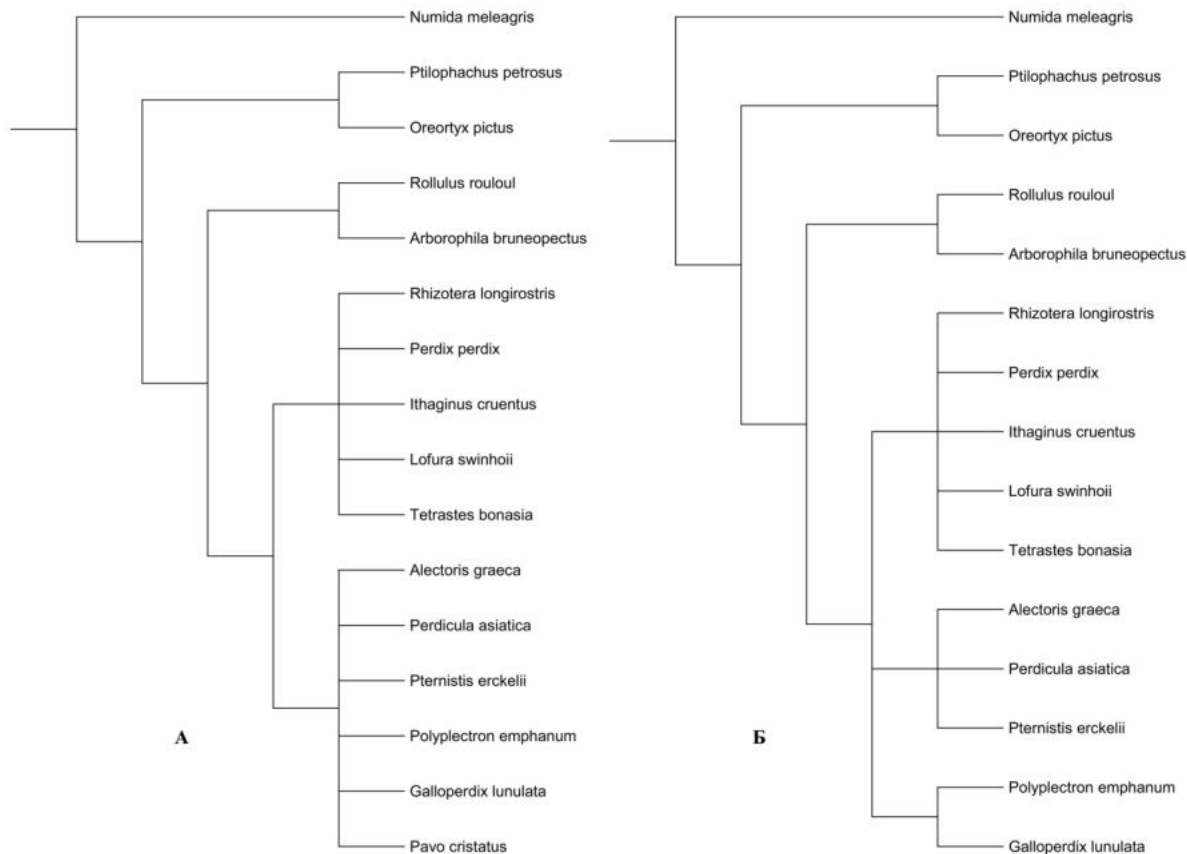


Рис. 4-3. Топология рамочных ограничений, используемых в филогенетическом анализе Galliformes: А – согласно ядерной филогении (Kimball et al., 2021a); Б – с учетом митохондриально-ядерного несогласия (Kimball et al., 2021b).

Отмеченные расхождения между остеологической и молекулярной филогениями курообразных сами по себе представляют интерес и требуют объяснения. Сходство Odontophoridae и базальных фазановых Rollulinae с более продвинутыми куропатками из трибы Coturnicini приводило к сближению этих групп в традиционных фенетических классификациях и, в частности, способствовало включению зубчатоклювых куропаток в Phasianidae до распространения молекулярно-генетических методов систематики (например, Mayr, Amadon, 1951; Verheyen, 1956; Wetmore, 1960). В этой связи примечательно, что единственный представитель Odontophoridae в Старом Свете до недавнего времени (пока его геном не был изучен) также считался представителем фазановых (Cohen et al., 2012). Odontophoridae и Rollulinae представляют собой последовательные ответвления в основании филогенетического дерева всех остальных фазановых (Kimball et al., 2021a), поэтому их морфологический тип можно считать близким к предковому для всех продвинутых курообразных. В этом случае остеологическое сходство обеих групп (и особенно Odontophoridae) с перепелами (*Coturnix* и родственные формы) может объясняться плезиоморфной морфологией последних – это также подкрепляется сходством обеих групп с ископаемыми древнейшими фазановыми *Palaeortyx* (Зеленков, 2019a). Кроме того, сходство

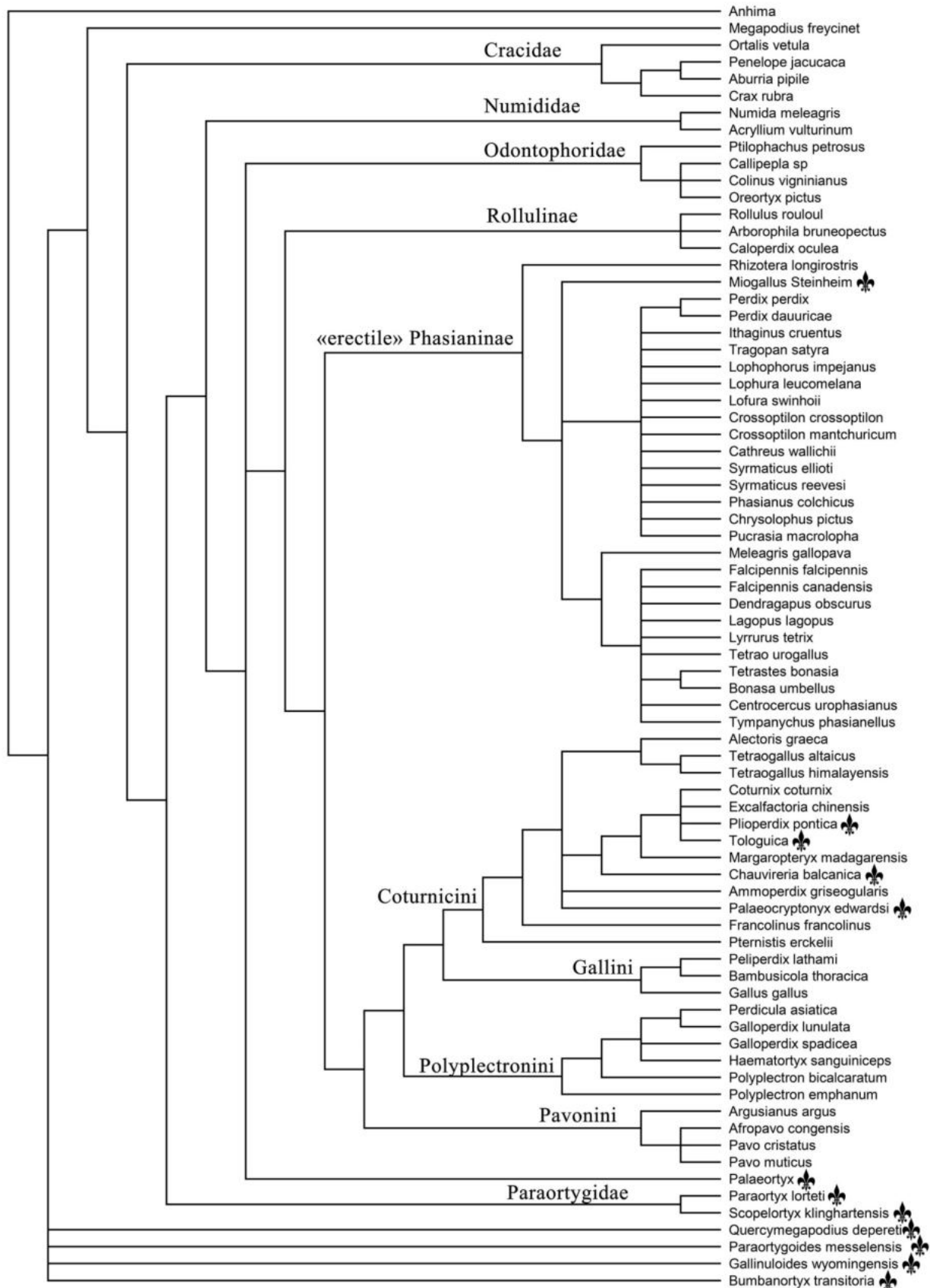


Рис. 4-4. Строгий консенсус из 24 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе новой таксон-признаковой матрицы Galliformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом ✠) и с применением «ядерного» топологического ограничения (см. рис. 4-3А).

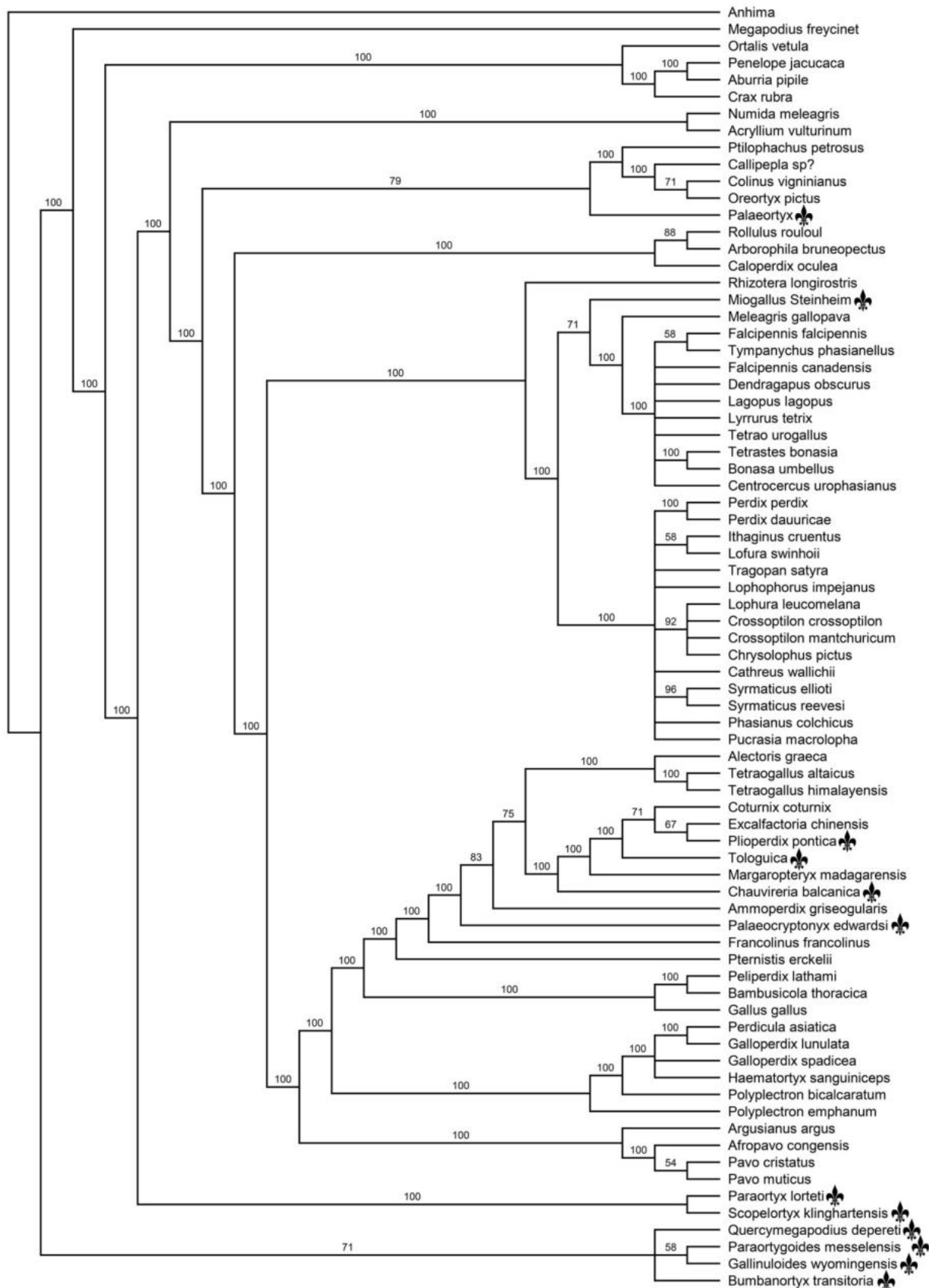


Рис. 4-5. Консенсус по преобладающей топологии (“50% majority-rule”) из 24 наиболее парсимониачных деревьев, полученных при анализе новой таксон-признаковой матрицы Galliformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «ядерного» топологического ограничения (см. рис. 4-3А).

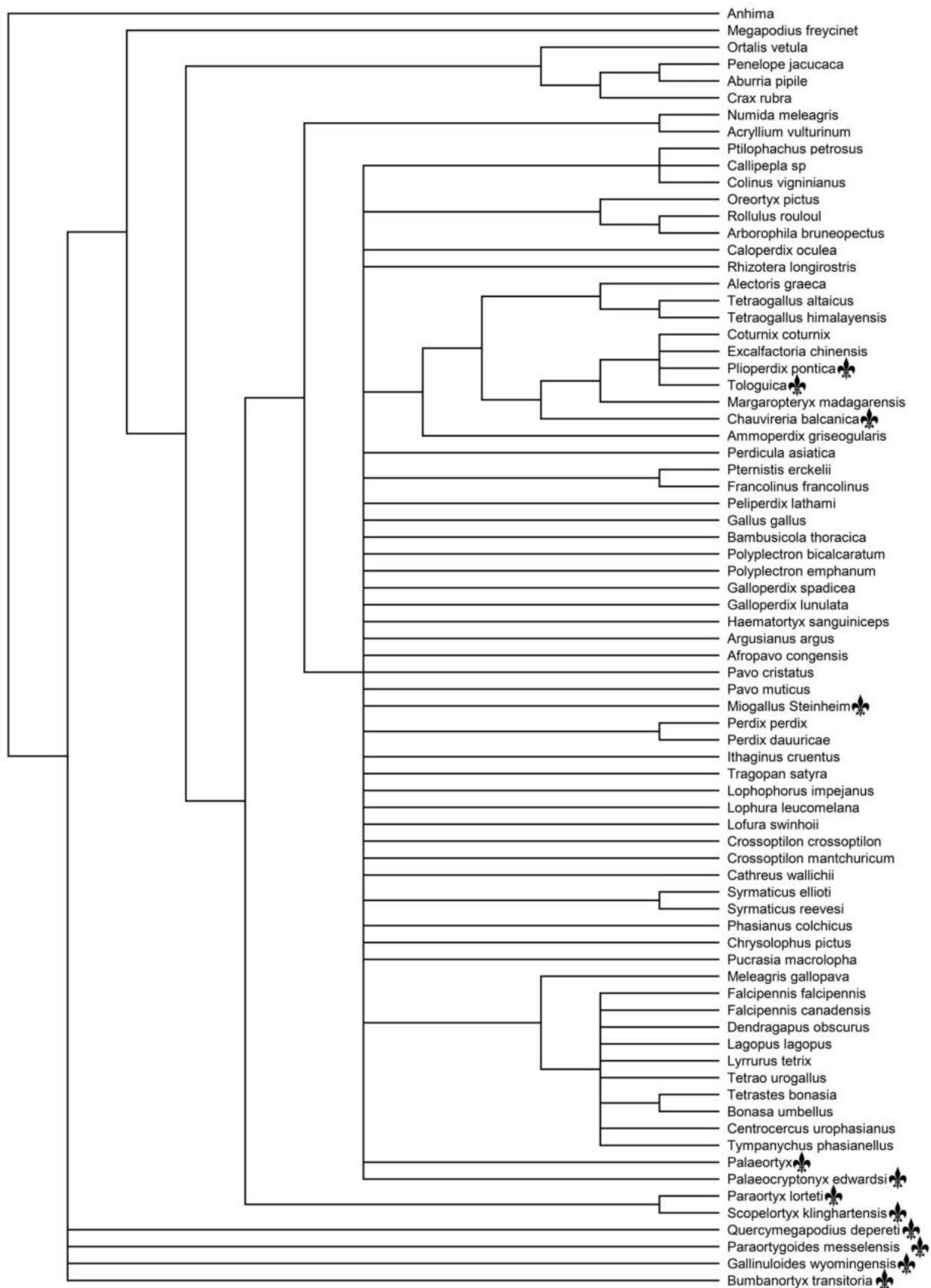


Рис. 4-6. Строгий консенсус из 14 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе новой таксон-признаковой матрицы Galliformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «релаксированного» топологического ограничения (см. рис. 4-3Б).

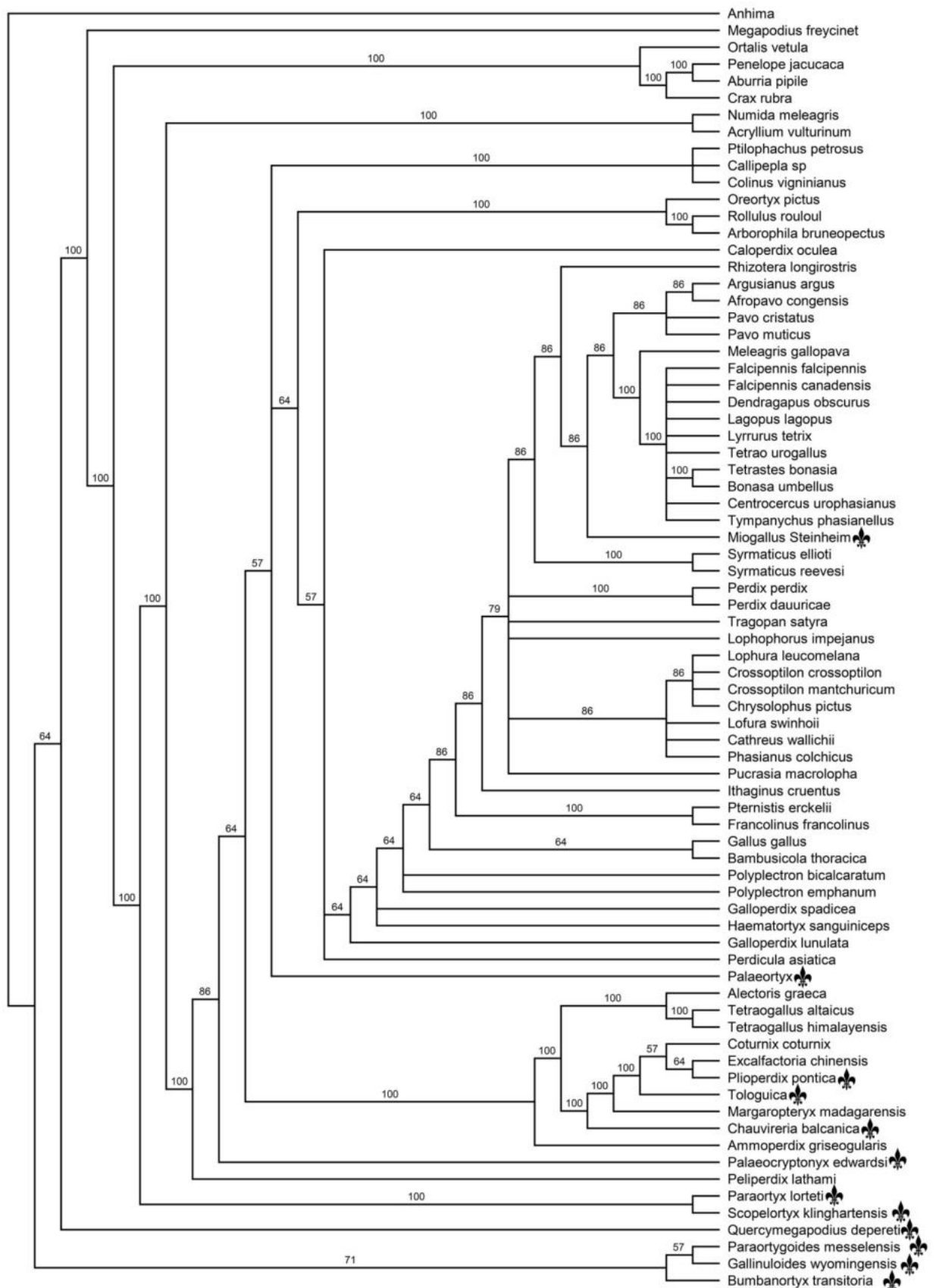


Рис. 4-7. Консенсус по преобладающей топологии (“50% majority-rule”) из 14 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе новой таксон-признаковой матрицы Galliformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «релаксированного» топологического ограничения (см. рис. 4-3Б).

между обсуждаемыми группами касается не отдельных признаков, но проявляется во всем скелете (Зеленков, 2019а) и в общей морфологической организации – это служит

дополнительным аргументом против возможной конвергенции. При этом важно, что на «ядерном» филогенетическом дереве *Coturnix* занимает довольно продвинутое положение (Kimball et al., 2021a): сохранение у этого и близких ему родов предковой организации предполагает неоднократные морфологические преобразования при формировании триб *Ravonini*, *Gallini* и *Polyplectronini*. Однако митогеномные данные (Kimball et al., 2021b) реконструируют перепелов и их родственников как наиболее базальную кладу *Phasianinae* – такая филогенетическая позиция хорошо соответствует плезиоморфной морфологии *Coturnicini*, представляется более реалистичной и поэтому принимается в этой работе (см. классификацию в главе 1).

Альтернативным возможным объяснением наблюдаемой картины явилось бы близкое родство *Coturnix* и близких родов с зубчатоклювыми куропатками (т.е. принадлежность продвинутых *Coturnicini* к *Odontophoridae*). Однако это заключение предполагает явно некорректную реконструкцию филогенетического положения перепелов молекулярными методами и, таким образом, представляется на данный момент маловероятным.

Базальная позиция трибы павлиньих *Ravonini* на остеологическом филогенетическом дереве соответствует общей довольно примитивной остеологии представителей этой группы (Holman, 1964; см. также Verheyen, 1956 относительно примитивности *Afropavo*), однако противоречит молекулярным данным, помещающим павлиньих в более продвинутое положение – в основание одной из клад *Phasianinae* (Kimball et al., 2021a, b). При этом павлиньи лишены некоторых остеологических синапоморфий *Phasianidae* и *Odontophoridae*, однако сходны с *Numididae* (Holman, 1964), поэтому их остеология могла бы рассматриваться как отчасти плезиоморфная, но при этом восходящая к более раннему этапу в эволюции курообразных, предшествующему формированию морфотипа *Palaeortyx* – *Odontophoridae*. При этом в полной мере комплекс «плезиоморфных» черт проявляется только у *Pavo* и *Afropavo*, а у более примитивных (согласно молекулярным данным) *Argusianus* морфология ближе остальным фазанам. В палеонтологической летописи курообразные птицы с павлиньим морфотипом появляются очень поздно – только в плиоцене (см. главу 5). В связи с этим все же более вероятным представляется вторичное приобретение павлинами плезиоморфной и отчасти педоморфной морфологии (возможно, в связи с гигантизмом).

Таким образом, можно отметить удовлетворительный, достаточно высокий уровень соответствия между молекулярными данными и филогенетическим сигналом в разработанной остеологической матрице, чего не удавалось достичь в предшествующих работах. Отмеченные расхождения вызваны сохранением плезиоморфной организации у базальных фазановых *Rollulinae* и *Coturnicini*, а также, по-видимому, педоморфностью павлиньих.

Анализ с включением ископаемых таксонов. На следующем этапе был проведен эвристический анализ базовой матрицы без топологических ограничений, но с включением ряда ископаемых таксонов. В анализ было включено несколько форм различного филогенетического уровня, для которых известны репрезентативные материалы: *Gallinuloides wyomingensis*, *Paraortygoides messelensis*, *Quercymegapodius depereti*, *Bumbanortyx transitoria*, *Paraortyx lorteti*, *Scopelortyx klinghartensis*, *Miogallus altus* (Штайнхайм), *Palaeocryptonyx edwardsi*, *Palaeortyx* sp., *Chauvireria balcanica*, *Tologuica* spp., *Plioperdix pontica*. В результате анализа с 10000 репликаций было получено 181 наиболее парсимоничное дерево длиной 508. На строго консенсусном дереве (рис. 4-2) *Gallinuloides wyomingensis*, *Paraortygoides messelensis*, *Quercymegapodius depereti*, *Bumbanortyx transitoria* формируют неразрешимую политомию в основании Galliformes, оказываясь за пределами кроновой группы, в соответствии с данными большинства предыдущих исследований (Mourer-Chauviré, 1992, Mayr, 2006; Ksepka, 2009). *Bumbanortyx transitoria* группируется с Gallinuloididae на 52 процентах наиболее парсимоничных деревьев, что подтверждает представления о переходной морфологии этой формы по сравнению с Quercymegapodiidae и Gallinuloididae (Зеленков, 2021б). *Paraortyx lorteti* и *Scopelortyx klinghartensis* формируют кладу, терминальную по отношению к Megapodiidae и Cracidae, но базальную по отношению к остальным современным курообразным. Таким образом, впервые кладистически подтверждается отнесение этих форм, довольно разнородных морфологически, к одному семейству – ранее отнесение *Scopelortyx* к Paraortygidae базировалось не нескольких формальных признаках (Mourer-Chauviré, 1992). При этом наш анализ впервые показал принадлежность Paraortygidae к кроновой радиации курообразных – ранее мы уже указывали (Zelenkov, Panteleyev, 2019), что *Paraortyx* может быть прямым предком древнейших фазановых *Palaeortyx*, и, таким образом, не может относиться к базальной (стволовой) радиации отряда, как это считалось всеми предшествующими исследователями. На строго консенсусном дереве *Plioperdix*, *Tologuica* и *Chauvireria* реконструируются как члены современных Coturnicini, при этом *Chauvireria* реконструируется как наиболее базальный из упомянутых родов, а *Plioperdix* – как наиболее продвинутый (рис. 4-2).

Примечательно, что в результате анализа исследуемой матрицы было обнаружено в три раза меньше эквивалентных по длине деревьев (181 против 642 в анализе без ископаемых форм) – это говорит о том, что ископаемые таксоны существенно структурируют результирующее филогенетическое дерево и заметно ограничивают пространство возможных топологий (то есть, путей морфологической эволюции на пути к современным формам), а значит – и улучшают разрешение итогового дерева. По-видимому, это общее правило в филогенетике (Mongiardino Koch et al., 2021).

Анализ с топологическими ограничениями. Поскольку базовый анализ не позволяет корректно установить положение базальных фазановых и близких им

Odontophoridae, а также Pavonini, то была проведена серия анализов с топологическими ограничениями, соответствующими представлениям о филогении курообразных по молекулярным данным. Основной задачей этих анализов была реконструкция филогенетического положения ранних представителей фазановых, таких как *Palaeortyx* и *Miogallus*.

В качестве ограничения использовалась рамочная топология, соответствующая ядерной и митохондриальной филогениям курообразных (Kimball et al., 2021a, b). Поскольку разработанная остеологическая матрица корректно реконструирует базальную часть филогенетического дерева (положение Megarodiidae, Cracidae и Numididae), то ограничение касалось только Odontophoridae и взаимоотношений внутри Phasianidae. Был проведен анализ с рамочной топологией, соответствующей ядерной филогении курообразных (рис. 4-3), поддерживающей кладу Pavonini+Polyplectronini+Coturnicini. Представители трибы Gallini не фиксировались в данной топологии, но их реконструированное положение полностью соответствует ядерной филогении – в качестве сестринской группы к Coturnicini. В результате анализа с 10000 репликаций было найдено 24 наиболее парсимоничных деревьев длиной 521. Строго консенсусное дерево демонстрирует удовлетворительное разрешение и достаточно высокую степень согласия с ядерной филогенией (рис. 4-4). На этом дереве *Palaeortyx* занимает неразрешимое положение в основании клады Phasianidae+Odontophoridae, образуя политомию с обоими семействами, что соответствует и морфологическому анализу (Зеленков, 2019а). *Miogallus* реконструируется в базальной позиции относительно всех т.н. «эректильных» Phasianinae (sensu Kimball et al., 2021a) за исключением *Rhizothera*, что соответствует древности этой формы. *Palaeocryptonyx*, *Chauvireria*, *Tologuica* и *Plioperdix* реконструируются как представители Coturnicini – также в соответствии с морфологическим анализом (Зеленков, Горобец, 2020; наши данные). На консенсусном дереве, построенном по преобладающей топологии («50% majority-rule»; рис. 4-5), *Palaeortyx* реконструируется как базальный таксон Odontophoridae (79% деревьев), а *Miogallus* реконструируется как сестринский таксон к *Meleagris*+Tetraonini (71 % деревьев).

В качестве альтернативы был также проведен анализ с релаксированным положением Pavonini и Polyplectronini – в соответствии с митохондриальными данными, не поддерживающими объединение этих клад с Coturnicini (Kimball et al., 2021b). Результирующее строго консенсусное дерево, построенное на основе 14 наиболее парсимоничных деревьев длиной 518 демонстрирует значительно более низкое разрешение и множественные политомии (рис. 4-6), а «мэйджорити-рул» консенсус (рис. 4-7) полностью противоречит как ядерным, так и митохондриальным данным. Низкое соответствие между молекулярной и остеологической филогенией, выявленное при использовании данного топологического ограничения, указывает на слабую достоверность результирующей

топологии, а также косвенно свидетельствует в пользу ядерной топологии как более достоверной филогении курообразных.

4-3. Филогения Anseriformes. Филогенетическим взаимоотношениям среди современных гусеобразных посвящен ряд публикаций (см. обзор в главе 1), однако таксономический охват несколько уступает в сравнении с курообразными, и ряд таксонов утиных рядового уровня, имеющих принципиальное значение для реконструкции ископаемых форм (таких как *Stictonetta*, *Plectropterus* и *Nettapus*), до сих пор не включался в молекулярно-филогенетические исследования (см. Gonzalez et al., 2008; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017 и др.). Кладистической филогенией гусеобразных по остеологическим (и, в целом, морфологическим) данным занимался американский орнитолог Б. Лайвизи, посвятивший этой проблеме серию публикаций (Livezey, 1986, 1991, 1995a, b, 1996a, b, 1997a, b и др.). Его работы публиковались в эпоху бурного развития молекулярной филогенетики параллельно с первыми генетическими исследованиями по гусеобразным (например, Johnson, Sorenson, 1998, 1999; Donne-Gouse et al., 2002); поэтому разработанные топологии не нашли отражения в орнитологических классификациях. В то же время сравнительно-osteологические наработки Лайвизи были использованы в последующих работах Т. Уорти, посвященных филогенетическому положению преимущественно ископаемых гусеобразных (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009; Worthy et al., 2022). Усовершенствованные матрицы использовались рядом других исследователей для реконструкции филогенетического положения миоценовых утиных (например, Zelenkov et al., 2018; De Mendoza, 2019).

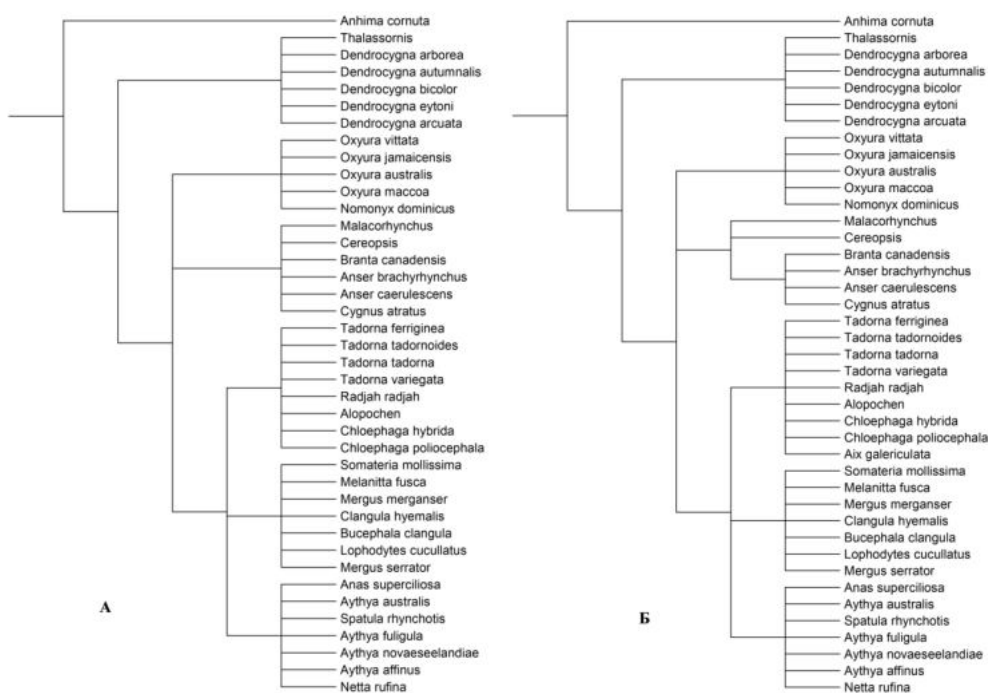


Рис. 4-8. Топология рамочных ограничений, используемых в филогенетическом анализе Anseriformes: А – слабо «релаксированное» дерево; Б – дерево с фиксированным положением *Cereopsis* и *Aix*.

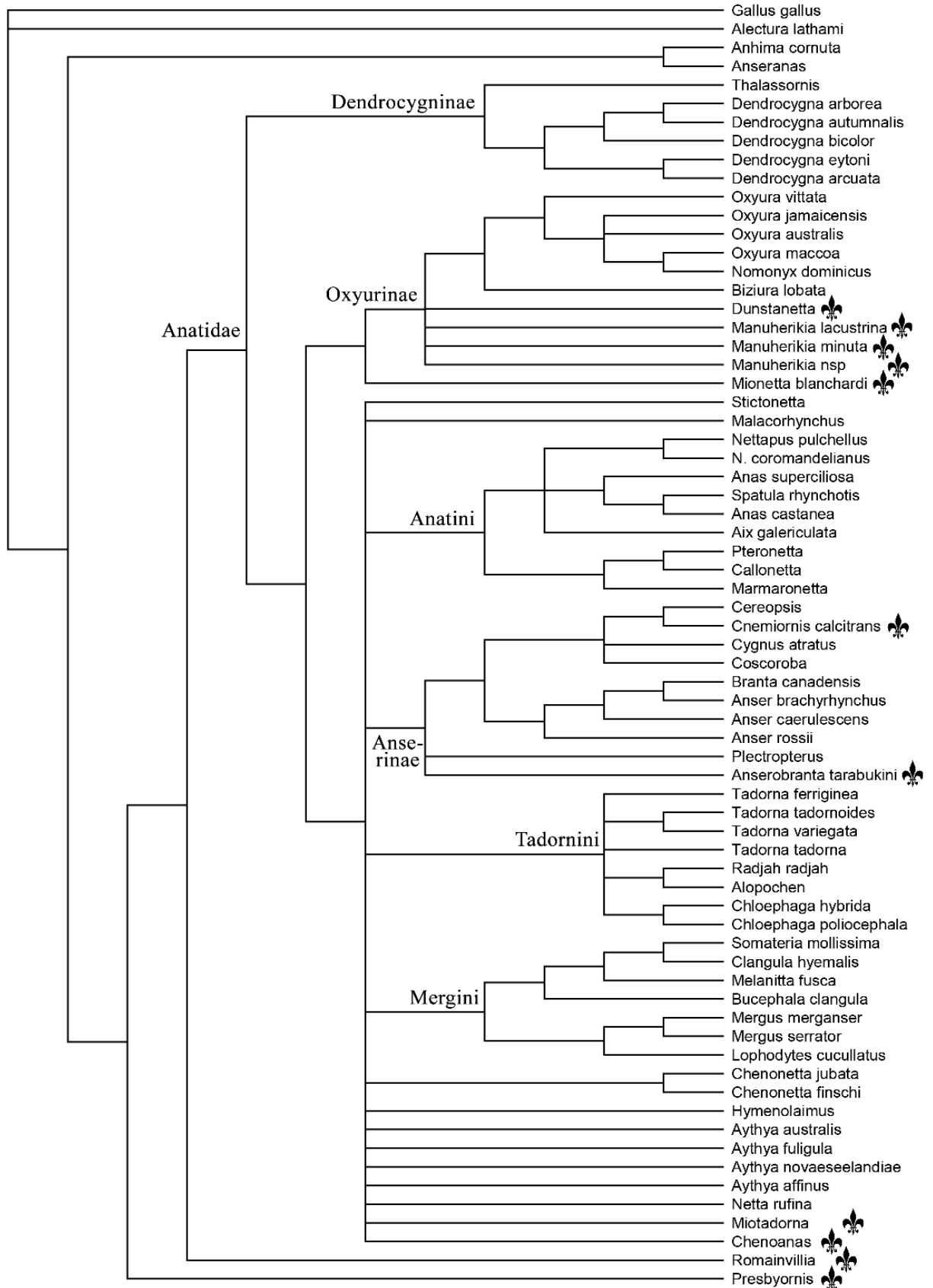


Рис. 4-9. Строгий консенсус из 125 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе таксон-признаковой матрицы Anseriformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «релаксированного» топологического ограничения (см. рис. 4-8А).

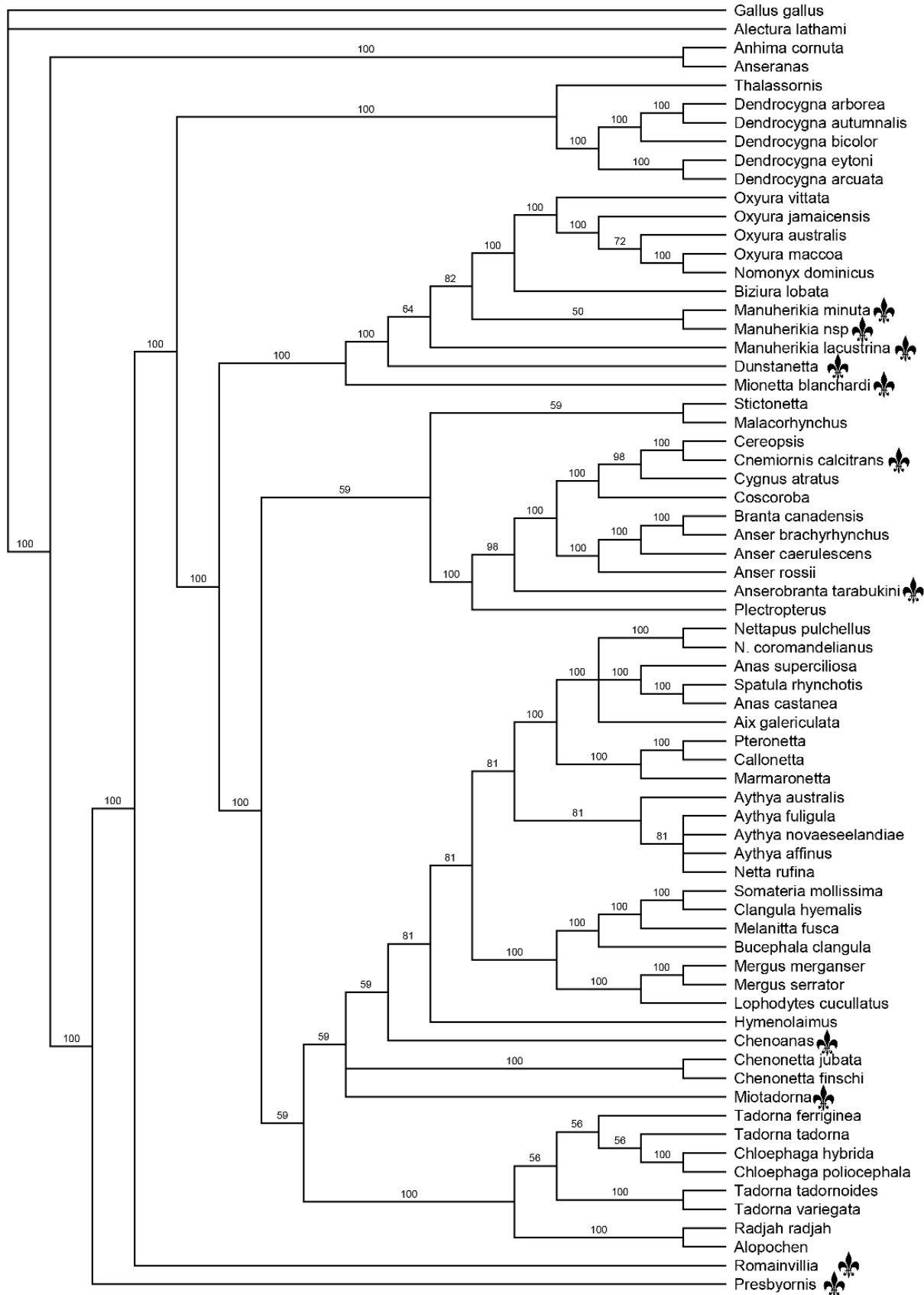


Рис. 4-10. Консенсус по преобладающей топологии (“50% majority-rule”) из 125 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе таксон-признаковой матрицы Anseriformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «релаксированного» топологического ограничения (см. рис. 4-8А).

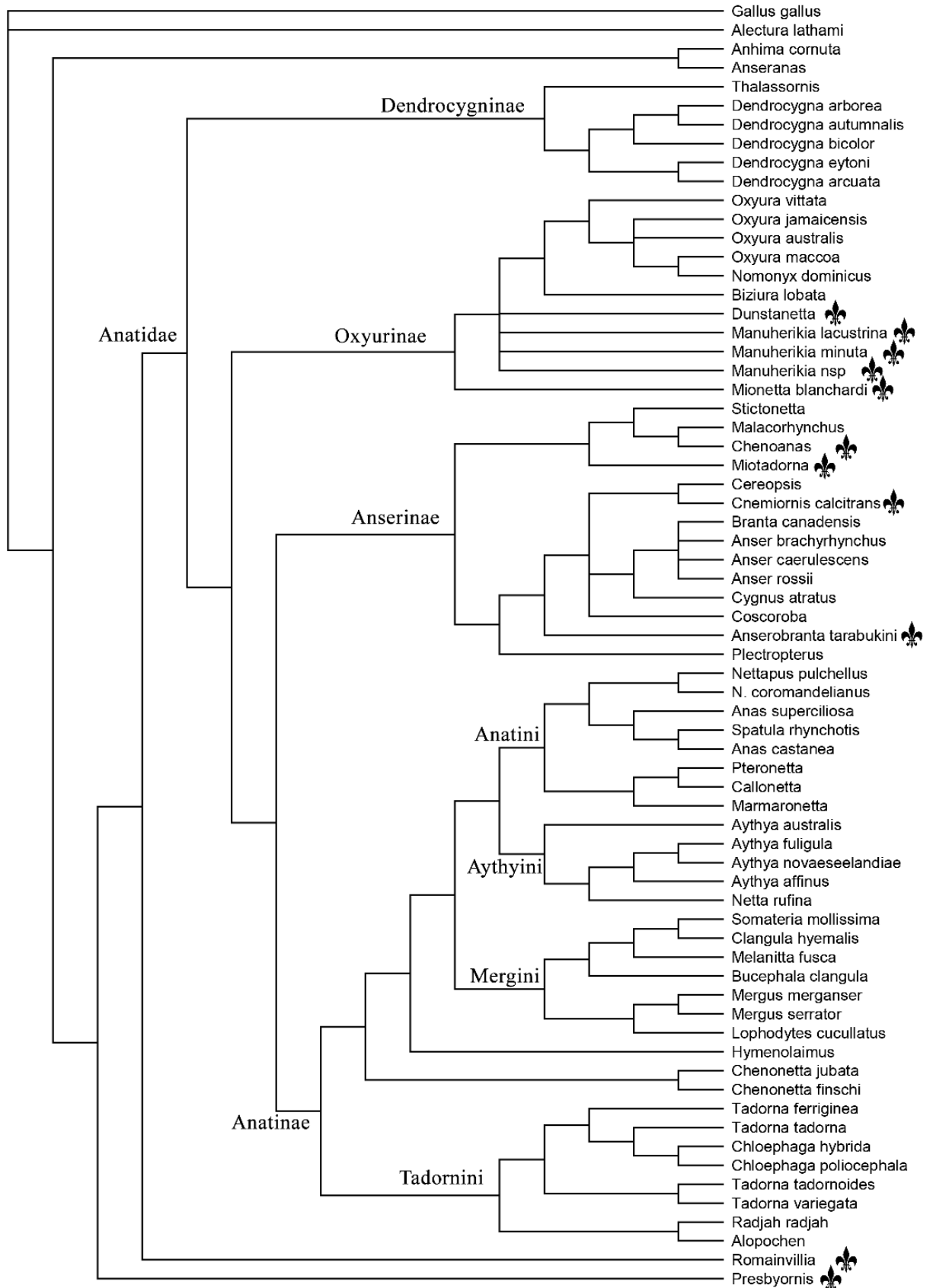


Рис. 4-11. Строгий консенсус из 16 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе таксон-признаковой матрицы Anseriformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом ☙) и с применением альтернативного топологического ограничения (см. рис. 4-8Б).

В этой работе использована последняя версия таксон-признаковой морфологической (преимущественно остеологической) матрицы (Worthy et al., 2022) с добавлением нескольких современных (*Coscoroba coscoroba*, *Callonetta leucophrys*, *Pteronetta hartlaubii*, *Marmaronetta angustirostris*) и ископаемых (*Anserobranta tarabukini*, *Chenoanas* spp.) таксонов утиных, но с исключением нескольких проблематичных ископаемых форм (см. Zelenkov et al., 2018). В итоговом виде матрица включает 152 признака и 66 представителей гусеобразных (Приложение 4). В качестве внешней группы использовались курообразные *Gallus* и *Alectura*. Таксономический охват матрицы покрывает подавляющую часть современного таксономического разнообразия гусеобразных на родовом уровне и, таким образом, рассматривается как репрезентативный для установления родственных отношений ископаемых форм (в анализ включены, в том числе и представители упомянутых выше родов *Stictonetta*, *Plectropterus* и *Nettapus*). Поскольку было выявлено наличие большого ряда остеологических конвергенций у ныряющих утиных, принципиально влияющих на результирующую топологию (Worthy, Lee, 2008), то анализ морфологической матрицы проводился с топологическими ограничениями в соответствии с молекулярными данными (рис. 4-8). Как и в случае с курообразными, использовались максимально «релаксированные» (т.е., фиксирующие минимальную топологию; см. выше) ограничения в соответствии с отсутствием полного консенсуса по большому числу дивергенций согласно противоречивым молекулярными данным (см. также Worthy et al., 2022). Установки филогенетического анализа использовались те же, что и в случае с курообразными.

В результате филогенетических анализов *Presbyornis* устойчиво реконструируется как сестринский таксон к *Romainvillia*+Anatidae s.l. Ископаемые таксоны *Manuherikia* spp., *Dunstanetta* и *Pinpanetta* устойчиво реконструируются как базальные представители линии Охуриной (см. также Worthy et al., 2022), а *Anserobranta robusta* во всех анализах помещается в основании клады Anserinae. Добавленные современные таксоны реконструируются в положениях, соответствующих молекулярным данным: *Coscoroba* корректно помещается в Anserinae (см. ниже), а *Callonetta*, *Pteronetta* и *Marmaronetta* формируют кладу в составе Anatinae, сестринскую к *Nettapus* и *Anas* s.l. При этом была выявлена неравномерная чувствительность различных областей результирующей топологии к используемым топологическими ограничениями. Так, варьировало филогенетическое положение *Miotadorna*, *Mionetta* и *Chenoanas*.

При эвристическом анализе с 3000 репликаций с использованием наиболее релаксированного ограничения (рис. 4-8А) было получено 125 наиболее парсимоничных деревьев длиной 1472. На строго консенсусном дереве (рис. 4-9) *Mionetta* реконструируется как сестринский таксон ко всем Охуриной, а *Miotadorna* и *Chenoanas* занимают неразрешенное положение в политомии утиных, более продвинутых чем Охуриной. При этом на большинстве деревьев *Miotadorna* и *Chenoanas* помещаются в основание клады,

включающей Mergini+Anatini+Aythyini (рис. 4-10). Положение *Chenoanas* между Tadornini и Anatini в целом соответствует не кладистическому морфологическому анализу (Зеленков, 2012а) и поэтому может рассматриваться как более достоверное (см. также Zelenkov et al., 2018). В то же время данный анализ некорректно (в сравнении с молекулярными данными) реконструирует филогенетическое положение *Aix galericulata* и частные взаимоотношения внутри Anserini (род *Cygnus* сближается с *Cereopsis* и *Coscoroba* вместо *Anser* и *Branta*, согласно молекулярным данным; Sun et al., 2017). В связи с этим был проведен второй анализ, аналогичный по установкам, но фиксирующий в качестве топологического ограничения родство *Cygnus* с Anserini и *Aix* – с Tadornini (рис. 4-8Б; Gonzalez et al., 2008; Sun et al., 2017). В этом анализе было получено 57 наиболее парсимоничное дерево длиной 1483 (т.е. более длинное, чем в предыдущем случае), при этом разрешение оказалось неудовлетворительным, и филогенетическое положение многих таксонов на строго консенсусном дереве (в том числе, *Mionetta* и *Chenoanas*) оказалось неразрешенным. Таким образом, данный анализ оказался не информативным.

Устойчивость состава Anserinae во всех анализах и неразрешенное положение *Aix* позволило сделать вывод, что именно положение второго таксона определяет проблематичность филогенетического анализа при втором использованном топологическом ограничении. Для тестирования этого предположения был проведен третий анализ, повторяющий предыдущий, но с исключением *Aix galericulata*. В результате было получено 16 наиболее парсимоничных деревьев длиной 1456. На строго консенсусном дереве (рис. 4-11) *Mionetta* вновь реконструируется как сестринский таксон ко всем Oxyurinae, однако *Miotadorna* и *Chenoanas* занимают совершенно иное положение: в составе клады, включающей также *Malacorhynchus* и *Stictonetta* и сестринской по отношению к Anserinae.

ГЛАВА 5

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Настоящий раздел оформлен и структурирован в общем виде в соответствии с традициями и требованиями Палеонтологического журнала. Таким образом, приведенное ниже содержание рубрик (в том числе, «Диагноз», «Описание», «Сравнение») относится к таксонам, а не к описываемым материалам, как это часто принято в зарубежной специальной литературе. При описании таксонов в открытой номенклатуре (то есть формально не установленных или не определенных, а порою представляющих собой сборные группы) рубрики «Описание» и «Сравнение», таким образом, утрачивают свой смысл и по этой причине опущены. В этих случаях рубрика «Материал» предваряет необходимые элементы морфологического описания и сравнения, приведенные в рубрике «Замечания». Для современных видов рубрикация строится по этому же принципу; данные по типовым экземплярам, представляющим собой тушки и не имеющим остеологического материала, не приводятся.

5-1. ОТРЯД GALLIFORMES TEMMINCK, 1920

СЕМЕЙСТВО INCERTAE SEDIS

Род *Bumbanortyx* Zelenkov, 2021

Bumbanortyx: Зеленков, 2021б, с. 84.

Типовой вид – *Bumbanortyx transitoria* Zelenkov, 2021, нижний эоцен Монголии.

Диагноз. В коракоиде *cotyla scapularis* крупная, неясно-овальная, ориентирована преимущественно дорсально; медиальный край стержня на уровне *facies articularis humeralis* ориентирован субпараллельно длинной оси кости (слабо наклонен медиально) и формирует неглубокую вырезку вблизи *processus acrocoracoideus*; *processus acrocoracoideus* сильно выступает краниально относительно вершины *facies articularis humeralis* и медиально медиального края стержня (за счет медиального сдвига *impressio bicipitalis*); краниальная часть (вершина) *impressio lig. acrocoracohumeralis* ориентирована дорсокраниально и видна при виде с дорсальной стороны, каудальная часть *impressio* ориентирована краниально; *facies articularis clavicularis* расширена краниокаудально; *impressio bicipitalis* заметно выдается вентрально относительно прилегающей вентральной поверхности стержня; *facies articularis humeralis* короткая (ее длина примерно в два раза превышает ширину), широкая и с тупым краниальным концом; *labrum glenoidale* сильно выдается вентрально и выпуклая; *processus procoracoideus* умеренно развит (его ширина примерно соответствует половине ширины *cotyla scapularis*).

В плечевой кости *caput humeri* узкая краниокаудально и не формирует вентрального расширения; костный мостик, соединяющий вентральную часть *caput* и *tuberculum ventrale*, отсутствует; *tuberculum dorsale* удлинённый; *fossa tricipitalis dorsalis* имеется, но не глубокая, *caput humeri* несильно нависает над ней; *fossa tricipitalis* не пневматизирована.

В тарсометатарсусе *fossae parahypotarsales* слабо выражены (латеральная практически не заметна), *sulcus extensorius* довольно глубокий, огорожен тонким медиальным краем и утолщенным латеральным краем, проксимально переходит в глубокую *fossa infracotyleris dorsalis*; гипотарсус проксимодистально короткий, дорсоплантарно низкий и по ширине составляет около 2/3 от ширины проксимального эпифиза; канал *m. flexor digitorum longus* располагается вблизи плантарного края гипотарсуса (не утоплен дорсально); желоба для сухожилий мускулов-сгибателей II пальца и *m. flexor hallucis longus* ориентированы плантарно, желоб для *m. flexor hallucis longus* располагается несколько дорсальнее первого. При виде с дорсальной стороны латеральный край кости ориентирован субпараллельно длинной оси кости, в то время как медиальный край формирует перегиб на уровне *fossa infracotyleris dorsalis*.

Состав. Типовой вид.

Сравнение (рис. 5-1в, г, е, ж; 5-2а, в, д, ж, и). *Кораконд Bumbanortyx* общими очертаниями схож с таковым *Quercymegapodius* Mourer-Chauviré, 1992, от которого он отличается довольно крупным *processus procoracoideus* (полностью редуцирован у *Quercymegapodius*; Mourer-Chauviré, 1992), наличием неглубокой, но отчетливой вырезки в медиальном крае стержня кости непосредственно вблизи *processus acrocoracoideus* (рис. 5-1, inc), а также тем, что стержень кости не расширяется медиально в краниальном направлении (у *Bumbanortyx* медиальный край стержня субпараллелен длинной оси кости на уровне *facies articularis humeralis*). *Bumbanortyx* отличается от родов *Gallinuloides* Eastaman, 1900 и *Paraortygoides* Mayr, 2000 (*Gallinuloididae*) более округлой *cotyla scapularis* (отчетливо овальная у *Gallinuloides* и *Paraortygoides*; Mayr, 2000; Mayr, Weidig, 2004), утоньшенным и более поперечно ориентированным *crista acrocoracoidea* (утолщенный валикообразный и более продольно ориентированный у *Gallinuloides* и *Paraortygoides*; рис. 5-1, ca) и несколько укороченным *extremitas omalis* (часть кости, расположенная краниальнее *cotyla scapularis*, удлинена у *Gallinuloides* и *Paraortygoides*; рис. 5-1а, б). *Bumbanortyx* отличается от *Paraortygidae* более округлой *cotyla scapularis* (у *Paraortygidae*, включая *Xorazmortyx* Zelenkov et Panteleyev, 2019, длинная ось *cotyla* ориентирована косо по отношению к длинной оси кости; Mourer-Chauviré, 1992, Zelenkov, Panteleyev, 2019; Stidham et al., 2020). От типового рода *Paraortyx* Gaillard, 1908 также отличается тем, что *impressio lig. acrocoracohumeralis* ориентирован дорсально при виде с дорсальной стороны и весь *processus acrocoracoideus* выступает краниально при виде с дорсальной стороны. От *Xorazmortyx* и *Scopelortyx* Mourer-

Chauviré, Pickford et Senut 2015, имеющих морфологически отличающийся от *Paraortyx* коракоеид, *Bumbanortyx* отличается медиально расширенным processus acrocoracoideus при виде с дорсальной стороны (см. Mourer-Chauviré et al., 2015; Zelenkov, Panteleyev, 2019).

Плечевая кость Bumbanortyx отличается от таковой всех других семейств курообразных узкой (не расширенной краниокаудально) caput humeri (состояние не известно для Gallinuloides). От раннеэоценового *Paraortygoides* (Gallinuloididae) также отличается мелкой fossa tricipitalis dorsalis.

Тарсометатарсус Bumbanortyx отличается от такового *Paraortygoides* более центрально расположенным гипотарсусом (у *Paraortygoides* он смещен латерально; Mayr, 2016, fig. 2E); от представителей семейств Quercymegapodiidae и Paraortygidae – дорсоплантарно низким гипотарсусом. От *Argillipes aurorum* Harrison et Walker, 1977 отличается медиолатерально более широким гипотарсусом за счет преимущественно плантарной ориентации желоба для m. flexor hallucis longus (у *Argillipes aurorum* гипотарсус более узкий за счет того, что желоб для m. flexor hallucis longus ориентирован в значительной степени латерально; Harrison, Walker, 1977; Mayr, Smith, 2019). Помимо этого, медиальный край тарсометатарсуса не формирует расширения при переходе на проксимальный эпифиз у *Argillipes aurorum*, в то время как перегиб на уровне fossa infracotyleris dorsalis отчетливо выражен у *Bumbanortyx*. От *Percolinus* Harrison et Walker, 1977 отличается дорсоплантарно низким гипотарсусом и наличием перегиба в медиальном крае при переходе на проксимальный эпифиз.

З а м е ч а н и я. *Bumbanortyx* представляет стволых курообразных, поскольку имеет сильновогнутую округлую cotyla scapularis, как у трех ископаемых семейств – Paraortygidae, Gallinuloididae и Quercymegapodiidae (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2000). При этом общими очертаниями и морфологией *Bumbanortyx* ближе всего к *Quercymegapodius*, с которым он сближается крупной округлой и расположенной строго дорсально cotyla scapularis (у Paraortygidae и Gallinuloididae cotyla scapularis овальная и несколько смещена латерально), сильно выдающимся краниально processus acrocoracoideus, а также короткой, широкой и сильно выступающей вентрально (формирующей высокую labrum glenoidale) facies articularis humeralis (см. Mourer-Chauviré, 1992, Alvarenga, 1995). У *Quercymegapodius* полностью редуцирован processus procoracoideus, однако этот отросток имеется у *Ameripodius silvasantosi* Alvarenga, 1995 из олигоцена Бразилии, который также сближается с *Bumbanortyx* прямым стержнем в краниальной части кости (см. Alvarenga, 1995). Ранее отсутствие processus procoracoideus рассматривалась как характерная черта Quercymegapodiidae (Mourer-Chauviré, 1992), однако присутствие выраженного processus procoracoideus у *Ameripodius silvasantosi* и в меньшей степени у *A. alexis* Mourer-Chauviré, 2000 указывает на изменчивость этого признака у Quercymegapodiidae.



Рис. 5-1. Коракоиды избранных представителей ископаемых Galliformes: *a* – *Gallinuloides wyomingensis* Eastman, 1900, экз. Wyoming Dinosaur Center (Термополис, США), № CGR-012, формация Грин Ривер, США; нижний эоцен (по: Mayr, Weidig, 2004, с изменениями); *б* – *Paraortygoides messelensis* Mayr, 2000, голотип в коллекции Зенкенбергского института (Франкфурт-на-Майне, Германия), № ME 1303а (фото автора); местонахождение Мессель, Германия; нижний эоцен; *в*, *г*, *е*, *к* – *Bumbanortyx transitoria* Zelenkov, 2021, голотип ПИН, № ПИН, 3104/265, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; нижний эоцен; *д*, *ж*, *л* – *Bumbanipodius magnus* Zelenkov, 2021, экз. ПИН, 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; нижний эоцен; *з* – *Quercymegapodius brodkorbi* Mouget-Chauviré, 1992, экз. в коллекции Университета Наук и Техник Лангедока (USTL, Монпелье, Франция), № VFI 1849, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение la Bouffie, Франция; верхний эоцен; *и* – *Xorazmortyx turkestanensis* Zelenkov et Panteleyev, 2019, голотип в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия), № 4991, краниальный фрагмент правого коракоида (отражен); местонахождение Джерой 2, Узбекистан; средний эоцен. *a–в* – вид с дорсомедиальной стороны, *г*, *д* – вид с латеральной стороны; *е–и* – вид с дорсальной стороны; *в*, *л* – вид с плантарной стороны. Обозначения: *ca* – crista acrocoracoidea; *cs* – cotyla scapularis; *fah* – facies articularis humeralis; *ib* – impressio bicipitis; *ila* – impressio lig. acrocoracohumeralis; *inc* – вырезка в медиальном крае стержня; *pp* – processus procoracoideus.

Наличие неглубокой, но отчетливой вырезки в медиальном крае стержня кости вблизи processus acrocoracoideus и относительно крупного processus procoracoideus позволяет сближать *Bumbanortyx* с Gallinuloididae при общем структурном сходстве с Quercymegapodiidae. Таким образом, коракоид *Bumbanortyx* демонстрирует морфологическую мозаику признаков Gallinuloididae и Quercymegapodiidae и может рассматриваться как промежуточное звено между этими двумя семействами. При этом Gallinuloididae известны из раннего эоцена, а Quercymegapodiidae – только начиная с позднего эоцена (Mouget-Chauviré, 1992, Mayr, 2009), поэтому морфологические черты, общие между *Bumbanortyx* и Gallinuloididae, могут представлять собой плезиоморфии, а сходство между *Bumbanortyx* и Quercymegapodiidae очевидно является продвинутым. Тем не менее, промежуточная морфология *Bumbanortyx* указывает на то, что морфологический тип коракоида Quercymegapodiidae сформировался на основе такового Gallinuloididae.

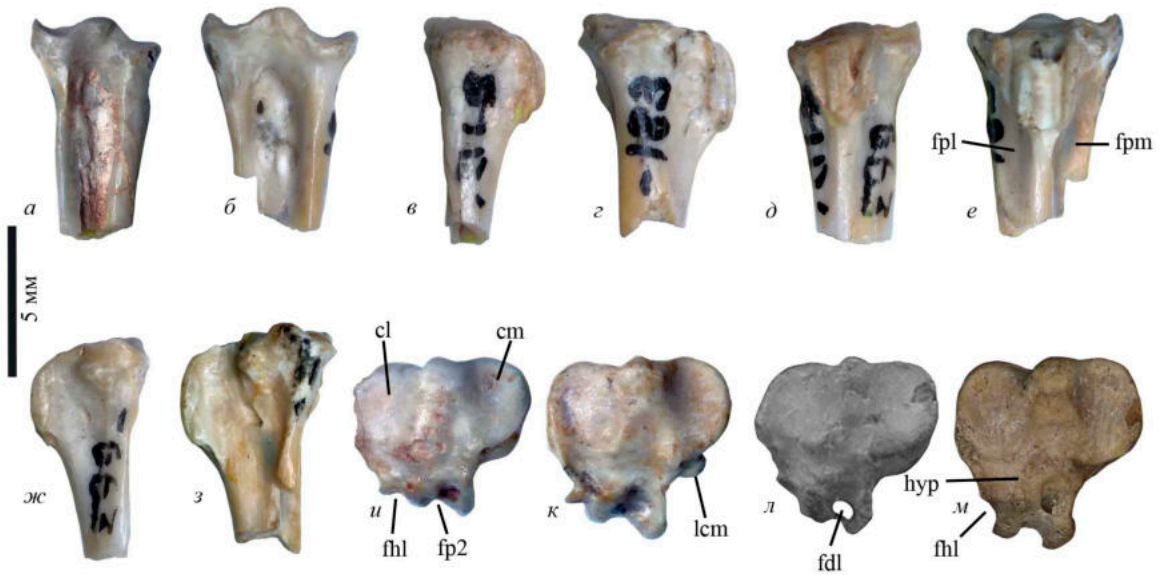


Рис. 5-2. Проксимальные фрагменты тарсометатарсусов избранных представителей ископаемых Galliformes: *a, в, д, ж, и* – *Bumbanortyx transitoria* Zelenkov, 2021, экз. ПИН, № ПИН, 3104/663; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; нижний эоцен; *б, г, е, з, к* – *Bumbanipodius magnus* Zelenkov, 2021, экз. ПИН, 3104/183; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; нижний эоцен; *л* – *Argillipes aurorum* Harrison et Walker, 1977, голотип в коллекции Музея естественной истории в Лондоне (BMNH), № А 3130; местонахождение Лондон Клэй, остров Шеппи, Англия; нижний эоцен (по: Маур, Smith, 2019; с изменениям); *м* – *Ameripodius alexis* Mouget-Chauviré, 2000 (Quercumegarodiidae), экз. в коллекции Национального музея Естественной истории в Париже (MNHN), № SG 9342; местонахождение Сан-Жеран-ле-Пюи, Франция; нижний миоцен (фото автора). *a, б* – вид с дорсальной стороны; *в, г* – вид с латеральной стороны; *д, е* – вид с плантарной стороны; *ж, з* – вид с медиальной стороны; *и-м* – вид с проксимальной стороны (не в масштабе). Обозначения: *cm* – cotyla medialis; *cl* – cotyla lateralis; *fdl* – канал для сухожилия *m. flexor digitorum longus*; *fhl* – борозда для сухожилия *m. flexor hallucis longus*; *fp2* – борозда для сухожилий *m. flexor perforatus digiti II* и/или *m. flexor perforans et perforatus digiti II*; *fpm* – fossa parahypotarsalis medialis; *fpl* – fossa parahypotarsalis lateralis; *hyp* – hypotarsus; *lcm* – бугорок ligamentum collaterale mediale.

Ранее еще один коракоеид из пачки бумбан (экз. IMG, № 100/1371) был описан как предполагаемый представитель семейства Quercumegarodiidae (Hood et al., 2019). Экз. IMG, № 100/1371 в целом характеризуется сходной морфологией, но отличается от описываемого в этой работе несколько более крупными размерами и отсутствием вырезки в медиальном краю стержня и может представлять отдельный вид.

Наиболее характерной морфологической чертой *Bumbanortyx* является узкая (не имеющая вентрального расширения) *caput humeri* плечевой кости, не характерная ни для каких других известных представителей Galliformes. Эта особенность ранее отмечалась для неназванного представителя отряда из пачки бумбан (Hwang et al., 2010), которого я здесь отношу к *Bumbanortyx*. Наличие такой же *caput humeri* недавно было отмечено для мелкой фазановой птицы из раннего эоцена Бельгии, предположительно отнесенного к *Argillipes* (Maур, Smith, 2019). Проявление данного признака у ряда раннеэоценовых курообразных может свидетельствовать о том, что они представляют отдельную группу уровня семейства. В то же время необходимо отметить, что строение *caput humeri* не известно для *Gallinuloides*, однако с этим родом *Bumbanortyx* сближается в строении коракоеида – таким образом, нельзя исключить, что *Bumbanortyx* представляет Gallinuloididae. С другой стороны, общее

структурное сходство с коракоидом более молодого рода *Quercymegapodius* может быть апоморфным – в таком случае *Bumbanortyx* может оказаться примитивным представителем Quercymegapodiidae.

Тарсометатарсусы, относимые к *Bumbanortyx transitoria*, общими пропорциями сходны с таковым *Argillipes aurorum*, но отличаются формой гипотарсуса и наличием перегиба в медиальном крае кости при переходе на проксимальный эпифиз (см. рубрику «сравнение»). Мелкая курообразная птица, сходная с *Argillipes aurorum* по строению тарсометатарсуса и также имеющая узкую *caput humeri*, известна из раннего эоцена Бельгии (Mayr, Smith, 2019). Для бельгийской птицы также характерен указанный перегиб, как у *Bumbanortyx*, но иная форма гипотарсуса. Таким образом, неназванный бельгийский таксон и *Argillipes aurorum*, по-видимому, представляют собой формы, близкие к *Bumbanortyx transitoria*. При этом отличия в строении тарсометатарсуса от *Paraortygoides* не позволяют сблизать *Bumbanortyx* с Gallinuloididae. “*Argillipes*” *paralectoris* Harrison et Walker, 1977, скорее всего, представляет отдельный род и его отнесение к Galliformes требует подтверждения (Mayr, Smith, 2019).

По общей организации проксимального эпифиза тарсометатарсуса и, в частности, гипотарсуса *Bumbanortyx* сблизаются с современными Cracidae, от которых отличаются плантарным положением и небольшим диаметром канала *m. flexor digitorum longus*, а также почти не выраженными *fossae parahypotarsales*. Последнее свидетельствует о слабо развитых коротких мускулах стопы и, следовательно, иной локомоторной специализации *Bumbanortyx* в сравнении с современными Cracidae.

***Bumbanortyx transitoria* Zelenkov, 2021**

рис. 5-1в, г, е, к; 5-2а, в, д, ж, и

Bumbanortyx transitoria: Зеленков, 2021б, с. 88, рис. 1–3.

Г о л о т и п – ПИН, 3104/265, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; пачка бумбан, нижний эоцен. Сборы Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1980 г.

О п и с а н и е. См. диагноз рода (который также составляет диагноз нового вида).

Р а з м е р ы. Коракоид: длина от краниальной вершины кости до каудального края *cotyla scapularis* 5.6; дорсовентральная высота на уровне *cotyla scapularis* 2.2. Плечевая кость: ширина проксимального эпифиза 7.8; краниокаудальная высота *caput humeri* 2.5. Тарсометатарсус: ширина проксимального эпифиза 4.4.

С р а в н е н и е. В роде *Bumbanortyx* один вид.

З а м е ч а н и я. К *Bumbanortyx transitoria* на основании сходных относительных размеров я отношу плечевую кость и тарсометатарсус. Дорсовентральная ширина *caput humeri* у экз. ПИН, № 3104/663 и длина гленоидной части коракоида (от вершины *facies articularis humeralis* до вершины *processus procoracoideus*) у голотипа соответствуют не крупным экз.

современного *Coturnix coturnix*. Вторая курообразная птица из Цаган-Хушу (*Bumbanopodius magnus*) имеет отчетливо большие размеры (см. ниже).

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, № 3104/128, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3104/663, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса.

Род *Bumbanipodius* Zelenkov, 2021

Bumbanipodius: Зеленков, 2021б, с. 88.

Типовой вид – *Bumbanipodius magnus* Zelenkov, 2021, нижний эоцен Монголии.

Диагноз. В коракоиде *cotyla scapularis* крупная, округлая, ориентирована преимущественно дорсально; *processus acrocoracoideus* короткий и очень незначительно выступает краниально относительно вершины *facies articularis humeralis*; *impressio lig. acrocoracohumeralis* ориентирован в значительной степени дорсально и отчетливо виден при виде с дорсальной стороны; *facies articularis clavicularis* расширена краниокаудально; *impressio bicipitalis* несущественно выдается вентрально относительно прилегающей вентральной поверхности стержня и слабо выдвинут медиально относительно прилегающей части стержня; *facies articularis humeralis* короткая (ее длина примерно в два раза превышает ширину), широкая и с тупым краниальным концом; *labrum glenoidale* сильно выдается вентрально и выпуклая.

В тарсометатарсусе *fossa parahypotarsalis medialis* умеренно выражена, *fossa parahypotarsalis lateralis* едва заметна; *sulcus extensorius* довольно глубокий, огорожен тонким медиальным краем и утолщенным латеральным краем, проксимально переходит в глубокую *fossa infracotyleris dorsalis*; *hypotarsus* проксимодистально короткий, умеренно высокий дорсоплантарно, по ширине составляет около 2/3 от ширины проксимального эпифиза; канал *m. flexor digitorum longus* крупный и несколько утоплен дорсально; желоб для сухожилия длинных сгибателей второго пальца (*m. flexor perforatus digiti II* и/или *m. flexor perforans et perforatus digiti II*) ориентирован плантарно и расположен заметно плантарнее, чем желоб *m. flexor hallucis longus*; желоб *m. flexor hallucis longus* ориентирован латероплантарно; желоб для *m. fibularis longus* отчетливо выражен. При виде с дорсальной стороны стержень равномерно расширяется проксимально при переходе на проксимальный эпифиз.

Состав. В роде *Bumbanipodius* один вид.

Сравнение (рис. 5-2д, ж, л; 5-3б, г, е, з, к). Коракоид *Bumbanipodius* отличается от всех других палеогеновых курообразных коротким и слабо выдающимся краниально *processus acrocoracoideus*, который при этом слабо выдается медиально относительно медиального края стержня. От *Paraortygoides* и *Gallinuloides* (семейство Gallinuloididae), помимо этого, отличается округлой и дорсально ориентированной *cotyla scapularis*; от *Bumbortyx* и *Gallinuloides* также отличается отсутствием вырезки в медиальном крае стержня

непосредственно около *processus acrocoracoideus* (рис. 5-1, inc); от *Quercymegapodius* – также расширенным *processus procoracoideus* (степень развития отростка у *Bumbanipodius* не ясна).

Тарсометатарсус Bumbanipodius отличается от всех других палеогеновых курообразных коротким и медиоплантарно ориентированным бугорком для крепления *lig. collaterale mediale* при виде с проксимальной стороны (у других представителей этот бугорок или не виден, или имеет вид удлиненной площадки; рис. 5-2, lcm). От *Paraortygoides* также отличается более центральным расположением гипотарсуса; от *Ameripodius* – более широким и несколько более низким гипотарсусом с более плантарно расположенным желобом длинных сгибателей второго пальца, а также наличием желоба для *m. fibularis longus*; от *Quercymegapodius* – заметно более низким гипотарсусом и дорсальным смещением желоба длинных сгибателей второго пальца. От *Argillipes aurorum* – также ровным латеральным краем кости при виде с проксимальной стороны и маленьким желобом длинных сгибателей второго пальца (у *Argillipes aurorum* плантарная часть *cotyla lateralis* выдается латерально, в результате чего латеральный край кости формирует выступ при виде с проксимальной стороны). От *Percolinus* также отличается более симметричным гипотарсусом (у *Percolinus* латеральный край гипотарсуса редуцирован). От *Bumbanortyx* – также высоким гипотарсусом, расширенным в своей плантарной половине *cotyla medialis* (у *Bumbanortyx* плантарная часть *cotyla* усечена), более плантарно располагающимся желобом длинных сгибателей второго пальца, а также равномерно расширяющимся стержнем при переходе на эпифиз при виде с дорсальной стороны.

З а м е ч а н и я . Коракоид *Bumbanipodius* сочетает черты *Quercymegapodiidae* и *Gallinuloididae*, при этом с последними он сходен утолщенным *crista acrocoracoidei*. Однако в целом строение плечевой части коракоида не позволяет однозначно сближать *Bumbanipodius* ни с одним из семейств.

Тарсометатарсус *Bumbanipodius* в общих чертах сходен с таковым *Argillipes aurorum* и представляется более близкой к *Argillipes* формой, чем *Bumbanortyx*. *Bumbanipodius* и *Argillipes aurorum* сближаются строением гипотарсуса, сходным уровнем развития *fossae parahypotarsales*, а так же формой стержня при переходе на эпифиз при виде с дорсальной стороны. При этом *Bumbanipodius* отличается от *Argillipes aurorum* формой *cotyla lateralis*, геометрией гипотарсуса и укороченным бугорком для *lig. collaterale mediale*. Короткий бугорок также имеется у современных *Megapodius* (семейство *Megapodiidae*), где он располагается дорсальнее и ориентирован строго латерально.

***Bumbanipodius magnus* Zelenkov, 2021**

Рис. 5-2д, ж, л; 5-3б, г, е, з, к

Bumbanipodius magnus: Зеленков, 2021б, с. 90, рис. 1, 2.

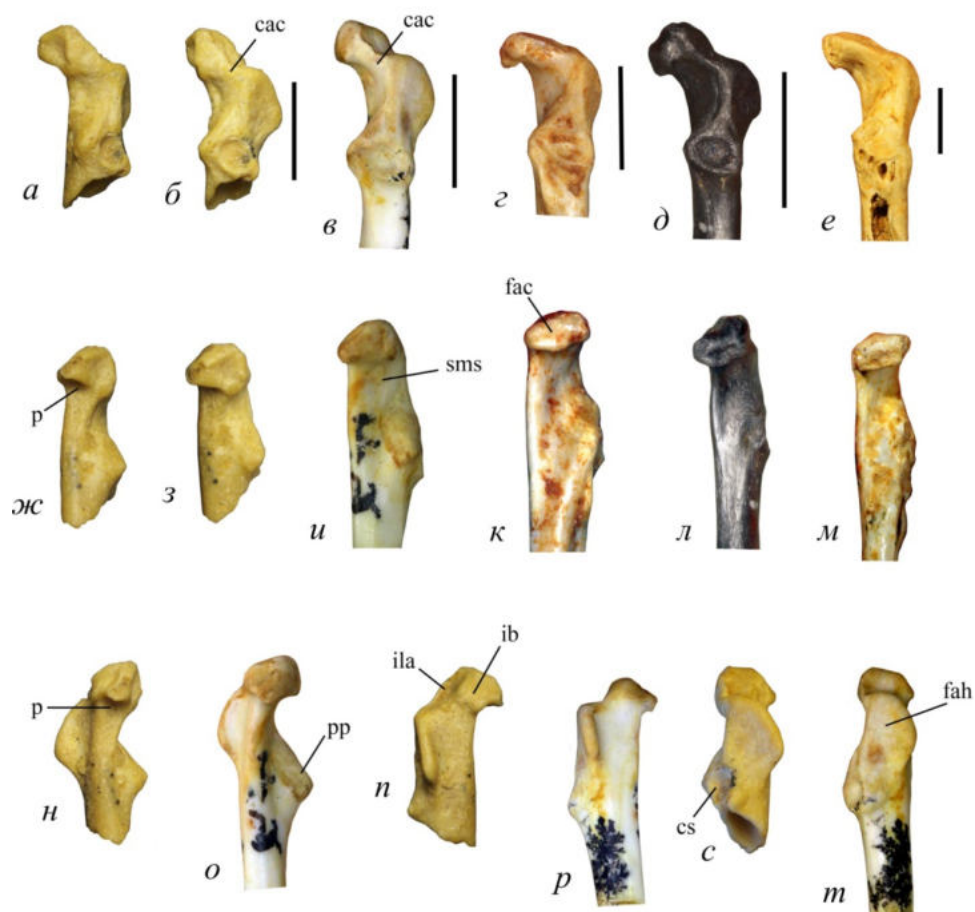


Рис. 5-3. Коракоиды Paraortygidae и Quercymegapodiidae (Galliformes): *a, б, ж, з, н, п, с* – *Xorazmortyx turkestanensis* Zelenkov et Panteleyev, 2019 голотип ЗИН 4991, средний эоцен местонахождения Джерой II, Узбекистан; *в, и, о, р, т* – *Scopelortyx klinghardtensis* Mourer-Chauviré, Pickford et Senut, 2015, голотип GSN EC 6-01'13, средний эоцен местонахождения Эоклифф, Намибия; *г, к* – *Paraortyx lorteti* Gaillard, 1908, экз. USTL ITD 530, нижний олигоцен местонахождения Керси, Франция; *д, л* – *Quercymegapodius brodkorbi* Mourer-Chauviré, 1992, экз. USTL BFI 1849, отражен, верхний эоцен местонахождения Керси, Франция; *е, м* – *Palaeortyx* sp., экз. SNSB 18097, нижний миоцен местонахождения Винтерсхоф-Вест, Германия. *a – с* – дорсомедиальной стороны; *б–е* – с дорсальной стороны; *жс* – с вентромедиальной стороны; *з–м* – с медиальной стороны; *н, о* – с вентральной стороны; *п, р* – с вентролатеральной стороны; *с, т* – с латеральной стороны. Обозначения: sac – crista acrocoracoidea; cs – cotyla scapularis; fah – facies articularis humeralis; ib – impressio bicipitalis; ila – impressio lig. acrocoracohumeralis; p – аутопоморфная ямка; pp – processus procoracoideus; sms – sulcus m. supracoracoidei; tb – tuberculum brachiale. Длина масштабной линейки 0.5 см.

Голотип – ПИН, 3104/183, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса; местонахождение Цаган-Хушу, Монголия; пачка бумбан, нижний эоцен.

О п и с а н и е. См. диагноз рода (который также составляет диагноз вида).

Р а з м е р ы. Тарсометатарсус: ширина проксимального эпифиза 5.2. Коракоид: длина от краниальной вершины кости до каудального края cotyla scapularis 6.6; дорсовентральная высота на уровне cotyla scapularis 2.8.

С р а в н е н и е. В роде *Bumbanipodius* один вид.

З а м е ч а н и я. *Bumbanipodius magnus* – более крупная форма по сравнению с известной из этого же местонахождения *Bumbanortyx transitoria* (размером с современного *Ptilopachus*

petrosus). На этом основании к *B. magnus* отнесен относительно крупный фрагментарный коракоид из типового местонахождения, подтверждающий обособленный родовой статус этого вида.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, № 3104/195, краниальный фрагмент левого коракоида.

СЕМЕЙСТВО PARAORTYGIDAE Mourer-Chauviré, 1992

†Подсемейство Scopelortyginae subfam. nov.

Типовой род – *Scopelortyx* Mourer-Chauviré et al., 2015.

Диагноз. Processus acrocoracoideus коракоида ориентирован краниально (параллельно длинной оси стержня кости) и не формирует крючка.

Состав. Кроме типового, род *Xorazmortyx* Zelenkov et Panteleyev, 2019.

Замечания. Подсемейство объединяет представителей Paraortygidae, более родственных *Scopelortyx* Mourer-Chauviré et al., 2015, чем *Paraortyx* Gaillard, 1908 (филогенетический диагноз клады).

Род *Xorazmortyx* Zelenkov et Panteleyev, 2019

Xorazmortyx: Zelenkov, Panteleyev, 2019, с. 519.

Типовой вид – *Xorazmortyx turkestanensis* Zelenkov et Panteleyev, 2019.

Диагноз. В коракоиде processus acrocoracoideus при виде с дорсальной стороны в основном ориентирован параллельно длинной оси кости (не изогнут и не расширен медиально); processus acrocoracoideus не формирует крючка, нависающего над sulcus supracoracoideus; вентральная поверхность стержня на уровне facies articularis humeralis прямая и узкая; crista acrocoracoidea (sensu Elzanowski et al., 2012) очень короткий и косо (не поперечно) ориентирован; impressio bicipitalis выступающее; медиальный край стержня краниально раздваивается и содержит между ветвями отчетливое отверстие, над которой нависает вентральная часть facies articularis clavicularis; facies articularis clavicularis краниокаудально высокое; facies articularis humeralis краниокаудально короткое; processus procoracoideus сильно редуцирован; cotyla scapularis вогнутый и косо ориентирован (совпадает с диагнозом вида; см. Zelenkov, Panteleyev, 2019).

Состав. Типовой вид из среднего эоцена Узбекистана.

Сравнение. Одна из наиболее ярких отличительных черт *Xorazmortyx* – слабое медиальное расширение (отклонение) processus acrocoracoideus, в результате чего он лишь очень незначительно выдается медиально относительно sulcus supracoracoideus. У *Xorazmortyx* акрокоракоидный отросток в общем ориентирован параллельно длинной оси стержня, как у рода *Scopelortyx*, но в отличие от остальных палеогеновых Galliformes. В отличие от *Scopelortyx*, *Xorazmortyx* имеет менее сдвинутый медиально processus

acrosoracoideus, так что при виде с вентральной стороны этот отросток не выдается медиальнее вершины processus procoracoideus. Плечевая часть стержня, которая обычно у курообразных в той или иной степени загибается медиально, у *Xorazmortyx* отчетливо прямая, в результате чего медиальный край стержня примерно параллелен сочленовой поверхности facies articularis humeralis, как у *Paraortyx lorteti*. Вентральная поверхность стержня таким образом сжата на уровне гленоидной суставной поверхности. Как у *Scopelortyx*, но в отличие от *Paraortyx*, processus acrosoracoideus не формирует отчетливого крючка (хотя дорсальный угол facies articularis clavicularis несколько выдается каудально). Crista acrosoracoidea (sensu Elzanowski et al., 2012) короче, чем у *Paraortyx*, *Scopelortyx* и *Quercymegapodius*, и заметно короче, чем у *Paraortygoides*. Этот гребень косо ориентирован у *Xorazmortyx* – как у *Scopelortyx*, но в отличие от *Paraortyx*, где crista acrosoracoidea заметно более поперечно (медиолатерально) ориентирован.

Impressio bicipitalis пятиугольной формы и выпуклое, т.е. выступает вентрально относительно близлежащей порции стержня, как *Scopelortyx*, *Quercymegapodius* и *Paraortygoides* (см. Mayr, Weidig, 2004, fig. 4). *Xorazmortyx* отличается от всех других палеогеновых курообразных тем, что медиальный край стержня раздваивает примерно на уровне facies articularis humeralis, посылая одну из ветвей дорсально в направлении дорсокаудального угла facies articularis clavicularis. Отчетливая ямка, располагающееся между двумя указанными ветвями стержня, также отличает *Xorazmortyx* от всех других курообразных. В отличие от других Paraortygidae (*Scopelortyx* и *Paraortyx*), facies articularis clavicularis краниокаудально высокое, как у *Quercymegapodius*. Каудальный край facies articularis clavicularis отчетливо вогнутый, в отличие от явно выпуклого края у *Quercymegapodius* и прямого или немного выпуклого края у других Paraortygidae. В отличие от других стволовых курообразных, медиальная поверхность край facies articularis clavicularis имеет мелкое, но отчетливое углубление (его наличие не ясно для Gallinuliodidae).

Facies articularis humeralis краниокаудально короткое, как у *Paraortyx brancoi* и *Quercymegapodius*, но в отличие от явно удлиненных сочленовных поверхностей для плечевой кости у *Scopelortyx* и *Paraortyx lorteti*. Это facies краниокаудально суживается, как у *Quercymegapodius*, в то время как оно широкое в своей краниальной части у *Scopelortyx*. При виде с латеральной стороны дорсальный край facies articularis humeralis практически прямой, как у *Quercymegapodius*, в то время как он вогнутый у *Scopelortyx* и *Paraortyx lorteti* (в меньшей степени у *P. brancoi*). Тем не менее, в строении этого facies *Xorazmortyx* отличается от *Quercymegapodius* тем, что при виде с латеральной стороны вершина facies articularis humeralis (наиболее вентрально выдающаяся точка вентрального края) располагается на уровне краниального края cotyla scapularis; у *Quercymegapodius* эта

вершина сдвинута более краниально и располагается на одном уровне с *sulcus supracoracoidei*.

Processus procoracoideus сильно редуцирован, как у *Gallinuloides wyomingensis* и *Quercymegapodius*, в то время как он заметно крупнее у *Scopelortyx*. У *Paraortyx* прокоракоидный отросток также крупнее, чем у *Xorazmortyx*. *Cotyla scapularis* вогнутый, как у всех стволовых курообразных (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2000) и несколько эллипсоидный по форме, при этом длинная ось котилы ориентирована более косо, чем у *Quercymegapodius brodkorbi* (у этого вида – более поперечно). Поперечный диаметр *cotyla scapularis* заметно меньше, чем ширина стержня, как у *Scopelortyx* и *Paraortyx brancoi*, но в отличие от *Paraortyx lorteti*, *Paraortygoides* и *Quercymegapodius*, у которых этот *cotyla* крупный.

З а м е ч а н и я. *Xorazmortyx* относится к стволовым курообразных, поскольку имеет отчетливо вогнутый *cotyla scapularis* (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2000). Род может быть отнесен к *Paraortygidae*, поскольку сочетает признаки, которые среди стволовых курообразных присутствуют у представителей именно этого семейства. Очень слабое медиальное выступание *processus acrocoracoideus* известно только у *Scopelortyx*, а узкий стержень вентромедиальнее *facies articularis humeralis* имеется у *Paraortyx*. Широкое и краниокаудально короткое *facies articularis humeralis* имеется у *Paraortyx brancoi*, но не у других видов *Paraortygidae*.

Xorazmortyx отличается от *Quercymegapodiidae* по двум характерным признакам, приписываемым *Paraortygidae* (Mourer-Chauviré, 1992): косо ориентированный *cotyla scapularis* и острый, но не полностью редуцированный *processus procoracoideus*. В целом, у *Gallinuloididae* плечевая часть коракоида устроена более по утиному типу (see Mayr, 2006), что хорошо заметно у европейского *Paraortygoides messelensis*. При виде с дорсальной стороны у *P. messelensis* весь *processus acrocoracoideus* более удлиненный и направлен медиально, в то время как у *Xorazmortyx* он едва выдается медиальнее за уровень *processus procoracoideus*. *Crista acrocoracoidea* (sensu Elzanowski et al., 2012) у *P. messelensis* толстый, удлиненный и имеет форму цилиндра, в то время как у *Xorazmortyx* он очень короткий и не выраженный. Гребень, идущий каудальнее и вентральнее дорсальной части *facies articularis humeralis*, а также явная ямка вентральнее этого гребня, отсутствуют у *P. messelensis*.

Сходная с *Xorazmortyx* мелкая курообразная птица недавно была описана из среднего эоцена США (Stidham et al., 2020), однако фрагментарность материала не позволяет установить ее точное систематическое положение.

***Xorazmortyx turkestanensis* Zelenkov et Panteleyev, 2019**

Рис. 5-3

Xorazmortyx turkestanensis: Zelenkov, Panteleyev, 2019, с. 519, fig. 2.



Рис. 5-4. Остеология представителей родов *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869 и *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869: *a, г, ж* – *Palaeortyx oscyptera* Milne-Edwards, 1892, голотип MNHN, Qu 15592; местонахождение Керси, ?верхний олигоцен; *б, д, з, и, к* – *Palaeortyx brevipes* Milne-Edwards, 1869: *б, д, з* – лектотип MNHN Av-2898 (отражен); местонахождение Сен-Жеран-Ле-Пюи, нижний миоцен, Франция; *и, к* – экз. ПИН, № 2614/277; местонахождение Тагай; Прибайкалье; верхи нижнего миоцена; *в, е, м, о* – *Palaeortyx gallica* Milne-Edwards, 1869: *в, е* – экз. MNHN Av-2875 (отражен); местонахождение Сен-Жеран-Ле-Пюи, нижний миоцен, Франция; *м, о* – экз. MNHN SG 10220; местонахождение Сен-Жеран-Ле-Пюи, нижний миоцен, Франция; *л, н* – *Palaeoperdix longipes* Milne-Edwards, 1869, голотип MNHN Sa-1224; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен; *п* – *Palaeoperdix grivensis* (Enpouchi, 1930), экз. без номера в коллекции MNHN; местонахождение Ла-Грив-сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *р* – *Palaeortyx phasianoides* Milne-Edwards, 1869; экз. FSL 330998, местонахождение Ла-Грив-сен-Альбан, Франция; средний миоцен. *a-з* – плечевые кости с каудальной (*a-в*), краниальной (*г-е*) и дистальной (*ж, з*) сторон; *и, к* – коракоид с вентральной и медиальной сторон, соответственно; *л-р* – тарсометатарсусы с дорсальной (*л, м*) и проксимальной (*н-р*) сторон. *ж, з, н-р* – не в масштабе. Обозначения: *cv* – condylus ventralis; *fhd* – борозда конечного сухожилия *m. flexor hallucis longus* на латеральной поверхности гипотарсуса; *ftd* – дорсальная триципитальная фосса (*fossa tricipitalis dorsalis*); *h* – гипотарсус; *mld* – отпечаток крепления *m. latissimus dorsi posterior*; *pf* – *processus flexorius*; *tsv* – *tuberculum supracondylare ventrale*; стрелкой обозначено отсутствие явно выраженного проксимального расширения при переходе со стержня на проксимальный эпифиз.

Г о л о т и п – ЗИН РАН, ZIN PO 4991, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Джерой-II (N41°38'59"; E064°41'30'), 20 км. к северу от дер. Мурунтау,

Навоийский вилоят, Центральный Кызылкумы, Узбекистан; песчаная пачка Джерой, средний эоцен (лютет-бартон; см. Case et al., 1996; Malyshkina, Ward, 2016).

О п и с а н и е. См. рубрики «Диагноз» и «Сравнение» для рода *Xorazmortyx*.

Р а з м е р ы. Максимальная длина фрагмента, 9.0; максимальный (косой) диаметр *cotyla scapularis*, 2.5; дорсовентральный диаметр стержня на уровне *cotyla scapularis*, 3.2; максимальная ширина *facies articularis humeralis*, 3.3.

З а м е ч а н и я. *Xorazmortyx turkestanensis* – мелкая птица, по размерам сравнимая с современными пустынными куропатками *Ammoperdix* spp.

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE Horsfield, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО PALAEORTYGINAE ZELENKOV, SUBFAM. NOV.

Т и п о в о й р о д – *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом типового рода.

С о с т а в. Типовой род.

З а м е ч а н и я. Древнейшие несомненные фазановые *Palaeortyx* не могут быть надежно включены ни в одно из современных подсемейств (Зеленков, 2019a) и на этом основании выделяются здесь в отдельный таксон.

Род *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869

Palaeortyx: Milne-Edwards, 1869, с. 230; Lydekker, 1891, с. 136; 1893, с. 519; Gaillard, 1908, с. 97; 1939, с. 21; Ennouchi, 1930, с. 70; Lambrecht, 1933, с. 449; Brodkorb, 1964, 298; 1967, с. 112; Ballmann, 1969a, с. 177; 1969b, с. 30; 1973, с. 24; Mourer-Chauviré, 1992, с. 83; Cheneval, 2000, с. 344; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005, с. 1333; Göhlich, Pavia, 2008, с. 97; Kessler, Venczel, 2009, с. 31.

Coturnix (partim): Mlíkovský, 2002, с. 154.

Т и п о в о й в и д – *Palaeortyx gallica* Milne-Edwards, 1869, верхний олигоцен – средний миоцен Западной Европы.

Д и а г н о з. Объемный исправленный диагноз рода приведен в работе У. Гёлих и С. Морер-Шавире (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

С о с т а в – кроме типового вида, *P. grivensis* Lydekker, 1893, *P. ocyptera* Milne-Edwards, 1892, *P. brevipes* Milne-Edwards, 1869, *P. prisca* (Milne-Edwards, 1869), *P. phasianoides* Milne-Edwards, 1869, *P. volans* Göhlich et Pavia, 2008 – все из олигоцена – миоцена Западной и Южной Европы (Франция, Германия, Италия).

З а м е ч а н и я. К роду *Palaeortyx* относят мелких (с перепела или мельче) и некрупных (с куропаток) фазановых из олигоцена – миоцена Западной и отчасти центральной Европы. Значительное число материалов просходит из позднего олигоцена, а также раннего и среднего миоцена Франции и Германии. Систематика этого и сходных миоценовых родов неоднократно пересматривалась разными авторами (см. Mlíkovský, 2002; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) и до сих пор таксономический статус некоторых видов остается не вполне

ясным. Здесь в целом принимаются результаты ревизии Гёлих и Морер-Шавире (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005), согласно которой в раннем миоцене Франции присутствуют четыре вида, различимых (согласно традиционным представлениям) исключительно по размерам: *P. gallica*, *P. brevipes*, *P. prisca* и *P. phasianoides*. В этой работе еще один мелкий вид, *P. grivensis* Lydekker, 1893, был отнесен к младшим синонимам *P. brevipes*, однако позднее его видовой статус был восстановлен (Göhlich, Pavia, 2008). Видовой статус еще одного мелкого олигоценового вида *P. ocyptera* подтвержден в этой работе (см. ниже).

Бродкорб (Brodkorb, 1964) переместил часть видов *Palaeortyx* (включая *P. brevipes*) в род *Taoperdix* (который он включил в Gallinuloidinae в качестве подсемейства современных Cracidae), обосновав это наличием удлиненной локтевой кости (длиннее, чем плечевая – как у типового вида *Taoperdix pessieti* из позднего олигоцена Франции). Это наблюдение ошибочно, поскольку у всех представителей рода *Palaeortyx* (и у *P. brevipes*, в частности) локтевая кость укорочена и не бывает длинее, чем плечевая (см. Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Для *Taoperdix pessieti*, кроме того, характерен довольно удлиненный карпометкарпус (в сравнении с таковым *Palaeortyx*) лишенный межметакарпального отростка и характерным образом устроенный довольно компактный коракоид (Milne-Edwards, 1871, pl. 127) – это также опровергает отнесение *P. brevipes* к этому роду.

П. Бальман (Ballman, 1969) и позднее Гёлих и Морер-Шавире (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) посчитали *Palaeoperdix* младшим синонимом рода *Paaleortyx*, что в нашей работе не принимается, поскольку не удастся считать типовой вид *Palaeoperdix longipes* младшим синонимом *Palaeortyx phasianoides* (см. подробнее ниже).

Мликовский (Mlíkovský, 2002) отметил, что представители *Palaeortyx* неотличимы от современных перепелов *Coturnix*. Сходство между этими родами действительно присутствует, однако в целом остеология указывает на базальное положение *Palaeortyx* по отношению к современным фазановым (Зеленков, 2019а), в то время как *Coturnix* – продвинутый род современных фазановых.

***Palaeortyx ocyptera* Milne-Edwards, 1892**

Рис. 5-4

Palaeortyx ocyptera: Milne-Edwards, 1892, p. 71; Gaillard, 1908, p. 98, fig. 27, pl. V, figs. 13-16; Lambrecht, 1933, S. 451.

Ludiortyx cayluxensis (partim): Brodkorb, 1964, p. 299.

Palaeortyx brevipes (partim): Mourer-Chauviré, 1991, p. 83, fig. 51, m.

Coturnix gallica (partim): Mlíkovský, 2002, p. 153.

Г о л о т и п – NMHN, Qu 15592, полная левая плечевая кость; местонахождение Керси, предположительно, верхний олигоцен (см. Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

О п и с а н и е. В плечевой кости стержень робустный, дорсальная триципитальная фосса ориентирована продольно, отпечаток крепления *m. latissimus dorsi posterior* сдвинут дистально. При виде с дистальной стороны *tuberculum supracondylare ventrale* приближен к *condylus ventralis*. По размерам несколько превышает современных *Coturnix coturnix*.

Р а з м е р ы. См. в работе: Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005.

С р а в н е н и е. От сходного по размерам *P. brevipes* по строению плечевой кости отличается более робустным стержнем, более узкой и продольно ориентированной дорсальной триципитальной фоссой, сдвинутым дистальнее отпечатком крепления *m. latissimus dorsi posterior*, а также тем, что при виде с дистальной стороны *tuberculum supracondylare ventrale* приближен к *condylus ventralis*. От других видов рода, кроме *P. volans*, *P. joleaudi* и *P. grivensis*, отличается мелкими размерами. От *P. volans*, *P. joleaudi* и *P. grivensis* отличается более крупными размерами.

З а м е ч а н и я. Первоначально отмечалось, что *P. ocyptera* отличается от сходного по размерам *P. brevipes* более крупными эпифизами и положением дорсальной (наружной) триципитальной ямкой (Gaillard, 1908). П. Бродкорб (Brodkorb, 1964) посчитал *P. ocyptera* младшим синонимом *Palaeortyx cayluxensis* Lydekker, 1891, однако последний вид в действительности не относится к фазановым и был установлен по материалам, относящимся к роду *Archaeotrogon* (Mourer-Chauviré, 1992). С. Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1992) свела *P. ocyptera* в младшие синонимы *P. brevipes*, отметив, что эти два вида не различаются ни по размерам, ни морфологически. Эта точка зрения в дальнейшем не пересматривалась.

Проведенное нами сравнение типовых плечевых костей по *P. ocyptera* (голотип) и *P. brevipes* (лектотип) в коллекции Национального музея естественной истории в Париже позволило установить ряд отчетливых морфологических различий. И если отдельные из ниже перечисленных признаков можно было бы объяснить индивидуальной изменчивостью, то их сочетание несомненно свидетельствует о различных морфотипах. В свете консервативной морфологии плечевой кости у фазановых это несомненно указывает на таксономическую самостоятельность *P. ocyptera*.

Плечевая кость *P. ocyptera* отличается от таковой *P. brevipes* зауженной и продольно ориентированной дорсальной триципитальной фоссой, заметно более дистальным расположением отпечатка крепления *m. latissimus dorsi posterior*, сильно выдающимся дистально *condylus ventralis* и слабо выставленным дистально *processus flexorius*. У *P. brevipes* дорсальная триципитальная фосса заметно шире и ориентирована косо по отношению к длинной оси кости, отпечаток крепления *m. latissimus dorsi posterior* сдвинут проксимальнее, вентральный мышцелок несильно выдается дистально, а *processus flexorius* отчетливо выдается дистально. При виде с дистальной стороны у *P. ocyptera* *tuberculum supracondylare ventrale* приближен к *condylus ventralis*, а *processus flexorius* своей кадуальной

вершиной загнут несколько дорсально, в то время как у *P. brevipes tuberculum supracondylare ventrale* отодвинут от *condylus ventralis* на расстояние, превышающее диаметр бугорка, а вершина *processus flexorius* ориентирована каудально.

Отмеченные выше признаки, несомненно, связаны с несколько различным использованием крыла *P. ocyptera* и *P. brevipes*. Ориентация дорсальной триципитальной фоссы связана с ориентацией мускульных волокон *m. triceps brachii*, оканчивающихся на предплечье; *m. latissimus dorsi posterior* (судя по размеру отпечатка) представляет собой довольно важный ретрактор плечевой кости; степень выдвинутости вентрального мышцелка определяет ориентацию предплечья при разгибании в локтевом суставе. Таким образом, наблюдаемые различия, по-всей видимости, указывают на то, что основное функционально нагруженное положение костей плеча и предплечья у *P. ocyptera* и *P. brevipes* было разным. Это подтверждает таксономическую самостоятельность обеих форм.

Примечательно, что по отмеченным признакам плечевой кости *P. ocyptera* сходна с *P. gallica* – типовым видом рода *Palaeortyx*. Таким образом, подтверждается отнесение мелкой фазановой птицы из олигоцена Керси к этому роду.

Голотип данного вида происходит из ранних сборов, привязать которые к конкретным слоям не удастся. В то же время изучение новых сборов с фиксированной стратиграфической привязкой показывает, что представители семейства Phasianidae появляются в Керси только в конце нижнего олигоцена (Mourer-Chauviré, 1992) – таким образом, типовые материалы по этому виду отнесены к олигоцену.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, ряд материалов из верхнего олигоцена Керси, ранее определявшихся как *P. brevipes* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

***Palaeortyx brevipes* Milne-Edwards, 1869**

Рис. 5-4

Palaeortyx brevipes: Milne-Edwards, 1869, p. 235, pl. 130, figs. 1-21 [non figs. 7-11, 13a, b]; Paris, 1912, p. 297; Lambrecht, 1933, p. 451; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005, p. 1337, pl. 1, 2.

Taoperdix brevipes: Brodkorb, 1964, p. 301.

Coturnix gallica (partim): Mlíkovský, 2002, p. 153.

Л е к т о т и п – MNHN Av-2898, правая плечевая кость (обозначена: Mlíkovský, 2000, p. 92); местонахождение Сан-Жеран Ле-Пюи, нижний миоцен, Франция.

О п и с а н и е. В плечевой кости дорсальная триципитальная фосса широкая и ориентирована косо по отношению к длинной оси кости, отпечаток крепления *m. latissimus dorsi posterior* сдвинут проксимально. При виде с дистальной стороны *tuberculum supracondylare ventrale* отодвинут от *condylus ventralis* на расстояние, превышающее диаметр бугорка; вершина *processus flexorius* ориентирована каудально. Стержень плечевой кости грацильный.

Р а з м е р ы. См. в работе: Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005.

С р а в н е н и е. От сходного по размерам *P. ocyptera* и несколько более крупного *P. gallica* отличается указанными в диагнозе признаками. В частности, у *P. ocyptera* дорсальная триципитальная фосса уже и ориентирована более параллельно по отношению к длинной оси кости, отпечаток крепления *m. latissimus dorsi posterior* сдвинут дистальнее, при виде с дистальной стороны *tuberculum supracondylare ventrale* приближен к *condylus ventralis*, стержень плечевой кости робустнее. От других видов рода, кроме *P. volans*, *P. joleaudi* и *P. grivensis*, отличается мелкими размерами. От *P. volans*, *P. joleaudi* и *P. grivensis* отличается более крупными размерами.

З а м е ч а н и я. Материалы по *P. brevipes* из раннего миоцена Франции отчетливо указывают на как минимум видовую самостоятельность этой формы по отношению к сходному по размерам *P. ocyptera*. В то же время дистинктивная морфология плечевой кости *P. brevipes* (в свете однообразного строения этого элемента скелета у фазановых) свидетельствует и о возможной родовой самостоятельности этого вида. С другой стороны, строение тарсометатарсуса *P. brevipes* (по материалам из Сан-Жеран-ле-Пюи) сходно с таковым других видов рода – по этой причине данный вид пока оставлен в составе *Palaeortyx*.

Экз. ПИН, № 2614/277 из Тагая характеризуется общей морфологией *Palaeortyx brevipes* и по размерам соответствует экземплярам этого вида из раннего миоцена Франции (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Характерными чертами этого корakoида, указывающими на принадлежность к этому таксону, являются медиальное смещение *impressio bicipitalis* относительно стержня и краниокаудально суженный акркорakoидный отросток при виде с вентральной стороны, а также наличие мелкой выемки между краниальной частью *facies articularis humeralis* и *cotyla scapularis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний миоцен Франции и Прибайкалья.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/277, краниальный фрагмент левого корakoида; местонахождения Тагай; Восточная Сибирь, Прибайкалье, о-в Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена. См. также: Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005.

ПОДСЕМЕЙСТВО ROLLULINAE BONAPARTE, 1850

Род *Baikalorollulus* Zelenkov, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а – от Байкала и *Rollulus*, современный род фазановых.

Т и п о в о й в и д – *Baikalorollulus nigra* sp. nov.

Д и а г н о з. *Impressio lig. acrocogacohumeralis* с умеренно расширенной вершиной; *facies articularis clavicularis* сильно расширено краниокаудально в своей дорсальной части; *facies articularis humeralis* с зауженной краниальной вершиной.

С о с т а в. Типовой вид.



Рис. 5-5. Коракоиды представителей клады Rollulinae (Phasianidae; Galliformes) из низов верхнего миоцена местонахождения Рудабанья (Венгрия) и низов среднего миоцена местонахождения Тагай (Прибайкалье) в сравнении с избранными современными и ископаемыми Phasianidae: *a, ж, л, м* – Rollulinae indet, экз. без номера в коллекции MÁFI, местонахождение Рудабанья, Венгрия; *б, з* – *Baikalorollulus nigra* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2614/276, местонахождение Тагай, Прибайкалье; *в* – *Arborophila brunneopectus* Blyth, 1855, современный (Rollulinae); *г, и* – *Rollulus rouloul* (Scopoli, 1786), современный (Rollulinae); *д* – *Perdix dauurica* (Pallas, 1811), современный (Phasianinae); *е* – *Palaeortyx brevipes*, экз. MNHN Av. 2897 (отражен); местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция; нижний миоцен; *к* – *Palaeortyx prisca* (Milne-Edwards, 1869), экз. MNHN SG 10202; местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция; нижний миоцен. *a–e* – с вентральной стороны; *ж–к* – с дорсальной стороны; *л* – с латеральной стороны; *м* – с медиальной стороны. Длина масштабной линейки 5 мм.

С р а в н е н и е. Современные представители подсемейства (роды *Rollulus*, *Arborophila*, *Rhizothera*, *Melanoperdix*) характеризуются более широким impressio lig. acrosoracohumeralis, более симметричным facies articularis clavicularis (без существенно расширенной дорсальной части), а также расширенной facies articularis humeralis.

З а м е ч а н и я. Отнесение данного таксона к подсемейству Rollulinae основано на отмеченных ранее (Zelenkov, 2017) характерных особенностях коракоида данной группы: стержень кости постепенно умеренно расширяется медиально в краниальном направлении; impressio bicipitalis располагается вблизи продольной оси стержня и не сдвинуто существенно медиально, оно также не выдается медиально относительно вершины акрокоракоида при виде с краниальной стороны; вентральная плоскость стержня медиальнее facies articularis humeralis ориентирована наклонно (не плоская) – это отличается Rollulinae от в общем сходных Odontophoridae. Важная плезиоморфная черта, общая для Rollulinae и Odontophoridae – крупная каудальная часть facies articularis humeralis+cotyla scapularis (расположенная каудальнее самой вогнутой точки профиля). При виде с вентральной стороны каудальная часть facies articularis clavicularis+cotyla scapularis по длине примерно

соответствует краниальной части (краниальнее самой вогнутой точки в профиле), в то время как у более продвинутых фазановых каудальная часть заметно короче. Еще одна плезиоморфная черта, общая с Rollulinae и Odontophoridae – крупное (не редуцированное) каудальное основание прокоракоидного отростка (особенно заметно при виде с вентромедиальной стороны).

Baikalorollulus nigra Zelenkov, sp. nov.

Рис. 5-5

Н а з в а н и е в и д а – по цвету типового экземпляра.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/276, краниальная половина левого коракоида; местонахождения Тагай; Восточная Сибирь, Прибайкалье, о-в Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена.

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

Р а з м е р ы. Длина краниального эпифиза 8.8; ширина на уровне *cotyla scapularis* 3.2.

С р а в н е н и е. В роде *Baikalorollulus* один вид.

З а м е ч а н и я. От близких по размеру коракоидов из Тагая, здесь относимых к *Tologuica*, этот экземпляр отличается слабо отклоненной медиально вершиной акрокоракоида и прилегающей частью стержня (в результате чего *impressio bicipitalis* оказывается приближено к *labrum glenoidale*), узкой и слабовогнутой латерально *facies articularis humeralis* со слабо выставленной дорсальной губой, мощным основанием прокоракоидного отростка, а также сильно расширенной дорсально *facies articularis clavicularis*.

Rollulinae gen. indet.

Рис. 5-5

Palaeortyx sp. (aff. *grivensis*): Jánossy, 1976b, c. 31.

Palaeortyx grivensis: Jánossy, 1993, c. 55, fig. 2-11.

Palaeortyx brevipes: Kessler, 2009b, c. 253, 2013, c. 177.

Rollulinae gen. indet.: Zelenkov, 2017, c. 256, fig. 2a. f. i, j.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/275, краниальная половина правого коракоида, экз. ПИН, № 2614/279, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождения Тагай; Восточная Сибирь, Прибайкалье, о-в Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена. Экз. без номера в коллекции Геологического и геофизического института (Венгрия, Будапешт), два краниальных фрагмента правых коракоидов; местонахождение Рудабаня, Венгрия, низы верхнего миоцена (валлезий).

З а м е ч а н и я. Коракоиды из Тагая принадлежали мелкой (с перепела) фазановой птице и по размеру сходны с *Palaeortyx grivensis* Lydekker, 1893 (экз. ПИН, № 2614/275) из среднего миоцена местонахождения Ла Грив во Франции и *P. brevipes* (экз. ПИН, №

2614/279) из позднего олигоцена – раннего миоцена Франции. *Palaeortyx grivensis* был включен в синонимы *Palaeortyx brevipes* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005), но позднее его валидность была восстановлена (Göhlich, Pavia, 2008). Тем не менее мелкая тагайская фазановая птица не может относиться к *Palaeortyx*, поскольку характеризуется не сдвинутым медиально *impressio bicipitalis*, что характерно для представителей этого рода. Этот признак в сочетании с удлинённой каудальной порцией *facies articularis humeralis+cotyla scapularis* указывает на принадлежность обсуждаемой формы к *Rollulinae*. Экз. ПИН, № 2614/279 отличается несколько более крупными размерами, что может быть объяснено либо таксономической, либо индивидуальной изменчивостью.

Коракоиды из местонахождения Рудабанья (Венгрия) были изначально отнесены к роду *Palaeortyx*, но они характеризуются медиально наклоненной плечевой частью коракоида (начиная с *cotyla scapularis*) и тем, что *impressio bicipitalis* не выдается медиально относительно медиального края стержня. По этим признаками и общей морфологией коракоиды из Рудабаньи сходны с современными *Arborophila* и *Rollulus* и отличаются от *Palaeortyx*, имеющих в целом более прямую плечевую часть коракоида с хорошо развитым «крючком» (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). При этом коракоиды из Рудабаньи отличаются от обоих упомянутых родов маленьким *impressio bicipitalis* и, по-видимому, представляют отдельный род (Zelenkov, 2017). Они могут относиться к *Baikalorollulus* или близкому роду *Odontophoridae* (включая *Ptilopachus*) отличаются от роллюлин из Венгрии менее наклоненной плечевой частью кости, более выдвинутым медиально *impressio bicipitalis* и менее выдающимся латерально *cotyla scapularis* (Zelenkov, 2017).

ПОДСЕМЕЙСТВО PHASIANINAE HORSEFIELD, 1821

Триба INCERTAE SEDIS

Род *Miogallus* Lambrecht, 1933

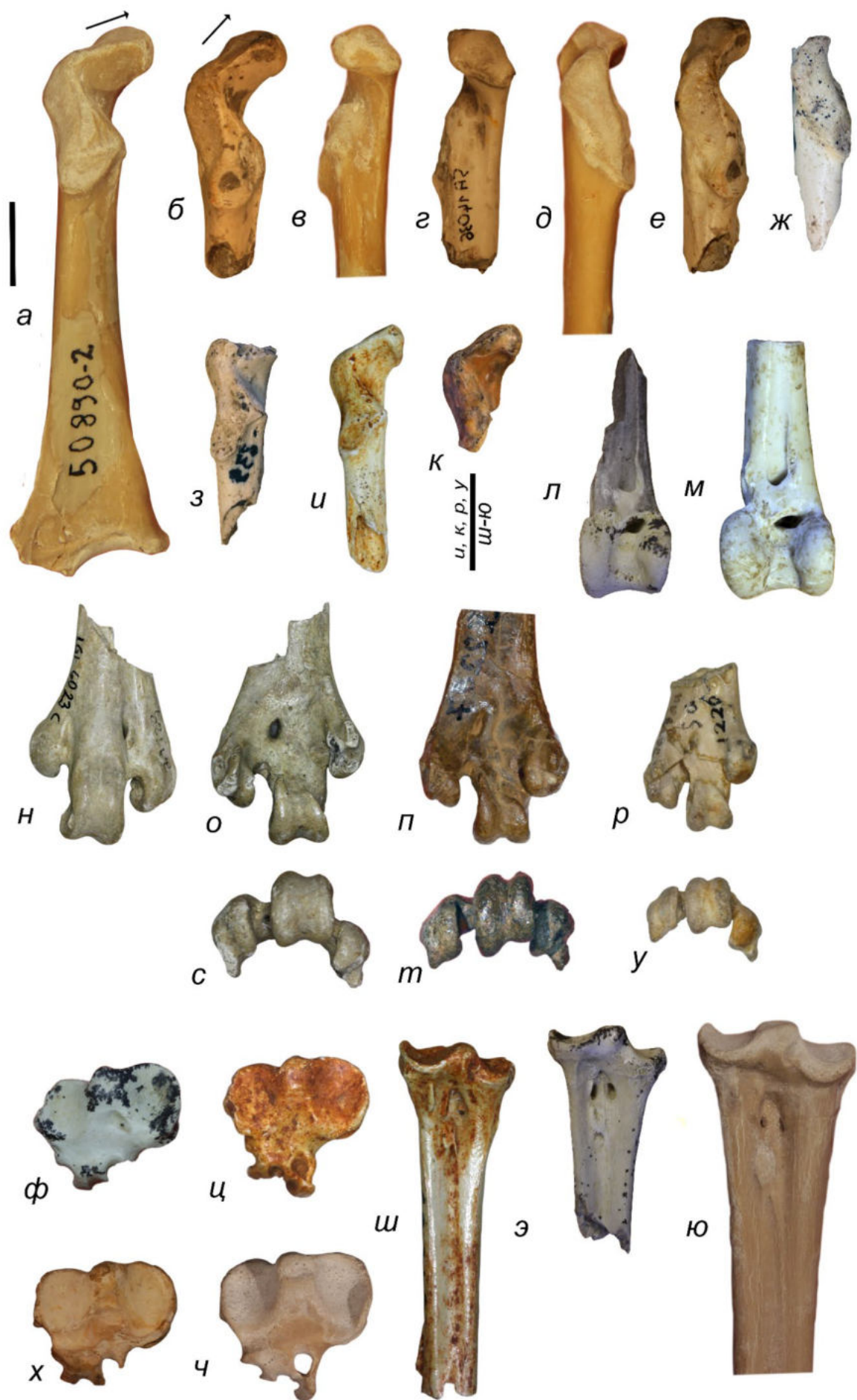
Phasianus: Milne-Edwards, 1869–1871, p. 239 (partim); Lydekker, 1891, p. 140 (partim); Paris, 1912, p. 296 (partim); Ennouchi, 1930, p. 85.

Miophasianus (nomen nudum): Lambrecht, 1933, S. 439; Gaillard, 1939, p. 58; Villata, Crusofont Pairó, 1950, p. 147; Brodkorb, 1952, p. 175; 1964, p. 314; Villalta, 1963, p. 271; Ballmann, 1969b, p. 174; Bocheński, 1987, p. 71; Cheneval, 2000, p. 350; Göhlich, 2002, p. 178; Sanchez Marco, 2006, p. 250.

Palaeoperdix: Курочкин, 1985, с. 86; Cheneval, 2000, p. 347 (partim); Sánchez Marco, 2006, p. 253; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85.

Miogallus: Lambrecht, 1933, S. 442; Mlíkovský, 2002, p. 155; 2003, p. 111; Göhlich, Gross, 2014, p. 42; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 188.

Т и п о в о й в и д – *Phasianus altus* Milne-Edwards, 1869, конец раннего – средний миоцен Западной и Центральной Европы.



Д и а г н о з. В дистальном тарсометатарсусе *foramen vasculare distale* удалено от наружной межблоковой вырезке (расстояние от края отверстия до края вырезки превышает длину отверстия); *trochlea metatarsi II* сдвинут дистально (его дистальный край располагается дистальнее края наружной межблоковой вырезки и примерно на одном уровне с дистальным краем *trochlea metatarsi IV*) и не смещен плантарно (дорсальный край *trochlea metatarsi II* располагается на одном уровне с дорсальным краем *trochlea metatarsi IV* при виде с дистальной стороны); *trochlea metatarsi III* отчетливо асимметричен: его латеральный полублок при виде с дистальной стороны выдается заметно сильнее плантарно, чем медиальный полублок, борозда между полублоками на дорсальной поверхности хорошо выражена; плантарная суставная поверхность *trochlea metatarsi III* асимметричная: медиальный полублок оканчивается проксимальнее, чем латеральный; *incisura intertrochlearis lateralis* немного расширена при виде с дистальной стороны; *trochlea metatarsi IV* ориентирован субпараллельно латеральному краю *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны, латеральный край *trochlea metatarsi IV* с вырезкой.

Коракоид имеет грацильные очертания; *facies articularis humeralis* дорсовентрально узкое и без вентрально выдающейся вершины; отчетливый крючок акрокоракоида не выражен; *crista acrocoracoidea* ориентирован на 45 градусов по отношению к продольной оси кости.

С о с т а в. Кроме типового вида, *M. baikalensis* sp. nov., ранний миоцен Прибайкалья.

С р а в н е н и е. Тарсометатарсус отличается от таковых *Robustogalla* и *Graciligalla* приподнятым дорсально и смещенным дистально *trochlea metatarsi II* (который у *Miogallus* оканчивается дистальнее, чем проксимальный край *incisura intertrochlearis lateralis* и при виде с дистальной стороны расположен примерно на уровне *trochlea metatarsi IV*), а также асимметричным *trochlea metatarsi III*, у которого при виде с дистальной стороны наружный полублок выглядит заметно увеличенным и сильно выдается плантарно относительно

Рис. 5-6 (предыдущая страница). Крупные фазаны раннего и среднего миоцена Евразии: *a, в, д, н, о, с, ч, ю* – *Robustogalla similis* (Fraas, 1870): *a, в, д* – экз. SMNS, No. 50890-2; местонахождение Штайнхайм, Германия; средний миоцен; *н, о, с* – экз. FSL, No. ML Lgr 6023с; местонахождение Ла-Грив-Сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *ч, ю* – экз. SMNS, No. 50881; местонахождение Штайнхайм, Германия; средний миоцен; *б, г, е, н, т, х* – *Miogallus altus* (Milne-Edwards, 1869): *б, г, е* – экз. NMHN, No. SA 14036 (отражен); *н, т* – экз. BSP, No. 1959 II 2207; местонахождение Зандельсхаузен, Германия; средний миоцен; *х* – лектотип NMHN, No. SA 1221 – все из местонахождения Сансан; Франция; средний миоцен; *ж, з, м* – *Miogallus baikalensis* sp. nov.; местонахождение Тагай; Прибайкалье; средний миоцен; *и, р, у, ц, ш* – *Graciligalla media* (Milne-Edwards, 1869): *и* – экз. FSL, No. 62257; местонахождение Ла-Грив-Сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *р, у* – лектотип NMHN, No. SA 1226; местонахождение Сансан; Франция; средний миоцен; *ц, ш* – экз. FSL, No. 62240; местонахождение Ла-Грив-Сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *к, л, ф* – Phasianidae indet. (magn. *Lophogallus naranbulakensis*); *к* – экз. ПИН, № 2614/235; *л* – экз. ПИН, № 2614/230; *ф* – экз. ПИН, № № 2614/227 – все из местонахождения Тагай; Прибайкалье; средний миоцен. *а-к* – коракоиды; *л, м* – тарсометатарсусы; *н-ю* – тарсометатарсусы. *а, б, з-к, н, ш-ю* – вид с дорсальной стороны; *в, г* – вид с медиальной стороны; *д-ж* – вид с латеральной стороны; *л, м* – вид с краниальной стороны; *о-р* – вид с плантарной стороны; *с-у* – вид с дистальной стороны; *ф-ч* – вид с проксимальной стороны (не в масштабе). Стрелкой указана ориентация *crista acrocoracoidea*. Длина масштабной линейки 1 см.

медиального; при виде с дистальной стороны дорсальная борозда развита сильнее (в особенности относительно *Robustogalla*). От *Graciligalla* также отличается смещенным проксимально foramen vasculare distale и более широкой incisura intertrochlearis lateralis при виде с дистальной стороны. От *Robustogalla* также отличается узкой incisura intertrochlearis lateralis при виде с дистальной стороны и субпараллельной ориентацией trochaeae metatarsorum III et IV при виде с дистальной стороны.

Коракоид отличается от такового *Robustogalla* общей грацильностью, дорсовентрально узким facies articularis humeralis без вентрально выдающейся вершины, более слабо выраженным крючком акрокоракоида и ориентацией crista acrocoracoidea (примерно на 45 градусов по отношению к продольной оси кости, в то время как у *Robustogalla* этот гребень ориентирован более поперечно).

З а м е ч а н и я. В миоценовых отложениях Европы довольно обычны остатки относительно крупных фазановых птиц, которые традиционно относились к ископаемому роду *Miophasianus* Lambrecht, 1933. Однако это родовое название, предложенное после 1930 г., не считается пригодным, поскольку для данного рода не был фиксирован типовой вид (Mlíkovský, 2002). Одно только обозначение типового вида в последующем (Brodkorb, 1952) не делает название пригодным. Мликовский (Mlíkovský, 2002) посчитал другого крупного фазана *Miogallus longaevus* (Ammon, 1918) из среднего миоцена Германии старшим синонимом *Phasianus altus* (Milne-Edwards, 1869) и на этом основании отнес все виды, ранее включавшиеся в состав рода *Miophasianus*, к роду *Miogallus*. При этом все другие виды рода Мликовский также свел в младшие синонимы *Miogallus altus* (Milne-Edwards, 1869).

Правомерность синонимизации *M. altus* и *M. longaevus* (а следовательно, и отнесение крупных европейских фазанов к *Miogallus*) ранее не подтверждалась. Тем не менее, типовой коракоид *Miogallus longaevus* из местонахождения Дехбеттен в Германии (MN 5) действительно сходен морфологически с коракоидом (экз. MNHN, № SA-14036) из типового для *Phasianus altus* местонахождения Сансан во Франции (MN 6). Характерной чертой, сближающей эти экземпляры, является ориентация crista acrocoracoidea (дорсальная кромка impressio lig. acrocoracoidei) – этот гребень ориентирован примерно под углом 45 градусов к продольной оси кости. У сходных по размеру среднемиоценовых фазанов из местонахождений Штайнхайм в Германии (MN 7+8), также традиционно относимых к *M. altus* (Bocheński, 1987; Heizmann, Hesse, 1995; Mlíkovský, 2002), этот гребень ориентирован более поперечно, что видно как с дорсальной, так и с медиальной сторон. Кроме того, у крупного фазана из Штайнхайма cotyla scapularis выглядит менее округлым. Таким образом, здесь подтверждается синонимизация *Miogallus longaevus* и *Phasianus altus*. Коракоид из Сансана отличается от такового из Штайнхайма (здесь отнесенного к *Robustogalla* gen. nov.) более стройными пропорциями и узким facies articularis humeralis, слабо выдающимся

латерально. По этим признакам коракويد из местонахождения Граткорн (Göhlich, Gross, 2014) схож с *M. altus* из Сансана.

Оригинальный диагноз рода (Lambrecht, 1933) здесь переработан с учетом отличий от одновозрастных родов крупных фазановых *Robustogalla* и *Graciligalla*.

По мнению Бальмана (Ballmann, 1969a) и Шеневаля (Cheneval, 2000), *Miogallus altus* представляет собой ископаемых павлинов – при этом первый автор основывался на материалах из местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан, которые мы относим к *Robustogalla similis*, в то время как второй автор – на материалах из Сансана. Но *Miogallus altus* не может быть отнесен к кладе Ravonini, поскольку имеет плантарно ориентированный желоб для *m. flexor hallucis longus* и довольно высокий гипотарсус тарсометатарсуса (у павлинов этот желоб ориентирован преимущественно латерально ввиду скошенности тела гипотарсуса), некуполообразный акрокоракоидный отросток коракоида (он робустный и имеет форму купола у павлинов), явственно выступающий дистально вентральный мышцелок локтевой кости (у павлинов он практически не выступает).

Древнейшая находка крупных фазановых *Miogallus* (и в целом крупных фазанов в Европе) происходит из местонахождения Кан Мас в окрестностях Барселоны (северо-восточная Испания; Villalta, 1963; Sanchez Marco, 2006). Местонахождение Кан Мас традиционно относят к биозоне MN 4, однако не исключен и более древний возраст (MN 3). В то же время недавно было показано несоответствие возрастных границ биозон млекопитающих Иберийского полуострова с одной стороны, и Центральной Европы, с другой (Kälin, Kempf, 2009; van der Meulen et al., 2012): в раннем миоцене таксоны-индикаторы (мелкие млекопитающие) заселяли Иберийский полуостров с задержкой до 1 млн л. по сравнению с Альпийским бассейном. В соответствии с этими представлениями, биозона MN 4 на Иберийском полуострове датируется интервалом 17–16 млн. л. (van der Meulen et al., 2012), что хронологически соответствует низам MN 5 и также совпадает с предполагаемой датировкой (MN 5) Тагайского местонахождения. В Азии очень крупный фазан *Linguornis gigantis* известен из раннего миоцена (MN 3–5) восточного Китая; таким образом, крупные фазаны могли проникнуть в Западную Европу из Азии вместе с другими азиатскими вселенцами – варанами и хомяками *Democricetodon*, которые также появляются в Западной Европе в конце MN3 или в MN4 (Casanovas-Vilar et al., 2016).

***Miogallus altus* (Milne-Edwards, 1869)**

Рис. 5-6

Phasianus altus: Milne-Edwards, 1869, p. 239, pl. 131, fig. 27-33.

Phasianus Desnoyersi: Milne-Edwards, 1869, p. 243, pl. 131, fig. 37-39.

Gallus longaevus: von Ammon, 1918, p. 41, fig. 8.

Phasianus augusuts: von Ammon, 1918, p. 45, fig. 9-10.

Miogallus longaevus: Lambrecht, 1933, S. 442.

Miophasianus augustus: Lambrecht, 1933, S. 440.

Miophasianus Desnoyersi: Lambrecht, 1933, S. 440.

Miophasianus altus: Lambrecht, 1933, S. 442 (partim); Cheneval, 2000, p. 351, figs. 9-11; Göhlich, 2002, p. 178, pl. 2, figs. 1-4; Sanchez Marco, 2006, p. 250, fig. 2.

Miogallus altus: Mlíkovský, 2002, p. 156 (partim); Göhlich, Gross, 2014, p. 42, fig. 2.

Л е к т о т и п – MNHN Sa-1221, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (MN 6). Обозначен Шеневалем (Cheneval, 2000). Паралектотипы – MNHN Sa-1225, вторая фаланга большого пальца левого крыла; Шеневалем (Cheneval, 2000), дистальный фрагмент левого тибиятарсуса; типовое местонахождение. Обозначены Шеневалем (Cheneval, 2000).

О п и с а н и е. В коракоиде *cotyla scapularis* несущественно смещен каудально; в тибиятарсусе дистальный эпифиз краниокаудально низкий. См. также: Cheneval, 2000.

Р а з м е р ы. Приведены ранее (Cheneval, 2000).

С р а в н е н и е. *Miogallus altus* отличается от *M. baikalensis* краниокаудально низким дистальным эпифизом тибиятарсуса (невысокое выступание мышцелков при виде с дистальной стороны) и широкой *incisura intercondylaris*. В коракоиде *cotyla scapularis* несущественно смещен каудально относительно вершины прокоракоидного отростка. Площадка на дорсальной поверхности стержня, расположенная медиальнее *cotyla*, существенно уже, чем у *M. baikalensis*.

З а м е ч а н и я. К этому виду зачастую относят всех крупных миоценовых фазановых Европы. В то же время материалы из Штайнхайма в Германии несомненно принадлежат не только отдельному виду, но и роду – это указывает на существование по крайней мере двух форм сходных по размеру фазанов в среднем миоцене Европы. Отличия *M. altus* от штайнхаймских фазанов по коракоиду см. выше. В дистальном эпифизе тибиятарсуса при виде с дистальной стороны для *M. altus* характерен прямой латеральный край кости и наличие слабо заходящей на дистальную поверхность кости вырезки, расположенной в *incisura intercondylaris* в основании медиального мышцелка. Тибиятарсусы из Штайнхайма имеют более выраженную вырезку и явно вогнутый латеральный край кости; кроме того, при сходной степени краниальной выраженности мышцелков дистальная часть кости у них более вытянута каудально, в результате чего весь эпифиз при виде с дистальной стороны выглядит медиолатерально зауженным. Важно, что по контурам тибиятарсуса при виде с дистальной стороны экз. из Сансана идентичен тибиятарсус из раннего миоцена (MN 5) местонахождения Зандельсхаузен (Бавария, Германия). Тибиятарсус из Зандельсхаузена отличается от такового из Сансана широким стержнем – это может свидетельствовать о его отдельном видовом статусе, но на примере уток показано, что стержень – самая вариабельная часть посткраниального скелета, поэтому в отсутствии других данных этот признак пока игнорируется как отличительный. Таким образом, материалы из

Зандельсхузен можно предварительно относить к *M. altus* несмотря на то, что прямое сравнение по другим костям невозможно. В этой связи также важно отметить, что Зандельсхузен по возрасту приближается к Сансану. Подтвержденное присутствие этого вида в местонахождениях, датируемых зонами MN 5-6, позволяет предполагать, что *M. altus* могут принадлежать также остатки из раннего миоцена местонаждений Корколес в Испании (MN 4) и Вью Колож (Vieux-Collonges) во Франции (MN 5). Из последнего местонахождения известно только один небольшой фрагмент плечевой кости – элемента, отсутствующего в материалах из Сансана.

Из местонахождения Зандельсхаузен известен дистальный фрагмент тарсометатарсуса *M. altus* (Göhlich, 2002), который существенно отличается морфологически от относимого к *M. altus* тарсометатарсуса из другого среднемиоценового местонахождения Франции – Ла-Грив Сан-Альбан. Для тарсометатарсуса из Зандельсхаузена характерны следующие особенности: trochlea metatarsi II существенно сдвинут дистально, его дистальный край располагается заметно дистальнее проксимального края incisura intertrochlearis lateralis; trochlea metatarsi II не сдвинут плантарно и при виде с дистальной стороны располагается несущественно плантарнее trochlea metatarsi III, а его дорсальный край располагается выше середины уровня trochlea metatarsi III; trochlea metatarsi III при виде с дистальной стороны узкий и асимметричный, латеральный полублок заметно сильнее выдается плантарно по сравнению с медиальным, а дорсальная вырезка между полублоками глубокая. У тарсометатарсуса из Ла-Грива trochlea metatarsi II существенно сдвинут проксимально, его дистальный край не доходит до проксимального края incisura intertrochlearis lateralis; trochlea metatarsi II существенно сдвинут плантарно и при виде с дистальной стороны располагается заметно плантарнее trochlea metatarsi III, а его дорсальный край не достигает середины trochlea metatarsi III; trochlea metatarsi III при виде с дистальной стороны широкий и суб-симметричный, полублоки выдаются плантарно примерно одинаково, а дорсальная вырезка между полублоками едва выражена. Таким образом, крупный фазан из Ла-Грива не может быть отнесен к *M. altus*, но, по-видимому, близок крупной форме из Штайнахайма (*Robustogalla*), для которой также характерен сдвинутый проксимально trochlea metatarsi II. Для крупных фазанов из штайнхайма и ла-грив характерно сходство в строении проксимального тарсометатарсуса – в частности, в очертаниях гипотарсуса и наличии вырезки между cotyla lateralis и eminentia intercondylaris. Сдвинутый дистально trochlea metatarsi II виден у тарсометатарсуса из местонахождения Торил 3А в Испании (Sanchez Marco, 2006) – это подтверждает отнесение данной формы к *M. altus*. Дистальный сдвиг trochlea metatarsi II, характерный для *M. altus*, приводит к тому, что блоки метатарсалий II и IV у этого вида оказываются расположенными примерно на одном уровне, что в целом характеризует древесных птиц (подобное состояние характеризует, в частности,

современных Cracidae, ведущих полу-древесный образ жизни). Примечательно, что для биозоны MN 7/8 иберийского полуострова (и местонахождения Торил) реконструируется возрастание гумидности климата и усиление роли древесной растительности.

М а т е р и а л. Из типового местонахождения, кроме лектотипа и паралектотипов, также MNHN Sa-1225, проксимальный фрагмент правого коракоида (Cheneval, 2000). Из нижнего миоцена (MN 5) местонахождения Дехбеттен, Германия: неполный левый коракоид и полная бедренная кость (голотип *Phasianus augustus* von Ammon, 1918) в коллекции Сенкенбергского института и музея (без номера). К этому виду также относятся ранне описанные материалы из нижнего миоцена (MN 5) местонахождения Зандельсхаузен, Германия (см. Göhlich, 2002), среднего миоцена (MN 7/8) местонахождения Торил 3А в восточной части центральной Испании (Sanchez Marco, 2006) и среднего миоцена (MN 7/8) местонахождения Граткорн в Австрии (Göhlich, Gross, 2014).

***Miogallus baikalensis* Zelenkov, sp. nov.**

Рис. 5-6

Н а з в а н и е вида от оз. Байкал.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/225, дистальный фрагмент правого тибіотарсуса; местонахождения Тагай; Восточная Сибирь, Прибайкалье, остров Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена.

О п и с а н и е. В тибіотарсусе дистальная апертура *canalis extensorius* ориентирована субперпендикулярно длинной оси кости; имеется приподнятый костный валик, ограничивающей медиально разгибательный канал, и примыкающий к медиальному мышцелку; медиальный мышцелок слабо выставлен краниально (он выдается заметно менее краниально, чем латеральный мышцелок); краниальные вершины мышцелков расставлены в стороны. Между основанием латерального мышцелка и *tuberculi retinaculi m. fibularis* присутствует выраженная вырезка. В тарсометатарсусе присутствует шип.

С р а в н е н и е. *M. baikalensis* отличается от *Miogallus altus* более узкой *incisura intercondylaris*; несколько сильнее отклоняющейся медиально вершиной медиального мышцелка при виде с дистальной стороны и хорошо развитой вырезкой между основанием латерального мышцелка и *tuberculi retinaculi m. fibularis*.

Коракоид отличается от коракоида *Miogallus altus* тем, что *cotyla scapularis* сильно смещен каудально относительно вершины прокоракоидного отростка. У тагайской формы, как и у коракоида *M. altus* из Сансана (экз. MNHN, № SA-14036), *cotyla scapularis* в целом ориентирован в большей степени латерально, чем дорсально. Медиальнее *cotyla* на дорсальной поверхности стержня кости имеется площадка, которая у байкальской формы существенно шире, чем у *M. altus*.

З а м е ч а н и я. Косая ориентация проксимального края надсухожильного мостика тибиятарсуса в целом не характерна для современных фазановых, однако все же отмечена у *Crossoptilon*, *Pucrasia*, *Tragopan* и *Gallus*, а также с ископаемым *M. altus*. Тем не менее, от этих родов тагайский фазан отличается краниально приподнятым и мощным костным валиком, ограничивающим разгибательный канал медиально и примыкающим к медиальному мышцелку. Этот признак сближает тагайскую форму с другими современными фазанами, такими как *Lophura*, *Phasianus* и *Syrmaticus*. Кроме того, от *Gallus* тагайский фазан отличается слабо выставленным краниально медиальным мышцелком (выдается заметно краниальнее, чем латеральный мышцелок у *Gallus*) и также тем, что краниальные вершины мышцелков расставлены в стороны (при виде с дистальной стороны), в то время как у *Gallus* и остальных исследованных крупных фазановых эти мышцелки либо субпараллельны, либо несущественно расставлены. По этому признаку байкальская форма сходна с *M. altus*.

По пропорциям стержня коракоида *M. baikalensis* сближается с современным *Tragopan satyra*. Широкая площадка медиокраниальнее *cotyla scapularis* имеется у *Argusianus* и *Pavo*, но у этих родов не развит вогнутый и в значительной мере латерально ориентированный *cotyla scapularis*. В то же время общими очертаниями ископаемый коракоид не схож ни с каким из современных фазановых, хотя отдельные черты устройства скапулярной области (смещение *cotyla* относительно медиальной суставной площадки для акромиона) проявляются у *Lophura* и *Pternistis*. Характерно узкое *facies articularis humeralis* при виде с латеральной стороны, как у *Miogallus*, но не *Robustogalla*.

Следует отметить, что материалы из Тагая сходны с *M. altus* из местонахождений первой половины раннего миоцена Сансан (MN 6; типовое местонахождение для данного вида) и Зандельсхаузен (MN 5), но не с таковыми из местонахождения Штайнхайм, обычно относимыми в литературе к этому же виду (Heizmann, Hesse, 1995), но здесь нами описываемыми в составе отдельного рода *Robustogalla*. Более полные материалы по крупному фазану из Тагая могут подтвердить его независимый родовой статус.

Linguornis gigantis из раннего миоцена (MN 3-5) Китая был очень крупной птицей, по размеру превосходившей *Miogallus altus*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа: экз. ПИН, № 2614/223, фрагмент грудины; экз. ПИН, № 2614/226, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; экз. ПИН, №№ 2614/231, 232, правые метатарсальные шипы – типовое местонахождение.

Род *Robustogalla* gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а – от *robustus* лат., массивный, робустный и видоизмененное *gallus* (лат.), курица (петух). Ж. р.

Т и п о в о й в и д – *Ardea similis* Fraas, 1870, средний миоцен Германии.

Д и а г н о з. В дистальном тарсометатарсусе *foramen vasculare distale* удалено от наружной межблоковой вырезки (расстояние от края отверстия до края вырезки превышает длину отверстия); *trochlea metatarsi II* сдвинут проксимально (его дистальный край располагается на уровне или даже проксимальнее края наружной межблоковой вырезки) и смещен плантарно (дорсальный край *trochlea metatarsi II* располагается несколько плантарнее середины *trochlea metatarsi III* и существенно смещен относительно *trochlea metatarsi IV* при виде с дистальной стороны); крыловидный отросток *trochlea metatarsi II* ориентирован в значительной степени плантарно при виде с дистальной стороны; *trochlea metatarsi III* практически симметричен: его полублоки при виде с дистальной стороны выдаются примерно в равной степени дорсально и плантарно, борозда между полублоками на дорсальной поверхности едва прослеживается; плантарная суставная поверхность *trochlea metatarsi III* асимметричная: медиальный полублок оканчивается проксимальнее, чем латеральный, формируя вырезку; *incisura intertrochlearis lateralis* при виде с дистальной стороны широкая и несколько расширяется дорсально за счет того, что *trochlea metatarsi IV* развернут своим дорсальным концом наружу относительно *trochlea metatarsi III* (блоки ориентированы не субпараллельно).

Коракоид имеет робустные очертания; *facies articularis humeralis* дорсовентрально широкое с вентрально выдающейся вершиной; имеется умеренно развитый крючок акрокоракоида; *crista acrocogascoidea* ориентирован в значительной степени поперечно по отношению к продольной оси кости (формирует с ней угол отчетливо менее 45 градусов).

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. В строении дистального тарсометатарсуса отличается от *Miogallus* сдвинутым проксимально и заметно опущенным плантарно *trochlea metatarsi II*, практически симметричным *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны, практически не выраженной вырезкой между полублоками на дорсальной стороне *trochlea metatarsi III*, расширенной *incisura intertrochlearis lateralis* и развернутым положением *trochlea metatarsi IV* относительно *trochlea metatarsi III*.

От *Graciligalla* отличается более вентрально расположенным *trochlea metatarsi II* с более плантарно ориентированным крыловидным отростком, невыраженной бороздой на дорсальной поверхности *trochlea metatarsi III*, а также заметно более широкой наружной межблоковой вырезкой и непараллельной ориентацией латеральных поверхностей *trochleae metatarsorum III et IV* (*trochlea metatarsi IV* несколько закручен относительно *trochlea metatarsi III* у *Robustogalla*).

Коракоид отличается от такового *Miogallus* общей робустностью, дорсовентрально широким *facies articularis humeralis* с отчетливо выступающей вентрально вершиной, сильнее выраженным крючком акрокоракоида и в значительной мере более поперечной ориентацией

crista acrocoracoidea (заметно менее чем на 45 градусов по отношению к продольной оси кости).

Ранее изучение материалов из местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан, которые мы относим к *R. similis*, позволило сблизить этого крупного фазана с представителями современной клады Ravonini (Ballmann, 1969a). В то же время не удастся отнести эту форму к морфологически отчетливо дистинктивным павлиновым на основании ряда характерных для *R. similis* признаков: отсутствие куполообразности акрокоракоидного отростка коракоида, отсутствия дистально выдвинутого вентрального мышцелка локтевой кости, наличие дистально сдвинутого межметакарпального отростка и явственной вырезки в вентральном блоке trochlea carpalis карпометакарпуса, а также наличия пневматизации в проксимальной части стержня бедренной кости.

***Robustogalla similis* (Fraas, 1870)**

Рис. 5-6

Ardea similis: Fraas, 1870, p. 284, pl. VII, fig. 14; Mlíkovský, 1992, p. 436.

Botaurites similis: Lambrecht, 1933, S. 315; Brodkorb, 1963, p. 282.

Proardea similis: Gaillard, 1939, p. 79.

Phasianus altus (partim): Depéret, 1887, p. 283; Lydekker, 1891, p. 140, fig. 34; 1893, p. 519, p. 41, fig. 5-8; Ennouchi, 1930, p. 88.

Miophasianus altus (partim): Gaillard, 1939, p. 53, figs. 28, 29; Brodkorb, 1964, p. 314; Bocheński, 1987, p. 77; Heizmann, Hesse, 1995, p. 176; Göhlich, 2002, p. 178.

Г о л о т и п - SMNS, No. 4853/2, дистальный фрагмент левого тибиятарсуса; местонахождение Штайнхайм, Германия; средний миоцен (MN 8).

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

Р а з м е р ы. Голотип: ширина дистального эпифиза – 14.4; высота дистального эпифиза – 12.6. См. также: Vochenski, 1987.

С р а в н е н и е. В роде *Robustogalla* один вид.

З а м е ч а н и я. Крупная фазановая птица из местонахождения Штайнхайм была известна с начала XX столетия ("*Gallus steinheimensis* Fraas" – nomen nudum; Lambrecht, 1933; Mlíkovský, 2002), но формально не была описана, и в каталоге ископаемых птиц Бродкорба (Brodkorb, 1964) не указана среди каких-либо таксонов ископаемых Phasianidae. С. Олсон (Olson, 1985) обратил внимание, что ранее описанная из Штайнхайма цапля *Ardea similis* Fraas, 1870, в действительности, относится к фазановым и посчитал, что она может представлять *Miophasianus altus* (позднее было принято в работе: Heizmann, Hesse, 1995). В более поздних работах крупный фазан из Штайнхайма упоминался как *M. altus* (Göhlich, 2002; Mlíkovský, 2002; Sanchez Marco, 2006). Бохеньский (Bocheński, 1987) отнес к *Miophasianus altus* несколько неописанных костей из Штайнхайма, отметив, что они

морфологически идентичны материалам из Ла-Грива. Мы ранее обратили внимание на то, что птица из Штайнхайма может относиться к другому виду (Зеленков и др., 2018) и здесь впервые показано, что она относится к отдельному роду (см. *Miogallus*). Конспецифичность материалов из Штайнхайма и Ла-Грива требует подтверждения.

Тибиотарсус из Энингенеа (Германия, средний миоцен, MN 7) характеризуется глубокой межмышцелковой вырезкой по отношению к ширине эпифиза (Lydekker, 1891) и на этом основании отнесен к этому виду.

Мликовский (Mlíkovský, 2002) посчитал младшим синонимом этого вида ископаемого ибиса из Ла-Грива, описанного как *Tantalus milne-edwardsii*, однако эта синонимизация требует подтверждения.

М а т е р и а л. Кроме материалов из Штайнхайма (Германия), к данному виду предварительно отнесены материалы из среднемиоценовых (MN 7/8) местонахождений Ла Грив-Сан-Албан (Франция) и Энинген (Германия), ранее относившиеся к *M. altus* (см. обоснование выше).

Graciligalla Zelenkov, gen. nov.

Название рода от *gracilis lam.*, стройный, и видоизмененное *Gallus lam.*, курица, петух. Название отражает более стройные пропорции костей по сравнению с *Robustogalla gen. nov.*

Типовой вид – *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869.

Д и а г н о з. В дистальном тарсометатарсусе foramen vasculare distale приближено к наружной межблоковой вырезке (расстояние от края отверстия до края вырезки меньше или сопоставимо с длиной отверстия); trochlea metatarsi II сдвинут проксимально (его дистальный край располагается на уровне наружной межблоковой вырезки) и умеренно смещен плантарно (дорсальный край trochlea metatarsi II располагается примерно на середине trochlea metatarsi III); крыловидный отросток trochlea metatarsi II ориентирован в значительной степени медиоплантарно при виде с дистальной стороны; trochlea metatarsi III несильно асимметричен: его латеральный полублок при виде с дистальной стороны выдается немного сильнее дорсально и несколько сильнее плантарно, чем медиальный полублок, борозда между полублоками на дорсальной поверхности хорошо выражена, но неглубокая; плантарная суставная поверхность trochlea metatarsi III имеет субтреугольную форму и асимметрична: медиальный полублок простирается проксимально примерно на ту же длину, что и латеральный (явственная вырезка между полублоками на плантарной поверхности кости отсутствует), медиальный край плантарной суставной поверхности ориентирован заметно косо по отношению к латеральному и продольной оси кости; incisura intertrochlearis lateralis узкая при виде с дистальной стороны; латеральный край trochlea

metatarsi IV ориентирован субпараллельно латеральному краю trochlea metatarsi III при виде с дистальной стороны.

С р а в н е н и е. В строении дистального тарсометатарсуса отличается от *Miogallus* сдвинутым проксимально и несколько опущенным плантарно trochlea metatarsi II, слабоасимметричным trochlea metatarsi III при виде с дистальной стороны, примерно равным проксимальным окончанием суставных поверхностей trochlea metatarsi III при виде с плантарной стороны и менее глубокой вырезкой между полублоками на дорсальной стороне trochlea metatarsi III, а также приближенным к наружной межблоковой вырезке foramen vasculare distale.

От *Robustogalla* отличается несколько более дорсально расположенным trochlea metatarsi II с более медиально ориентированным крыловидным отростком (у *Robustogalla* сам блок приспущен плантарно, а его крыловидный отросток ориентирован более вентрально), более глубокой бороздой на дорсальной поверхности trochlea metatarsi III (в целом этот блок у *Robustogalla* более квадратный), а также узкой наружной межблоковой вырезкой и субпараллельной ориентацией латеральных поверхностей trochleae metatarsorum III et IV (trochlea metatarsi IV несколько закручен относительно trochlea metatarsi III у *Robustogalla*).

От *Palaeortyx* отличается более узкой наружно межблоковой вырезкой и приближенным к краю этой вырезки foramen vasculare distale (положение отверстия может быть сходно у мелких видов рода – например, у *P. prisca*). По размерам превышает все известные виды *Palaeortyx*, но мельче чем виды родов *Miogallus* и *Robustogalla*.

З а м е ч а н и я. *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869 был помещен в ископаемый род *Miophasianus* Lambrecht, 1933 (Lambrecht, 1933), а после – в ископаемый род *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869 (Cheneval, 2000). Но название *Miophasianus* Lambrecht, 1933 не является пригодным (Mlíkovský, 2002), а род *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869 оказался младшим синонимом *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869 (Göhlich, Mourer-Chauviré, 1869). Уже Бальман (Ballman, 1969b) отмечал, что *M. medius* не может принадлежать к тому же роду, что и *M. altus*, но оставил их в составе “*Miophasianus*” для удобства. *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869 морфологически отличается от *Robustogalla* и *Lophogallus* и поэтому выделен здесь в отдельный род *Graciligalla*.

По размерам *Phasianus medius* сопоставим с *Lophogallus naranbulakensis* из среднего миоцена Монголии. В то же время крайне фрагментарная плечевая кость из местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан, по-видимому, принадлежащая *Phasianus medius*, заметно отличается от голотипа *Lophogallus naranbulakensis* дистально суживающимся epicondylus dorsalis, наличием неясного перегиба в condyles dorsalis, проксимодистально коротким и сильнее выступающим дистально condylus ventralis (при виде с краниальной

стороны). На этом основании возможное отнесение *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869 к роду *Lophogallus* кажется неправомерным.

Коракоед *Graciligalla* надежно отличается от такового *Robustogalla* выпрямленной краниальной частью стержня (не расширяющейся медиально на уровне *labrum glenoidale*) и общей стройностью.

Ранее отмечалось сходство *M. medius* с Numididae (Zelenkov, 2017).

***Graciligalla media* (Milne-Edwards, 1869), comb. nov.**

Рис. 5-6

Phasianus medius: Milne-Edwards, 1869, p. 242, pl. 131, figs. 24-26; Ennouchi, 1930, p. 85, figs. 7, 8.

Phasianus sp.: Depéret, 1887, p. 285.

Palaeortyx maxima: Lydekker, 1893, p. 520, pl. 41, fig. 11.

Miophasianus medius: Lambrecht, 1933, S. 440; Gaillard, 1939, p. 58, fig. 30; Villalta, Crusafont, 1950, p. 149; Villalta, 1963, p. 272, pl. 5; Brodkorb, 1964, p. 314; Ballmann, 1969b, p. 176. pl. 15, figs. 1, 2; Bocheński, 1987, p. 73, pl. XVII, figs. 1-3.

Palaeoperdix medius: Cheneval, 2000, p. 349, fig. 8; Sanchez Marco, 2006, p. 253.

Miogallus altus (part.): Mlíkovský, 2002, p. 156.

Г о л о т и п – MNHN SA 1226, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (MN 6).

О п и с а н и е. См. Milne-Edwards, 1869, Ballmann, 1969b, Cheneval, 2000 и диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде *Graciligalla* один вид.

З а м е ч а н и я. *Phasianus medius* был описан из Сансана по очень фрагментарному плохо сохранившемуся тарсометатарсусу. Основные знания о морфологии этого вида исходят из описанных позднее материалов из более молодого местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан (Depéret, 1887; Ennouchi, 1930, Gaillard, 1930; Ballmann, 1969a), однако прямое сравнение с типовым экземпляром не проводилось. Ранее отмечалось (Zelenkov, 2017), что часть материалов из Ла-Грива принадлежит более мелким птицам, но необходимо учесть возможность полового диморфизма. При этом нужно отметить, что фауны птиц Сансана и Ла-Грива представлены в основном разными таксонами (Ballmann, 1969a; Cheneval, 2000) – в частности, не подтвердилось присутствие в Ла-Гриве утки *Chenoanas sansaniensis* (Zelenkov et al., 2018). Из общих таксонов для двух местонахождения – только фазановые, которых традиционно разносили по разным таксонам в основном на основании размеров, что в случае субтропических миоценовых фаун, включавших большое разнообразие форм (напр., Zelenkov, 2016b), необоснованно.

Отнесение довольно крупного фазана из Ла-Грива к *M. medius* удастся подтвердить, поскольку дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса из этого местонахождения (экз. без номера в коллекции MNHN) морфологически очень сходен с голотипом из Сансана. Оба экз. характеризуются приближенным к наружной межблоковой вырезке *foramen vasculare*

distale и относительно симметричной плантарной суставной поверхности trochlea metatarsi III (Zelenkov, 2017). Кроме того, при виде с дистальной стороны у обоих экз. относительно узкий и вытянутый дорсовентрально trochlea metatarsi III, прижатый к нему trochlea metatarsi IV и умеренно сдвинутый плантарно trochlea metatarsi II. Если формы из Сансана и Ла-Грива и представляют разные виды, то они несомненно близки филогенетически и могут на данном этапе развития знаний рассматриваться как один такон.

Отнесение к этому виду материалов из среднего миоцена (MN 7) местонахождения Пржеворно-2 в Польше (Bochenski, 1987), а также из верхов среднего-низов верхнего местонахождений Торил 3 (MN 7-8) и Осталетес де Пиерола (MN 8-9) в Испании (Sanchez Marco, 2006) предварительно; оно основано на размерном сходстве и требует подтверждения. *Palaeortyx maxima* Lydekker, 1893 здесь предварительно помещен в синонимы *Graciligalla media* на основании сходных размеров.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, ряд материалов из среднего миоцена местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан (см. Ballmann, 1969b).

***Graciligalla* sp. (aff. *G. media*)**

Рис. 5-7

Miophasianus cf. *medius*: Jánossy, 1993, p. 57, figs. 2-8.

Miogallus altus (part.): Mlíkovský, 2002, p. 156; Kessler, Hir, 2012a, p. 73; Kessler, 2013, p. 186.

“*Miogallus*” *medius*: Zelenkov, 2017, p. 74, fig. 3a, f, j.

М а т е р и а л. Экз. без номеров в коллекции MAFI, краниальный фрагмент правого коракоида, каудальный фрагмент левого коракоида, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; местонахождение Рудабанья, Венгрия; низы верхнего миоцена (MN 9).

З а м е ч а н и я. Материалы из Рудабанья в общих чертах схожи с таковыми по *G. media* из более древних местонахождений Франции и, по-видимому, представляют близкую форму (возможно, потомка *G. media*). В тарсометатарсусе отчетливо видно приближенное к наружной межблоковой вырезке дистальное сосудистое отверстие и отсутствие вырезки в плантарных суставных поверхностях trochlea metatarsi III (Zelenkov, 2017). Коракоид, как и коракоид *G. media* из Ла-Грива, характеризуется слабо отставленным медиально акрокоракоидным отростком, но при этом отличается вентрально выпуклым и четко очерченным *impressio bicipitalis* и наличием явственной вырезки в дорсокраниальном углу *facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны.

Род *Lophogallus* Zelenkov et Kurochkin, 2010

Lophogallus: Зеленков, Курочкин, 2010, с. 79; 2015, с. 190.

Т и п о в о й в и д – *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010.

Д и а г н о з. *Condylus dorsalis* плечевой кости не суживается проксимально и не имеет перегиба при виде с краниальной стороны, *epicondylus dorsalis* сдвинут каудально и практически не выдается дорсально над стержнем кости, *sulcus anconaeus* узкий при виде с дистальной стороны, с мелкой вентральной частью, дистальный край *fossa brachialis* близко придвинут к *impressio musculi pronator superficialis*, *processus flexorius* не выдвинут дистально за уровень дистальной поверхности эпифиза.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. *Lophogallus* – относительно крупная птица, близкая по размерам современному *Gallus*. Отличается от *Gallus* практически не выступающим дистально *processus flexorius*, не сужающимся проксимально *condylus dorsalis*, каудальным сдвигом *epicondylus dorsalis*, а также узким *sulcus anconaeus*, который у *Gallus* полого переходит на *condylus dorsalis* в своей дорсальной части. *Lophogallus* отличается от *Pavo* более мелкими размерами, придвинутым к *impressio musculi pronator superficialis* дистальным краем *fossa brachialis*, а также каудальным сдвигом *epicondylus dorsalis*, заметным при виде с дистальной стороны. Каудальный край *epicondylus dorsalis* у *Lophogallus* располагается практически на одном уровне с каудальным краем *condylus dorsalis*; у *Pavo* *epicondylus dorsalis* сдвинут заметно краниальнее. От *Lophura* отличается тем, что *condylus dorsalis* не суживается проксимально и не имеет перегиба при виде с краниальной стороны, а также придвинутым к *impressio musculi pronator superficialis* дистальным краем *fossa brachialis*, не выступающим дистально *processus flexorius* и сдвинутым каудально *epicondylus dorsalis*. От всех других современных родов крупных фазанов *Lophogallus* отличается равномерным по ширине (при виде с краниальной стороны) *condylus dorsalis* (у остальных родов этот мыщелок в различной степени суживается проксимально), практически не выступающим дистально *processus flexorius*, а также несильно выдающимся дорсально *epicondylus dorsalis* в своей проксимальной части.

Lophogallus заметно крупнее *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx*, отличаясь также не выдающимся дорсально относительно стержня кости *epicondylus dorsalis* и не выдвинутым дистально *processus flexorius*.

З а м е ч а н и я. Из Наран-Булака известен дистальный эпифиз бедренной кости, приписываемый *Lophogallus* на основе относительных размеров. Дистальный эпифиз бедра в целом довольно схож у всех фазановых. Для данного фрагмента характерна округлая форма дистального края кости при виде латерально, как у современных *Gallus*. У *Lophura*, *Syrmaticus* и *Phasianus* дистальный край кости срезан практически по прямой линии. В то же время данная бедренная кость отличается от *Gallus* узким *sulcus patellaris* и характером отпечатков крестовидных связок: у образца из Наран-Булака, как и у современных *Lophura*,

Syrmaticus и *Phasianus*, отпечатки связок представлены двумя параллельными желобками, в то время как у *Gallus* эти отпечатки сливаются медиально, формируя подобие овала.

Из неогена известен ряд ископаемых фазановых сходных и более крупных размеров. *Linguornis* и *Miogallus* были заметно крупнее. Хорошо сохранившаяся плечевая кость *Robustogalla similis* из местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан (Gaillard, 1939) демонстрирует явные отличия от *L. naranbulakensis*, выражающиеся в форме *condylus ventralis*, *processus flexorius* и *fossa brachialis*. Отличия от плечевой кости *Graciligallina media* описаны выше. Две сходные по размеру формы описаны из Китая – *Diangallus mious* Ноу, 1985 и *Phasianus lufengia* Ноу, 1985 – но известны только по дистальным элементам задней конечности (Ноу, 1985). Они происходят из позднемиоценовых отложений и, таким образом, скорее всего не могут относиться к *Lophogallus*.

Из миоцена Грузии описан род *Rustaviornis* Burchak-Abramovich et Meladze, 1972, также близкий *Lophogallus* по размерам (Burchak-Abramovich, Meladze, 1972). Согласно замечаниям авторов описания, *Rustaviornis* более всего схож с современными *Phasianus* и *Lyrurus*, и, возможно, занимает промежуточное положение между подсемействами Phasianinae и Tetraoninae. *Rustaviornis* известен только по дистальному эпифизу тибиотарсуса.

***Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010**

Рис. 5-8, 5-9

Lophogallus naranbulakensis: Зеленков, Курочкин, 2010, с. 81, табл. XII, фиг. 1, 2, рис. 1а, д, рис. 2, 2015, с. 190, табл. XX, фиг. 1-7.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/149, дистальная часть левой плечевой кости; Монголия, Убсунурский аймак, сомон Наран-Булак, 28–30 км на запад от северного угла озера Хиргис-Нур, местонахождение Наран-Булак; средний миоцен, свита Ошин.

О п и с а н и е. *Condylus dorsalis* плечевой кости не суживается проксимально, *epicondylus dorsalis* сдвинут каудально и практически не выдается дорсально относительно стержня кости; дистальный край бедренной кости при виде латерально округлый, *sulcus patellaris* узкий, отпечатки крестовидных связок представлены двумя параллельными желобами. См. также диагноз рода.

Р а з м е р ы голотипа, мм: наибольшая ширина дистального эпифиза – 15.1; наименьшая толщина диафиза – 5.2; переднезадний диаметр *condylus ventralis* – 5.1; переднезадний диаметр *condylus dorsalis* – 7.7.

Размеры бедренной кости (экз. ПИН, № 2614/150), мм: наибольшая ширина дистального эпифиза – 13.8; высота *condylus lateralis* – 12.4; высота *condylus medialis* – 11.1.

С р а в н е н и е. В роде *Lophogallus* один вид.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, дистальный эпифиз левой бедренной кости, экз. ПИН, № 2614/150; типовое местонахождение, сборы ССМПЭ, 1979 г.

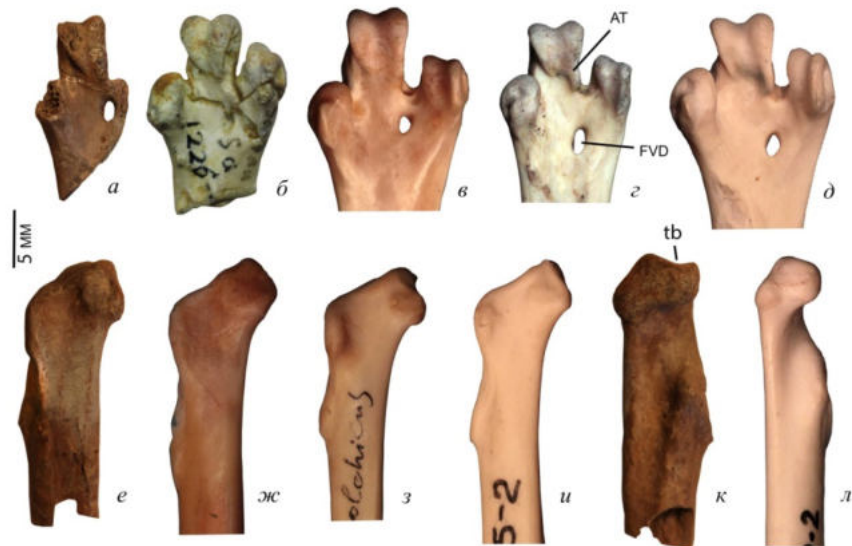


Рис. 5-7. «*Miophasianus*» *medius* (Milne-Edwards, 1871) из нижнего миоцена местонахождения Рудабанья (Венгрия) в сравнении с современными и ископаемыми Phasianidae: *a, e, k* – «*Miogallus*» *medius* экз. без номера в коллекции MÁFI, местонахождение Рудабанья, Венгрия; *б* – «*Miogallus*» *medius*, голотип MNHN SA 1226, местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен; *в, ж* – *Numida meleagris* L., 1764, современный; *з, и, л* – *Lophura swinhoii* (Gould, 1863), современный; *д* – *Argusianus argus* (L., 1766), современный; *з* – *Phasianus colchicus* L., 1758, современный; *a–д* – дистальная часть тарсометатарсуса с плантарной стороны; *e–л* – коракоиды с вентральной (*e–и*) и медиальной (*к, л*) сторон. Обозначения: *at* – асимметричная плантарная сочленовная поверхность trochlea metatarsi III; *fvd* – сдвинутое проксимально foramen vasculare distale; *tb* – вырезка в дорсокраниальном крае facies articularis clavicularis.

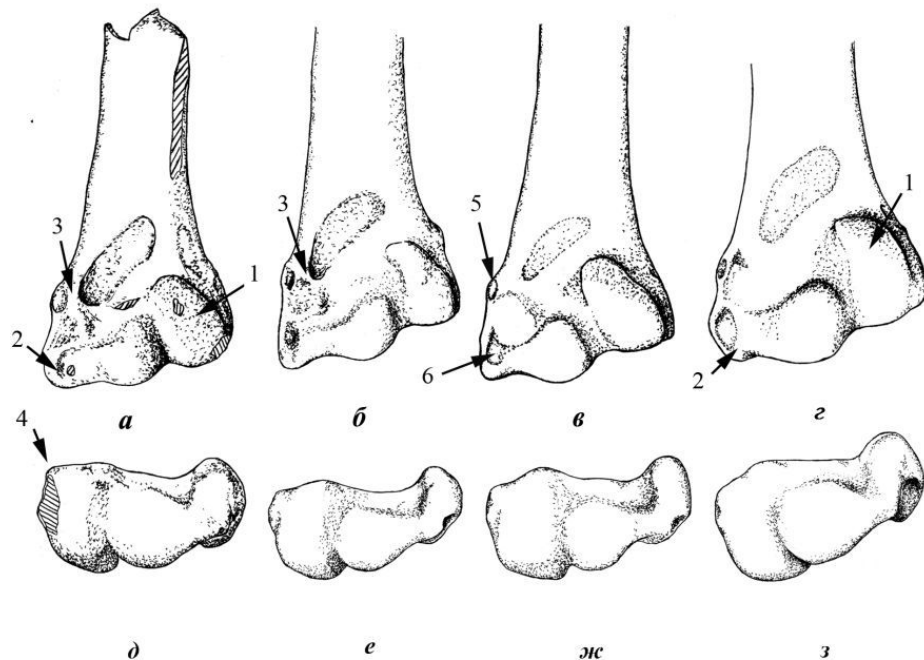


Рис. 5-8. Дистальные эпифизы плечевой кости фазановых птиц: *a, д* – *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010, голотип ПИН, № 2614/149, местонахождение Наран-Булак, Монголия; средний миоцен; *б, e* – *Gallus gallus* (L., 1758), современный; *в, ж* – *Lophura nycthemera* (L., 1758), современный; *з, з* – *Pavo cristatus* L., 1758, современный. *a–г* – с краниальной стороны, *д–з* – с дистальной стороны. Обозначения: 1 – не сужающийся в проксимальном направлении condylus dorsalis; 2 – слабо выдающийся дистально processus flexorius; 3 – дистальный край fossa brachialis приближен к impressio m. pronator superficialis; 4 – сдвинутый каудально epicondylus dorsalis; 5 – impressio m. pronator superficialis; 6 – impressio m. pronator profundus. Вне масштаба.

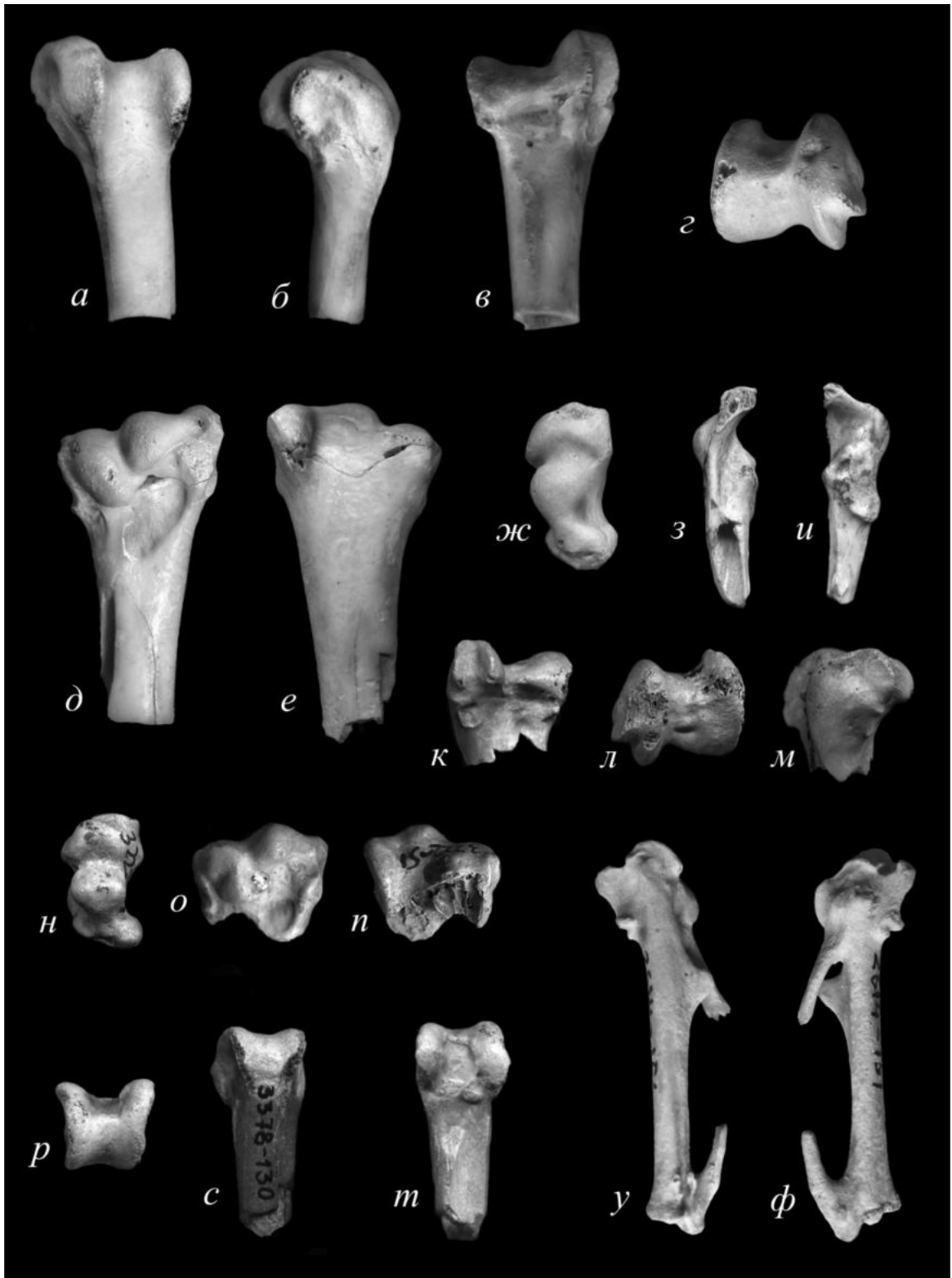


Рис. 5-9. Крупные фазановые неогена Монголии: *а-ж* – *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010: *а-г* – экз. ПИН, № 2614/150, дистальный эпифиз правой бедренной кости; *д-ж* – голотип ПИН, № 2614/149, дистальный эпифиз левой плечевой кости; Монголия, Наран-Булак; средний миоцен, свита ошин; *з-ф*: *Syrmaticus kozlovae* Kurochkin, 1985: *з, и* – экз. ПИН, № 2614/85, проксимальная часть правого коракоида; *к-м* – экз. ПИН, № 3378/116, дистальный эпифиз правой бедренной кости; Монголия, Чоно-Хариах 1, нижний плиоцен, свита хиргис-нур; *н-п* – голотип ПИН, № 3222/51, дистальный эпифиз левой плечевой кости; Монголия, Хиргис-Нур 2, верхний миоцен, свита хиргис-нур, пачка А; *р-т* – экз. ПИН, № 3378/130, дистальный эпифиз правого тибиятарсуса; *у, ф* – экз. ПИН, № 2614/151, левый карпометакарпус; Монголия, Чоно-Хариах 2, нижний плиоцен, свита хиргис-нур. *а, д, о, с* – с краниальной стороны, *б* – с латеральной стороны, *в, е, м, п, р* – с каудальной стороны; *г, ж, к, н, т* – с дистальной стороны; *з, л* – с медиальной стороны; *и, у* – с дорсальной стороны; *ф* – с вентральной стороны. Увеличено в 2 раза.

Phasianidae indet. (magn. *Lophogallus naranbulakensis*)

Рис. 5-6

Phasianidae (мелкая форма): Зеленков и др., 2018, с. 8, рис. 2.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/235, фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 2614/233, фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/230, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса; экз. ПИН, №№ 2614/227–229, фрагментарные тарсометатарсусы; местонахождения Тагай; Восточная Сибирь, Прибайкалье, о-в Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена.

З а м е ч а н и я. Мелкий фазан из Тагая по абсолютным размерам соответствует европейскому *Graciligalla media*, известному из среднего-начала верхнего миоцена Европы. Расставленность вершин мышечков тибиятарсуса у этого вида выражена заметно в меньшей степени, чем у крупной формы из Тагая (*Miogallus baikalensis*), что лишнее раз указывает на его родовую обособленность. Приближенность разгибательного канала к медиальной стенке кости сближает этого фазана с некоторыми современными родами, однако общая морфология тибиятарсуса не позволяет выявить значимых морфологических отличий от *Graciligalla media* из местонахождения Ла-Грив во Франции.

Коракоид по размерам и морфологически также соответствует таковому *M. medius* из местонахождения Ла-Грив. Для него характерен слабо выдвинутый медиально акрокоракоидный отросток, выступающий отпечаток *m. biceps brachii*, слабоогнутый каудальный край *tuberculum brachialis*. Среди отличий можно отметить только более сильно выраженную вырезку в дорсокраниальном краю *tuberculum brachialis*.

Несколько фрагментов тарсометатарсуса (экз. ПИН, №№ 2614/227–229) были найдены в непосредственной близости друг от друга на местонахождении и, по-видимому, представляют собой обломки одной кости. Наличие неясного шва в месте прирастания тарсалий к метатарсалиям и слабошероховатая поверхность кости в этой области указывают на то, что экземпляр происходит от неполностью взрослой птицы, однако общая сформированность рельефа кости (по аналогии с современными представителями) показывает, что это был все же довольно взрослый *subadultus*. По абсолютным размерам и общей морфологии тарсометатарсус из Тагая полностью соответствует материалам по *Graciligalla media* из местонахождения Ла-Грив во Франции и Штайнхайм в Германии, но отличается деталями морфологии. Так, для тагайского фазана характерна резко ассиметричная плантарная поверхность *trochlea metatarsi III*: ее латеральный край заметно выступает проксимально по отношению к медиальному, как у многих современных фазанов, но в отличие от *Graciligalla media*, у которого эта суставная поверхность почти симметричная. Более существенные отличия имеются в проксимальной части тарсометатарсуса: у тагайской формы очень слабо развиты парагипотарсальные ямы (в

особенности, латеральная), *cotyla medialis* заметно сильнее выдается дорсально, чем *eminentia intercotylaris*, а также, по-видимому, отсутствует медиальный плантарный гребень, имеющийся у *Graciligalla media* из Ла-Грива. Наиболее существенное различие между двумя обсуждаемыми формами заключается в строении гипотарсуса: у тагайского фазана он низкий, и дорсальный край канала *m. flexor digitorum longus* приближен к плантарному краю *cotyla medialis*, в то время как у фазана из Ла-Грив гипотарсус высокий, и канал *m. flexor digitorum longus* заметно отдален от плантарного края *cotyla*. Канал для *flexor hallucis longus* у *Graciligalla* ориентирован латерально, в то время как у байкальской формы – в значительной степени плантарно, как у *Numididae* и примитивных фазановых. В целом низкий гипотарсус и ориентация канала *flexor hallucis longus* указывают на филогенетическую примитивность байкальской формы по сравнению с *Graciligalla*. Необходимо отметить, что в общем сходные очертания проксимального эпифиза тарсометатарсуса при виде с проксимальной стороны характеризуют современных *Numida*.

Отмеченные выше различия в строении тарсометатарсуса соответствуют родовым различиям у современных родов фазановых птиц (или даже превышают их) и, таким образом, указывают на отдельный родовой статус тагайского мелкого фазана по отношению к европейскому *Graciligalla media*. По размеру эта форма соответствует *Lophogallus naranbulakensis* из среднего миоцена Монголии и может относиться к этому же виду. В этой связи стоит отметить, что сильно выдающийся дорсально медиальный *cotyla* тарсометатарсуса присутствует и у современных *Lophura*, с которым также отчасти схож и *Lophogallus*. К сожалению, известные материалы из Тагая и Монголии не перекрываются, что не позволяет пока провести прямое сравнение. Отнесение к этому виду только на основании размеров кажется преждевременным и может оказаться ложным свидетельством сходства фаун раннего миоцена Прибайалья и конца среднего миоцена Западной Монголии.

ТРИБА COTURNICINI REICHENBACH, 1848

Род *Mioryaba* Zelenkov, 2016

Mioryaba: Зеленков, 2016б, с. 79.

Т и п о в о й в и д – *Mioryaba madyarica* Zelenkov, 2016, поздний миоцен Венгрии.

Д и а г н о з. В корakoиде *extremitas omalis* отчетливо отклонен медиально относительно стержня кости, при виде с вентральной стороны длинная ось стержня формирует отчетливый перегиб несколько каудальнее *processus procoracoideus*; *processus acrocoracoideus* укорочен; *impressio bicipitalis* (см. Zelenkov, Panteleyev, 2015) неясно выражено и не выступает отчетливо вентральнее относительно вентральной поверхности *processus acrocoracoideus*; *tuberculum brachiale* практически не выступает медиальнее медиального края стержня кости и не нависает над *sulcus m. supracoracoidei*.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Коракоид *Mioryaba* отличается от такового всех неогеновых и современных родов Phasianidae тем, что processus acrocoracoideus не нависает своим дорсальным краем над sulcus m. supracoracoidei (не формирует “крючка” каудального выступа дорсальной поверхности processus acrocoracoideus), а также тем, что extremitas omalis образует отчетливый перегиб несколько дистальнее processus procoracoideus (такой перегиб обнаружен только у рода *Arborophila*); от всех фазановых за исключением Rollulinae также отличается тем, что processus acrocoracoideus практически не выдается медиально относительно медиального края стержня. От рода *Arborophila* также отличается коротким processus acrocoracoideus и тем, что impressio bicipitalis не выступает вентрально относительно поверхности processus acrocoracoideus.

З а м е ч а н и я. Наиболее диагностично у *Mioryaba* строение коракоида, поэтому здесь приведен диагноз именно на основании этого элемента. В то же время строение коракоида *Mioryaba* не позволяет однозначно утверждать о принадлежности этого рода к Phasianidae, поскольку Odontophoridae (в частности, африканский род *Ptilopachus*) имеют коракоид, отчасти сходный с таковым примитивных Phasianidae (подсемейство Rollulinae). Поэтому отнесение к семейству Phasianidae здесь основано на строении тарсометатарсуса, который у Odontophoridae имеет продвинутое строение (см. ниже).

Ранее предполагалось, что систематическое положение рода *Mioryaba* среди Phasianidae не может быть однозначно определено (Зеленков, 2016б). Наклон краниальной части коракоида при отсутствии выступающего медиально processus acrocoracoideus – по-видимому, примитивное состояние, характерное для представителей подсемейства Rollulinae (Zelenkov, Panteleyev, 2015). В то же время *Mioryaba* отличает аутапоморфное строение processus acrocoracoideus, не характерное для других Phasianidae. Сходную морфологию плечевой части коракоида имеет современный род *Perdicula* (наши данные), который отличается лишь формой facies articularis clavicularis. Таким образом, *Mioryaba* может оказаться близким родственником *Perdicula* и поэтому здесь помещена в трибу Coturnicini. При этом тарсометатарсус *Mioryaba* (если он корректно отнесен к этому роду) существенно отличается от такового *Perdicula*, но имеет продвинутое строение гипотарсуса (см. ниже), что в то же время не позволяет отнести *Mioryaba* к Rollulinae.

***Mioryaba magyarica* Zelenkov, 2016**

Рис. 5-10, 5-11

Mioryaba magyarica: Зеленков, 2016б, с. 80.

Г о л о т и п – MÁFI, № V. 2015.114.1, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Польгарди-5, Венгрия; верхний миоцен (MN 13).



Рис. 5-10. Коракоиды Phasianidae из верхнего миоцена местонахождения Польгарди (Венгрия) в сравнении с таковыми современных представителей семейства: *a, з, n* – *Mioryaba magyarica* Zelenkov, 2017, голотип MAFI, № V. 2015.114.1; местонахождение Польгарди 5, Венгрия; верхний миоцен; *б, u, p* – *Palaeortyx brevipes* Milne-Edwards, 1869, экз. MNHN Av. 2897, (отражен); местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен; *в, к, с* – *Bambusicola thoracicus* (Temminck, 1815), экз. ПИН 49-102-1, современный; *г, л, т* – *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2006, экз. MAFI, № V. 2015.153.1 (отражен); местонахождение Польгарди 5, Венгрия; верхний миоцен; *д, м, у* – *Palaeocryptonyx donnezani* Deréret, 1892, паралектотип FSL 92890; местонахождение Сerrat-дэн-Вакер (Serrat-d'en-Vaquer), окрестности г. Перпиньян, Франция; нижний плиоцен; *е, н, ф* – *Rollulus rouloul* (Scopoli, 1786), экз. ПИН 49-99-1, современный; *ж, о, х* – *Palaeoperdix hungarica* (Jánossy, 1991), экз. MAFI, № V. 2015.129.1; местонахождение Польгарди 4, Венгрия; верхний миоцен. *a–ж* – с вентральной стороны; *з–о* – с дорсальной стороны; *н–х* – с медиальной стороны. Обозначения: *am* – angulus medialis; *cs* – cotyla scapularis; *eom* – extremitas omalis coracoidei; *fah* – facies articularis humeralis; *fas* – facies articularis sternalis; *iach* – impressio lig. acrocoracohumeralis; *ib* – impressio brachialis; *inc* – вырезка в вентрокаудальном крае processus acrocoracoideus; *ppc* – processus procoracoideus; *ss* – sulcus m. supracoracoidei; *tb* – tuberculum brachiale. Длина масштабной линейки – 0.5 см.



Рис. 5-11. Тарсометатарсусы Phasianidae из верхнего миоцена местонахождения Польгарди (Венгрия) в сравнении с современными представителями семейства: *a-g* – *Mioryaba magyarica* Zelenkov, 2016, экз. MAFI, № V. 2015.119.1; местонахождение Польгарди-4, Венгрия; верхний миоцен; *д* – Phasianidae gen. indet., экз. MAFI, № V. 2015.117.1; местонахождение Польгарди, Венгрия; верхний миоцен; *e* – *Palaeortyx brevipes* Milne-Edwards, 1869, экз. MNHN, № 10222; местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен; *ж* – *Palaeortyx prisca* Milne-Edwards, 1869, экз. BSP, № 18046 (отражен); местонахождение Винтерсхоф-Вест, Бавария; нижний миоцен; *з-л* – *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016; экз. без номера в коллекции MAFI; местонахождение Польгарди-5, Венгрия; верхний миоцен; *м, н* – *Bambusicola thoracicus* (Temminck, 1815), экз. ПИН, № 49-102-1, современный; *о-с* – *Plioperdix hungarica* (Jánossy, 1991), экз. MAFI, № V. 2015.122.1; местонахождение Польгарди-5, Венгрия; верхний миоцен. *a, e, з, м, о* – с дорсальной стороны; *б, и, п* – с латеральной стороны; *в* – с плантарной стороны; *г, д, ж, л, н, с* – с проксимальной стороны; *к, р* – с дистальной стороны. Обозначения: *cm* – cotyla medialis; *cmh* – crista medialis hypotarsi; *cl* – cotyla lateralis; *fdl* – канал m. digitorum longus; *fhl* – борозда m. flexor hallucis longus; *fp2* – борозда m. flexor perforans digiti II; *fpl* – fossa parahypotarsalis lateralis; *fpm* – fossa parahypotarsalis medialis; *fpp2* – борозда m. flexor perforatus et perforans digiti II; *tm III* – trochlea metatarsi III. Длина масштабной линейки – 0.5 см.

О п и с а н и е. В коракоиде *impressio lig. acrocoraco-humeralis* неясно вогнутое и заметно короче, чем *facies articularis humeralis*; это *impressio* ориентировано краниально и несколько дорсально в своей краниальной части; продольные оси *impressio lig. acrocoraco-humeralis* и *facies articularis humeralis* образуют угол, близкий к прямому; *tuberculum brachiale* с овальным дорсальным краем и с ровным каудальным краем; *sulcus m. supracoracoidei* с неглубокой впадиной в своей медиальной части. См. также диагноз рода.

Тарсометатарсус относительно короткий, его максимальная длина превышает ширину проксимального эпифиза менее чем в шесть раз; при виде с проксимальной стороны краниальный край *cotyla medialis* выступает сильнее краниально, чем краниальный край *cotyla lateralis*, и отделен от него умеренно развитой ступенькой; *hypotarsus* медиолатерально

широкий и занимает значительную часть контура тарсометатарсуса при виде с проксимальной стороны (его ширина составляет заметно более половины ширины проксимального эпифиза); hypotarsus высокий дорсоплантарно; в hypotarsus желоба fpp2 и fp2 объединены и располагаются плантарнее канала fdl; желоб fh1 ориентирован латерально; fossae parahypotarsales хорошо выражены и глубокие; стержень тарсометатарсуса заметно заужен в центральной части; crista plantaris medialis не выражен; при виде с дистальной стороны trochlea metatarsi III узкий и с хорошо выраженным и симметричным вентральным вырезом.

Р а з м е р ы. Коракоид: минимальная ширина стержня 1.8; высота (толщина) стержня на уровне его минимальной ширины 1.9; длина от краниального края до каудального края scapularis ~ 7.6. Тарсометатарсус: общая длина 28.8; проксимальная ширина 5.4; минимальная ширина стержня 2.5; высота trochlea metatarsi III 3.0–3.1 (n=3); ширина trochlea metatarsi III 2.5; ширина дистального эпифиза 5.8, 6.2.

С р а в н е н и е. В роде *Mioryaba* один вид.

З а м е ч а н и я. Часть материалов по мелким фазановым из Польгарди принадлежит довольно мелкой форме, по абсолютным размерам и пропорциям сходной с *Palaeortyx brevipes* Milne-Edwards, 1869 из позднего олигоцена – среднего миоцена Западной Европы или *Palaeortyx grivensis* Lydekker, 1893 из верхов среднего миоцена Франции (см. Mourer-Chauviré, 1992; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Göhlich, Pavia, 2008), но более крупной, чем *Palaeortyx volans* Göhlich et Pavia, 2008 и *Palaeortyx joleaudi* Ennouchi, 1930. В то же время детали строения коракоида и тарсометатарсуса не позволяют отнести эту форму к роду *Palaeortyx*. В коракоиде отличия от рода *Palaeortyx* проявляются в наличии медиально расширяющегося extremitas omalis с характерным перегибом на уровне processus procoracoideus. У *Palaeortyx* стержень практически прямой или незначительно наклоняется медиально своим краниальным концом, а processus acrocoracoideus заметно выступает медиально относительно стержня и формирует «крючок» над sulcus m. supracoaracoidei (Mourer-Chauviré, 1992; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

Тарсометатарсус, относимый к *Mioryaba magyarica* (экз. MÁFI, № V. 2015.119.1), по основным пропорциям и общим строением также сходен с таковым *Palaeortyx brevipes*. Но у представителей рода *Palaeortyx* стержень тарсометатарсуса имеет примерно одинаковую ширину на всем своем протяжении (как у мелких *P. brevipes*, так и у более крупных *P. prisca*), в то время как у *Mioryaba magyarica* стержень заметно сужается в центральной части. Экз. MÁFI, № V. 2015.119.1 также отличается от тарсометатарсуса представителей рода *Palaeortyx* строением гипотарсуса. У *Palaeortyx* (как и у современных Rollulinae; Ballmann, 1969) гипотарсус дорсоплантарно низкий, и борозды fp2 и fpp2 разделены (между ними имеется более или менее выраженный гребень), при этом борозда fp2 сдвинута дорсально

(погружена в тело гипотарсуса). У тарсометатарсуса, относимого к *Mioryaba magyarica*, гипотарсус имеет более продвинутое строение: он дорсоплантарно высокий, а борозды *fp2* и *fpr2* объединены и располагаются плантарно относительно канала *fdl*. Такое состояние характеризует многие современные роды Phasianidae (например, *Alectoris* и *Ammoperdix*; см. также Мауг, 2015), а также ископаемый род *Tologuica* (Зеленков, Курочкин, 2009а). Глубокие *fossae parahypotarsales medialis et lateralis* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) характеризуют не только *Palaeortyx* и *Mioryaba*, но также имеются у многих других родов (например, Rollulinae, *Galloperdix*, некоторые крупные фазаны). У *Tologuica* только медиальная *fossa* глубокая (Зеленков, Курочкин, 2009а). Глубокие *fossae parahypotarsales* позволяют отличать *Mioryaba magyarica* от неогеновых родов *Palaeocryptonyx* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) и *Plioperdix* (Зеленков, Курочкин, 2009б), а также от современных родов *Perdix* и *Ammoperdix*. От рода *Perdix* также отличается отсутствием *crista medialis plantaris*.

Ранее для Польшгарди был указан *Palaeortyx brevipes*, но без описания и без иллюстраций (Kessler, Hir, 2012b; Kessler, 2013). При этом материалы, отнесенные Кесслером к *P. brevipes* (судя по этикеткам в МАФИ), мною (Зеленков, 2016б) были отнесены к *Eurobambusicola turolicus*.

М а т е р и а л. Голотип, а также экз. МАФИ, № V. 2015.119.1, полный правый тарсометатарсус; экз. МАФИ, № V. 2015.118.1, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса – оба из местонахождения Польшгарди-4; правый (экз. МАФИ, № V. 2015.121.1) и левый (экз. МАФИ, № V. 2015.116.1) дистальные фрагменты тарсометатарсусов – оба из местонахождения Польшгарди-5.

Род *Bantamux* Kurochkin, 1982

Bantamux: Курочкин, 1982, с. 151; 1985, с. 53, табл. VII, фиг. 1–3, рис. 25; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 84; 2015, с. 182.

Т и п о в о й в и д – *B. georgicus* Kurochkin, 1982; поздний миоцен Западной Монголии.

Д и а г н о з. Кaudальный край *facies articularis clavicularis* коракоида без вырезки, почти не нависает над *sulcus m. supracoracoidei*. *Sulcus m. supracoracoidei* широко раскрыт в медиокаудальном направлении. *Fac. artic. humeralis* несколько сужена краниально. *Imp. lig. acrocoraco-humeralis* плоское, его плоскость обращена краниально. На вентральной поверхности эпифиза на уровне каудального края *fac. artic. humeralis* имеется невысокий бугорок с тупой вершиной.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. *Bantamux* отличается от *Rollulus* меньшими размерами *imp. lig. acrocoraco-humeralis* в месте отхождения *m. biceps brachii*, относительной удаленностью *imp.* от краниального крыла *fac. artic. humeralis*, сдвинутым каудально дорсальным углом *fac. artic. clavicularis*. От *Coturnix* отличается формой *fac. artic. clavicularis*, несколько суженной

краниально *fac. artic. humeralis*, плоским *imp. lig. coracohumeralis*, заметно развернутым каудально *sulcus supracoracoideus*. Для *Coturnix* также характерна, в целом, более широкая *fac. artic. humeralis*. У *Excalfactoria* *proc. acrocoracoideus* заметно отклонен медиально, чего не наблюдается у *Bantamux*. *Bantamux* отличается от *Ammoperdix*, в частности, ровным каудальным краем *facies articularis clavicularis*.

Bantamux заметно мельче, чем *Palaeocryptonux*, *facies articularis clavicularis* у *Palaeocryptonux* с выемчатым вентральным краем (так же и у *Perdix*), его дорсальная часть продолжается в бугристость, практически не развитую у *Bantamux*. *Bantamux* отличается от *Plioperdix* отсутствием выдающегося краниально *pr. acrocoracoideus* (у *Plioperdix* акрокоракоидный отросток формирует ступеньку с краниальным крылом *fac. artic. humeralis*, хорошо видную с дорсальной стороны), наличием бугорка на вентральной поверхности диафиза. *Bantamux* отличается от *Tologuica* не нависающим над *sulcus m. supracoracoidei* *facies articularis clavicularis* и тем, что вентральная часть акрокоракоидного отростка не выступает вентромедиально, как это характерно для *Tologuica*.

З а м е ч а н и я. *Bantamux georgicus* – мелкая (с перепела или мельче) фазановые птица неясного систематического положения. Важный диагностический признак *Bantamux* – не выдвинутый медиально, как это характерно для многих фазановых птиц, акрокоракоидный отросток – указывает на примитивность этой формы. В то же время отнести этот род с уверенностью к *Rollulinae* (наиболее примитивное подсемейство современных фазановых) также не удастся. Этот род предварительно был помещен в *Coturnicini* (Зеленков, Курочкин, 2015), при этом общее структурное сходство в строении коракоида с позднемiocеновыми *Myoryaba* и современными *Perdicula* не противоречат этой трактовке. Вероятнее всего, род представляет собой базальных представителей клады *Coturnicini*.

***Bantamux georgicus* Kurochkin, 1982**

Рис. 5-12

Bantamux georgicus: Курочкин, 1982, с. 152, рис. 2; 1985, с. 55, табл. VII, фиг. 1–3, рис. 25; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 84, табл. IX, фиг. 17; 2015, с. 183, Табл. XIX, фиг. 23–25.

Г о л о т и п – ПИН, № 3222/52, краниальная часть правого коракоида; Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, свита Хиргис-Нур, верхи пачки «А».

О п и с а н и е. У коракоида каудальный край *facies articularis clavicularis* не имеет вырезки и почти не нависает над *sulcus m. supracoracoidei*. См. также диагноз рода.

Р а з м е р ы, мм: длина дорсального эпифиза от каудального края *cotyla scapularis* до краниального края кости) – 7.3, ширина *fac. artic. humeralis* – 1.7.

С р а в н е н и е. В роде *Bantamux* один вид.

М а т е р и а л. Голотип.



Рис. 5-12. Мелкие фазановые миоцена и плиоцена Центральной Азии: *а-з* – *Perdix margaritae* Kurochkin, 1985: *а, б* – экз. ПИН, № 3381/435, левый карпометакарпус: *а* – с вентральной стороны, *б* – с дорсальной стороны; *в* – экз. ПИН, № 3381/431, дистальный эпифиз левой бедренной кости с вентральной стороны; *г* – экз. ПИН, 3381/425, дистальный эпифиз левого тибиятарсуса с дорсальной стороны; *д* – экз. ПИН, № 3381/436, дистальный эпифиз левой локтевой кости с вентральной стороны; *е* – экз. ПИН, 2975/98, дорсальный эпифиз правого коракоида с дорсальной стороны; *ж, з* – голотип ПИН, № 2975/101, проксимальная часть правой плечевой кости: *ж* – с каудальной стороны, *з* – с краниальной стороны; X 2; *и-ч* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): *и, к* – экз. ПИН, № 3381/449, левый карпометакарпус: *и* – с дорсальной стороны, *к* – с вентральной стороны; *л-н* – экз. ПИН, № 2975/96, дистальный эпифиз левого плеча: *л* – с каудальной стороны, см. далее:

m – с краниальной стороны, *n* – с дистальной стороны; *o*, *n* – экз. ПИН, № 2975/120, проксимальный эпифиз левого коракоида: *o* – с вентральной стороны, *n* – с дорсальной стороны; *p*, *c* – экз. ПИН, № 2975/106, левый карпометакарпус: *p* – с дорсальной стороны, *c* – с вентральной стороны; *m* – экз. ПИН, № 3381/440, дистальный эпифиз левого тибиятарсуса с дорсальной стороны; *y* – экз. ПИН, № 3381/441, проксимальный фрагмент левой бедренной кости с вентральной стороны; *φ* – экз. ПИН, № 3381/450 дистальный фрагмент правой локтевой кости с вентральной стороны; *x* – экз. ПИН, № 3381/456, левая первая фаланга большого пальца кисти; *ц* – экз. ПИН, № 2975/124, проксимальный эпифиз левой бедренной кости с вентральной стороны; *ч* – экз. ПИН, № 3381/452, стернальный фрагмент левого коракоида с дорсальной стороны; X 2,5. *и-э* – *Bantamux georgicus* Kurochkin, 1982: *и-э* – голотип ПИН, № 3222/52, краниальная часть правого коракоида: *и* – с дорсальной стороны, *ы* – с латеральной стороны, *э* – с медиальной стороны; X 3. *ю* – Phasianidae gen. indet., экз. ПИН, № 3381/458, фрагмент левого коракоида с дорсальной стороны; X 2. *я* – Phasianidae gen. indet., экз. ПИН, № 2614/148, дистальный эпифиз левой плечевой кости с краниальной стороны; X 2.

Род *Lambrechia*, Jánossy, 1974

Lambrechia: Jánossy, 1974, p. 540.

Alectoris (partim): Mlíkovský, 2002, p. 157.

Т и п о в о й в и д – *Francolinus capeki* Lambrecht, 1933, плиоцен – ранний плейстоцен Центральной и Восточной Европы (обозначен здесь).

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Д и а г н о з. В коракоиде *extremitas omalis* незначительно отклоняется медиально, *impressio bicipitalis* не выдается медиальнее вершины акрокоракоидного отростка; при виде с медиальной стороны *facies articularis clavicularis* расширена дорсально, дорсокраниально срезана, ее каудальная вершина несколько вогнутая. Плечевая кость умеренно робустная и слабоизогнутая (но не выпрямленная); дорсальная триципитальная фосса хорошо выражена, умеренно глубокая; дистальный угол *crista deltopectoralis* не выдается дистально, располагается на уровне края стержня; дистальный эпифиз расширен преимущественно за счет дорсовентрально широкого *epicondylus ventralis*. Карпометакарпус неудлиненный, *trochlea carpalis* с небольшой, но ясно выраженной вырезкой; *processus intermetacarpalis* крупный, несколько сдвинут проксимально; дистальный симфиз короткий, с ямкой на вентральной поверхности. Тарсометатарсус со слабо расширенными проксимальным и дистальным эпифизами, *trochleae metatarsorum* приближены друг к другу; при виде с проксимальной стороны дорсальный край *cotyla lateralis* располагается несущественно вентральнее такового *cotyla medialis*; гипотарсус умеренно высокий и заметно расширен, желоб для сухожилия *m. flexor hallucis longus* ориентирован латерально.

С р а в н е н и е. Плечевая кость имеет более робустный стержень, чем у *Palaeocryptonux donnezani* и по этому признаку схожа с *P. edwardsi*; в то же время изогнутость стержня у *Lambrechia* выражена больше, чем у *P. edwardsi*, но сходна с *P. donnezani*. От остальных родов *Coturnicini*, для которых известны плечевые кости (*Palaeoperdix*, *Plioperdix*, *Chauviréria* и *Coturnix*), отличается общей изогнутостью стержня, расширенным дистальным эпифизом и невыставленным дорсально дистальным углом *crista deltopectoralis*.

Карпометакарпус отличается от такового *Palaeocryptonux* более краниально ориентированным *processus extensorius* и наличием ямки на вентральной поверхности

дистального симфиза, каудальный край дистального симфиза, по-видимому, был ориентирован более продольно длинной оси кости у *Lambrechtia* в отличие от *Palaeocryptonyx*; processus intermetacarpalis располагается дистальнее у *P. donnezani*, однако у *P. edwardsi* этот отросток положение этого отростка сходно с таковым у *Lambrechtia*. От эволюционно более продвинутых Coturnicini (*Plioperdix*, *Chauviréria* и *Coturnix*) отличается крупным processus intermetacarpalis. От *Plioperdix* также отличается общей укороченностью.

Тарсометатарсус отличается от всех Coturnicini, кроме *Chauviréria minor*, латерально ориентированным желобом для сухожилия m. flexor hallucis longus. От *Palaeocryptonyx* (на примере *P. edwardsi*) также отличается узкими эпифизами и сближенными trochlea metatarsus. От *Palaeoperdix* – так же низким гипотарсусом и дорсально сдвинутым дорсальным краем cotyla lateralis. От *Perdix* отличается зауженными эпифизами (в частности, дистальным, что выражается в слабо отставленной латерально trochlea metatarsi IV), а также расширенным и низким гипотарсусом

З а м е ч а н и я. *Lambrechtia capeki* – довольно крупный представитель трибы (сравнимы с *Palaeocryptonyx edwardsi*), единственный в своем размерном классе для позднего плиоцена – раннего плейстоцена Европы. Отнесение данного рода (первоначально – подрода; Jánosy, 1974, 1976b) к Coturnicini поддерживается наличием глубокой дорсальной триципитальной фоссы, отмеченной как отличительная черта еще при первоописании (Jánosy, 1974), а также продвинутой морфологией тарсометатарсуса. При этом оличное строение коракоида, плечевой кости и тарсометатарсуса не позволяет сближать эту форму с крупными плиоценовыми *Perdix*. Пропорции и общая морфология плечевой кости, коракоида, а также плезиоморфное строение карпометакапруса (наличие крупного processus intermetacarpalis) сближают эту форму с относительно базальными *Palaeocryptonyx*, однако по пропорциям тарсометатарсуса (нерасширенные эпифизы, удлинённые пропорции) *Lambrechtia* выглядит заметно более продвинутой и сходна с *Plioperdix*, *Palaeoperdix* и *Coturnix*; строение гипотарсуса представляется промежуточным между *Palaeocryptonyx* (на примере *P. edwardsi*) и *Chauviréria minor*. Гипотарсус умеренно высокий (сравним с *Coturnix*, *Plioperdix* и *Palaeocryptonyx edwardsi*), но с выраженно латерально ориентированным желобом для сухожилия m. flexor hallucis longus, как у *Chauviréria minor* и *Peliperdix* (с которым этот вид сближали первоначально). Таким образом, мозаика примитивных и продвинутых черт в различных элементах скелета *L. capeki* подтверждает отдельный родовой статус этой формы; при этом сближение с современными *Peliperdix*, предполагавшееся ранее (Jánosy, 1974), не подтверждается общим строением тарсометатарсуса. Продвинутое строение тарсометатарсуса на общей морфологической основе *Palaeocryptonyx* указывает на то, что драйвером морфологических преобразований, приведших к формированию продвинутых Coturnicini (таких как современные перепела) было освоение первоначально лесными

обитателями открытых пространств с развитием бегательных адаптаций – в этой связи примечательно отсутствие у *L. capeki* глубоких fossae parahypotarsales тарсометатарсуса, характеризующих лесных представителей фазановых, но также отсутствующих у плиопердиксов и перепелов (Зеленков, Курочкин, 2009). В то же время нужно учесть, что стройные пропорции тарсометатарсуса (с узким проксимальным эпифизом) наряду с продвинутым карпометакарпусом были характерны уже для среднемиоценовых *Tologuica* (см. выше), по возрасту и морфологии коракоида более подходящих на роль предков перепелов – и таким образом, *Lambrechia*, представляется скорее вторично специализированной группой.

Типовой вид первоначально не был фиксирован в роде *Lambrechia*, что впервые сделано здесь. При описании рода Яношши (Jánossy, 1974) детально описал *F. capeki*, поэтому этот вид здесь обозначен как типовой (второй вид, первоначально включенный в *Lambrechia*, был описан только кратко, с упоминанием о типичной морфологии для этого рода, установленной при первоописании по *F. capeki*). Диагноз рода разработан впервые.

***Lambrechia capeki* (Lambrecht, 1933)**

Рис. 5-13

Francolinus capeki: Lambrecht, 1933, S. 433, fig. 136.

Francolinus (Lambrechia) capeki: Jánossy, 1974, p. 540, pl. XXIII, figs. 1-8, 1976b, p. 36, pl. 8, figs 1, 2.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, p. 159.

Plioperdix capeki: Bocheński et al., 2012, p. 62.

Л е к т о т и п – экз. б/н в коллекции GIB, правая плечевая кость; местонахождение Бетфия 2, западная Румыния; нижний плейстоцен, ранний бихарий (обозначен: Mlíkovský, 2002, p. 159).

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде *Lambrechia* один вид.

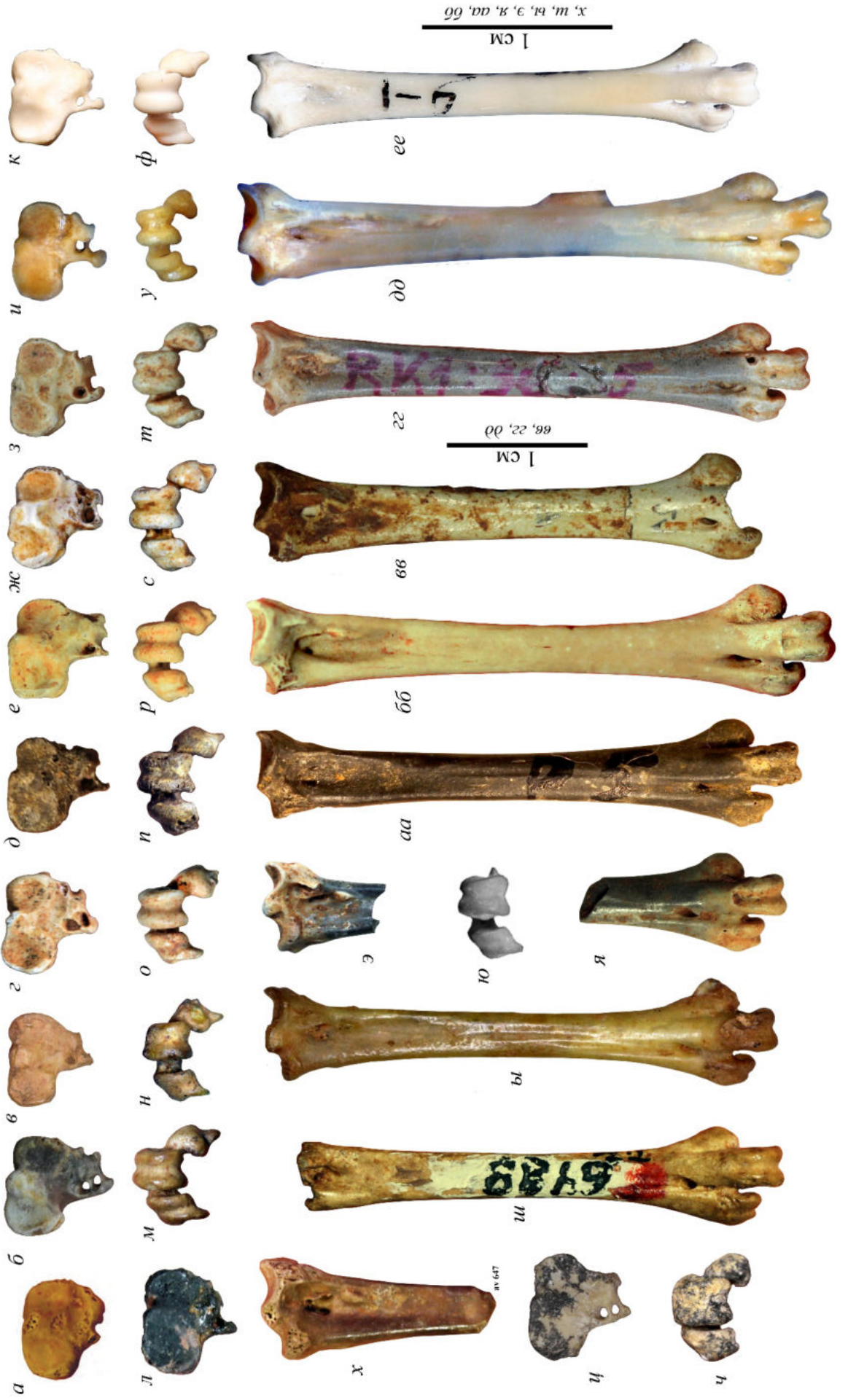
З а м е ч а н и я. В составе данного вида из разных местонахождений было описано несколько подвидов (Jánossy, 1974, 1976b), таксономический статус которых нуждается в подтверждении. В этой работе исследованы и отнесены к данному виду материалы из Рембелиц Крулевских 1 (Польша), которые Яношши (Jánossy, 1974) выделял в отдельный подвид *villanyiensis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Плиоцен – ранний плейстоцен Центральной Европы (южная Польша, южная Германия, Чехия, западная Румыния, Венгрия).

Род *Pternisits* Wagler, 1832

Т и п о в о й в и д – *Tetrao capensis* Gemlin, 1789; современный.

Д и а г н о з – современный род.



С о с т а в. 24 современных вида; ископаемый *P. wenzensis* (Jánossy, 1974) из раннего плиоцена южной Польши.

Pternistis wenzensis (Jánossy, 1974)

Рис. 5-13

Francolinus capeki wenzensis: Jánossy, 1974, p. 540.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, p. 159.

Л е к т о т и п – экз. без номера в коллекции Институт систематики и эволюции животных, Краков, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса (обозначен в этой работе).

О п и с а н и е. Проксимальный эпифиз тарсометатарсуса слабо расширяется медиально и не расширен латерально. Гипотарсус высокий, с двумя замкнутыми каналами и латерально ориентированным желобом для сухожилия *m. flexor hallucis longus*. Дорсальный край *cotyla lateralis* сдвинут плантарно относительно дорсального края *cotyla medialis*.

С р а в н е н и е. Ископаемых видов в роде *Pternistis* не описано.

З а м е ч а н и я. Типовая серия «*Francolinus*» *capeki wenzensis* Jánossy, 1974 из раннего плиоцена (MN 15) Венже в Польше была обозначена как синтипы Мликовским (Mlíkovský, 2002). Знакомство с этими материалами (без каталожных номеров) показало, что они содержат смесь костей нескольких таксонов: наиболее крупный проксимальный фрагмент тарсометатарсуса принадлежит пастушковой птице; один из мелких проксимальных тарсометатарсусов и одна дистальная плечевая кость относятся к *Plioperdix pontica* (см. ниже). Другой тарсометатарсус (с коротким фрагментом стержня; несколько крупнее, чем относимый к *P. pontica*) характеризуется гипотарсусом с двумя замкнутыми каналами и наличием латерально ориентированного желоба для сухожилия *m. flexor hallucis longus* – по

Рис. 5-13 (предыдущая страница). Тарсометатарсусы ископаемых и избранных современных Coturnicini: *a, л, м, х, ш* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): *a, х* – экз. NMNHU-P Av-674, местонахождение Одесские катакомбы, Украина; нижний плиоцен; *л* – экз. без номера в коллекции ISEZ, местонахождение Венже, Польша, нижний плиоцен; *м, ш* – голотип NMNHU-P Av-6489; местонахождение Одесские катакомбы, Украина; нижний плиоцен; *б* – *Pternistis wenzensis* (Janossy, 1974), лектотип, экз. без номера в коллекции ISEZ; местонахождение Венже, Польша; нижний плиоцен; *в, н, ы* – *Chauvireria balcanica* Bœv, 1997, экз. FSL 1786, местонахождение Выршец, Болгария; нижний плейстоцен; *з, о, э, я* – *Chauvireria minor* (Jánossy, 1974), экз. ISEZ, no. AF/65, местонахождение Рембелицы Крулевски 1; Польша; верхний плиоцен; *д, н, аа* – *Palaeoperdix hungarica* (Jánossy, 1991), экз. MAFI, № V. 2015.122.1; местонахождение Полгарди-5, Венгрия; верхний миоцен; *е, р, бб* – *Palaeoperdix grivensis* (Enpouchi, 1930), экз. без номера в коллекции MNHN; местонахождение Ла-Грив-сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *ж, с, вв* – *Palaeocryptonux edwardsi* (Depéret, 1887): *ж, вв* – экз. FSL 62259; *с* – экз. FSL 330913; местонахождение Ла-Грив-сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *з, т, зг* – *Lambrechtia capeki* (Lambrecht, 1933), экз. ISEZ AF/40; местонахождение Рембелицы Крулевски 1; Польша; верхний плиоцен; *и, у, дд* – *Peliperdix lathamii* (Bonaparte, 1856), экз. AMNH 24706, современный; *к, ф, ее* – *Coturnix coturnix* (L., 1758), экз. ПИН, № 49-66-1, современный; *ц, ч* – *Plioperdix africana* Mouret-Chauviré et Geraads, 2010; экз. INSAP, АаО 856; местонахождение Аль-ал-Олам; Марокко; нижний плейстоцен; *ю* – *Chauvireria axaina* sp. nov., экз. ЗИН РО № 7343; местонахождение Морская-2; Ростовская обл., Россия; верхний миоцен. *а-л, ц* – вид с проксимальной стороны (вне масштаба); *м-ф, ч, ю* – вид с дистальной стороны (вне масштаба); *х, ш-э, я-ее* – вид с дорсальной стороны (см. масштабную линейку).

этим признакам данный образец соответствует *Ch. minor*, но при этом отличается отчетливой асимметрией дорсальных краев *cotylae lateralis et medialis* и поэтому не может относиться к *Chauviréria*. Кроме того, у этого экз. гипотарсус заметно выше дорсоплантарно, чем у *Ch. minor*. По строению гипотарсуса этот экземпляр соответствует современным *Pternistis* и здесь обозначен как лектотип *Pternistis wenzensis* ввиду наибольшей дигностичности из всех представленных материалов из Венже. Менее крупные размеры этого экз. по сравнению с *Lamrechtia capeki* соответствуют приводимым в первоописании мелким размерам для материалов из типовой серии *Francolinus capeki wenzensis*.

Яношши (Jánossy, 1976) отнес к *Francolinus capeki wenzensis* дополнительные материалы из плиоцена местонахождения Чарнота 2 в Венгрии, что требует подтверждения. Исследованный мною хорошо сохранившийся коракоид из Чарноты 2, описанный как *Palaeortyx brevipes* (Kessler, 2009b, 2013), в действительности принадлежит к *Plioperdix pontica* – таким образом, возможно, и другие материалы из этого местонахождения могут представлять этот вид.

Род *Palaeocryptonyx* Depéret, 1892

Palaeocryptonyx: Depéret, 1892, p. 692; Lambrecht, 1933, S. 437; Brodkorb, 1964, p. 3164; Pavia et al., 2012, p. 258.

Alectoris (partim): Mlíkovský, 2002, p. 167.

Palaeortyx (partim): Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005, p. 1333.

Т и п о в о й в и д – *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892; ранний плиоцен – ранний плейстоцен Испании, южной Франции и Италии.

Д и а г н о з. Фазановые мелких и средних размеров. В плечевой кости проксимальный эпифиз шире дистального, *fossa pneumaticipitalis* двураздельная, с маленькой и относительно мелкой дорсальной фоссой и крупной вентральной; вентральная фossa с ламеллой и губчатой тканью; дистальный угол *crista deltopectoralis* не выдается отчетливо дорсально относительно прилегающего края стержня, но плавно переходит на него; отпечаток прикрепления *musculus extensor metacarpi radialis* на *processus supracondylaris dorsalis* округлый; *condylus ventralis* округлый и хорошо выдается дистально; *processus flexorius* тонкий, с каудальный гребнем. Стержень плечевой кости умеренно утолщен и умеренно изогнут в центральная части. Коракоид не пневматизирован, *labrum internum* заостренная в своей каудальной части; *impressio bicipitalis* не выдается сильно плантарно относительно поверхности *processus acrocoracoideus* и не выступает медиальнее медиального края вершины *processus acrocoracoideus*. В локтевой кости *tuberculum carpalae* ориентирован косо относительно стержня, *condylus ventralis* отчетливо крупнее, чем заостренный *condylus dorsalis*; *incisura tendinosa* выражена неявно. В карпометакарпусе вентральный край *trochlea carpalis* с явственной вырезкой, отделяющей проксимальную часть от дистальной; *processus*

intermetacarpalis крупный, зубовидный и сдвинут дистально относительно места отхождения metacarpalia minor; facies articularis digitalis minor явственно выдается более дистально, чем выпуклая часть facies articularis digitalis major, при этом последняя только несильно возвышается над плоской частью facies articularis digitalis minor; кадуальный край дистального симфиза скошенный (не субпараллелен длинной оси кости). В бедренной кости пневматизация отсутствует. В тибиярбусе стержень и дистальный эпифиз тонкие (по: Pavia et al., 2012, с изменениями).

С о с т а в. Типовой вид (Pavia et al., 2012), а также: *P. depereti* (Ennouchi, 1930) и *P. edwardsi* (Déperet, 1887) из среднего миоцена Франции; *P. novaki* Sanchez-Marco, 2009 из верхнего плиоцена Испании.

С р а в н е н и е. См. в работе (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

З а м е ч а н и я. Диагноз данного рода составлен на основании морфологии типового вида (Pavia et al., 2012); в него добавлены признаки (рис. 5-13, 5-14, 5-15), отличающие *Palaeocryptonyx* от более продвинутых членов клады Coturnicini (в частности, *Palaeoperdix*, *Chauviréria*, *Plioperdix* и *Coturnix* s.l.). Необходимо обратить внимание, что для типового вида неизвестен тарсометатарсус, морфология которого (в частности, строение гипотарсуса) представляется диагностичной для мелких представителей Cotunicini.

В данной работе пересмотрен таксономический статус ряда мелких и некрупных фазановых миоцена Западной Европы. Два одинаковых по размеру мелких вида из среднего миоцена местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан (MN 7-8) во Франции, *Palaeortyx depereti* Ennouchi, 1930 и *Palaeocryptonyx grivensis* Ennouchi, 1930, описаны по плечевым костям, по размерам сопоставимым с таковой современного *Ammoperdix griseogularis*. Первый из этих видов впоследствии был также перемещен в состав рода *Palaeocryptonyx* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Действительно, плечевая кость *P. depereti* очень схожа с голотипом *Palaeocryptonyx donnezani* Déperet, 1892 (типовой вид рода) по части общей морфологии и пропорций, отличаясь только несколько меньшими размерами и немного более стройным стержнем. Дистальный эпифиз плечевой кости *P. depereti* выглядит более широким в сравнении с таковым *P. donnezani*, что может отчасти объясняться различиями в толщине стержня. При этом плечевая кость *P. depereti* явно отличается от таковой *Palaeortyx* пневматизированной вентральной пневмотриципитальной фоссой и заметно более мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, не формирующей выраженный желоб в дистальном направлении, и на этом основании *P. depereti* не может считаться синонимом сходного по абсолютным размерам *Palaeortyx grivensis* Lydekker, 1893, также известного из местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Таким образом, здесь подтверждается отнесение *Palaeortyx depereti* Ennouchi, 1930 к роду *Palaeocryptonyx*.



Второй сходный по размерам вид из Ла-Грива, *Palaeocryptonyx grivensis* Ennouchi, 1930, был синонимизирован Мликовским (Mlíkovský, 2002) с *Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, 1869 (в настоящее время рассматривается как *Palaeortyx prisca*; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005), но затем снова был упомянут в числе валидных видов рода *Palaeocryptonyx* (Pavia et al., 2012). Однако голотип *Palaeocryptonyx grivensis*, плечевая кость из Ла-Грив-Сен-Альбан (ML L Gr -55), заметно отличается морфологически от таковой *Palaeocryptonyx depereti*, а также *P. donnezani*, и характеризуется рядом черт, общих с более продвинутыми Coturnicini (в частности, *Plioperdix* и *Coturnix*). Для нее характерен прямой (не изогнутый) стержень, выдвинутый дорсально дистальный край crista deltopectoralis, срезанный processus flexorius. На этом основании *Palaeocryptonyx grivensis* Ennouchi, 1930 здесь исключен из рода *Palaeocryptonyx* и описан ниже как *Palaeoperdix grivensis* (Ennouchi, 1930) comb. nov.

Выделенный Мликовским (Mlíkovský, 2002) паралектотип *P. depereti* (тарсометатарсус, экз. MLGr-51, ошибочно атрибутированный к местонахождению Сен-Жеран-ле-Пюи), не может относиться к тому же виду, что и голотип этого вида. У меня не было возможности изучить обсуждаемый паралектотип, но морфологически сходный и имеющий такие же размеры экз. без номера из местонахождения Ла-Грив-Сен-Альбан в коллекции MNHN (рис. 5-13e, p, бб) демонстрирует характерные особенности, присущие эволюционной линии современных *Coturnix* (см. ниже), и по этой причине отнесен к *Palaeoperdix grivensis*. Изображенный в первоописании паралектотип *P. depereti* имеет те же пропорции, что обсуждаемый экз. без номера и таким образом тоже, по-видимому, принадлежит *Palaeoperdix grivensis* comb. nov.

Рис. 5-14 (предыдущая страница). Плечевые кости ископаемых и избранных современных Coturnicini и других мелких Phasianidae: *a* – *Palaeoperdix hungarica* (Jánossy, 1991), экз. экз. MBFI, № V 2015.131.1; местонахождение Польшарди, Венгрия; верхний миоцен; *б, n* – *Coturnix japonica* Temminck et Schlegel, 1848, современный; экз. ПИН, № 49-67-1; *в, p* – *Chauvireria balcanica* Voev, 1997, экз. FSL 1786, местонахождение Выршец, Болгария; нижний плейстоцен; *з, ж, с* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): *з* – экз. ПИН, № 2614/51, местонахождение Этулия; Молдова; нижний плиоцен; *ж* – экз. NMNHU, № 5243 местонахождение Одесские катакомбы, Украина; нижний плиоцен; *с* – экз. ПИН, № 2614/59, местонахождение Этулия; Молдова; нижний плиоцен; *д* – Phasianidae gen. indet. (non-*Plioperdix pontica*), экз. ПИН, № 2614/66; местонахождение Этулия; Молдова; нижний плиоцен; *е, m* – *Chauvireria minor* (Jánossy, 1974): *е* – экз. ISEZ, no. AF/58, местонахождение Рембелицы Крулевски 1; Польша; верхний плиоцен; *m* – экз. ПИН, № 2614/601; местонахождение Урыв-2; Воронежская область; Россия; верхний плиоцен; *з, у* – *Palaeocryptonyx depereti* (Ennouchi, 1930), экз. без номера в коллекции MNHN; местонахождение Ла-Грив-Сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *и, ф* – *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892, лектотип FSL 92891-1; местонахождение Серрат-ден-Вакер, Перпиньян, Франция; нижний плиоцен; *к, х* – *Ammoperdix griseogularis* (Brandt, 1843), экз. ПИН, № 49-5-6, современный; *л, ц* – *Palaeocryptonyx edwardsi* (Depéret, 1887), экз. FSL 330 864; местонахождение Ла-Грив-сен-Альбан, Франция; средний миоцен; *м* – *Ptilopachus petrosus* (Gmelin, 1789) (Odontophoridae), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-100-1, современный; *н* – *Palaeortyx ocyptera* Milne-Edwards, 1892, экз. USTL, № 1299; местонахождение Печ Десс (Pech Desse; Керси), Франция; олигоцен; *о* – *Plioperdix africana* Mourer-Chauviré et Geraads, 2010; голотип АаО-755; местонахождение Аль-а-Олам; Марокко; нижний плейстоцен; *ч* – *Peliperdix lathamii* Hartlaub, 1854, экз. AMNH, 24706; современный; *ш* – *Perdicula asiatica* (Latham, 1790), экз. NMNH 491899, современный. *а-н* – с краниальной стороны; *о-ш* – с каудальной стороны. Обозначения: cdp – выступающий дистальный угол crista deltopectoralis; dpf – дорсальная пневмотриципитальная фосса; ied – вырезка в дорсальном надмышцелке; pf – processus flexorius. Длина масштабной линейки 1 см.

Palaeocryptonyx novaki Sanchez-Marco, 2009 из верхнего плиоцена Испании сравним с *P. donnezani* по размерам, но характеризуется рядом морфологических отличий по всем основным элементам скелета (Sanchez-Marco, 2009), что не характерно для внутриродовой дифференциации фазановых. По всей видимости, этот вид следует относить к отдельному роду фазановых, по эволюционному уровню близкому к *Palaeocryptonyx*.

Систематическое положение рода *Palaeocryptonyx* долгое время оставалось неясным. Бальман (Ballmann, 1969a) отметил сходство с ископаемым родом *Palaeortyx* и посчитал возможным родство современным *Arborophila*. Филогенетический анализ помещает в основание клады Coturnicini в неразрешенном положении относительно ряда других родов (глава 4.). *Palaeocryptonyx* несомненно морфологически примитивнее *Coturnix* s.l., *Plioperdix*, *Chauviréria* и *Palaeoperdix*, поскольку имеет крупный и сдвинутый дистально межметакарпальный отросток, а также косо ориентированный кадуальный край дистального симфиза карпометакарпуса.

***Palaeocryptonyx depereti* (Ennouchi, 1930)**

Рис. 5-13, 5-14

Palaeortyx depereti: Ennouchi, 1930, p. 72, pl. 3. Figs 1-8; Lambrecht, 1933, p. 453; Ballmann, 1969a, p. 180.

Plioperdix depereti: Brodkorb, 1964, p. 317.

Coturnix gallica (partim): Mlíkovský, 2002, p. 153.

Л е к т о т и п – ML LGr-50, левая плечевая кость (выделен Mlíkovský, 2002); местонахождение Ла-Грив-Сан-Албан, Франция; средний миоцен.

З а м е ч а н и я. *Palaeocryptonyx depereti* (Ennouchi, 1930) из среднего миоцена Ла-Грива, первоначально описанный в составе рода *Palaeortyx*, в текущей таксономической и номенклатурной трактовке представляет собой омоним еще одного ископаемого вида курообразных, *Palaeocryptonyx depereti* Gaillard, 1908 из эоцена-олигоцена Керси, который в настоящее время рассматривается в составе семейства Quercymegapodiidae в качестве *Quercymegapodius depereti* (Gaillard, 1908) (Mourer-Chauviré, 1992).

Систематическое положение *Palaeocryptonyx depereti* (Ennouchi, 1930) вызывало сомнения у ряда авторов. Бродкорб (Brodkorb, 1964) отнес эту форму к роду *Plioperdix*, куда он включил также ряд других похожих на перепелов ископаемых фазановых – в том числе, “*Pliogallus coturnoides*”. Позднее Бальман (1969a) вернул этот вид в *Palaeortyx*, но отметил, что в действительности он может быть ближе к “*Pliogallus coturnoides*”. Гелих и Морер-Шавире (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) поместили этот вид в *Palaeocryptonyx*, что принимается и в этой работе (см. также Pavia et al., 2012).



Рис. 5-15. Карпометакарпусы ископаемых и избранных современных Coturnicini и других мелких Phasianidae с вентральной стороны: *a, б, в, u* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940): *a, б* – экз. NMNHU-P Av-340, фотография сохранившейся части (*a*) и прорисовка (*б*) по изображению, приведенному в первоописании (Тугаринов, 1940); местонахождение Одесские катакомбы; Украина; верхи нижнего плиоцена; *в* – экз. без номера в коллекции Института систематики и эволюции животных (Краков); местонахождение Рембелицы Крулевски-2; Польша; низы верхнего плиоцена; *u* – экз. NMNHU-P Av-671, дистальный фрагмент (отражен); местонахождение Одесские катакомбы; Украина; верхи нижнего плиоцена; *г* – *Chauvireria minor* (Jánossy, 1974), голотип, Институт систематики и эволюции животных (Краков), № AF 61; местонахождение Рембелицы Крулевски-1; Польша; верхний плиоцен; *д, ж, з* – Phasianidae indet. (non-*Plioperdix*): *д* – экз. ПИН, № 2614/50; местонахождение Этулия-3; Молдова; нижний плейстоцен; *ж* – экз. NMNHU-P Av-716; местонахождение Котловина; Украина; *з* – экз. ПИН, № 2614/137, местонахождение Котловина; Украина – оба предположительно нижний плейстоцен; *е* – *Chauvireria balcanica* Voev, 1997, экз. FSL 2138, местонахождение Выршец, Болгария; нижний плейстоцен; *к* – *Chauvireria axaina* sp. nov., экз. в коллекции ПИН, № 5528, местонахождение Морская-2; Ростовская обл.; верхний миоцен; *л* – *Palaeocryptonyx donnezani* Deréret, 1892, экз. FSL 92891-3; местонахождение Серрат-ден-Вакер, Перпиньян, Франция; нижний плиоцен; *м* – *Palaeoperdix hungarica* (Janossy, 1991), экз. MAFI, № 2015.133.1, местонахождение Польшарди, Венгрия; верхний миоцен; *н* – *Coturnix coturnix* (L., 1758), экз. ПИН, № 49-66-2, современный; *о* – *Ammoperdix griseogularis* Brandt, 1843, экз. ПИН, № 49-2-6, современный; *п* – *Alectoris graeca* (Meisner, 1804), экз. № 49-11-16, современный; *р* – *Plioperdix africana* Mourer-Chauviré et Geraads, 2010; экз. AaO-756; местонахождение Аль-а-Олам; Марокко; нижний плейстоцен; *с* – *Peliperdix lathamii* Hartlaub, 1854, экз. AMNH, 24706; современный. Обозначения: ads – скошенный каудальный край дистального симфиза; dcf – ямка в дистальной части metacarpalia minor; pcf – ямка в проксимальной части metacarpalia minor; pds – дистальный симфиз с каудальным краем, субпараллельным длинной оси кости; pe – processus extensorius; pi – processus intermetacarpalis; pp – processus pisiformis; tc1 – trochlea carpalis без выраженной вырезки и без сдвинутой дистально каудальной части; tc2 – trochlea carpalis с вырезкой; каудальная часть сдвинута дистально. Длина масштабной линейки 1 см.

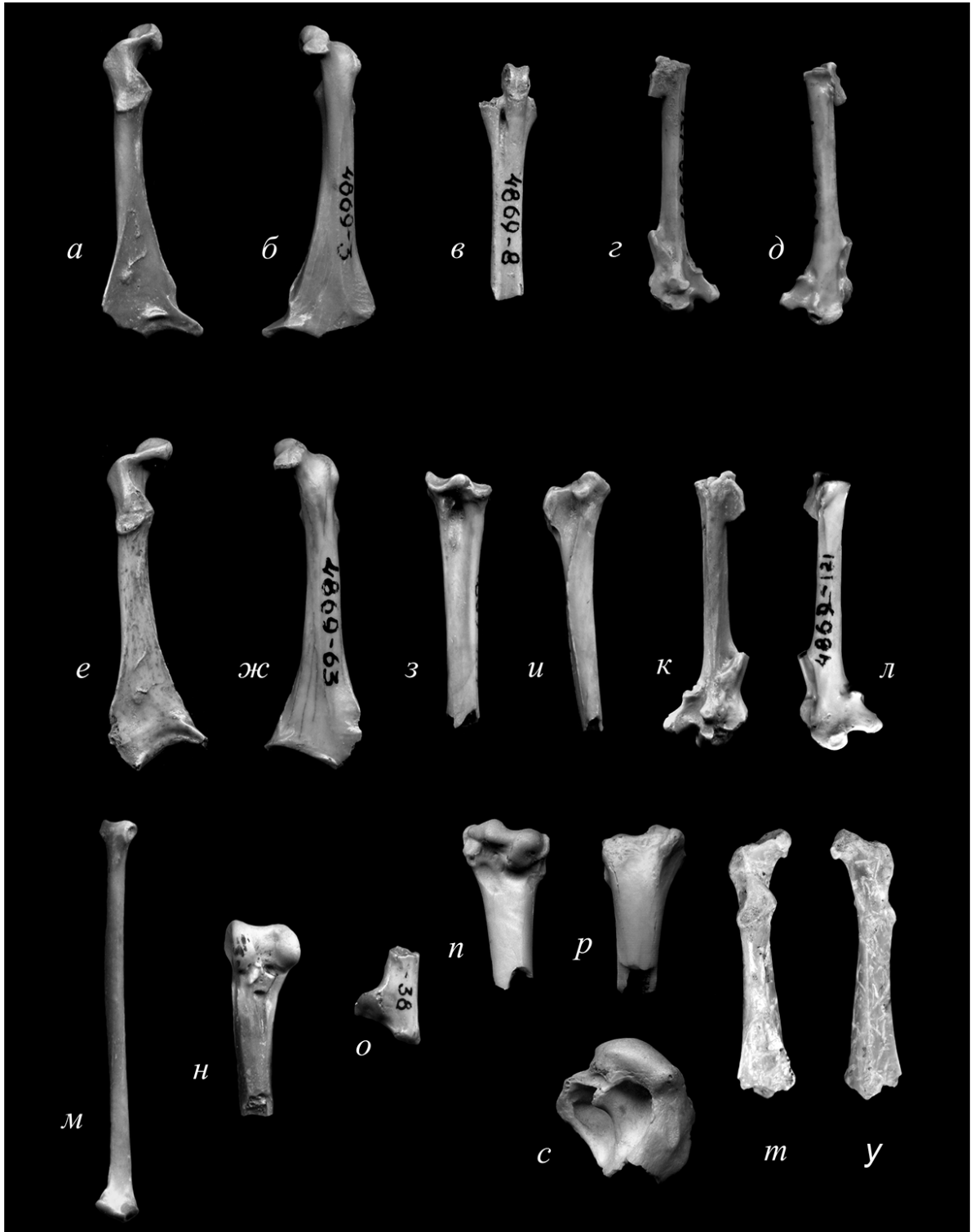


Рис. 5-16. Мелкие фазановые среднего миоцена Монголии и Прибайкалья: *а-д* – *Tologuica aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009: *а, б* – голотип ПИН, № 4869/3, левый коракоид: *а* – с дорсальной стороны, *б* – с вентральной стороны; *в* – экз. ПИН, № 4869/8, дистальная часть левого тарсометатарсуса с дорсальной стороны; *г, д* – экз. ПИН, № 4869/131, правый карпометакарпус: *г* – с вентральной стороны, *д* – с дорсальной стороны (X 2); *е-л* – *Tologuica karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009: *е, ж* – голотип ПИН, № 4869/63, левый коракоид: *е* – с дорсальной стороны, *ж* – с вентральной стороны; *з, и* – экз. ПИН, № 4869/157, проксимальная часть левого тарсометатарсуса: *з* – с дорсальной стороны, *и* – с медиальной стороны; *к, л* – экз. ПИН, № 4869/121, левый карпометакарпус: *к* – с вентральной стороны, *л* – с дорсальной стороны (X 2); *м-о* – *Tologuica* sp. (*aurorae* v. *karhui*): *м* – экз. ПИН, № 4869/175, правая лучевая кость с дорсальной стороны; *н* – экз. ПИН, № 4869/156, дистальный эпифиз левого тибиятарсуса с дорсальной стороны; *о* – экз. ПИН, № 4869/38, фрагмент правой лопатки с латеральной стороны (X 2); *п-с* – Phasianidae gen. et sp. indet.: *п, р* – экз. ПИН, № 4869/180, дистальный эпифиз правой плечевой кости: *п* – с краниальной стороны, *р* – с каудальной стороны; *с* – экз. ПИН, № 4869/182, проксимальный эпифиз правой плечевой кости с каудальной стороны; *т, у* – *Tologuica vetusta* sp. nov., голотип ПИН, № 2614/278, краниальная половина левого коракоида; местонахождения Тагай; Прибайкалье; тагайская свита, средний миоцен (X 2).

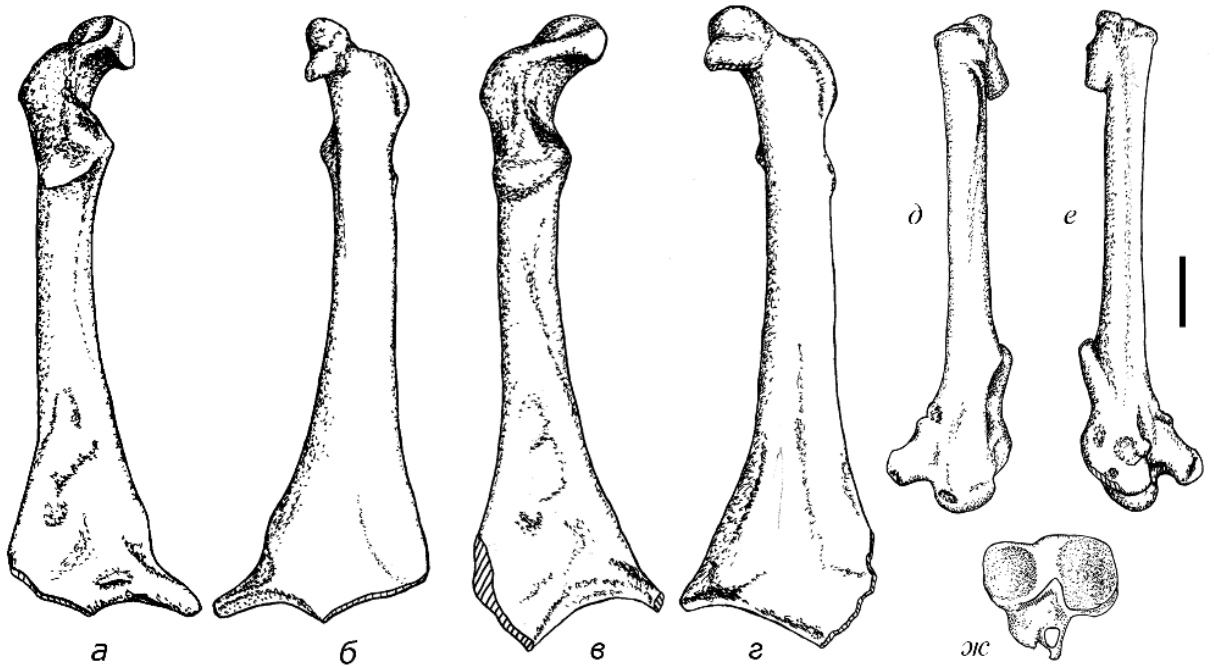


Рис. 5-17. Элементы посткраниального скелета представителей рода *Tologuica*: *a, б, д, е* – *T. aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009: *a, б* – голотип ПИН, № 4869/3, левый коракоид: *a* – с дорсальной стороны; *б* – с вентральной стороны; *д, е* – экз. ПИН, № 4869/131, правый карпометакарпус: *д* – с дорсальной стороны; *е* – с вентральной стороны; *в, з, ж* – *Tologuica karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009: *в, з* – голотип ПИН, № 4869/63, левый коракоид: *в* – с дорсальной стороны; *з* – с вентральной стороны; *ж* – экз. ПИН, № 4869/157, проксимальная часть левого тарсометатарсуса с проксимальной стороны. Масштаб 3.3 мм.

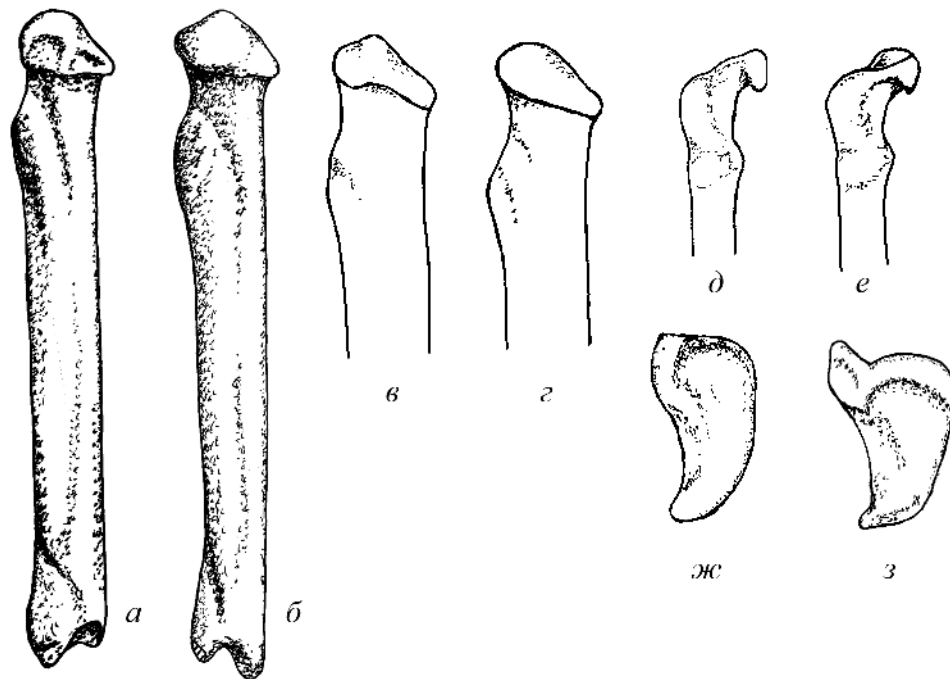


Рис. 5-18. Коракоиды представителей рода *Tologuica* в сравнении с коракоидами других неогеновых родов фазановых: *a, е, з* – *T. aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009, голотип ПИН, № 4869/3; *б* – *T. karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009, голотип ПИН, № 4869/63; *в, ж* – *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret (слепок, отображен зеркально); *з* – *Plioperdix pontica* Tugarinov, экз. ПИН, № 2975/120; *д* – *Palaeortyx gallica* Milne-Edwards (по: Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). *a–з* – с медиальной стороны; *д, е* – с дорсальной стороны; *ж, з* – с краниальной стороны, вид сверху на *imp. lig. acrosoracohumeralis*. Вне масштаба.

Род *Tologuica* Zelenkov et Kurochkin, 2009

Tologuica: Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 87; 2015, с. 181.

Т и п о в о й в и д – *Tologuica aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. Дорсальный и вентральный края *facies articularis humeralis* коракоида идут параллельно, а дорсокраниальный угол *facies* заострен; краниальная поверхность *impressio lig. acrocoracohumeralis* явственно выемчатая, при виде с дорсальной стороны ее вентральное расширение заметно выступает краниально; *facies articularis clavicularis* сильно расширен в дорсальной части и резко сужен в вентральной; пневматическое отверстие отсутствует; некрупный явно выраженный бугорок расположен на дорсальной поверхности кости, ближе к латеральному краю стернального расширения; *angulus medialis* острый и довольно тонкий.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, *T. karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009; средний миоцен Монголии; *T. vetusta* sp. nov., ранний миоцен Прибайкалья.

С р а в н е н и е. Коракоид *Tologuica* отличается от такового *Palaeortyx* заметно выступающим краниально вентральным расширением *impressio lig. acrocoracohumeralis* (видно при виде с дорсальной стороны), сильно выставленным вентрально и медиально *impression bicipitalis*, узким и тонким *angulus medialis* и слабовогнутой дорсальной поверхностью стернального расширения. При этом *facies articularis clavicularis* имеет сходную морфологию у *P. gallica* и видом рода *Tologuica*. От *Palaeocryptonyx* отличается также заметно выступающим краниально вентральным расширением *impressio lig. acrocoracohumeralis*, расширенным дорсально *facies articularis clavicularis*, узким *angulus medialis* и наличием бугорка на дорсальной поверхности стержня. От *Bantamux* и *Plioperdix* отличается расширенной в своей вентральной части *facies articularis clavicularis* и *facies articularis clavicularis*, нависающим над *sulcus m. supracoracoidei*. От *Bantamux*, кроме того, отличается более крупными размерами и отсутствием бугорка на вентральной поверхности диафиза. *Tologuica* отличается от *Chauviréria* заметно отставленным медиально *facies articularis clavicularis* при виде с вентральной стороны (Воев, 1997). См. также: Зеленков, Курочкин, 2009а.

Tologuica отличается от *Palaeocryptonyx* также заметно выступающим краниально вентральным расширением *imp. lig. acrocoracohumeralis*, расширенным дорсально *facies articularis clavicularis*, узким *angulus medialis* и наличием бугорка на дорсальной поверхности. От *Bantamux* и *Plioperdix* отличается расширенной в своей вентральной части *fac. artic. clavicularis* и нависающим над *sulcus m. supracoracoidei* *fac. artic. clavicularis*. От *Bantamux*, кроме того, отличается более крупными размерами и отсутствием бугорка на вентральной поверхности диафиза.

От *Perdix* отличается отсутствием пневматического отверстия, заостренным краниодорсальным углом *fac. artic. humeralis*, слабо вогнутой *fac. artic. sternalis*, а также наличием бугорка на дорсальной поверхности. От *Coturnix* отличается несколько менее выпуклым краниодорсальным краем *fac. artic. humeralis*, слабовогнутой дорсальной поверхностью стернального расширения, одинаковой по своей ширине *fac. artic. sternalis* (при виде с каудальной стороны). *Tologuica* отличается от *Ammoperdix* широким *fac. artic. clavicularis*, широким в своей середине *fac. artic. humeralis*, более широким *facies articularis clavicularis*.

От *Paraortyx* отличается заостренным краниодорсальным углом *fac. artic. humeralis* и плоской *fac. articularis scapularis* (у *Paraortyx* и *Ludiortyx* эта *facies* глубоковыемчатая, чашевидная). Другие роды фазановых птиц еще сильнее отличаются от *Tologuica* по строению коракоида. В частности, все крупные фазановые имеют незаостренный краниодорсальный угол *fac. artic. humeralis*, для ряда родов характерно пневматическое отверстие.

З а м е ч а н и я. *Tologuica* – мелкие фазановые птицы, морфологически сходные с современными перепелами *Coturnix*, но отличающиеся аутапоморфным строением акрокоракоидной части коракоида, строение которой особенно диагностично у фазановых и, в частности, у представителей трибы *Coturnicini* (Zelenkov, Panteleyev, 2015). По размерам оба вида рода *Tologuica* из Шарги сходны с европейскими *Palaeortyx gallica*. Проведенный нами предварительный филогенетический анализ указал на возможную близость *Tologuica* и *Coturnix* (Зеленков, 2009), однако в этой работе учитывалось ограниченное число таксонов и признаков. Проведенный в этой работе анализ показал несколько базальное положение *Tologuica* в составе *Coturnicini* относительно *Plioperdix* и *Coturnix* s.l. (глава 4).

Взаимоотношения *Tologuica* с другими представителями трибы остаются не вполне ясными. Необычное строение коракоида позволяет считать этот род отдельной филогенетической линией, при этом сочетание черт *Coturnix* (редуцированное расширение плечевой части стержня в медиальном направлении) и *Alectoris* (сильно выдающийся *impressio bicipitalis*) подтверждает его базальное положение в трибе. Согласно молекулярным данным (Wang et al., 2017), дивергенция современных родов в трибе могла иметь место в конце олигоцена – начале миоцена, что в целом соответствует появлению *Tologuica* в палеонтологической летописи в раннем миоцене.

Из местонахождения Шарга известны фрагмент грудины, лопатка, несколько фрагментов лучевых костей, несколько карпометакарпусов, тарсометатарсусов, дистальный эпифиз тибiotарсуса, которые отнесены к роду *Tologuica* на основании размеров и общего сходства с современным *Coturnix* и ископаемыми *Palaeortyx*.

Фрагмент лопатки *Tologuica* морфологически сходен с *Coturnix* формой *fac. artic. humeralis*. Гёхлих и Морер-Шавире (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) отмечали, что лопатка *Palaeortyx* отличается от *Coturnix* косой ориентацией акромиона. У лопатки *Tologuica* из Шарги краниальная часть акромиона обломана, и судить об ее ориентации трудно.

Для карпометакарпуса *Tologuica* характерен маленький и сдвинутый проксимально *processus intermetacarpalis*, а также параллельный длинной оси кости каудальный край дистального симфиза – признаки, характеризующие современных перепелов (Зеленков, Горобец, 2020). Плохая сохранность карпометакарпусов не позволяет подтвердить наличие характерного для этой клады округлого вентрального полублока *trochlea carpalis*. Карпометакарпус *Tologuica* надежно отличается от карпометакарпусов всех прочих мелких фазановых кроме *Coturnix* крайне слабо развитым и, кроме того, сильно сдвинутым проксимально *pr. intermetacarpalis* (у нового рода практически отсутствует щель между проксимальным краем отростка и малой метакарпалией). *Tologuica* отличается от *Plioperdix* и *Chauviréria*, помимо более крупных размеров, также отсутствием ямки на каудальной поверхности дистальной части *metacarpalia minor*. Кроме того, для *Tologuica* характерен довольно высокий и слабо наклоненный *pr. extensorius*.

Тарсометатарсус *Tologuica* тонкий, желоб сухожилия *m. fl. hallucis longus* короче *cr. lateralis hypotarsi* (*cr. externa hypotarsi*); *cr. lateralis hypotarsi* несколько длиннее *cr. medialis hypotarsi*; желоб гипотарзуса не имеет четкого деления на два параллельных желоба; дорсальнее медиального края желоба гипотарзуса расположен канал для сухожилия *m. fl. digitorum longus*. Сходство с современным *Coturnix* проявляется в слабо выступающей дорсально *incisura intercotylaris*, отсутствии вырезки на дорсальном крае проксимального эпифиза между *incisura intercotylaris* и *cotylo medialis* при виде с проксимальной стороны, наличии ясно выраженной *fossa parahypotarsalis medialis*, отсутствии *cr. medialis plantaris*. У *Perdix*, *Alectoris* и *Francolinus* *incisura intercotylaris* сильно выступает дорсально, в дорсальном крае проксимального эпифиза имеется вырезка между *incisura intercotylaris* и *cotylo medialis*, *fossa parahypotarsalis medialis* выражена слабо, *cr. medialis plantaris* хорошо развит. У *Ammoperdix* не выступает *emin. intercotylaris*, но при этом *cotylo medialis* сдвинут заметно дорсальнее, чем у *Coturnix* и *Tologuica*.

Тарсометатарсус *Tologuica* отличается от современного *Coturnix* немного более крупными размерами, более глубокой *fossa infracondylaris dorsalis*, более ярко выраженной *fossa parahypotarsalis medialis* с сильно нависающим дорсальным краем, выходом канала для *m. fl. digitorum longus* посередине гипотарзуса. Последнее также характерно и для *Plioperdix*. У *Palaeortyx* канал гипотарсуса выходит на его медиальной стороне, как у *Coturnix*. Кроме того, у *Tologuica*, в отличие от *Palaeortyx*, желоб гипотарсуса практически не разделен на

два. *Tologuica* отличается от *Plioperdix* и *Palaeocryptonyx* глубокими (как у *Palaeortyx*) fossae parahypotarsalis medialis et lateralis.

Для тарсометатарсуса *Tologuica* характерен дорсоплантарно высокий гипотарсус с плантарно расположенными незамкнутыми бороздами сухожилий fp2 fpp2, как у Coturnicini (Зеленков, 2019а). Отмеченная «высота» гипотарсуса у представителей филогенетической линии перепелов обеспечивается развитием костного утолщения латероплантарнее канала fdl, в то время как у примитивных фазановых эта область редуцирована. Общая стройность пропорций тарсометатарсуса и очертания гипотарсуса сближают *Tologuica* с более крупным *Palaeoperdix longipes* из Сансана. В то же время синонимизация родов *Tologuica* и *Palaeoperdix* представляется необоснованной, поскольку среди имеющихся репрезентативных материалов по птицам из Сансана отсутствуют коракоиды и с характерной морфологией *Tologuica*.

***Tologuica vetusta* Zelenkov, sp. nov.**

Рис. 5-16

Название вида – от *vetustus*, лат., древняя, старая.

Голотип – ПИН, № 2614/278, краниальная половина левого коракоида; местонахождения Тагай; Восточная Сибирь, Прибайкалье, о-в Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена.

Описание. *Impressio lig. acrosoracohumeralis* несильно расширяется в своей медиальной части, и его вершина не загибается медиально, ориентировано более краниально, чем дорсально; *impressio bicipitalis* несильно выставлено медиально и умеренно выдается вентрально, вырезка между этим отпечатком и гленоидной губой неглубокая; *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое.

Сравнение. По размеру соответствует *T. aurorae* и несколько мельче *T. karhui*. При этом отличается от *T. aurorae* слабо выставленным вентрально и несколько менее выдвинутым медиально *impressio bicipitalis*, слабо расширенным медиально и незагнутым *impressio lig. acrosoracohumeralis*, а также краниокаудально узким *facies articularis clavicularis*. По всем этим признакам новый вид заметно более сходен с *T. karhui*, но все же характеризуется еще более узким *facies articularis clavicularis* и менее выдающимся вентрально *impressio bicipitalis*. От обоих среднемиоценовых видов также отличается тем, что *impressio lig. acrosoracohumeralis* ориентировано более краниально, чем дорсально, в результате чего краниальная вершина акрокоракоида несильно выпуклая при виде с дорсальной стороны.

Замечания. Данный вид отнесен к роду *Tologuica*, поскольку имеет характерные для ранее описанных представителей очертания стержня (неясно отклоняется медиально и дорсально) и крупное и выдающееся вентрально и медиально *impressio bicipitalis*. Крупные

размеры этого отпечатка позволяют отличать новый вид от представителей рода *Palaeortyx* (включая присутствующий в Тагайском местонахождении вид *P. brevipes*). От *Palaeocryptnyx* и *Rollulinae* отличается медиальным сдвигом *impressio bicipitalis* относительно продольной оси стержня (провинутый признак). Общими очертаниями *facies articularis humeralis+cotyla scapularis* новый вид также схож с *Tologuica* (в большей степени – с *T. karhui*). Характерное для среднемиоценовых видов сильное выступание *impressio bicipitalis* вентрально и медиально (в случае *T. aurorae*) у *T. vetusta* выражено весьма умеренно, что соответствует древнему геологическому возрасту нового вида и в целом более плезиоморфному состоянию у *Phasianidae*.

М а т е р и а л. Голотип.

***Tologuica aurorae* Zelenkov et Kurochkin, 2009**

Рис. 5-16 – 5-18

Tologuica aurorae: Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 88, рис. 1 а, б, д, е, 2 а, е, з, табл. XIV, фиг. 1-3; 2015, с. 181, рис. 62; табл. XVIII, фиг. 1–5.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/3, практически целый левый коракоид; местонахождение Шарга, средний миоцен.

О п и с а н и е. Дорсальная часть *facies articularis clavicularis* сильно расширена по сравнению с его вентральным концом; краниальная часть *impressio lig. acrocoracohumeralis* заметно завернута вентрально; *facies articularis sternalis* широкая в дорсовентральной проекции, ее профиль при виде с каудальной стороны спрямленный; общие очертания коракоида утоньшенные и стройные.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид: общая длина (восстановленная) ~ 29 (голотип), минимальная ширина диафиза – 2.8 (голотип), ширина *facies articularis humeralis* – 2.6 (голотип), длина дорсального эпифиза – 8.7 (голотип).

С р а в н е н и е. Коракоид несколько более стройный, чем у *T. karhui*, и отличается сильно расширенной дорсальной частью *facies articularis clavicularis*, заметно завернутой вентрально краниальной частью *impressio lig. acrocoracohumeralis*, широкой *facies articularis sternalis* со спрямленным каудальным профилем (см. также: Зеленков, Курочкин, 2009а). От *T. vetusta* отличается сильно выставленным вентрально и медиально *impressio bicipitalis*, краниокаудально высоким *facies articularis clavicularis*, расширенным и загнутым медиально *impressio lig. acrocoracohumeralis*, ориентированным более дорсально чем краниально.

З а м е ч а н и я. По абсолютным размерам и пропорциям коракоид схожен с таковым европейского раннемиоценового *Palaeortyx gallica*, но отличается рядом морфологических деталей (см. выше).

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, №№ 4869/128, /129, фрагменты левых коракоидов; экз. ПИН, № 4869/16, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 4869/131,

правый карпометакарпус; экз. ПИН, № 4869/8, дистальная часть левого тарсометатарсуса – все из типового местонахождения.

***Tologuica karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009**

Рис. 5-16, 5-17, 5-18

Tologuica karhui: Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 89, рис. 1 в, г, ж, 2 б, табл. XIV, фиг. 4-6; 2015, с. 182, рис. 63; табл. XVIII, фиг. 6–11.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/63, целый левый коракоид; местонахождение Шарга, средний миоцен.

О п и с а н и е. Дорсальная часть *facies articularis clavicularis* не сильно расширена по сравнению с его вентральным концом; краниальная часть *impressio lig. acrosoracohumeralis* немного завернута дорсально; *facies articularis sternalis* узкий в дорсовентральной проекции, его профиль при виде с каудальной стороны закругленный; общие очертания коракоида массивные.

Р а з м е р ы в мм: Коракоид: общая длина (восстановленная) ~ 30 (голотип), минимальная ширина диафиза – 3.2 (голотип), длина дорсального эпифиза (от вентрального края *cotylo scapularis*) – 9.4 (голотип), ширина *facies articularis humeralis* – 2.5 (голотип). Размеры дополнительных материалов: см. Зеленков, Курочкин, 2009а.

С р а в н е н и е. Стержень и *processus acrosoracoideus* несколько более массивные, чем у *T. aurorae*, от которого также отличается слабо расширенной дорсальной частью *facies articularis clavicularis*, по сравнению с его вентральным концом, немного завернутой дорсально краниальной частью *impressio lig. acrosoracohumeralis*, узкой *facies articularis sternalis* с закругленным каудальным профилем. От *T. vetusta* отличается более крупными размерами и несколько сильнее выставленным вентрально и медиально *impressio bicipitalis*, а также краниокаудально более высоким *facies articularis clavicularis*; *impressio lig. acrosoracohumeralis* ориентировано несколько более дорсально по сравнению с состоянием у *T. vetusta*.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 4869/65, фрагмент правого коракоида; экз. ПИН №№ 4869/32, /89, фрагменты левых коракоидов; экз. ПИН, № 4869/121, левый карпометакарпус; экз. ПИН, № 4869/157, проксимальная часть левого тарсометатарсуса; экз. ПИН, № 4869/74, дистальная часть левого тарсометатарсуса – все из типового местонахождения.

***Tologuica* sp. (*T. aurorae/karhui*)**

Рис. 5-16

Tologuica sp.: Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 91, табл. XIV, фиг. 7-9; 2015, с. 182, табл. XVIII, фиг. 12–14.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4869/177, ростральный фрагмент грудины; экз. ПИН, № 4869/38, фрагмент правой лопатки, экз. ПИН, № 4869/175, целая правая лучевая кость; экз. ПИН, № 4869/162, проксимальная часть правой лучевой кости; экз. ПИН №№ 4869/59, /114, дистальные части левых лучевых костей; экз. ПИН, № 4869/156, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса - местонахождение Шарга; средний миоцен.

Р а з м е р ы в мм. Лопатка: высота краниального эпифиза – 6.1. Лучевая кость: общая длина – 35.4 (экз. ПИН, № 4869/175); максимальная ширина дистального эпифиза – 3.7 (экз. ПИН, № 4869/175). Тибиятарсус: ширина дистального эпифиза – 5.5; высота через *incisura intercondylaris* – 4.0; высота дистального эпифиза – 6.3.

З а м е ч а н и я. Указанные остатки пропорционально близки *Tologuica aurorae* и *T. karhui*. Сходство с современным *Coturnix* и ископаемым *Palaeortyx* позволяет отнести их к роду *Tologuica*, однако до получения дополнительных материалов по этим элементам скелета невозможно определить, какому из двух видов они принадлежали (Зеленков, Курочкин, 2009а).

Phasianidae gen. indet. (?*Tologuica* sp. nov.)

Рис. 5-16

Phasianidae gen. indet.: Зеленков, Курочкин, 2009а, с. 91, табл. XIV, фиг. 10–12.

Phasianidae gen. indet. 4: Табл. XVIII, фиг. 15–18.

М а т е р и а л. Экз. правых плечевых костей, ПИН: №№ 4869/180, 184, дистальные эпифизы; экз. ПИН, № 4869/182, проксимальный эпифиз; экз. ПИН, № 4869/ 183, диафиз; экз. ПИН, №№ 4 869/178, 179, правые коракоиды, местонахождение Шарга, Шаргаин-Гоби, Гоби Алтайский аймак, Монголия; свита ошин, средний миоцен.

З а м е ч а н и я. Фрагменты плечевых костей морфологически отчасти сходны с таковыми *Palaeortyx*, отличаясь в дистальном эпифизе формой *epicondylus ventralis* при виде с вентральной стороны: его вентральная плоскость шире, а часть, располагающаяся дистальнее *tub. supracondylare ventrale*, заметно короче, чем у *Palaeortyx*; кроме того, сам дистальный эпифиз сужен по сравнению с таковым *Palaeortyx* (прогрессивный признак для фазановых). В проксимальном эпифизе отличия от *Palaeortyx* выражаются в широкой *fossa tricipitalis ventralis* и более узкой *fossa tricipitalis dorsalis*. У всех проиллюстрированных и изученных экз. *Palaeortyx* дорсальная яма заметно шире, чем вентральная, и ее дорсальный край приближен к *impressio m. supracoracoidei*. По характеру развития фосс форма из Шарги отличается также и от *Palaeocryptonyx*. Плохая сохранность единственной известной плечевой кости *Plioperdix* не позволяет сравнить по этому признаку эти два рода, однако не исключено, что у *Plioperdix* также была узкая *fossa tricipitalis dorsalis*, как у экз. из Шарги. От *Palaeocryptonyx* описываемые плечевые кости отличаются также заостренным дистально *cond. ventralis*, который у *Palaeocryptonyx* имеет сильно уплощенную дистальную

поверхность. От *Plioperdix* отличается укороченным в проксимодистальном направлении cond. dorsalis и глубокой и узкой fossa olecrani (по этим признакам сходны с таковыми *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx*).

Коракоиды (экз. ПИН, №№ 4869/178, 179) в целом сходны с коракоидами *Tologuica* из того же местонахождения, но несколько крупнее. У данных коракоидов не сохранился рг. acrocoracoideus, специфичным образом устроенный у *Tologuica* и, в целом, диагностичный для фазановых птиц. У описываемых коракоидов ясно выражен желоб для сухожилия дорсальнее angulus medialis (как у *T. aurorae*).

Данная форма несколько крупнее *Tologuica aurorae* и *T. karhui* и по размеру соответствует европейским *Palaeortyx prisca*, но плохая сохранность остатков не позволяет уверенно установить ее родовую принадлежность. Отличия от *Palaeortyx*, *Palaeocryptonyx* и *Plioperdix* позволяют предполагать ее возможную близость *Tologuica*. В то же время относить этот вид к *Tologuica* было бы преждевременно, поскольку данное таксономическое решение может привести к неверному толкованию строения плечевой кости, имеющей важное значение для систематики фазановых. Находка более мелких плечевых костей, соответствующих по размерам европейским *P. gallica*, но с морфологией, характеризующей данный таксон, подтвердило бы отнесение этой несколько более крупной шаргинской формы к *Tologuica*.

Род *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869

Palaeoperdix: Milne-Edwards, 1869, vol. 2, p. 245; Lydekker, 1891, p. 139; Lambrecht, 1933, S. 432; Brodkorb, 1964, p. 313.

Palaeocryptonyx (partim): Jánossy, 1991, p. 14.

Palaeortyx (partim): Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005, p. 1333.

Plioperdix (partim): Zelenkov, Panteleyev, 2015, p. 517; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 184; Зеленков, 2016б, с. 89.

Т и п о в о й в и д – *Palaeoperdix longipes* Milne-Edwards, 1869; средний миоцен Франции.

Д и а г н о з. В коракоиде impressio bicipitalis выдается заметно медиальнее вершины processus acrocoracoideus, в вентрокаудальном крае processus acrocoracoideus развита хорошо выраженная вырезка; angulus medialis заостренный. Плечевая кость слабоизогнутая, с тонким стержнем и узким (незначительно шире стержня) дистальным эпифизом; processus flexorius заметно выдается каудально относительно дорсовентральной оси дистального эпифиза; дорсальный край epicondylus dorsalis без заметной вырезки при виде с краниальной стороны. Карпометакарпус не удлинен, проксимокаудальный край вентральной части trochlea carpalis с несильно выраженной вырезкой; processus extensorius не крупный и смещен проксимально, будучи приближен к месту отхождения metacarpalia minor; metacarpalia minor слабоизогнута, ее средняя часть субпараллельна длинной оси кости; каудальный край дистального симфиза

умеренно косо ориентирован относительно длинной оси кости. Тарсометатарсус грацильных очертаний, с тонким и несколько удлиненным стержнем, практически не расширяющимся проксимально и дистально; проксимальный эпифиз незначительно шире стержня; гипотарсус медиолатерально узкий, сдвинутый преимущественно латерально и дорсоплантарно высокий (его высота сопоставима с высотой *cotyla medialis*); желоба для сухожилий *m. flexor perforatus digiti II* et *m. flexor perforans et perforatus digiti II* располагаются всецело плантарнее канала для сухожилия *m. flexor digitorum longus*; дорсальный край *cotyla lateralis* располагается заметно плантарнее, чем дорсальный край *cotyla medialis* (не достигает уровня *eminentia intercotylaris*); *trochleae metatarsorum* медиолатерально узкие и довольно сильно сдвинуты (не расставлены); *trochlea metatarsi II* сдвинут плантарно.

С о с т а в. Типовой вид, а также *P. grivensis* (Ennouchi, 1930) из среднего миоцена Франции; *P. hungaricus* (Jánossy, 1991) из позднего миоцена Венгрии и, предварительно, *P. miocenica* (Villalta, 1963) из позднего миоцена Испании.

С р а в н е н и е. Коракоид отличается от таковых *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx* наличием явной вырезки в медиокаудальном крае акрокоракоидного отростка при виде с вентральной стороны (как у *Coturnix*). От *Palaeocryptonyx* – так же тем, что *impressio bicipitalis* выдается медиальнее вершины акрокоракоидного отростка и прямой (невогнутой) каудальной поверхностью *facies articularis clavicularis*. От *Plioperdix* отличается тем, что при виде с вентральной стороны *impressio bicipitalis* располагается в одной плоскости с вентральной поверхностью акрокоракоида (у *Plioperdix* акрокоракоид развернут вентрально и *impressio bicipitalis* ориентировано косо).

Плечевая кость отличается от таковых *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx* в значительной степени выпрямленным и тонким стержнем, а также выступающим дорсально дистальным углом *crista deltopectoralis*. От *Palaeortyx* также отличается узким дистальным эпифизом (значительно расширен относительно стержня у *Palaeortyx*). От *Plioperdix* отличается отсутствием явно выраженной вырезки в дорсальном контуре *epicondylus dorsalis* при виде с краниальной стороны.

Карпометакарпус отличается от такового *Plioperdix* общей укороченностью (как у *Coturnix*) и наличием несильно выраженной вырезки в проксимокаудальном крае вентральной части *trochlea carpalis*. Малая метакарпалия практически не выступает дистально (как у *Coturnix*). От *Chauviréria* карпометакарпус отличается отсутствием двух явных ямок в проксимальной и дистальной частях малой метакарпалии, а также более мелким *processus extensorius*. Дистальный симфиз менее робустный, чем у *Chauviréria*. От современных *Coturnix* s.l. отличается лучше развитой вырезкой в проксимокаудальном крае вентральной части *trochlea carpalis* и наклоненно ориентированным дистокаудальным краем дистального симфиза (этот край заметно более параллелен длинной оси стержня у *Coturnix*

s.l.). От ископаемых *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx* карпометакарпус отличается слабоизогнутой малой метакарпалией и мелким и проксимально смещенным *processus intermetacarpalis*.

Тарсометатарсус отличается от такового мелких фазановых *Palaeortyx*, *Palaeocryptonyx*, *Plioperdix* и *Coturnix* s.l. тем, что при виде с проксимальной стороны гипотарсус медиолатерально узкий и дорсоплантарно высокий с хорошо выраженным «блоком» (латеральной частью). От *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx* также отличается общей стройностью, а от *Palaeortyx* – еще и общими удлиненными пропорциями и сдвинутым плантарно *trochlea metatarsi* II. От *Coturnix* s.l., *Chauviréria* и *Plioperdix* отличается тем, что дорсальный край *cotyla lateralis* располагается заметно плантарнее, чем дорсальный край *cotyla medialis* (не достигает уровня *eminentia intercotylaris*). В дистальном эпифизе тарсометатарсуса *Palaeoperdix* (на примере *P. hungarica*) отличается от *Plioperdix*, главным образом, морфологией *trochlea metatarsi* IV: у *Palaeoperdix* этот блок более дорсально сдвинут, и его дорсальный край формирует хорошо-выраженную ступеньку; медиальный полублок *trochlea metatarsi* IV шире, чем латеральный (по этим чертам *Palaeoperdix* сближается с *Chauviréria minor*). Дистальный эпифиз тарсометатарсуса отличается от такового *Chauviréria* менее сдвинутой вентрально *trochlea metatarsi* II и более дорсально расположенным вентромедиальным углом *trochlea metatarsi* IV – у *Palaeoperdix* этот угол расположен примерно на одном уровне с прилегающим вентролатеральным углом *trochlea metatarsi* III, в то время как у *Chauviréria minor* первый угол несколько сдвинут дорсально по отношению ко второму. Кроме того, *incisura intertrochlearis lateralis* заметно шире у *Palaeoperdix*, чем у *Plioperdix* и *Chauviréria minor* – т.е. *trochlea metatarsi* IV отставлен более заметно латерально (таким образом, дистальный эпифиз в целом более широкий у *Palaeoperdix*).

З а м е ч а н и я. Род *Palaeoperdix* был установлен Мильн-Эдвардсом для некрупной (немного крупнее серой куропатки) *P. longipes* из среднего миоцена местонахождения Сансан во Франции. Первоначально в род *Palaeoperdix* им были включены еще два более мелких вида из того же местонахождения – *Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, 1869 и *Palaeoperdix sansaniensis* Milne-Edwards, 1869. Данный состав рода был принят в каталогах Лидеккера и Ламбрехта (Lydekker, 1891; Lambrecht, 1933). Позднее Бродкорб (Brodkorb, 1964) включил в род *Palaeoperdix* еще один вид – *Palaeortyx edwardsi* Depéret, 1887 из среднего миоцена местонахождения Ла-Грив Сан-Альбан, который затем был перемещен в *Palaeocryptonyx* (Ballmann, 1969a). В этой же работе Бальман (Ballmann, 1969a) высказал мнение, что *P. longipes*, типовой вид рода *Palaeoperdix*, может быть младшим синонимом *Palaeortyx phasianoides* Milne-Edwards Milne-Edwards, 1869, но воздержался от формальной синонимизации. Последующая ревизия рода была предпринята Шеневалем (Cheneval, 2000), который переместил мелкие виды *P. prisca* и *P. sansanienis* в род *Palaeortyx*

(посчитав их при этом синонимами), зато включил в род *Palaeoperdix* заметно более крупный вид *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869, также известный из Сансана. Таким образом, по мнению Шеневаля, род *Palaeoperdix* включал два вида, *P. longipes* и *P. medius*, при этом прямое сравнение двух форм не было возможным, поскольку они были известны по различным частям тарсометатарсуса. Недавно нами была отмечена необычная морфология *P. medius*, ставящая под сомнение отнесение этого таксона к семейству Phasianidae в целом и указывающая на возможное сближение к Numididae (Zelenkov, 2017).

Все последующие авторы не подтверждали таксономическую самостоятельность рода *Palaeoperdix*. Милковский первоначально (Mlíkovský, 2000) переместил типовой вид этого рода *P. longipes* в род *Palaeortyx*, а позднее (Mlíkovský, 2002) – в современный род *Coturnix*. Гёлих и Морер-Шавире (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) согласились с мнением Балльмана (Ballmann, 1969a) и приняли *P. longipes* в качестве младшего синонима *Palaeortyx phasianoides*, формально сведя *Palaeoperdix* в младшие синонимы *Palaeortyx*.

Несколько находок за пределами Франции в разное время были отнесены к *Palaeoperdix*. Часть этих сообщений относится к виду *P. prisca*, который в настоящее время рассматривается в составе *Palaeortyx*. Швец (Švec, 1980) описал кораконд из нижнего миоцена Чехии как *Palaeoperdix prisca*, отметив его отличия от такового *Palaeortyx gallica* (типовой вид рода *Palaeortyx*) и *P. phasianoides*. Фрагментарный тарсометатарсус из позднего миоцена Казахстана был описан как *Palaeoperdix* sp. Курочкиным (1985) и затем помещен в *P. longipes* (Cheneval, 2000). Позднее эта находка определялась как Phasianidae indet. (Зеленков, Курочкин, 2009б) или (несомненно, ошибочно) как *Miogallus medius* (Зеленков, Курочкин, 2015). Мликовский (Mlíkovský, 2000b) также описал к *P. longipes* фрагмент стержня плечевой кости из нижнего миоцена Чехии. Санчес-Марко (Sanchez Marco, 2006) принял трактовку Шеневаля (Cheneval, 2000), описав *Phasianus medius* из миоцена Испании в составе рода *Palaeoperdix*.

Непосредственное изучение типового экземпляра *P. longipes* в коллекции Парижского музея естественной истории показало, что в действительности этот вид не может считаться младшим синонимом *Palaeortyx phasianoides* и в целом не может относиться к роду *Palaeortyx*. Для голотипа *P. longipes* (проксимальный фрагмент тарсометатарсуса) характерны удлиненные пропорции и отсутствие явно выраженного проксимального расширения при переходе со стержня на проксимальный эпифиз. У видов рода *Palaeortyx* (и в частности *P. phasianoides*) тарсометатарсус укорочен и явно расширяется проксимально. Таким образом, для *P. longipes* был характерен значительно более длинный тарсометатарсус, чем у видов рода *Palaeortyx* и *P. phasianoides*, в частности, что было отмечено уже при первоописании и отразилось в названии вида. Что более важно, *P. longipes* отличается от видов рода *Palaeortyx* строением гипотарсуса. *Palaeortyx* характеризуются

плезиоморфным для фазановых низким гипотарсусом (Ballmann, 1969a, b; Зеленков, 2019a), в то время как у *P. longipes* гипотарсус медиолатерально узкий и дорсоплантарно высокий. Латеро-плантарный угол гипотарсуса («блок») хорошо развит у *P. longipes*, в то время как у *Palaeortyx* он срезан, отчего гипотарсус *Palaeortyx* выглядит субтреугольным при виде с проксимальной стороны. Латерально расположенная борозда (для сухожилия fhl) не выражена у *P. longipes* в отличие от *Palaeortyx*, что отмечалось уже в первоописании рода. Вышеотмеченные различия позволяют отличать *P. longipes* от *P. gallica*, *P. prisca* и *P. phasianoides grivensis*. *Palaeortyx phasianoides* из местонахождения Штайнхайм характеризуется иным строением гипотарсуса и таким образом, по-видимому, представляет отдельный вид или даже род фазановых. Тем не менее, по общей морфологии *Palaeortyx phasianoides* из Штайнхайма все же ближе к видам *Palaeortyx*, чем к *P. longipes*. К сожалению, тарсометатарсусов из типового для *Palaeortyx phasianoides* местонахождения Сан-Жеран-ле-Пюи не известно (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005).

Таким образом, сочетание относительной удлиненности стержня тарсометатарсуса и своеобразного строения гипотарсуса, не характерного для видов рода *Palaeortyx*, подтверждают таксономическую самостоятельность *P. longipes* и неправомочность отнесения этого вида к роду *Palaeortyx*. В то же время по общим очертаниям проксимального эпифиза, пропорциям стержня (узкий вблизи проксимального эпифиза, равномерный по ширине на всем своем протяжении и относительно удлиненный) и, главное, строению гипотарсуса (высокий и узкий) *P. longipes* практически идентичен «*Plioperdix*» (первоначально *Palaeocryptonyx*) *hungarica* из позднего миоцена Венгрии. Для *P. hungaricus* известны все основные элементы посткраниального скелета (включая диагностичную для фазановых плечевую кость и карпометакarpus; Зеленков, 2016б), однозначно подтверждающие его филогенетическую близость к современным *Coturnix* – на этом основании этот венгерский таксон был предварительно помещен в род *Plioperdix* (Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016б). Отнесение к этому роду было вызвано тем, что до недавнего времени к роду *Plioperdix* относили различных мелких миоцен-плейстоценовых фазановых Евразии, проявляющих морфологическое сходство с *Coturnix*, однако недавняя ревизия показала, что в действительности род *Plioperdix* характеризовался дистинктивной морфологией, лишь отчасти сходной с таковой современных перепелов, но отчасти аутапоморфной (Зеленков, Горобец, 2020). В частности, для проксимального эпифиза тарсометатарсуса *Plioperdix* характерен относительно низкий гипотарсус и выдвинутый дорсально *cotyla lateralis* (продвинутый признак; Зеленков, Горобец, 2020) – *Palaeoperdix longipes* и *P. hungarica*, напротив, характеризуются заметно более высоким тарсометатарсусом (продвинутое состояние), но при этом дорсальный край *cotyla lateralis* у этих видов смещен плантарнее относительно дорсального края *cotyla medialis*

(плезиоморфная черта). Это подтверждает отнесение этих форм к отдельной линии Coturnicini, по-видимому, менее родственной современным *Coturnix*, чем *Plioperdix*. Несмотря на существенное сходство *Coturnix* по многим морфологическим чертам, таким как общая структура коракоида и карпометакарпуса, *Palaeoperdix* все же характеризуется рядом плезиоморфных черт, таких как не-редуцированный epicondylus ventralis плечевой кости, наличие вырезки в вентральном крае trochlea carpalis карпометакарпуса, косо ориентированный по отношению к длинной оси кости дистокаудальный край дистального симфиза карпометкарпуса – все это указывает на базальное положение *Palaeoperdix* по отношению к *Coturnix* s.l.+*Chauvireria*. В то же время структура гипотарсуса представляется аутапоморфией рода *Palaeoperdix*. Комплекс морфологических отличий *Palaeoperdix* от *Coturnix* s.l. несомненно свидетельствует о различном образе жизни этих птиц, что в целом соответствует приуроченности находок представителей рода *Palaeoperdix* к поясу миоценовых лесных биомов Западной и Центральной Европы, в то время как распространение *Coturnix* s.l. и близких форм (таких как *Plioperdix* и *Chauvireria*) связано с более открытыми местообитаниями.

Мелкая фазановая птица *Palaeocryptonyx grivensis* Enpouchi, 1930 из среднего миоцена Ла-Грива по строению плечевой кости (голотип) также сходна с *P. hungaricus* и современными *Coturnix* (стержень прямой, дистальный угол crista deltopectoralis отчетливо выступает дорсально, дистальный эпифиз узкий) и поэтому несомненно не может включаться в род *Palaeocryptonyx*. Из Ла-Грива известны тарсометатарсусы (в том числе, паралектотип *Palaeocryptonyx depereti*), имеющие такое же строение гипотарсуса и пропорции стержня, как у *P. longipes* и *P. hungarica* – они, несомненно, принадлежат *P. grivensis*.

Таким образом, *P. longipes*, *P. hungarica* и *P. grivensis* представляют собой отдельную линию Coturnicini, близкую современным *Coturnix*, к которой по правилу приоритета должно быть применимо родовое название *Palaeoperdix*. При этом *P. longipes* характеризуется отчетливо более крупными размерами по сравнению с другими видами рода, что подтверждает его таксономическую самостоятельность. и, возможно, указывает на родовую обособленность. Прояснить таксономический статус *P. longipes*, известного пока только по проксимальному тарсометатарсусу, могут дополнительные материалы. Ввиду сложной таксономии ископаемых неогеновых фазановых я пока воздерживаюсь от выделения отдельного рода для мелких видов *P. hungaricus* и *P. grivensis*. Неполная сохранность голотипа *P. longipes* также не позволяет установить, насколько, в действительности, удлинен был тарсометатарсус этого вида – представляется, что он мог быть пропорционально лишь немного длиннее, чем таковой у *P. hungarica* и *P. grivensis*. *Coturnix miocaenica* из позднего миоцена Испании, судя по описанию, сходен по строению карпометакарпуса от современных

Coturnix (Villalta, 1963) и на этом основании также предварительно помещен в этот род – другие миоценовые фазановые Европы, такие как *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx*, заметно отличаются от *Coturnix* по строению карпометакарпуса.

Значительное структурное сходство проксимального тарсометатарсуса у *P. longipes*, *P. hungarica* и *P. grivensis* позволяет рассматривать морфологию других скелетных элементов наиболее хорошо изученного вида *P. hungarica* как характеризующую всех представителей рода (по аналогии с отсутствием структурной внутривидовой изменчивости у современных представителей Phasianidae). Таким образом, приведенный здесь новый диагноз *Palaeoperdix* разработан с учетом морфологии как *P. longipes*, так и *P. hungarica*.

Отнесение к роду *Palaeoperdix* (или даже к виду *P. longipes*) фазановой птицы из позднего миоцена местонахождения Гусиный Перелет в Казахстане (Курочкин, 1985; Cheneval, 2000) ошибочно – помимо наличия шпоры, этот экз. характеризуется более медиально расположенным и заметно более низким тарсометатарсусом.

***Palaeoperdix longipes* Milne-Edwards, 1869**

Рис. 5-13, 5-14, 5-15, 5-19

Palaeoperdix longipes: Milne-Edwards, 1869, p. 245, pl. 130, fig. 28-31; Lydekker, 1891, p. 139; Paris, 1912, p. 296; Lambrecht, 1933, S. 432; Brodkob, 1933, p. 313; Cheneval, 2000, p. 347, fig. 7.

Palaeortyx longipes: Mlíkovský, 2000b, p. 92.

Coturnix longipes (partim): Mlíkovský, 2002, p. 154.

Г о л о т и п – MNHN Sa-1224, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (MN 6).

О п и с а н и е. См.: Milne-Edwards, 1869; Cheneval, 2000.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается заметно более крупными размерами и, возможно, несколько более длинным тарсометатарсусом (см. ниже).

***Palaeoperdix grivensis* (Ennouchi, 1930), comb. nov.**

Рис. 5-13, 5-14

Palaeocryptonyx grivensis: Ennouchi, 1930, p. 72, pl. 4, figs. 5-8; Brodkorb, 1964, p. 316; Bochenski, 1997, p. 309.

Alectoris prisca (partim): Mlíkovský, 2002, p. 158.

Г о л о т и п – ML Lgr-55, левая плечевая кость; местонахождение Ла-Грив-Сан-Албан, Франция; средний миоцен (MN 7+8).

О п и с а н и е. Описание плечевой кости (голотип) см.: Ennouchi, 1930.

С р а в н е н и е. От *P. longipes* отличается заметно меньшими размерами. От *P. hungaricus* отличается медиолатерально узкой fossa infracotylaris тарсометатарсуса, которая у *P. grivensis* не доходит до края стержня, а также тем, что при виде с дистальной стороны

дорсолатеральный край *trochlea metatarsi IV* не формирует отчетливую ступеньку, имеющуюся у *P. hungarica*. Кроме того, *P. grivensis* немного крупнее *P. hungaricus*.

З а м е ч а н и я. Плечевая кость *Palaeocryptonyx grivensis* по размеру соответствует таковой *Ammoperdix griseogularis*, но структурно (см. Ennouchi, 1930, p. 72, pl. 4, figs. 5-8) сходна с плечевой костью современных перепелов. Для этого экз. характерен удлиненный стержень, слабо выдающаяся вентрально *intumescencia humeri*, выступающий в своей дистальной части дорсально *crista deltopectoralis* и редуцированный *processus flexorius* (не достигающий уровня *condylus ventralis* и не выдающийся дистально).

Некрупный тарсометатарсус без номера из местонахождения Ла-Грив в коллекции MNHN в Париже по относительным размерам соответствует голотипу данного вида и по абсолютным размерам близок тарсометатарсусу современного *Ammoperdix griseogularis*. Этот экземпляр явно отличается от тарсометатарсусов *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx edwardsi* грацильностью, равномерным по ширине стержнем, общей вытянутостью и узкими проксимальным и дистальным эпифизами. Гипотарсус у этого экз. узкий и высокий, в отличие от более широких и низких гипотарсусов *Palaeortyx* и *Palaeocryptonyx edwardsi* (Ballmann, 1969a; Зеленков, 2019a). *Trochlea metatarsi II* заметно сдвинут латерально (приближен к длинной оси кости). При виде с медиальной или латеральной сторон *trochlea metatarsi III* не выдается дорсально относительно дорсальной кромки стержня, но плавно переходит в него. *Cotyla medialis* не выдается дорсально относительно *eminentia intercotylaris*, *incisura intertrochlearis lateralis* широкая. По всем этим признакам данный экз. отчетливо отличается от *P. edwardsi*, но, несомненно, сближается с *P. hungarica*. На этом основании этот экз. не может быть отнесен к *Palaeortyx grivensis* Lydekker, 1893 или *Palaeocryptonyx depereti* Ennouchi, 1930 – близким по размерам видам, также известным из Ла-Грива (см. Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Göhlich, Pavia, 2008). В то же время указанные выше черты, сближающие данный экз. с перепелами, однозначно указывают на его принадлежность к *Palaeoperdix grivensis* (Ennouchi, 1930).

Единственное существенное отличие *P. grivensis* от *P. hungarica* – неширокая *fossa infracotylaris* тарсометатарсуса, охватывающая только центральную часть стержня и не достигающая до краев тарсометатарсуса, как это имеет место у *Coturnix s.l.* Эта черта может считаться плезиоморфией данного таксона и соответствует более древнему геологическому возрасту *P. grivensis* в сравнении с *P. hungaricus*.

***Palaeoperdix miocenica* (Villalta, 1963), comb. nov.**

Coturnix (?) *miocenica*: Villalta, 1963, p. 271, pl. IV, fig. 1a, b; Bocheński, 1997, p. 311.

Coturnix gallica (partim): Mlíkovský, 2002, p. 153.

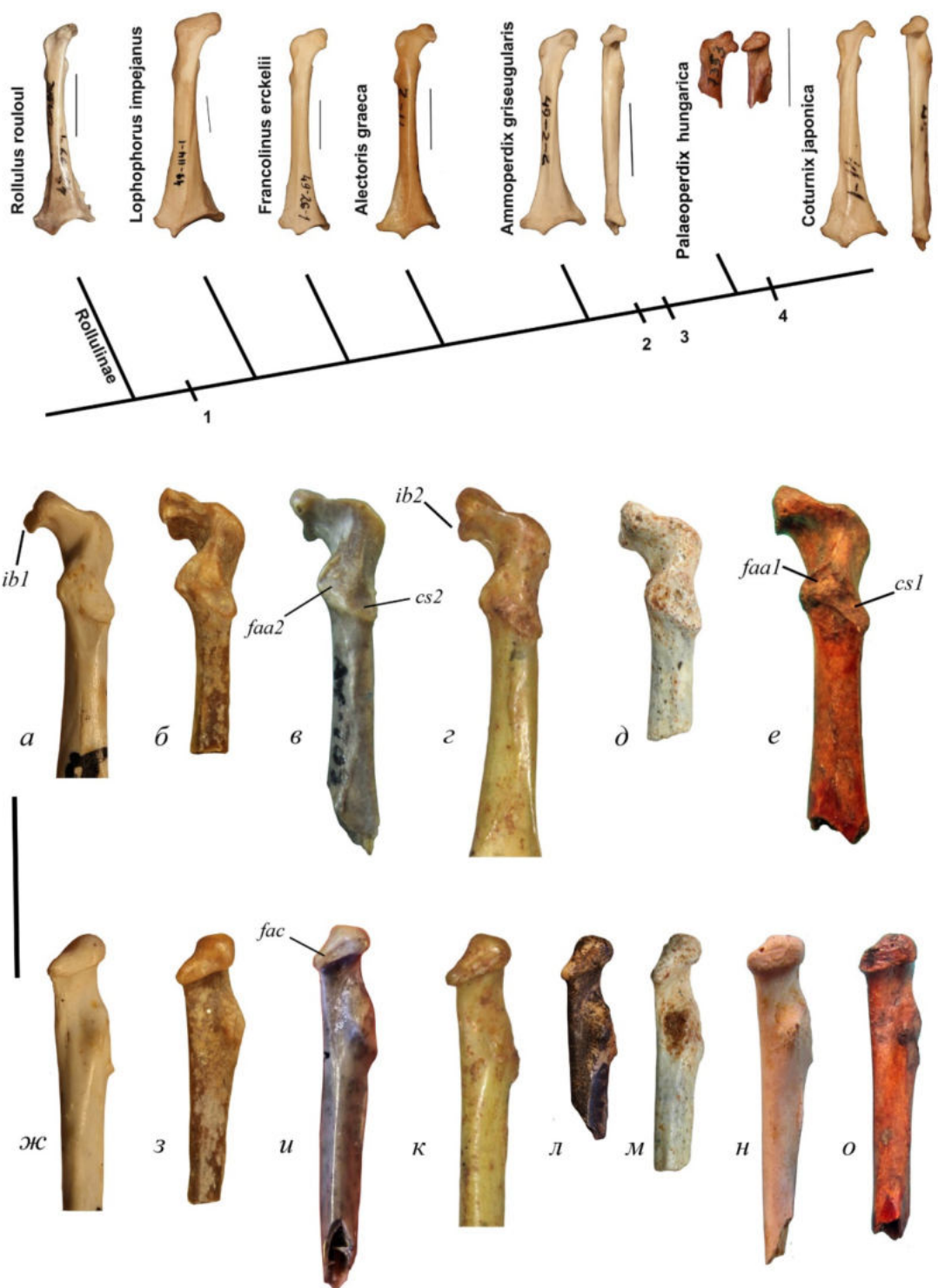


Рис. 5-19. Схема эволюции коракоедов на пути к продвинутым Coturnicini (сверху) и коракоеды избранных ископаемых Coturnicini (снизу): *a, ж* – *Palaeoperdix hungarica* (Jánossy, 1991), экз. MAFI, № V. 2015.129.1; *б, з* – *Chauvireria axaina* sp. nov., экз. NMNH-P Eg-2-03, местонахождение Егоровка 2, Одесская область, Украина; верхний миоцен; *в, и* – *Chauvirera* sp., экз. NMNHU-P Av-709; местонахождение Котловина; предположительно, нижний плейстоцен (см. текст); *г, к* – *Chauvireria balcanica* Bœv, 1997, экз. FSL 2328, местонахождение Выршец, Болгария; нижний плейстоцен; *д, м* – *Chauvireria minor* (Jánossy, 1974), экз. в коллекции Института систематики и эволюции животных (Краков), № AF 57 RK1-53; местонахождение Рембелицы Крулевски-1; Польша; верхний плиоцен; *л* – *Chauvireria* cf. *Ch. minor*; экз. ПИН, № 2975/120, местонахождение Береговая, Забайкалье; верхний плиоцен; *е, н, о* – *Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940); *е, о* – экз. NMNHU-P Av-666; местонахождение Одесские катакомбы; Украина; нижний плиоцен; *н* – экз. NMNHU-P Av-684; местонахождение Попово-1; Украина; верхний плиоцен. *a–e* – вид с дорсальной стороны; *ж–o* – вид с медиальной стороны. Обозначения: *cs1* – краниально ориентированный cotyla scapularis; *cs2* – дорсально ориентированный cotyla scapularis; *faa1* – редуцированная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки; *faa2* – обширная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки; *fac* – зауженная вентрально facies articularis clavicularis; *ib1* – выдвинутый медиально impressio bicipitalis; *ib2* – не выдвинутый медиально impressio bicipitalis. Длина масштабной линейки 1 см.

Г о л о т и п – Музей естественных наук Барселоны, коллекция Villalta, no. 4248, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение «Los Mansuetos», восточная Испания; верхний миоцен (MN 12).

О п и с а н и е. См. Villalta, 1963.

С р а в н е н и е. Отличается от *P. hungaricus* мельшими размерами *facies articularis alularis*.

З а м е ч а н и я. Виалалта (Villalta, 1963) отметил, что голотип данного вида едва отличим от карпометакарпусов современных *Coturnix*, что (вкуче с позднемиоценовым возрастом) подтверждает отнесение этого таксона к *Palaeoperdix* (другие формы *Coturnicini*, сходные с *Coturnix* по строению карпометакарпуса, неизвестны из позднего миоцена). Виалалта (Villalta, 1963) также отметил слабо развитую *facies articularis alularis* в сравнении с таковой у современных *Coturnix*. По этому признаку *P. hungarica* не отличается от *Coturnix* и, соответственно, эта особенность здесь трактуется как отличительная для *P. miocenica*.

***Palaeoperdix hungarica* (Jánossy, 1991), comb. nov.**

Рис. 5-13, 5-14, 5-15, 5-19

Palaeocryptonyx hungaricus: Jánossy, 1991; Mlíkovský, 2002a, p. 170; Kessler, 2009, p. 254, 2013, p. 179; tabl. VIII, 31A-E.

Plioperdix hungarica: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185 (partim); Zelenkov, Panteleyev, 2015, p. 517 (partim); Зеленков, 2016б, p. 89, figs. 1ж, о, х, 2о–с, 3в–д, е, к, с, т.

Г о л о т и п – MÁFI, № V18.093, полная левая плечевая кость; местонахождение Польгарди-5, Венгрия; поздний миоцен (MN 13).

О п и с а н и е. Коракоид прямой, *extremitas omalis* практически не отклоняется медиально относительно стержня; *processus acrocoracoideus* заметно выдвинут медиально относительно стержня кости и формирует в большей или меньшей степени выраженный крючок (за счет образования вырезки в каудальном крае *processus*); *impressio bicipitalis* выступает заметно медиальнее, чем краниальный угол *processus acrocoracoideus* и формирует выступающий угол при виде с краниальной стороны; *tuberculum brachiale* имеет овальную форму и лишь незначительно расширяется дорсально (дорсальная часть *tuberculum* примерно на треть шире, чем вентральная); медиальная поверхность *tuberculum brachiale* неявно выпуклая; каудальный край *tuberculum brachiale* практически ровный и заметно нависает над *sulcus m. supracoracoidei*; на вентральной поверхности кости имеется хорошо выраженный гребень, идущий из центральной области *extremitas sternalis* к медиальному краю стержня и оканчивается, несколько не доходя до уровня *processus procoracoideus*; дорсальная поверхность *extremitas sternalis* не сильно вогнутая, без пневматического отверстия; *angulus medialis* заостренный и довольно тонкий, от его вершины вдоль дорсомедиального края стержня идет гребень, оканчивающийся примерно в центре стержня.

В плечевой кости дистальный край *crista deltopectoralis* заметно выступает дорсально относительно дорсального края стержня; сам стержень изогнут очень слабо; краниальная поверхность дистального эпифиза практически плоская (не выпуклая); *epicondylus ventralis* некрупный, по своей дорсовентральной ширине несколько уступает *condylus ventralis*.

Карпометакарпус удлиненный и грацильный. Дистальная часть *trochlea carpalis* при виде с вентральной стороны нерезко ограничена относительно проксимальной части и слабо выступает каудально. *Os metacarpale majus* практически не расширяется в дистальном направлении; дистальные три четверти *os metacarpale minus* ориентированы субпараллельно *os metacarpale majus*; *spatium intermetacarpale* довольно узкий и несколько суживается дистально. *Symphysis metacarpalis distalis* сильно вытянут проксимодистально (его длина заметно превышает длину *os metacarpale alulare*).

Тарсометатарсус с узким проксимальным эпифизом, стержень примерно одинаковой ширина на всем своем протяжении, лишь немного расширяется дистально; *fossae parahypotarsales* достаточно хорошо выражены; *hypotarsus* очень высокий дорсоплантарно и медиолатерально узкий; борозды *fp2* и *fpr2* объединены и располагаются плантарнее канала *fdl*; *crista plantaris medialis* не выражен; в дистальном эпифизе *trochlea metatarsi III* не выступает краниально относительно диафиза (при виде сбоку) и при виде с дистальной стороны имеет практически симметричные очертания.

Р а з м е р ы. Коракоид: ширина вдоль медиального края 25.0; длина от краниального края до каудального края *cotyula scapularis* 7.8-8.0 (n=3); минимальная ширина стержня 2.3-2.4 (n=3); высота стержня на уровне минимальной ширины 2.0-2.2 (n=3). Плечевая кость: минимальная ширина стержня 2.8; ширина дистального эпифиза 5.8; высота дистального эпифиза, измеренная на уровне *condylus dorsalis* 3.5. Карпометакарпус: общая длина 19.1; проксимальная краниокаудальная ширина 4.9; дорсовентральная высота *trochlea carpalis* 2.3; минимальная дорсовентральная высота *metacarpalia major* 1.8, ее ширина на этом уровне 1.8; длина дистального симфиза 3.7. Локтевая кость: общая длина ~ 31.3. Бедренная кость: ширина проксимального эпифиза 6.3, 7.2; диаметр *caput femori* 2.6, 3.2; минимальная ширина стержня 2.5, 2.8. Тибiotарсус: минимальная ширина стержня 2.5; ширина дистального эпифиза 4.9, 5.0; высота дистального эпифиза через *incisura intercondylaris* 3.7, 3.8. Тарсометатарсус: общая длина ~ 29.7, 29.8; ширина проксимального эпифиза ~ 4.7, 4.9; минимальная ширина стержня 2.5, 2.6; ширина дистального эпифиза ~ 5.7, 5.9;

С р а в н е н и е. Отличается от *P. grivensis* медиолатерально более широкой *fossa infracotyloidalis* тарсометатарсуса, которая у *P. hungarica* доходит до краев стержня, а также дорсолатеральным краем *trochlea metatarsi IV*, формирующим хорошо выраженную ступеньку при виде с проксимальной стороны. Несколько мельче *P. grivensis*. Отличается от

P. miocenica более крупной *facies articularis alularis* карпометакарпуса (см. выше). От *P. longipes* отличается заметно меньшими размерами.

З а м е ч а н и я. Яношши (Jánossy, 1991) относил все материалы по мелким фазановым из Польгардик одному таксону – *Palaeocryptonyx hungaricus* Jánossy, 1991. Он обосновывал выделение этого вида необычными пропорциями конечностей ископаемой формы из Полгарди, однако нами было показано, что голотип и другие материалы по *Palaeocryptonyx hungaricus*, изображенные при первоописании (Jánossy, 1991), сходны с *Coturnix* и вымершими *Plioperdix* (Zelenkov, Panteleyev, 2015). На этом основании *Palaeocryptonyx hungaricus* был перемещен нами в род *Plioperdix* (Zelenkov, Panteleyev, 2015). Данное номенклатурное решение было первоначально основано только на сравнении опубликованных иллюстраций, однако затем непосредственное изучение материала из Польгарди подтвердило, что типовые экземпляры *Palaeocryptonyx hungaricus*, изображенные в работе Яношши (Jánossy, 1991), морфологически близки *Coturnix* и *Plioperdix*. Так, в плечевой кости (голотип *Palaeocryptonyx hungaricus* Jánossy, 1991) имеется ясно выраженный выдвинутый дорсально *crista deltopectoralis*, характеризующий только *Plioperdix* и современных *Coturnix sensu lato* (см. Zelenkov, Panteleyev, 2015, фиг. 3), для коракоида характерен не отклоняющийся медиально стержень на уровне *facies articularis humeralis*, а также наличие апоморфной вырезки в каудальном обрамлении *processus acrocoracoideus*; в карпометакарпусе малая метакарпалия вытянутая и слабоизогнутая, а сам карпометакарпус относительно удлиненный; в тарсометатарсусе эпифизы (в особенности, проксимальный) слабо расширены относительно стержня (рис. 3; см. также: Zelenkov, Panteleyev, 2015).

Позднее было показано (Зеленков, Горобец, 2020), что традиционно использовавшиеся для анализа материалы по *Plioperdix pontica* включают несколько таксонов мелких фазановых, при этом непосредственно род *Plioperdix* характеризуется более примитивной морфологией, чем некоторые другие представители трибы. На этом основании *Palaeocryptonyx hungaricus*, морфологически близкий современным *Coturnix*, исключен из рода *Plioperdix* и перемещен в *Palaeoperdix* (см. обоснование выше).

Мною не был обнаружен голотип *Palaeocryptonyx hungaricus* Jánossy, 1991; все изученные полные плечевые кости взрослых индивидов из Польгарди в коллекции MAFI принадлежали *Eurobambusicola turolicus* и были заметно крупнее, чем голотип *P. hungaricus*, изображенный в работе Яношши (Jánossy, 1991). Однако среди материалов из местонахождения была обнаружена почти полная плечевая кость молодой птицы с сильно оставленным *crista deltopectoralis*, как у голотипа *P. hungaricus*. Эта плечевая кость по размерам соответствует голотипу *P. hungaricus*, но не может быть голотипом, который принадлежит взрослой птице. Среди материалов из Польгарди присутствует всего лишь по одному полному тарсометатарсусу и карпометакарпусу *P. hungaricus* – по-видимому, это

именно изображенные в первоописании экземпляры. Однозначно идентифицировать проиллюстрированный Яношши коракоид не удастся, поскольку к этому виду относятся как минимум два полных коракоида.

М а т е р и а л. Голотип, а также экз. MÁFI 2015.129, 130.1, практически полные правый и левый коракоиды из местонахождения Польгарди-4, а также экз. MÁFI 2015.132.1, краниальный фрагмент правого коракоида, экз. MÁFI 2015.126.1, неполная левая плечевая кость молодой особи, экз. MÁFI 2015.131.1, дистальный фрагмент левой плечевой кости, экз. MÁFI 2015.127.1, левая локтевая кость молодой особи, экз. MÁFI 2015.133.1, полный левый карпометакарпус, экз. MÁFI 2015.125.1, практически целая левая и экз. MÁFI 2015.128.1, проксимальный фрагмент правой бедренной кости, экз. MÁFI 2015.124, 134, 135.1, дистальные фрагменты правых тибiotарсусов, а также практически целые правый (экз. MÁFI 2015.122.1) и левый (экз. MÁFI 2015.123.1) тарсометатарсусы из Местонахождения Польгарди-5.

Род *Chauvireria* Boev, 1997

Chauvireria: Boev, 1997, p. 70.

Alectoris (partim): Mlíkovský, 2002, p. 157.

Т и п о в о й в и д – *Chauvireria balcanica* Boev, 1997, ранний плейстоцен Болгарии.

Д и а г н о з (новый). В коракоиде *processus acrocoracoideus* сдвинут каудально относительно плечевой суставной части таким образом, что при виде с вентральной стороны вершина *impressio bicipitalis* располагается примерно на уровне середины *facies articularis humeralis*, а расстояние между вершиной *processus procoracoideus* и каудомедиальным углом *facies articularis clavicularis* укорочено; *impressio bicipitalis* несильно выступает медиально относительно вершины *processus acrocoracoideus*; *facies articularis clavicularis* расширено дорсально и с ровным каудальным краем; *angulus medialis* заостренный и узкий. Плечевая кость с хорошо развитой дорсальной триципитальной ямкой, дорсально выступающим дистальным углом *crista deltopectoralis*, слабоизогнутым (практически прямым в своей дистальной половине) стержнем, узким дистальным эпифизом, дорсовентрально узким *epicondylus ventralis*, незначительно выдвинутым дистально *processus flexorius*; явная вырезка в дорсальном крае *epicondylus dorsalis* отсутствует. В карпометакарпuse имеется в той или иной степени развитая вырезка в вентральном профиле *trochlea carpalis*; *processus intermetacarpalis* сдвинут проксимально и относительно крупный, каудальный край дистального симфиза ориентирован субпараллельно длинной оси кости, малая метакарпалия не выдета дистально относительно большой; краниальная поверхность большой метакарпалии в своей дистальной части формирует отчетливый краниальный вырост; на вентральной поверхности кости имеются две хорошо выраженные ямки: проксимальнее отхождения малой метакарпалии и на дистальном симфизе. В тарсометатарсусе при виде с

проксимальной стороны гипотарсус умеренно высокий, желоб для сухожилия *m. flexor perforatus digiti II* имеет тенденцию к закрытию и может формировать закнутой канал; дорсальный край *cotyla lateralis* расположен дорсально (на одном уровне с дорсальным краем *cotyla medialis* или дорсальнее его); *trochlea metatarsi III* выдается дорсально относительно прилегающих зон стержня (при виде с латеральной и медиальной сторон); дистальный эпифиз заметно расширяется относительно стержня (в первую очередь за счет латеральной оставленности *trochlea metatarsi IV*).

С о с т а в. Кроме типового вида; *Ch. axaina* sp. nov. из позднего миоцена – раннего плиоцена Украины и юга Европейской части России и *Ch. minor* (Jánossy, 1974) comb. nov. из позднего плиоцена Польши.

С р а в н е н и е. Коракоид отличается от таковых *Plioperdix*, *Palaeoperdix* и *Coturnix* s.l., тем, что весь *processus acrocoracoideus* сдвинут более каудально относительно плечевой суставной части. В результате этого при виде с вентральной стороны вершина (ее наиболее выступающая медиально часть) *impressio bicipitalis* располагается примерно на уровне середины *facies articularis humeralis* (каудальнее уровня наиболее выступающей части гленоида), в то время как у *Plioperdix*, *Palaeoperdix* и *Coturnix* s.l., вершина *impressio bicipitalis* расположена на уровне краниального края *facies articularis humeralis*. Также в результате указанного сдвига акрокоракоидного отростка расстояние между вершиной *processus procoracoideus* и каудомедиальным углом *facies articularis clavicularis* укорочено, в то время как оно значительно больше у *Palaeoperdix* и *Coturnix* s.l. У *Plioperdix* это расстояние также несколько больше, чем у *Chauvireria*. Кроме того, *impressio bicipitalis* у *Chauvireria* менее выступает медиально по отношению к краниальной части *processus acrocoracoideus*, чем у *Palaeoperdix* и в еще меньшей степени – чем у *Coturnix* s.l.

В плечевой кости выпрямленный стержень, укороченный и высокий *crista deltopectoralis* с заметно дорсально выступающим дистальным углом, укороченный и краниально сдвинутый отпечаток *m. supracoracoideus*, выраженный бугорок на дорсальном крае дорсальной пневматической фоссы, а также узкий дистальный эпифиз (незначительно шире стержня) позволяют отличать *Chauvireria* от *Palaeocryptonyx*, *Lambrechia* и современных *Ammoperdix*. У *Ammoperdix* отпечаток *m. supracoracoideus* при виде с дорсальной стороны приближен к каудальному краю кости – то есть, не сдвинут краниально, как это характерно для продвинутых котурницин (*Chauvireria*, *Plioperdix* и *Coturnix* s.l.). Также при виде с дорсальной стороны на крае дорсальной фоссы примерно на уровне середины отпечатка *m. supracoracoideus* у перепелов (*Chauvireria*, *Plioperdix* и *Coturnix* s.l.) имеется бугорок, отделяющий расположенную проксимальнее неглубокую вырезку в каудальном крае кости – этот бугорок и соответствующая вырезка не выражены у *Ammoperdix* и слабо намечены у *Palaeocryptonyx*. От *Plioperdix* плечевая кость *Chauvireria* отличается отсутствием явно

выраженной вырезки в дорсальном крае epicondylus dorsalis и сильнее выдвинутым дистально processus flexorius. От *Palaeoperdix* – несколько слабее выдвинутым дистально processus flexorius и сильнее выступающим дистально condylus ventralis.

Карпометакарпус *Chauvireria* характеризуется сочетанием эволюционно продвинутых черт, сближающих с современными *Coturnix* и ископаемыми *Plioperdix* – проксимально сдвинутый processus intermetacarpalis, субпараллельный длинной оси кости каудальный край дистального симфиза, не выдающаяся дистально малая метакарпalia – с плезиоморфными чертам: наличием вырезки в вентральном профиле trochlea carpalis (менее выражена у *Ch. minor*) и довольно крупным processus intermetacarpalis. Наличие хорошо выраженного краниального выроста в дистальной части большой метакарпалии отличает *Chauvireria* от *Coturnix* и *Plioperdix* (у этих родов данный вырост развит незначительно), но сближает с *Palaeocryptonyx*. Также характерная отличительная черта – присутствие двух хорошо выраженных ямок на вентральной поверхности: проксимальнее отхождения малой метакарпалии и на дистальном симфизе (ранее отмечались как признаки *Plioperdix*, у которого они, в действительности, отсутствуют; Зеленков, Горобец, 2020). От *Plioperdix* также отличается в целом укороченным карпометакарпусом.

Для тарсометатарсуса *Chauvireria* характерен умеренно высокий гипотарсус (ниже, чем у *Palaeoperdix*), но с хорошо выраженной тенденцией к закрытию канала сухожилия m. flexor perforatus digiti II (канал полностью или частично закрыт перегородкой плантарно) – сходное состояние характеризует *Bambusicola*, отчасти *Francolinus*, а также известно у Odontophoridae. Среди ископаемых представителей трибы Coturnicini данное строение тарсометатарсуса не известно. Дистальный эпифиз тарсометатарсуса заметно расширен относительно стержня (в частности, trochlea metatarsi IV оставлена латерально), чем *Chauvireria* отличается от *Palaeoperdix*, *Coturnix* и, в меньшей степени, *Plioperdix* (у последнего рода расширение латерального края выражено заметно более постепенно). Дорсально расположенный дорсальный край cotyla lateralis (на одном уровне с дорсальным краем cotyla medialis или дорсальнее его) позволяет отличать *Chauvireria* от *Palaeoperdix* и *Palaeocryptonyx*, но сближает с *Coturnix* и *Plioperdix*.

З а м е ч а н и я. При первоописании типовой вид этого рода *Chauvireria balcanica* считался близким родственником *Palaeocryptonyx donnezani* (Bov, 1997). Позднее (Zelenkov, Panteleyev, 2015) было отмечено существенное сходство этого вида с современными перепелами и было предположено, что в действительности *Chauvireria balcanica* может быть членом современного рода *Coturnix*. Эти заключения были сделаны только на основании опубликованных иллюстраций и описаний *Chauvireria balcanica*. Изучение оригинальных материалов показало, что несмотря на существенное сходство с современными перепелами, *Chauvireria balcanica* в действительности отличается от *Coturnix* s.l. и представляется даже

более базальным родом в составе Coturnicini, чем *Plioperdix*. Прimitивная черта, указывающая на базальное положение по отношению к *Plioperdix* и *Coturnix* s.l. – то, что trochlea metatarsi III тарсометатарсуса выдается дорсально относительно прилегающих зон стержня (как у *Ammoperdix*, хотя и в меньшей степени) – этот признак прослеживается у *Ch. balcanica* и *Ch. minor*. К числу примитивных черт можно также отнести расставленные trochleae metatarsorum (как у *Palaeocryptonyx*). Тем не менее для тарсометатарсуса *Chauvireria* характерен и несомненно продвинутый признак, сближающий с современными перепелами – сдвинутый дорсально cotyla medialis. Прямка *Chauvireria* несколько укорочена по сравнению с состоянием у *Coturnix* s.l. и особенно *Plioperdix*. Здесь приведен новый диагноз рода с учетом отличий от других ископаемых и современных перепелиных.

Характерное строение коракоида (сдвинутый акрокоракоидный отросток без ярко выраженной вентрокаудальной вырезки), карпометакарпуса (наличие двух вентральных ямок) и тарсометатарсуса (гипотарсус с двумя каналами при расширенном дистальном эпифизе) позволяет относить к роду *Chauvireria* ряд других находок мелких перепелов Евразии, ранее включавшихся в *Plioperdix* – в частности, часть раннеплиоценовых материалов по *Plioperdix pontica*, а также восточноевропейские материалы по *P. hungarica* из местонахождения Морская-2 и материалы, относимые к «*Francolinus*» (*Plioperdix*) *minor* из плиоцена Польши.

***Chauvireria axaina* Zelenkov, sp. nov.**

Рис. 5-19

Phasianidae sp. 2: Пантелеев, 2005, с. 73.

Plioperdix hungarica (partim): Zelenkov, Panteleyev, 2015, p. 517, fig. 2a, b, j, l, m, n; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185.

Phasianidae gen. indet. 1: Зеленков, Горобец, 2020, с. 99.

Н а з в а н и е в и д а от axaina, *скиф.*, темно-синий или черный; древнейший топоним для Черного моря, позднее трансформировавшийся в греческое “Póntos Áxeinos”. Видовое название связано с причерноморским распространением таксона.

Г о л о т и п – NMNH-P Eg-2-03, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Егоровка 2, Одесская область, Украина; поздний туролий, верхний миоцен (upper MN 12; ~7 млн. л.; Саница, 2008; Sinitsa, Nesin, 2018).

О п и с а н и е. Голотип представляет собой краниальную половину правого коракоида. Вся плечевая часть кости не отклонена медиально; медиальный край стержня ориентирован субпараллельно латеральному краю стержня краниально примерно до уровня середины labrum glenoidale. Еще краниальнее медиальная часть стержня отклоняется сильно медиально, формируя не глубокую, но отчетливую вогнутость в вентральном контуре кости. Медиальнее эта вогнутость ограничена impressio bicipitalis, которая практически не

выступает кадуально. На вентральной поверхности стержня имеется слабо выпуклый, но хорошо видный гребень, тянущийся в каудальном направлении примерно от уровня *processus procoracoideus*. *labrum glenoidale* отчетливо выступает вентрально относительно прилегающей части стержня. В поперечном сечении стержень овальный с заостренными медиальным и латеральным углами. Медиолатеральная ширина стержня в его средней части существенно превосходит дорсовентральную глубину; краниальнее эти измерения постепенно сравниваются. Латеральный край стержня каудальнее *cotyla scapularis* формирует острый гребень. Дорсальная поверхность стержня слабовыпуклая и несет неясный гребень, идущий кадуально от вершины *processus procoracoideus*.

Прокоракоидный отросток относительно крупный и выступает медиальнее относительно *sulcus m. supracoracoidei*. На его дорсальной поверхности имеется мелкая, но довольно крупная впадина, представляющая область сочленения с акромионом лопатки (дополнительное присутствующее у фазановых соединение коракоида и лопатки; Зеленков, 2015а). Латеральнее этой области присутствует выпуклость, разделяющая место прикрепления акромиона, *cotyla scapularis* и *facies articularis humeralis*. *cotyla scapularis* несильно вогнутый и овальный по форме, его длинная ось ориентирована медиокраниально-каудолатерально. Суставная поверхность *facies articularis humeralis* вогнутая в своей каудальной части и умеренно выпуклая краниально. Медиальный (дорсальный) край *facies* формирует умеренную впадину в своей краниальной половине при виде с латеральной стороны. Краниальная вершина *facies articularis humeralis* узкая и заостренная.

Акрокоракоидный отросток умеренно сдвинут краниально; большая часть его вентральной поверхности расположена на уровне *labrum glenoidale* (заметно при виде с вентральной стороны). Вентральная поверхность отростка и прилегающая часть стержня плоская или неявно вогнутая. Вершина *impressio bicipitalis* (наиболее выдающаяся медиально его часть) расположена примерно на уровне середины *labrum glenoidale*. *impressio bicipitalis* вентрально не выпуклое. *impressio lig. acrocoracohumeralis* выдается медиально примерно на тот же уровень, что и вершина *impressio bicipitalis*. Неясная вогнутость заметна между медиальным расширением *impressio lig. acrocoracohumeralis* и *impressio bicipitalis*. При виде с медиальной стороны *facies articularis clavicularis* узкая с заостренной вентральной вершиной и расширенной дорсальной частью. Дорсокраниальный угол фасетки несильно срезан краем *impressio lig. acrocoracohumeralis*. Каудальный край *facies articularis clavicularis* практически ровный и несет каудально направленный тонкий гребень, нависающий над наиболее краниальной частью *sulcus m. supracoracoidei*.

Коракоиды из местонахождения Морская-2 в общих чертах сходны с голотипом, но отличаются тем, что вогнутость между *impressio lig. acrocoracohumeralis* и *impressio bicipitalis*

более выражена. При виде с медиальной стороны на *facies articularis clavicularis* заметен удлиненный вогнутый желоб, расположенный вблизи каудального края фасетки.

С р а в н е н и е. По размерам новый вид сопоставим с типовым видом, но отличается более крупным *processus procoracoideus* и краниокаудально высокой дорсальной частью *facies articularis clavicularis* коракоида. У *Ch. balcanica* дорсокраниальный угол *facies* явно срезан, и эта часть суставной поверхность краниокаудально уже. При виде с медиальной стороны весь *processus acrocoracoideus* (краниальная часть *extremitas omalis*) у *Ch. axaina* сдвинута более вентрально относительно длинной оси кости, что в общем не выражено у *Ch. balcanica*. Длинная ось *facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны более краниокаудально наклонена, в то время как у *Ch. balcanica* она ориентирована более дорсовентрально.

Ch. axaina отличается от *Ch. minor* более крупным *processus procoracoideus*, краниокаудально менее наклоненной *facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны, а также наличием гребня на каудальной поверхности этой *facies*, который отсутствует у *Ch. minor*.

Приведенные выше отличия составляют дифференциальный диагноз вида.

З а м е ч а н и я. Новый вид основан на материалах из позднего миоцена (туролия) местонахождений Егоровка-2 (верхняя часть МН 12) и Морская-2 (МН 12-МН 13) на юге Украины и европейской части России. Изначально материалы из Морской были отнесены к «*Plioperdix*» (*Palaeocryptonyx*) *hungarica*, описанному из позднего туролия Венгрии (Зеленков, Курочкин, 2015; Zelenkov, Panteleyev, 2015) – из-за общего сходства обеих форм с современными перепелами и сходного возраста местонахождений. В то же время проведенная позднее ревизия (Зеленков, Горобец, 2020) показала, что *Plioperdix* характеризуется дистинктивной морфологией, и другие позднемиоценовые мелкие фазановые не могут быть отнесены к этому роду. Как показано выше, форма из местонахождения Польгардив Венгрии должна быть отнесена к роду *Palaeoperdix*, в то время как форма из позднего миоцена Причерноморья отличается строением коракоида и несомненно представляет отдельный таксон, который здесь, на основании строения коракоида, отнесен к роду *Chauvireria*. Присутствие сходного по морфологии коракоида в географически удаленном местонахождении Егоровка на Украине указывает на стабильность данного морфологического типа. Ранее материалы из Морской и Польгардине сравнивались с *Chauvireria*.

Карпометакарпус из Морской также сходен с *Ch. balcanica* наличием ямки в проксимальной части малой метакарпалии и вырезки в каудальной части вентральной порции *trochlea carpalis*. Наличие данной вырезки, несомненно плезиоморфное состояние для *Coturnicini* (Зеленков, Горобец, 2020), соответствует плезиоморфной морфологии

акрокоракоидного отростка коракоида (сам отросток сдвинут каудально, *impressio bicipitalis* слабо выдвинуто медиально) *Ch. axaina* в сравнении с таковой у *Plioperdix*, *Palaeoperdix hungarica* и современных *Coturnix* s.l. Фрагментарный тарсометатарсус из Морской-2 (экз. ЗИН РО 7343) характеризуется заметно расширенной *incisura intertrochlearis lateralis* (заметно шире чем у *P. pontica* и несколько шире чем у *P. hungarica*) что также представляется плезиоморфным признаком для *Coturnicini* (Зеленков, Горобец, 2020). Таким образом, *Ch. axaina* выглядит морфологически более примитивным, чем таковой *P. ponticus* и *P. hungarica*, по строению коракоида, карпометакарпуса и тарсометатарсуса, что соответствует плезиоморфной морфологии типового вида *Ch. balcanica*.

Материалы из Морской-2 и Егоровки могут представлять близкие виды (см. рубрику «Сравнение»), но до получения новых данных отмеченные различия в строении коракоида трактуются как возможные проявления внутривидовой изменчивости.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний миоцен – ранний плиоцен (MN 12–14) Северного Причерноморья (Одесская область Украины; Ростовская область, Россия).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, краниальная половина правого коракоида (экз. NMNH-P Eg-2-03) из местонахождения Егоровка 2 (верхний миоцен; MN 12; ~7 mya; Sinitsa, Nesin, 2018), а также плечевая кость и тарсометатарсус (экз. ПИН, №№ 2614/145, 146) из местонахождения Войничево (нижний плиоцен, MN 14; Кучурганский фаунистический комплекс) – оба местонахождения расположены в Одесской области Украины. Также из местонахождения Морская-2 (Россия, Ростовская область, Россия; MN 12-13; Zelenkov, Panteleyev, 2015): экз. ЗИН, РО № 7344, фрагментарная спинная кость; экз. ЗИН, РО № 7348, симфизный фрагмент вилочки; экз. ЗИН, РО №№ 7315, 7335, 7337, 7338, 7350, 7359, неполные правые коракоиды; экз. ЗИН, РО №№ 7333, 7334, 7336, 7351, 7352, 7354, 7356, 7358, 7312, неполные левые коракоиды; экз. ЗИН, РО 7345, фрагмент правой лопатки; экз. ЗИН, РО № 7346, фрагмент левой лопатки; экз. ЗИН, РО № 7343, фрагмент правого тарсометатарсуса.

***Chauvireria minor* (Jánossy, 1974), comb. nov.**

Рис. 5-13, 5-14, 5-15, 5-19

Francolinus (Lambrechtia) minor (patrim): Jánossy, 1974, p. 547; 1976, p. 36.

Plioperdix ponticus (partim): Mlíkovský, 1995, p. 115; Vocheňski et al., 2012, p. 62.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, p. 159.

Г о л о т и п – ISEZ, no. AF/61, полный левый карпометакарпус; местонахождение Рембелицы Крулевски 1; южная Польша; ранний филлафранк, верхний плиоцен, MN 16b (3.15-2.7 млн. л.; Тесаков, 2004).

О п и с а н и е. В коракоиде стержень слабо отклоняется медиально на уровне *facies articularis humeralis*. *processus acrocoracoideus* сдвинут кадуально, и его каудальная часть

располагается примерно на одном уровне с наиболее выступающей частью *facies articularis humeralis*. Отросток несущественно выдается краниально относительно *facies articularis humeralis*, менее чем на половину своей краниокаудальной длины при виде с вентральной стороны. *impressio bicipitalis* выдается медиально относительно остальной части *processus acrocoracoideus*: при виде с медиальной стороны его выступания несущественно, но более заметно при косом вентролатеральном виде. При виде с краниальной (ростральной) стороны вершина этого отпечатка направлена вентрально и менее сдвинута медиально по сравнению с *Coturnix*. При виде с латеральной стороны *facies articularis humeralis* суживается краниально и несколько заострена в этом направлении. Эта фасетка имеет сигмоидальный латеральный край при виде с дорсальной стороны с несколько вогнутой каудальной частью и явственно выпуклой краниальной. *cotyla scapularis* очень слабо вогнут и немного выступает латерально по отношению к стержню при виде с дорсальной стороны. *processus procoracoideus* слабовыпуклый, но с широким основанием и несет сочленовную поверхность для акромиона лопатки. При виде с медиальной стороны *facies articularis clavicularis* ориентирована преимущественно дорсовентрально и существенно суживается вентрально. Медиальная поверхность этой фации несколько выпуклая, а ее каудальный край несет неясно выраженную вырезку. Медиальный угол *extremitas sternalis* заостренный и тонкий, при этом он выглядит короткий из-за краниокаудально расширенного основания.

Карпометакарпус (голотип ISEZ, no. AF/61) по общим пропорциям сходен с таковым *Coturnix*, будучи лишь немного длиннее. *processus extensorius* несильно наклонен проксимально и довольно робустный. Его дистальное продолжение, представленная метакарпалией крылышка, хорошо очерчена и ее краниальный край формирует покатую ступеньку с дистокраниальным краем отростка. Проксимокаудальный край вентральной порции *trochlea carpalis* с неясно выраженной вырезкой, разделяющей проксимальную и дистальную часть блока. На вентральной поверхности кости имеются две отчетливые ямки: одна – в проксимальной части малой метакарпалии непосредственно дистальнее *processus pisiformis*; еще одна – на дистальном симфизе. *processus intermetacarpalis* маленький (но не редуцирован) и сдвинут проксимально, так что между ним и точкой бифуркации метакарпалий не видно *spatium intermetacarpale*. Большая метакарпалия в своей дистальной части формирует отчетливый краниально ориентированный отросток, а малая метакарпалия несильно выступает дистально относительно большой.

С р а в н е н и е. Немного мельче, чем *Ch. balcanica*. В коракоиде *impressio bicipitalis* не выдается медиальнее относительно вершины *processus acrocoracoideus*, но располагается с ней на одном уровне (у *Ch. balcanica* этот отпечаток выдается несколько медиальнее, чем вершина отростка). Каудальный край *facies articularis clavicularis* не формирует гребня. *angulus medialis* тонкий, короткий и заостренный, в то время как у *Ch. balcanica* он длиннее и

толще. Карпометакарпус *Ch. minor* отличается от такового *Ch. balcanica* менее выраженной вырезкой в вентральном крае *trochlea carpalis*.

От *Ch. axsaina* по строению коракоида отличается отсутствием гребня, идущего вдоль каудального края *facies articularis clavicularis* и более мелким *processus procoracoideus*.

З а м е ч а н и я. Данный вид был первоначально описан в составе ископаемого подрода *Lambrechia* современного рода турачей *Francolinus*, при этом Яноши (Jánossy, 1974) в первоописании вида отметил только, что голотип *F. minor* морфологически практически идентичен таковому *Francolinus capeki* (что не подтверждается нашими наблюдениями), от которого отличается только мелкими размерами. Детального описания не было приведено, как и в случае с *F. capeki*. Было отмечено, что представители *Lambrechia* (*F. capeki* и *F. minor*) морфологически отличны от типичных европейских *Francolinus*, но сходны с *F. lathamii* – виду, в настоящее время включаемому в род *Peliperdix*. Наше сравнение не подтвердило близость *Peliperdix*, которым свойственен модифицированный дистальный тарсометатарсус с медиально загнутым *trochlea metatarsi II*, асимметричным *trochlea metatarsi III* и заметно более сильно отставленным латерально *trochlea metatarsi IV*. *Lambrechia capeki* имеет зауженный дистальный эпифиз тарсометатарсуса (расширен у *Chauvireria*), расширенный и низкий гипотарсус без отдельного канала для сухожилия *m. flexor perforans digiti II* (гипотарсус узкий и относительно высокий у *Chauvireria*, с замкнутым каналом *m. flexor perforans digiti II*). Отмеченные выше отличия *Chauvireria* от *Plioperdix* не позволяет синонимизировать *Ch. minor* с *Plioperdix pontica*, как это предполагалось ранее Мликовским (Mlíkovský, 1995; Bocheński et al., 2012). Более поздняя (Mlíkovský, 2002) синонимизация обоих видов с *Palaeocryptonyx donnezani* (и, тем более, включение последнего в современный род *Alectoris*) также абсолютно необоснована, ввиду морфологической плезиоморфности *Palaeocryptonyx* (см. выше). В то же время «*Francolinus*» *minor* из Рембелиц Крулевски 1 морфологически очень близок *Ch. balcanica* и на этом основании включен здесь в род *Chauvireria*.

«*Francolinus*» *minor* был также определен по фрагментарным плохо сохранившимся остаткам из позднего плиоцена (MN 16) местонахождения Отрамос 7 в Венгрии (Jánossy, 1976), но этим материалы не были изображены. С учетом географии и возраста, эти находки могут, действительно, принадлежать этому виду. Мликовский (Mlíkovský, 1995) также, не приведя изображений, отнес к «*Francolinus*» *minor* материалы из раннего плейстоцена (MQ 1b; 1.0-1.2 млн л.) местонахождения Странска Скала в Чехии – их систематическая принадлежность, в первую очередь, ввиду заметно более молодого возраста, требует подтверждения. Материалы по «*Francolinus*» *minor* из местонахождения Рембелицы Крулевски 2 (3.4-3.1 млн л.) отличаются от таковых из более молодого местонахождения Рембелицы Крулевски 1 и были отнесены к *Plioperdix pontica* (Зеленков, Горобец, 2020).

Примечательна морфология проксимальной части плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/601) из местонахождения Урыв-2 (Воронежская область; Россия), ранее не изучавшейся (сборы А.К. Агаджаняна, 1981 г.). Данный экземпляр незначительно меньше экз. 2614/59 из Этулии, предварительно отнесенного к *P. pontica*, но морфологически примитивнее последнего. Стержень выглядит более загнутым (но все же более прямым, чем у *Ammoperdix*), дистальный угол *crista deltopectoralis* менее выступает дорсально и краниально, чем у *Coturnix*, но заметно сильнее, чем у *Ammoperdix*; *crista bicipitalis* обрезан в своей дистальной части (у экз. ПИН, № 2614/5 он удлиннен и полого переходит на стержень), дорсальная пневматическая фосса слабоочерчена и не простирается дистально, как это имеет место у экз. ПИН, № 2614/59 и *Coturnix*; отпечаток *m. latissimus dorsi posterior* расположен проксимально, как у *Chauvireria*; отпечаток *m. supracoracoideus* выпрямленный и не сдвинут заметно краниально, как это имеет место у экз. ПИН, № 2614/59, *Coturnix* и *Chauvireria*; в то же время бугорок, располагающийся на дорсальном обрамлении дорсальной пневматической фоссы на уровне вышеназванного отпечатка, присутствует – как у экз. ПИН, № 2614/59, *Coturnix* и *Chauvireria*, но в отличие от *Ammoperdix*. Таким образом, экз. ПИН, № 2614/601 явно морфологически плезиоморфнее современных *Coturnix* и сопоставляется с *Chauvireria* (в частности, по строению дорсальной фоссы). В то же время отличается от *Ch. balcanica* плезиоморфным отпечатком *m. supracoracoideus*, несколько большей изогнутостью стержня и незначительно меньшими размерами (грацильностью) – эти признаки указывают на отдельный таксономический статус данной формы и позволяют предполагать конспецифичность с *Ch. minor* из одновозрастного местонахождения Рембелицы Крулевски 1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний плиоцен (MN 16b) южной Польши, европейской России и, вероятно, Венгрии.

Chauvireria cf. Ch. minor

Рис. 5-12

Plioperdix ponticus: Курочкин, 1985, с. 100, табл. XV, фиг. 7–13, рис 47.

Plioperdix pontica (partim): Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185; табл. XIX, фиг. 11–22.

М а т е р и а л. Из местонахождения Береговая (республика Бурятия; верхний плиоцен, MN 16, чикойская свита) проксимальный эпифиз левого коракоида (ПИН, № 2975/120), проксимальный эпифиз правого коракоида (ПИН, № 2975/122), дистальный эпифиз левого плеча (ПИН, № 2975/96), дистальный эпифиз правого плеча (ПИН, № 2975/132), левый карпометакарпус (ПИН, № 2975/106), дистальная часть правого карпометакарпуса (ПИН, № 2975/107), проксимальный эпифиз левого бедра (ПИН, № 2975/124), проксимальный эпифиз правого бедра (ПИН, № 2975/126), дистальный эпифиз левого тибиятарсуса (ПИН, №

2975/119), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (ПИН, № 2975/112); сборы М.А. Ербаевой, 1963 и 1967 гг.

Из местонахождения Шамар (северная Монголия; верхний плиоцен, MN 16, чикойская свита) стернальные фрагменты левых коракоидов (ПИН, №№ 3381/446, 452), дорсальный фрагмент правого коракоида (ПИН, № 338/453), дистальные фрагменты правых локтевых костей (ПИН, №№ 3381/450, 454), левый карпометакарпус (ПИН, № 3381/449), проксимальные фрагменты правых карпометакарпусов (ПИН, №№ 3381/445, 457), проксимальные фрагменты левых карпометакарпусов (ПИН, №№ 3381/442, 455), дистальный фрагмент левого карпометакарпуса (ПИН, № 3381/447), левая первая фаланга большого пальца кисти (ПИН, № 3381/456), проксимальный фрагмент левой бедренной кости (ПИН, № 3381/441), дистальные эпифизы правых тибиятарсусов (ПИН, №№ 3381/439, 451), дистальные эпифизы левых тибиятарсусов (ПИН, №№ 3381/440, 444, 448), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (ПИН, № 3381/443). Сборы В.С. Зажигина, 1970, 1972, 1975 гг.

З а м е ч а н и я. Первоначально к *Plioperdix pontica* были отнесены материалы по мелкому представителю Coturnicini из позднего плиоцена местонахождения Береговая (Курочкин, 1985), а затем – также из местонахождения Шамар в северной Монголии (Зеленков, Курочкин, 2009б). Позднее было показано, что сравнительный материал по европейским мелким плиоценовым фазановым, ранее относимый к *Plioperdix ponticas*, в действительности гетерогенен и представляет несколько видов из близких родов (Зеленков, Горобец, 2020). В этой же работе было отмечено, что материалы из Береговой и Шамара отличаются морфологически от тех, что можно сопоставлять с *Plioperdix pontica*, однако не было сделано заключение о таксономической принадлежности мелкого азиатского представителя. Здесь эта форма перенесена к род *Chauvireria* – по строению коракоида, плечевой кости и карпометакарпуса азиатский котурницин практически идентичен *Ch. minor* из одновозрастных отложений Рембелицы Крулевски 1 и демонстрирует все характерные черты, отмеченные выше в диагнозе рода. Единственное заметное отличие азиатской формы от польских материалов заключается в строении коракоида – у экз. из Береговой *facies articularis clavicularis* ориентирована более перпендикулярно длинной оси кости при виде с медиальной стороны, в то время как у *Ch. minor* из Рембелицы Крулевски 1 эта фасетка располагается более продольно длинной оси кости.

***Chauvireria balcanica* Boev, 1997**

Рис. 5-13, 5-14, 5-15, 5-19

Chauvireria balcanica: Boev, 1997, p. 71, pl. I.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, p. 159.

Г о л о т и п – NMNHS, зоологический департамент № F47, полный правый карпометакарпус; местонахождение Выршец (Varshets), западная Болгария; нижний плейстоцен, средний виллафранк (MN 17; ~2.25 MYA; Spassov, 2003).

О п и с а н и е. В коракоиде *impressio bicipitalis* выдается медиальнее, чем вершина *processus acrocoracoideus*, каудальный край *facies articularis clavicularis* формирует тонкий гребень, *angulus medialis* удлинённый и утолщённый. См. также: Воев, 1997.

С р а в н е н и е. Немного крупнее, чем *Ch. minor*. Также в отличие от *Ch. minor*, в коракоиде *impressio bicipitalis* выдается несколько медиальнее, чем вершина *processus acrocoracoideus*, каудальный край *facies articularis clavicularis* формирует тонкий гребень, *angulus medialis* удлинённый и утолщённый. Карпометакарпус от такового *Ch. minor* отличается более выраженной вырезкой в вентральном крае *trochlea carpalis*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, большое число костей из типового местонахождения (Воев, 1997).

Род *Plioperdix* Kretzoi, 1955

Ammoperdix: Тугаринов, 1940, с. 311; Brodkorb, 1964, p. 318.

Pliogallus: Тугаринов, 1940, с. 312.

Plioperdix: Kretzoi, 1955, S. 367; Brodkorb, 1964, p. 317; Курочкин, 1985, с. 97; Bocheński, Kurochkin, 1987a, p. 83; Зеленков, Курочкин, 2009, с. 80; 2015, с. 184; Mourer-Chauviré, Geraads, 2010, p. 168; Zelenkov, Panteleyev, 2015, p. 517; Зеленков, 2016б, с. 89; Зеленков, Горобец, 2020, с. 96.

Alectoris: Mlíkovský, 2002, p. 157 (partim).

Т и п о в о й в и д – *Ammoperdix ponticus* Tugarinov, 1940.

Д и а г н о з. Мелкие фазановые птицы, морфологически очень сходные с современными *Coturnix*. В коракоиде краниальная часть стержня (краниальнее *processus procoracoideus*) не субпараллельна плоскости грудинной части, поскольку вентромедиальный край стержня отгибается вентрально; при виде с вентральной стороны медиальный край стержня коракоида (краниальнее *processus procoracoideus*) субпараллелен длинной оси кости и приближен к *labrum glenoidale*; *impressio bicipitalis* умеренно выдается медиально относительно медиального края *processus acrocoracoideus*; *processus procoracoideus* относительно робустный; *cotyla scapularis* ориентирован несколько более краниально, чем дорсально; сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки, расположенная медиальнее *cotyla scapularis*, сужена краниокаудально. В плечевой кости дорсальный край дорсальной пневматической фоссы формирует четкую границу отпечатка, продолжающуюся дистально под небольшим наклоном к длинной оси кости до отпечатка *m. latissimus dorsi posterior*, в проксимальной части дорсального контура упомянутой фоссы имеется хорошо выраженный бугорок; *crista deltopectoralis* высокий и короткий, с дистальным углом, выступающим дорсально относительно прилегающей части стержня; отпечаток *m.*

suprascoracoideus изогнут (его проксимальный край загнут каудально а дистальная часть сдвинута краниально при виде с дорсальной стороны). В карпометакарпусе метакарпалии удлинены: отношение длины кости к длине проксимального эпифиза (до точки бифуркации метакарпалий) составляет около 4.4. В тарсометатарсусе при виде с дистальной стороны trochlea metatarsi II сильно опущен плантарно, так что его большая часть выдается плантарнее, чем плантарная кромка trochlea metatarsi III; латеральная часть trochlea metatarsi IV также сильно выдается плантарно; при виде с дорсальной стороны дистальное окончание trochlea metatarsi IV находится на уровне середины trochlea metatarsi III.

С р а в н е н и е. Морфологически очень близок современным *Coturnix* s.l. (включая *Excalfactoria*), но отличается рядом структурных деталей. Коракоид отличается от такового *Coturnix* s.l. менее выдающимся медиально impressio bicipitalis, более выраженным processus proscoracoideus, а также общей робустностью. Однозначных отличий в строении плечевой кости не выявлено. Карпометакарпус имеет пропорционально более удлинённые, чем у *Coturnix*, метакарпалии. В строении дистального эпифиза тарсометатарсуса отличается от *Coturnix* тем, что trochlea metatarsi II сильнее опущен плантарно. Trochlea metatarsi III уже, чем у *Coturnix*. Также trochlea metatarsi IV несколько сильнее сдвинут плантарно по сравнению с *Coturnix*: медиальный угол плантарного края trochlea metatarsi IV находится на уровне плантарного края trochlea metatarsi III, а латеральный угол (латеральный крыловидный отросток) выступает заметно плантарнее и в целом сильнее развит, чем у *Coturnix*. Ещё одно отличие от *Coturnix* заключается в том, что trochlea metatarsi IV длиннее: при виде с дорсальной стороны он доходит до середины trochlea metatarsi III, в то время как у *Coturnix* он укорочен и приближается к первой трети trochlea metatarsi III (это также заметно при виде с плантарной стороны).

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, в состав рода ранее были включены *P. hungarica* (Jánossy, 1991) из позднего миоцена (MN 11-13) Венгрии и Юга Европейской части России, а также *P. africana* Mourer-Chauviré et Geraads, 2010 из раннего плейстоцена (MN 17) Марокко, однако принадлежность обоих видов к *Plioperdix* требует подтверждения в связи с полученными в этой работе данными о большем разнообразии мелких фазановых позднего неогена Восточной Европы.

З а м е ч а н и я. Приведенный Курочкиным (1985) диагноз («описание») здесь полностью переработан с учетом представлений о том, какие именно ископаемые остатки следует относить к *Plioperdix*. В диагнозе отмечены черты, позволяющие отличать *Plioperdix* от морфологически наиболее близкого рода *Coturnix*. Ниже приведены основные данные по морфологической идентификации *Plioperdix* и отличия от современных фазановых.

Тарсометатарсус. Голотипом *Ammoperdix ponticus* Tugarinov, 1940 послужил практически целый тарсометатарсус № 6489 (рис. 1б) без обозначения принадлежности к

какому-то учреждению (Тугаринов, 1940). Затем он был обнаружен Е.Н. Курочкиным в Зоологическом институте СССР в Ленинграде и описан (Курочкин, 1985) как принадлежащий коллекции Института зоологии АН УССР (Киев), куда он был возвращен в 2019 г. Характерные черты, надежно отличающие тарсометатарсус *pontica* от *Ammoperdix* и указывающие на близость этой формы к *Coturnix* – сильно сближенные *trochleae metatarsorum* (в особенности, приближенный к продольной оси кости *trochlea metatarsi II*) и сдвинутый плантарно *trochlea metatarsi IV* (Курочкин, 1985). Каких-либо значительных структурных отличий в строении дистального эпифиза тарсометатарсуса и его стержня от современных *Coturnix* выявить не удается; в то же время ряд мелких морфологических особенностей прослеживается (см. ниже).

Все признаки проксимального эпифиза тарсометатарсуса *P. pontica* из описания Курочкина (1985) и последующих работ, опирающихся на эту публикацию (Bocheński, Kurochkin, 1987; Зеленков, Курочкин, 2009, 2015), основаны на цевках от других таксонов. Судя по приведенному Курочкиным (1985) описанию, признаки проксимальной цевки были основаны на экз. ПИН, № 2614/64 из местонахождения Этулия-3 (см. ниже) – у этого экземпляра частично сохранился дистальный эпифиз, что позволяет сравнивать его с голотипом. Но экз. ПИН, № 2614/64 отличается от голотипа *pontica* большей длиной (при сходной толщине кости расстояние между дистальным питательным отверстием и дистальным краем гипотарзуса у экз. из Этулии больше), не сдвинутой плантарно *trochlea metatarsi IV* относительно латероплантарного угла *trochlea metatarsi III*, несколько более широкой *incisura intertrochlearis lateralis*, заметно меньше опущенной плантарно *trochlea metatarsi II*, а также тем, что канал гипотарзуса выходит в центральной части гипотарзуса (как у *Palaeocryptonyx edwardsi* из среднего миоцена Франции – наши данные). У голотипа *pontica* канал открывается на медиальной стороне гипотарзуса, а *trochlea metatarsi IV* сдвинута плантарно – как у современных *Coturnix*. Кроме того, у экз. 2614/64 *cotyla lateralis* не выступает дорсально относительно *eminentia intercotylaris* (как у *Coturnix*), а *fossa infracotylaris dorsalis* имеет пологий медиальный край (у *Coturnix* ямка доходит до медиального края кости и имеет крутую стенку). При виде с дорсальной стороны *cotyla lateralis* располагается примерно на одном уровне с *cotyla medialis* (формирует неглубокую вырезку в проксимальном профиле кости), в то время как у *Coturnix* s.l. *cotyla lateralis* сдвинут дистально вследствие чего формирует глубокую вырезку в проксимальном крае кости. Таким образом, экз. 2614/64 из Этулии не показывает продвинутой морфологии *Coturnix* s.l. и не может быть отнесен к *pontica*, поскольку отличается от голотипа рядом существенных морфологических деталей.

В то же время несколько характерных признаков *Coturnix* имеет проксимальный фрагмент тарсометатарсуса экз. NMNHU-P Av-674 из Одесских катакомб: глубокую и

медиально расширенную fossa infracotylaris dorsalis с крутой медиальной стенкой, выступающий дорсально cotyla lateralis, формирующий глубокую вырезку в проксимальном крае кости, а также сильно сдвинутый плантарно канал гипотарсуса. Кроме того, для этого экземпляра характерен вытянутый дистально гипотарсус, как у современных *Coturnix* (но в отличии, в частности, от *Ammoperdix* и *Chauvireria*). Сходство с современными *Coturnix* позволяет относить этот проксимальный фрагмент к *P. pontica* и свидетельствует о том, что проксимальный эпифиз цевки у этого ископаемого вида также был устроен сходным образом с таковым у современных *Coturnix*.

Дистальный конец тарсометатарсуса из местонахождения Котловина (экз. NMNHU-P Av707), также, по-видимому, принадлежит *P. pontica*, поскольку имеет прижатый к trochlea metatarsi III и несколько опущенный плантарно trochlea metatarsi IV. Также как и для голотипа, у этого экземпляра прослеживается отчетливая вырезка в медиальном крае профиля trochlea metatarsi III при виде с дистальной стороны. Trochlea metatarsi II умеренно опущен плантарно – отчасти сходно с состоянием у голотипа *pontica*, но выражено слабее, чем у *Chauvireria minor*. По сравнению с голотипом *Plioperdix pontica* trochlea metatarsi III выглядит дорсоплантарно менее высоким при виде с дистальной стороны, но эта особенность может объясняться индивидуальной или временной изменчивостью.

Практически полный правый тарсометатарсус (экз. ПИН 2614/146) из нижнего плиоцена местонахождения Войничево (Украина; Одесская область; MN 14) демонстрирует характерные для *Coturnix* s.l. признаки: наличие глубокой смещенной медиально fossa infracotylaris dorsalis, удлиненного hypotarsus, некоторым образом скрученного trochlea metatarsi III и узкого в целом дистального эпифиза с прижатыми trochleae metatarsorum (особенно trochlea metatarsi II). При этом экз. ПИН 2614/146 отличается от голотипа *P. pontica* медиолатерально широким trochlea metatarsi III и сдвинутым дорсально trochlea metatarsi IV при виде с дистальной стороны.

Коракоид. Тугаринов (1940) отнес к *Pliogallus coturnoides* фрагментарный правый коракоид («№ 6478»; ныне экз. NMNHU-P Av-674), но не привел его изображения или описания. Позднее Серебровский (1941) опубликовал практически полный коракоид из типового местонахождения и отнес его к *Pliogallus coturnoides*. Экземпляр, описанный Серебровским, по-видимому, не сохранился, так как в коллекции NMNHU имеются только фрагментарные экземпляры. Курочкин (1985; Wocheński, Kurochkin, 1987) при подготовке описания *P. pontica* использовали только коракоиды из Забайкалья (местонахождение Береговая), которые, по-видимому, не были сравнены с материалами из Одесских катакомб. Описание коракоидов, выполненное Курочкиным (1985), было позднее использовано Зеленковым и Курочкиным (2009б) для отнесения дополнительных материалов из местонахождения Шамар в Монголии к *P. pontica*.

Однако коракоиды из Одесских катакомб могут быть достоверно отличимы от коракоидов, описанных как *P. pontica* из ряда других местонахождений. У коракоидов из Одесских катакомб вентромедиальный край стержня краниальнее уровня processus procoracoideus изгибается несколько вентрально – таким образом, вентральная поверхность processus acrocoracoideus оказывается ориентированной не строго параллельно плоскости грудинного расширения, но под некоторым углом к ней (аналогичное состояние встречается у некоторых утиных – например, Anserini). В результате такого поворота краниальной части кости при виде с вентральной стороны медиальный край стержня оказывается в значительной степени параллелен длинной оси кости и сильнее приближен к labrum glenoidale, чем у многих других мелких фазановых. Отчасти сходная морфология опять-таки характеризует современных *Coturnix* – значительное сходство коракоидов из Одесских катакомб и современных перепелов уже отмечалось Серебровским (1941). У коракоидов из Забайкалья и Шамара подобный поворот краниальной части коракоида не выражен. Примечательно, что коракоид из более молодого местонахождения Попово-1 (экз. NMNHU Av 684) морфологически крайне сходен с таковым из Одесских катакомб – это свидетельствует о стабильности морфологического типа во времени и позволяет диагностировать *P. pontica* на основании данного элемента скелета.

Коракоиды из Одесских катакомб также сходны с таковыми современных *Coturnix* морфологией processus procoracoideus и cotyla scapularis. У *Coturnix* при виде с дорсальной стороны cotyla scapularis сужен краниокаудально за счет того, что ориентирован несколько более краниально, чем дорсально. При плезиоморфном для фазановых состоянии cotyla ориентирован практически строго дорсально и поэтому при виде с дорсальной стороны выглядит заметно более расширенным краниокаудально. Кроме того, у фазановых на дорсальной поверхности processus procoracoideus располагается обширная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки (рис. 5-19, faa1, faa2) – у *Coturnix* и коракоидов из Одесских катакомб эта поверхность заметно редуцирована и занимает только краниальную половину дорсальной поверхности processus procoracoideus. По морфологии данной (лопаточной) области коракоида экземпляры из местонахождения Котловина заметно отличаются от *Coturnix* и коракоидов из Одесских катакомб, которые мы относим к *Plioperdix*. Помимо этого, facies articularis clavicularis при виде с медиальной стороны заметно суживается у коракоидов из Котловины – в отличие от *Plioperdix* из Одесских катакомб и Попово. Также, в отличие от *Plioperdix*, при виде с медиальной стороны весь extremitas omalis у коракоидов из Котловины несколько отклоняется вентрально, а при виде с дорсальной стороны впадина между cotyla scapularis и выступающей латеральной частью facies articularis humeralis выражена очень слабо.

Плечевая кость. Плечевые кости не упоминались в первоначальных публикациях по *Plioperdix* и впервые были перечислены (но также не описаны) Воинственским (1967) из Одесских катакомб и, вероятно, плиоценовых слоев Соколовского карьера (Кривой Рог, Украина; основная фауна этого местонахождения относится к миоцену). Курочкин (1985) использовал для характеристики морфологии плечевой кости *P. pontica* экземпляры из Этулии-3 (экз. ПИН, №№ 2614/51, 59, 62, 66) и Забайкалья. Впоследствии эти данные были использованы в работах Зеленкова (Зеленков, Курочкин, 2009б, 2015; Зеленков, 2015г, 2016б; Zelenkov, Panteleyev, 2015). Однако по результатам настоящего обзора в Этулии доминируют остатки другой фазановой птицы (не *P. pontica*); судя по коракоидам, мелкая фазановая птица из плиоцена Забайкалья также не может быть отнесена к *P. pontica* (см. выше). Таким образом, морфология плечевой кости *P. pontica* до последнего времени оставалась неопределенной.

Среди материалов из Одесских катакомб в коллекции NMNHU имеются два дистальных фрагмента плечевой кости (экз. NMNHU Av 669, 5242, 5243), морфологически схожие с плечевыми костями современных *Coturnix* – это позволяет относить их к *P. pontica*. На экз. NMNHU Av 669 хорошо прослеживается характерная для *Coturnix* выпрямленность стержня. Кроме того, оба экземпляра характеризуются сильно выраженной вырезкой в дорсальном крае epicondylus dorsalis (при виде с краниальной стороны), при этом сам epicondylus развит умеренно (при виде с краниальной стороны его ширина составляет около трети ширины condylus dorsalis). У экз. NMNHU Av 669 также прослеживается сильно выдающийся краниально tuberculum supracondylare ventrale и слабо выставленный дистально processus flexorius при виде с краниальной стороны. Дистальный эпифиз в целом существенно дорсовентрально сжат (узкий). Все эти признаки характеризуют и современных *Coturnix*. Плечевая кость из Соколовского карьера (NMNHU-P Av-88), а также ряд экземпляров из местонахождения Котловина (см. ниже) характеризуются той же морфологией.

Отмеченный выше комплекс морфологических признаков характерен для дистального фрагмента плечевой кости из Этулии (экз. ПИН, № 2614/51), в то время как у другого образца из Этулии (экз. ПИН, № 2614/66) вырезка в epicondylus dorsalis мелкая, сам epicondylus тонкий (его толщина при виде с краниальной стороны составляет около ¼ толщины condylus dorsalis), processus flexorius заметно менее выдвинут дистально, и весь дистальный эпифиз в целом кажется несколько расширенным по сравнению с прилегающей дистальной частью стержня. Отмеченные отличия по всем прослеживаемым признакам свидетельствуют о том, что экз. ПИН, № 2614/66, по-видимому, принадлежал другому таксону мелких фазановых птиц. У экз. ПИН, № 2614/145 из нижнего плиоцена местонахождения Войничево processus flexorius выдвинут дистально – таким образом, этот экземпляр тоже не может быть отнесен к *P. pontica*. Присутствие двух сходных по размеру

фазановых птиц в местонахождении Этулия до последнего времени (Зеленков, Горобец, 2020) не позволяло с уверенностью относить к *P. pontica* проксимальную плечевую кость из этого же местонахождения (экз. ПИН, № 2614/59), для которой все же характерны некоторые черты, сближающие ее с *Coturnix*: отчетливая выставленность дорсально дистального угла *crista pectoralis* (см. Zelenkov, Panteleyev, 2015) и наличие четко огороженного желоба, простирающего дистально от *fossa tricipitalis dorsalis*. Сходная морфология характеризует и *Chauvireria*, поэтому различение этих родов по плечевой кости пока представляется затруднительным.

Карпометакарпусы из Одесских катакомб также морфологически сходны с таковыми современных *Coturnix* – уже Тугаринов (1940), описывая их, не отметил никаких структурных отличий, кроме большей длины. Однако Курочкин (1985, с. 100) в своем сравнительном анализе не использовал материалы из Одесских катакомб, но основывался на пряхках из других местонахождений – в частности, из Котловины, которые имеют отличную морфологию и должны представлять другой таксон. Выделенный им ряд отличий от современного *Coturnix* основан именно на этих материалах из Котловины. В то же время для карпометакарпусов из Одесских катакомб Тугаринов (1940) отмечал наличие маленького *processus intermetacarpalis*, выпрямленной *metacarpalia minor* и, как следствие, узкого *spatium intercarpale*, что является характерными чертами современных *Coturnix*. Маленький отросток, действительно, сближает карпометакарпусы из Одесских катакомб с *Coturnix*. Признаки *metacarpalia minor* напрямую не прослеживаются у двух описанных Тугариновым экземплярах (современные номера: NMNHU-P Av-340, 341), поскольку у них малая метакарпалия, в целом, не сохранилась, однако они легко реконструируются по углу ее отхождения от большой метакарпалии. Но на экз. NMNHU-P Av-340 (голотип *Pliogallus coturnoides*) четко прослеживается другая апоморфия *Coturnix* – характерное строение вентральной части *trochlea carpalis*. У всех фазановых вентральный блок *trochlea carpalis* разделен вырезкой на две части, при этом каудальная (дистальная) часть у подавляющего большинства заметно сдвинута дистально относительно проксимальной. По этому признаку род *Coturnix* заметно отличается от своих ближайших родственников (в том числе, от филогенетически близкого *Ammoperdix*): у *Coturnix* вырезка в вентральном крае *trochlea carpalis* практически не выражена и каудальная (дистальная) часть сдвинута проксимально, так что весь вентральный блок имеет округлые очертания – как, например, у *Anatidae*. Эта черта сходства с *Coturnix*, хорошо выраженная на экз. NMNHU-P Av-340, подтверждает отнесение этого экземпляру *P. pontica* и синонимию этого вида с *Pliogallus coturnoides*. Еще одна характерная черта *Coturnix*, прослеживаемая на карпометакарпусах из Одесских катакомб – очень слабая изогнутость *metacarpalia major* при виде с краниальной стороны (кость выглядит практически прямой).

В целом устройство вентральной части *trochlea carpalis*, отмеченное выше для *Coturnix*, характерно и для примитивных фазановых Rollulinae, а также еще более примитивного семейства Odontophorinae. Однако Odontophorinae и Rollulinae отличаются от современных *Coturnix* и экз. NMNHU-P Av-340 морфологией малой метакарпалии, которая у них сильно изогнута, и поэтому в своем основании отходит от большой метакарпалии под заметно большим углом. Кроме того, плоскость малой метакарпалии (в ее проксимальной части) у *Coturnix* ориентирована преимущественно каудально, в то время как у Odontophorinae и Rollulinae она развернута вентрокаудально (поэтому метакарпалия заметно более широкая при виде с вентральной стороны). Этот признак представляет дополнительную черту сходства NMNHU-P Av-340 с родом *Coturnix*.

Курочкин (1985) отмечал, что *Plioperdix* отличается от *Coturnix* наличием двух ямок на вентральной поверхности малой метакарпалии: в ее проксимальной и дистальной частях. Примечательно, что эти ямки не прослеживаются на материалах из Одесских катакомб, что опять-таки подтверждает близость *Plioperdix* к *Coturnix*. Эти ямки есть у карпометакарпусов из Котловины, которые мы относим к другому таксону. В дистальной части карпометакарпуса характерной чертой *Coturnix* является очень слабо выступающая дистально суставная поверхность для малого пальца крыла и длинный симфиз. Важно, что у обоих экземпляров из Одесских катакомб каудальный край симфиза ориентирован параллельно длинной оси кости – в точности, как у *Coturnix*, что указывает на то, что малая метакарпалия у *Plioperdix* была ориентирована продольно и была не выгнута каудально (что предполагал Тугаринов (1940) на проксимальных фрагментах). Экз. ПИН, № 2614/137 из местонахождения Котловина, отнесенный Курочкиным (1985) к *P. pontica*, отличается от материалов из Одесских катакомб и современного *Coturnix* тем, что дистальная часть вентрального блока *trochlea carpalis* сдвинута дистально (напоминает состояние у современного *Perdix*), а, кроме того, присутствует отмеченная ямка в основании вентральной поверхности малой метакарпалии. Такое же строение имеет и экз. NMNHU-P Av-686 из Котловины. *Metacarpalia major* у карпометакарпусов из Котловины заметно изогнута дугой при виде с краниальной стороны.

Особая отличительная черта карпометакарпуса *P. pontica*, отмеченная еще Тугариновым (1940) – удлиненные пропорции кости в сравнении с современными *Coturnix*. В настоящее время у экз. NMNHU-P Av-340 (голотип *Pliogallus coturnoides*) дистальная часть обломана, но иллюстрация в первоописании уверенно свидетельствует о пропорциях, отличных от современных *Coturnix*. Важно заметить, что такие же удлиненные пропорции карпометакарпуса при сходном размере проксимального эпифиза обнаружены нами у экз. без номера в коллекции Института систематики и эволюции животных в Кракове (Польша), первоначально включенного в материалы по «*Francolinus*» *minor* (Jánossy, 1974). Этот экз.

происходит из местонахождения Рембелицы Крулевски 2 (Польша, 3.4–3.1 млн л.; Тесаков, 2004) и отличается от голотипа «*Francolinus*» *minor* из геологически более молодого местонахождения Рембелицы Крулевски 1 (3.15–2.7 млн л.; Тесаков, 2004) не только длиной, но рядом морфологических деталей. Экз. из Рембелицы Крулевски 2 сходен с современным *Coturnix* и указанными выше материалами из Одесских катакомб (3.8–3.7 млн л.; Tesakov et al., 2007) отсутствием вырезки в *trochlea carpalis* (см. выше) и ямок на вентральной поверхности кости (дистальная неявно выражена). Таким образом, наличие сходного по пропорциям и морфологии карпометакарпуса в достаточно удаленных местонахождениях свидетельствует о стабильности морфотипа, характеризующего *P. pontica*. В то же время голотип «*Francolinus*» *minor* отчетливо демонстрирует морфологию, соответствующую дифференциации на родовом уровне в современной разнообразии – таким образом, этот вид не только не может считаться младшим синонимом *pontica* (Mlíkovský, 1995 и последующие работы), но и должен быть исключен из рода *Plioperdix*.

***Plioperdix pontica* (Tugarinov, 1940)**

Рис. 5-13–15, 5-19

Ammoperdix ponticus: Тугаринов, 1940, с. 311, рис. 2; Brodkorb, 1964, p. 318.

Pliogallus coturnoides: Тугаринов, 1940, с. 312, рис. 3; Воинственский, 1967, с. 18 (partim).

Plioperdix coturnoides: Brodkorb, 1964, p. 317; Bocheński, 1997, p. 310.

Francolinus capeki wenzensis (partim): Jánossy, 1974, p. 540.

Francolinus minor (partim): Jánossy, 1974, p. 547.

Plioperdix ponticus (partim): Курочкин, 1985, с. 100, табл. XV, фиг. 1-12; Bocheński, 1997, p. 310; Зеленков, Курочкин, 2009, с. 83, табл. IX, фиг. 7–16.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, p. 159.

Palaeortyx brevipes: Kessler, 2009b, p. 253; 2013, p. 177.

Plioperdix pontica (partim): Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185, табл. XIX, фиг. 9–22; Зеленков, Горобец, 2020, с. 96, рис. 1, а, б, з, к; рис. 2, а, г–ж, л; рис. 3, а–в, ж.

Г о л о т и п – NMNHU-P 6489, правый тарсометатарсус без наиболее проксимальной части; местонахождение Одесские катакомбы; Украина, Одесская область; неоген, плиоцен (молдавский фаунистический комплекс; верхи биозоны MN 15).

О п и с а н и е. См. рубрику «Замечания» для рода *Plioperdix*.

С р а в н е н и е. Отличается от *P. africana* меньшими размерами, мелким *processus intermetacarpalis*, не загнутым проксимально *processus extensorius* и некрупным *processus pisiformis* карпометакарпуса.

З а м е ч а н и я. Проведенная в данной работе ревизия материалов из местонахождений Украины позволила исключить из *P. pontica* кости, относящиеся к другим таксонам. В то же время к *P. pontica* мы также относим фрагмент плечевой кости из местонахождения Обуховка в Ростовской области (экз. NMNHU-P Av-683), характеризующийся слабо

выдающимся дистально *processus flexorius*. Дистальные фрагменты тибиятарсусов из местонахождения Котловина (экз. NMNHU-P Av-704-706) предварительно отнесены к *P. pontica*, поскольку характеризуются неглубокой *incisura intercondylaris* (как у *Coturnix*), однако аналогичных костей из Одесских катакомб не известно, поэтому морфология данного элемента скелета у *Plioperdix* остается неопределенной. Локтевые кости у фазановых слабо диагностичны – по этой причине отнесение локтевых костей из Одесских катакомб к *P. pontica* нужно расценивать как предварительное. Фрагментарные лопатки из Одесских катакомб также отнесены к этому виду предварительно, поскольку у них не сохранился акромион, имеющий диагностичную форму у современных *Coturnix*. Проксимальная фаланга большого пальца крыла также предварительно отнесена к *P. pontica*.

В этой работе подтверждено также отнесение к *P. pontica* части материалов по мелким фазановым из местонахождения Венже на юге Польши и Чарнота 2 в Венгрии, по возрасту соответствующим Одесским катакомбам (MN 15b). В частности, фрагментарный проксимальный тарсометатарсус из типовой серии *Francolinus caepki wenzensis* Jánossy, 1974 из Венже сходен с экз. из Одесских катакомб, относимым нами к *P. pontica*, довольно низким гипотарсусом, отсутствием второго закрытого канала (или тенденции к его замыканию), отсутствием выраженного латерально ориентированного желоба для сухожилия *m. flexor hallucis longus* и дорсально располагающимся дорсальным краем *cotyla lateralis*. Дистальный фрагмент плечевой кости из типовой серии *Francolinus caepki wenzensis* сходен с плечевой костью *P. pontica* явно выраженной вырезкой в дорсальном крае *epicondylus dorsalis* и слабо выдающимся дистально *processus flexorius*. Коракоид из Чарноты 2 (экз. без номера в коллекции Геологического музея Будапешта), определенный как *Palaeortyx brevipes* (Kessler, 2009b, 2013), имеет характерное для *P. pontica* строение дорсальной поверхности *processus procoracoideus* (редуцированная сочленовная поверхность для соединения с акромионом лопатки) и дорсально расширенную (не срезанную краниально) *facies articularis clavicularis* (Зеленков, Горобец, 2020) и на этом основании здесь отнесен к этому виду.

З а м е ч а н и я. Местонахождения Котловина и Обуховка – многослойные памятники с широким определением возраста в пределах верхнего русциния–виллафранка. Точное происхождение остатков *P. pontica* из этих местонахождений, к сожалению, остается неизвестным (это справедливо и по отношению к многослойному молдавскому местонахождению Этулия). Местонахождение Попово-1 первоначально было сопоставлено с верхами зоны MN 16 (Рековец, Пашков, 2009), но позднее обозначалось как MN 16/17 (Rzebik-Kowalska, Rekovets, 2016).

По нашим данным, *P. pontica* надежно установлен только из местонахождений верхов русциния – нижнего виллафранка (верхи MN 15–16) Северного Причерноморья, Венгрии и южной Польши. В более древних местонахождениях русциния юга Украины (кучурганский

фаунистических комплексов; MN 14) присутствует близкий по размерам перепел, сходный с *Palaeoperdix hungarica* из верхнего миоцена (MN 13) Венгрии. В составе кучурганского комплекса также присутствует ископаемая бамбуковая куропатка *Eurobambusicola turolicus*, также первоначально описанная из Венгрии. Материалы из местонахождения Крыжановка и значительная часть материалов из местонахождения Котловина представлены еще одной формой сходного размера (ниже описана как *Cotunicini* gen. indet.); для установления ее точного систематического положения необходима ревизия материалов по другим виллафранкским мелким фазановым, описанным из восточной Европы – в частности, *Francolinus minor* и *Chauvireria balcanica* (Jánossy, 1974; Воев, 1997).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхи нижнего плиоцена – верхний плиоцен (верхняя часть зоны MN 15 и зона MN 16) Северного Причерноморья, Венгрии и южной Польши. Достоверных данных о существовании *P. pontica* в нижнем плейстоцене (MN 17) нет.

М а т е р и а л. Местонахождение *Одесские катакомбы* (верхняя часть MN 15): экз. NMNHU-P, Av-344, 666, 667, краниальные фрагменты правых коракоидов; экз. NMNHU-P, Av-676, 677, фрагменты лопаток; экз. NMNHU-P 5242, 5243, Av-669, дистальные фрагменты плечевых костей; экз. NMNHU-P Av-342, 343, 670, O-2043, фрагментарные локтевые кости; NMNHU-P, Av-345, неполная лучевая кость; экз. NMNHU-P Av-340, 341, проксимальные фрагменты левых карпометакарпусов (ранее имели номера ИЗ НАНУ 6479, 6471, соответственно); экз. NMNHU-P Av-671, 672, дистальные фрагменты левых карпометакарпусов; экз. NMNHU-P Av-674, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса. Местонахождение *Котловина* (Украина, Одесская область; нижний плиоцен или, возможно, нижний плейстоцен; MN 15–17; Тесаков, 2004): экз. NMNHU-P Av-698, 713, дистальные фрагменты правых плечевых костей; экз. NMNHU-P Av-699, 700, дистальные фрагменты левых плечевых костей; экз. NMNHU-P Av-707, дистальный фрагмент тарсометатарсуса. Местонахождение *Венже* (Польша; нижний плиоцен, верхняя часть MN 15): экз. без номера в коллекции Института систематики и эволюции животных (Краков), проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса (экз. с более полно сохранившимся стержнем из типовой серии *Francolinus capeki wenzensis*), дистальный эпифиз правой плечевой кости (из той же типовой серии). Местонахождение *Рембелицы Крулевски 2* (Польша; верхний плиоцен, MN 16a): экз. без номера в коллекции Института систематики и эволюции животных (Краков), правый карпометакарпус без metacarpalia minor. Местонахождение *Чарнота 2* (верхняя часть MN 15): практически полный левый коракоид и, возможно, другие материалы, описанны как *Palaeortyx brevipes* (Kessler, 2009b, 2013). Местонахождение *Соколовский карьер* (Украина, Кривой Рог; вероятно, плиоцен); правая плечевая кость без проксимального эпифиза (экз. NMNHU-P Av-88). Местонахождение *Обуховка* (Россия, Ростовская область; плиоцен; MN 15 или нижняя часть

MN 16b; Nesin, Nadachowski, 2001; Tesakov et al., 2007): экз. NMNHU-P Av-683, дистальный фрагмент плечевой кости. Местонахождение *Попово-1* (Украина; Запорожская область, Васильевский район; нижний плейстоцен, верхи MN 16b; Рековец, Пашков, 2009): экз. NMNHU-P Av-684, краниальный фрагмент левого коракоида.

Coturnicini gen. indet.

Pliogallus coturnoides (partim): Воинственский, 1967, с. 18.

Plioperdix coturnoides (partim): Brodkorb, 1964, p. 317; Wocheński, 1997, p. 310.

Plioperdix ponticus (partim): Курочкин, 1985, с. 100, табл. XV, фиг. 1-12; Wocheński, 1997, p. 310.

Plioperdix pontica (partim): Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185, табл. XIX, фиг. 9–22.

Phasianidae gen. indet. 2: Зеленков, Горобец, 2020, с. 99, рис. 1, в, ж, и, л; рис. 2, б, в, з, м; рис. 3, д, е.

З а м е ч а н и я. Первоначально материалы по мелким фазановым из плиоцен-плейстоцена местонахождений Котловина, Этулия, Крыжановки в Украине и Молдове, а также часть материалов из Одесских катакомб были отнесены к *Plioperdix pontica* (Воинственский, 1967; Курочкин, 1985). Недавно было показано, что, в действительности, они представляют отдельный таксон фазановых (Зеленков, Горобец, 2020). Систематическая принадлежность этой формы (или, возможно, комплекса близких форм) остается неопределенным, однако наличие редуцированного и сдвинутого проксимально processus intermetacarpalis карпометакарпуса указывает на родство с современными *Coturnix*. Вероятно, что по крайней мере часть остатков принадлежит *Chauvireria*.

Большинство костных остатков из местонахождения Котловина не могут быть отнесены к *Plioperdix*. Коракоиды (экз. NMNHU-P Av-690, 691, 692, 695, 709, 711) отличаются от таковых *Plioperdix* строением cotyla scapularis и сочленовной поверхности для акромиона лопатки (см. выше). Экз. NMNHU-P Av-693, 694, 696 имеют очень плохую сохранность, в связи с чем информативное сравнение этих материалов невозможно.

Плечевая кость из Котловины (экз. NMNHU-P Av-697) не имеет заметно выступающего дорсально crista deltopectoralis и характерного для *Coturnix* четко очерченной дорсальной fossa tricipitalis. Карпометакарпусы из Котловины (экз. NMNHU-P Av-686, 716; ПИН, № 2614/137) характеризуются наличием вырезки в вентральном крае trochlea carpalis и проксимальной ямки в основании metacarpalia minor, а также изогнутостью metacarpalia major при виде с краниальной стороны. У других экземпляров (экз. NMNHU-P Av-717 и 718) вырезки как таковой не заметно из-за сохранности, но они отличаются от *Plioperdix* ориентацией вентрального края пястного блока (под углом около 130 в отличие от 150–160° у *P. pontica*). Проксимальный тарсометатарсус из местонахождения Котловина (экз. NMNHU-P Av-708) не может быть отнесен к *P. pontica*, поскольку характеризуется не выдающимся дорсально cotyla lateralis (см. выше). Кроме того, в отличие от *P. pontica*,

стержень кости заметно суживается по направлению к дистальной части кости – как у *Palaeocryptonyx edwardsi*.

Серия костей из многослойного местонахождения Крыжановка (верхи MN 16b-низы MQ1; Тесаков, 2004), по-видимому, также не может относиться к *P. pontica*. Наиболее диагностичен из представленных на местонахождении костей коракоид (экз. NMNHU-P Av-654), который по форме *facies articularis clavicularis* и области *cotyla scapularis* идентичен коракоидам из Котловины (см. выше) и поэтому, несомненно, представляет этот же таксон.

Дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса из Одесских катакомб, упомянутый Воинственским (1967) без номера (ныне обозначенный как NMNHU-P Av-675), не может относиться к *Plioperdix pontica*, так как его *trochlea metatarsi IV* слабо сдвинут плантарно (медиоплантарный угол *trochlea metatarsi IV* не выдается плантарнее *trochlea metatarsi III*; дорсомедиальный угол *trochlea metatarsi IV* приближен к дорсальному краю *trochlea metatarsi III*) и широко отставлен латерально (широкая *incisura intertrochlearis lateralis*). Кроме того, *trochlea metatarsi III* у этого экземпляра досровентрально низкий и ассиметричными полублоками. По этим признакам экз. NMNHU-P Av-675 сходен с тарсометатарсусом *Palaeocryptonyx edwardsi*, от которых он отличается только заметно меньшими размерами. Таким образом, экз. NMNHU-P Av-675 можно было бы отнести к одновозрастному (раннеплиоценовому) *P. donnezani*, который сходен с *P. pontica* по размерам, но для *P. donnezani* тарсометатарсус пока не известен.

Возраст мелких фазановых из Котловины требует обсуждения. Установлено, что в ранних сборах на местонахождении Котловина произошло перемешивание материала из разных возрастных горизонтов – от позднего русциния до среднего виллафранка (Тесаков, 2004). Примечательно, что в данном местонахождении определяются остатки как *Plioperdix*, так и других неопределенных фазановых (см. выше). По нашему мнению, кости *Phasianidae indet. 2* из Котловины, относящиеся к ранним сборам, могут происходить из средневиллафранкских слоев (MN 17) – это могло бы объяснить доминирование этого таксона в данном местонахождении, в отличие от фауны Одесских катакомб (MN 15), где присутствует почти исключительно *P. pontica*. Данное предположение подтверждается сходством *Phasianidae indet. 2* из Котловины с мелкими фазановыми из Крыжановки – местонахождению, также относимого преимущественно к MN 17 (Тесаков, 2004). Кроме того, мелкие фазановые *Phasianidae indet. 2* из Котловины морфологически сходны с таковыми из еще одного многослойного и разновозрастного местонахождения Этулия (Молдова). Материалы по мелким фазановым из Этулии, описанные Курочкиным (1985) как *P. pontica*, были переданы в ПИН Н.А. Константиновой (Курочкин, 1985), которая изучала разрез, в настоящее время называемый Этулия-3 и также соотносимый с MN 17 (Тесаков, 2004). Таким образом, мелкая фазановая птица, описанная здесь как *Phasianidae indet. 2*,

может быть характерна только для среднего виллафранка (MN 17) региона или, возможно, самых верхов MN 16. Мелкие фазановые из Котловины, отнесенные к *P. pontica*, в действительности могут происходить из более древних русцинийских слоев местонахождения. Отсутствие несомненных свидетельств сосуществования двух форм мелких фазановых (*P. pontica* и *Coturnicini* gen. indet.) в русцинии или виллафранке Северного Причерноморья подтверждают высказанные ранее предположение о возможности биохронологических корреляций континентальных фаун Восточной Европы по мелким курообразным птицам (Зеленков, 2015г).

Триба PAVONINI RAFINESQUE, 1815

З а м е ч а н и я. Триба включает несколько родов крупных фазановых птиц, современные представители которых характеризуются отчетливой морфологией, во многом представляющей плезиоморфной для современных Phasianidae – по ряду признаков Pavonini выглядят даже более примитивными, чем базальные фазановые Rollulinae (глава 4). В то же время молекулярные данные не подтверждают примитивность павлиновых и надежно помещают их среди Phasianinae в качестве одних из базальных представителей так называемых «non-erectile Phasianidae» – клады, включающей современные трибы Pavonini, Polyplectronini, Gallini и Coturnicini (Kimbali et al., 2021a). По-видимому, ряд остеологических плезиоморфий, характеризующих павлинов из родов *Pavo* и *Afroravo*, были приобретены ими вторично, поскольку сестринский к ним род *Argusianus* морфологически более схож с остальными фазановыми. Плезиоморфная остеология современных павлинов могла бы соответствовать предполагавшемуся ранее раннему появлению родственным павлинам крупным фазановым в палеонтологической летописи – первые крупные представители семейства из раннего миоцена Европы ранее сближались именно с этой группой (Ballmann, 1969a), однако анализ остеологии ранне- и среднемиоценовых представителей группы из Европы (таких как *Miogallus*, *Robustogalla*) не подтверждает их отнесение к Pavonini (см. выше).

Род *Pavo* Linnaeus, 1758

Т и п о в о й в и д – *Pavo cristatus* Linnaeus, 1758, современный.

Д и а г н о з. Коракоид слегка изогнут. На дорсальной поверхности его диафиза ближе к середине в виде вздутия имеется латеральный гребень. Небольшой гребень проходит по вентральной стороне от плечевого бугорка. Каудальнее лопаточной фасетки развито небольшое утолщение диафиза. Проксимальный эпифиз плечевой кости вздут краниокаудально и сужен дорсовентрально. Вырезка плечевой головки прервана местом отхождения lig. scapulohumerale. Пекторальный гребень не загнут на краниальную сторону. Отпечаток плечевой мышцы обозначен неотчетливо. На краниальной поверхности

проксимального эпифиза бедренной кости развиты пневматические отверстия. Головка бедренной кости округла, очень отчетливо отделенная от верхней сочленовной поверхности. В дистальном тибіотарзусе латеральный мыщелок поднят выше, чем медиальный. Надсухожильный мостик достаточно большой и горизонтально расположенный. Латеральный гребень гипотарзуса очень слабо развит, но имеет один дополнительный гребешок. В дистальной части диафиз симметрично расширяется в плоскость блоков. Блок метатарзалии III возвышается над передней поверхностью диафиза (Mourer-Chauviré, 1990).

С о с т а в. Два современных вида; ископаемый *Pavo bravardi* (Gervais, 1849), ранний плиоцен – ранний плейстоцен Франции, Греции, Болгарии, Венгрии, Украины и Молдавии.

З а м е ч а н и я. В современный род *Pavo* ранее был также помещен *Gallus aesculapi* Gaudry, 1862, первоначально установленный из позднего миоцена Пикерми в Греции (Jánosy, 1991); при этом данное таксономическое заключение было сделано на основе изучения материалов из Польгарди в Венгрии (“*Gallus*” *aesculapi phasianoides* Jánosy, 1991), которые в целом не сопоставлялись с типовыми по этому виду. Позднее Мликовский (Mlíkovský, 2002) посчитал *G. aesculapi* младшим синонимом другой фазановой птицы из Пикерми – *Phasianus archiaci* Gaudry, 1862 – и рассматривал этот таксон в качестве биномена *Pavo archiaci*. Нами было показано (Зеленков, 2006б), что материалы из Польгарди не принадлежат павлиновым и в действительности относятся к роду *Syrmiaticus*; подтвердить отнесение типовых материалов из Пикерми к *Pavonini* также не удастся: в частности, бедренная кость из типовой серии *P. archiaci* характеризуется грацильным и сильно изогнутым (при виде с латеральной стороны) стержнем, в отличие от *Pavonini*, имеющих робустную и выпрямленную бедренную кость. На этом основании *Phasianus archiaci* Gaudry, 1862 здесь исключен из рода *Pavo*.

***Pavo bravardi* (Gervais, 1849)**

Рис. 5-20

Gallus Bravardi: Gervais, 1849, p. 220; 1848–1852, p. 238, pl. 51, fig. 1–1a; Milne-Edwards, 1869–1871, p. 250; Depéret, 1890, p. 138, text-fig. 3a, b; Lambrecht, 1933, S. 443, fig. 193H.

Gallus bravardi: Lydekker, 1891, p. 142; Brodkorb, 1964, p. 318.

Pavo bravardi: Mourer-Chauviré, 1989, p. 439, text-fig. 1, pl. 50, figs. 1–3, 7, 8; 1990, p. 79, pl. 1, figs. 1–9; 2004, p. S104, figs. 3, 1–6; Bocheński, 1997, p. 310; Voev, 1997, p. 220; 2001, p. 45, fig. 7; 2002b, p. 110; Voev, Koufos, 2000, p. 72; Mlíkovský, 2002, p. 163; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 180, табл. XVII, фиг. 23.

Pavo moldavicus: Bocheński, Kurochkin, 1987, p. 89, pl. XVIII, phot. 13, 14; Bocheński, 1997, p. 310.

Г о л о т и п – MNHN, без номера, возможно, утрачен; средняя часть левого тарзометатарзуса со шпорой; местонахождение Ард, департамент Пюи-де-Дом, Франция; нижний вилланий или нижний виллафранк, верхний плиоцен (MN 16).

О п и с а н и е. Тарзометатарзус крупный, промежуточный по размеру между таковыми павлина и курицы. Большая шпора сдвинута более дистально, чем у современных *Pavo*. По

медиальной стороне стержня у основания шпоры проходит борозда под сухожилие. Медиальная сторона стеральной части коракоида и медиальный край грудинной суставной поверхности заметно утолщены. Дорсальный гребень грудинной суставной поверхности укорочен и далеко отодвинут от медиального угла (Зеленков, Курочкин, 2015).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний плиоцен – нижний плейстоцен (нижний виллафранк – нижний бихарий; MN 15 – MQ 18) Франции, нижний плиоцен Греции, Болгарии и Молдовы.

З а м е ч а н и я. Крупная фазановая птица *Gallus bravardi* из плиоцена – раннего плейстоцена Франции была перемещена в род *Pavo* Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1989). В этой же работе *P. moldavicus* Vocheňski et Kurochkin, 1987, описанный ранее из плиоцена Молдовы, был помещен в синонимы *Pavo bravardi*. Коракоид из Молдовы (местонахождение Лучешты) характеризуется очень крупными размерами (крупнее современных самцов *P. muticus*) и имеет типичное для павлинов слабоизогнутое *facies articularis sternalis* и таким образом, действительно, принадлежит ископаемому павлину. При этом диагностичность стерального фрагмента коракоида явно очень ограничена у фазановых птиц и, очевидно, не позволяет различать виды, а порой и близкие роды (наши данные). Сравнение с современными *Pavo* (а также другими крупными фазанами) также осложняется тем, что скелеты павлинов происходят в основном или исключительно от вальерных или полудиких птиц, для которых характерна заметная индивидуальная изменчивость коракоида ввиду ограниченной способности к полету. Таким образом, таксономическая самостоятельность *P. moldavicus* едва ли может быть подтверждена, в связи с чем до получения дополнительных материалов целесообразно считать этот таксон конспецифичным *P. bravardi*. Позднее к *P. bravardi* были отнесены тибготарсус из раннего плиоцена местонахождения Мегало Эмволон в северной Греции (Воев, Koufos, 2000) и изолированные фаланги очень крупной фазановой птицы из раннего плиоцена местонахождения Муселиево в Болгарии (Воев, 2001). Очень ограниченная диагностичность фаланг фазановых птиц не вызывает сомнений, поэтому принадлежность формы из Болгарии к *Pavo* требует подтверждения с привлечением новых материалов. Тибготарсус из Мегало Эмволон соответствует *P. bravardi* по размерам, но отличается морфологически, в связи с чем его таксономическая принадлежность также требует подтверждения.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2 614/53; вентральная часть левого коракоида; местонахождение Лучешты, Кагульский район, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен.

ТРИБА GALLINI BREHM, 1831

Род *Eurobambusicola* Zelenkov, 2016



Рис. 5-20. Плио-плейстоценовые Phasianidae в сравнении с избранными современными представителями: *а* – *Pavo bravardi* (Gervais, 1849), экз. ПИН, № 2 614/53; вентральная часть левого коракоида; местонахождение Лучешты, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен; *б* – *Afropavo congensis* Chapin, 1936, экз. FSL, 1988-1, современный; *в, ж-н* – *Megaperdix pliocaena* (Tugarinov, 1940): *в* – лектотип NMNHU-P Av-6940, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение Одесские Катакомбы, Украина, нижний плиоцен; *ж-к* – экз. ПИН № 2614/48, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Этулия, Вулканештский район, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен; *л-н* – экз. ПИН, № 3831/425, дистальный эпифиз левого тибиятурсуса; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен; *з, н, т, ф* – *Perdix perdix*: *з, н, ф* – современный, *т* – экз. 2857/79, пещера Ласок, Северная Осетия, верхний плейстоцен; *д, э, я* – *Lagopus lagopus*: *д* – экз. ИРАЕ, №№ 153-17, местонахождение Чембакчино; южная часть Ханты-Мансийского АО; низы среднего плейстоцена (MQR4-6); *э, я* – современный; *е* – *Tetrao praeurogallus* Jánossy, 1969, экз. ИРАЕ, № 164-14, дистальный фрагмент правого тибиятурсуса; местонахождение Романово 1с; северо-запад Омской области; калабрий, нижний плейстоцен (MQR8); *о, р, с* – *Umbroperdix odessica* gen. et sp. nov., голотип NMNHU-P, № 45-2459, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Черевичное; верхний миоцен, туролий; *у* – *Paralagopus atavus* (Jánossy, 1974), экз. ПИН, № 5644/232, правый тарсометатарсус – местонахождение пещера Таврида; Крым; нижний плейстоцен; *х, ц* – *Titanoperdix sibirica* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2614/313, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Малые Голы 1; Прибайкалье; гелазий, нижний плейстоцен (MN 17; MNR1); *ч, ш, ю* – *Lagopus angustipes* sp. nov., голотип ИРАЕ, № 265-15, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; местонахождение Скородум А; северо-запад Омской области; калабрий, нижний плейстоцен (MQR8). *а, б, ж, о, т, у, ч* – с дорсальной стороны; *в-д, к, с, ф, ц, ю, я* – с вентральной стороны; *е, н* – с краниальной стороны; *з* – с латеральной стороны; *и, л, п, р, х* – с медиальной стороны; *м, ш, э* – с дистальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.



Рис. 5-21. Мелкие Phasianidae из верхнего миоцена Венгрии в сравнении с современными представителями семейства: *a, б, з, л, м, н, р* – *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016: *a, б* – голотип MAFI, № V 2015.137.1, правая плечевая кость; *з* – экз. MAFI, № V 2015.138.1, левая плечевая кость; *л, м* – экз. MAFI, № V 2015.155.1, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса; *н, р* – экз. MAFI, № V 2015.115.1, левый карпометакарпус; *в–е, к, н, о, с, т* – *Palaeoperdix hungarica* (Jánossy, 1991): *в* – экз. MAFI, № V 2015.126.1, левая плечевая кость; *з, д, к* – экз. MAFI, № V 2015.131.1, дистальный фрагмент левой плечевой кости (*з* и *д* – отражен); *е* – экз. MAFI, № V 2015.125.1, левая бедренная кость; *н, о* – экз. MAFI, № V 2015.134.1, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса; *с, т* – экз. MAFI, № V 2015.133.1, левый карпометакарпус – все из местонахождений Польгарди 4, 5; Венгрия; верхний миоцен (MN 13); *ж* – *Alectoris graeca* (Meisner, 1804), левая плечевая кость (экз. ПИН, № 49-11-1), современный; *и* – *Bambusicola thoracicus* (Temminck, 1815), левая плечевая кость (экз. ПИН, № 49-102-1), современный. *a, д* – с каудальной стороны; *б, в, з, е, л, н* – с краниальной стороны; *ж–к, м, о* – с дистальной стороны; *н, с* – с вентральной стороны; *р, т* – с дорсальной стороны. Обозначения: *cd* – crista deltopectoralis; *cv* – condylus ventralis; *dtc* – дистальная порция trochlea carpalis; *dtf* – дорсальная триципитальная яма (фосса); *ev* – epicondylus ventralis; *fp* – fossa pneumaticipitalis; *mma* – os metacarpale majus; *mmi* – os metacarpale minus; *pf* – processus flexorius; *pi* – processus intermetacarpalis; *sht* – sulcus humerotricipitalis; *sm* – spatium intermetacarpale; *smd* – symphysis metacarpalis distalis. Длина масштабной линейки – 0,5 см.

Типовой вид – *Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016.

Д и а г н о з. Коракоид удлинённый (отношение длины кости вдоль ее медиального края к минимальной ширине стержня составляет около 12), extremitas omalis очень незначительно наклонен медиально относительно продольной оси стержня (наклон лучше выражен при

виде с вентральной стороны), но *processus acrocoracoideus* выступает медиальнее стержня; краниальная половина *impressio lig. acrocoracohumeralis* ориентирована дорсокраниально и выступает несколько дорсально относительно краниального края кости; *processus acrocoracoideus* очень слабо выступает медиально относительно медиального края стержня; дорсомедиальный угол этого *processus* не нависает над *sulcus m. supracoracoidei* (не формирует «крючка»); *tuberculum brachiale* с ровным каудальным краем, вдоль которого тянется тонкий гребень; медиальная поверхность *tuberculum brachiale* слабовыпуклая, с неясным углублением в центральной части, имеет треугольную форму, с расширенным дорсальным краем; *impressio bicipitalis* неясно выступает вентрально и практически не выдвинуто медиально относительно остального *processus acrocoracoideus*. *Extremitas sternalis* коракоида медиолатерально узкий, не пневматизированный.

В плечевой кости дорсальная триципитальная ямка (фосса) хорошо выражена, заходит под головку плечевой кости и умеренно глубокая (ее дно располагается значительно каудальнее, чем дно *fossa pneumotricipitalis*); *fossa pneumotricipitalis* пневматизирована; каудальная треть стержня заметно изогнута вентрально. В дистальном эпифизе *epicondylus ventralis* сильно выдвинут вентрально относительно вентральной мыщелка (его дорсовентральная ширина примерно в полтора раза превышает дорсовентральный диаметр *condylus ventralis*); дорсальная часть эпифиза краниально выпуклая и выступает краниально относительно уровня *fossa brachialis*. При виде с дистальной стороны дистальный эпифиз плечевой кости уплощен краниокаудально; *sulcus humerotricipitalis* мелкий и неясно выраженный; *processus flexorius* не сдвинут каудально относительно каудального края стержня.

Карпометакарпус короткий (его длина примерно равна половине длины плечевой кости); *os metacarpale majus* расширяется краниокаудально в дистальном направлении; *os metacarpale minus* отчетливо дугообразно изогнута и выступает заметно дистальнее, чем *os metacarpale majus*; дистальное закругление *os metacarpale minus* начинается проксимальнее уровня *facies articularis dig. majoris*; *spatium intermetacarpale* широкий, вплоть до его дистального завершения; *symphysis metacarpalis distalis* проксимодистально короткий (его длина примерно равна длине *os metacarpale alulare*).

Тарсометатарсус удлиненный (его длина более чем на треть превышает длину коракоида), стержень кости тонкий; *fossa parahypotarsalis medialis* мелкая, *fossa parahypotarsalis lateralis* заметно более глубокая; *hypotarsus* высокий дорсоплантарно и сдвинут латерально относительно центральной линии; борозды *fp2* и *fpp2* разделены, по крайней мере, отчасти, поскольку борозда *fp2* смещена плантарно; *crista plantaris medialis* не выражен; *trochleae* дистального эпифиза широко расставлены; *trochlea metatarsi III* выступает

краниально относительно диафиза (при виде сбоку) и при виде с дистальной стороны расширена и ассиметрична (медиальный мыщелок этой trochlea крупнее, чем латеральный).

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Ровный каудальный край tuberculum brachiale с отчетливо выраженным гребнем отличает коракоид *Eurobambusicola* от коракоидов всех современных и ископаемых родов Phasianidae кроме *Palaeortyx*, *Tologuica*, *Plioperdix* и *Coturnix*. У подавляющего большинства фазановых tuberculum brachiale при виде с медиальной стороны имеет вогнутый каудальный край (в том числе, у представителей рода *Palaeocryptonux*, имеющего коракоид, схожий по пропорциям с таковым *Eurobambusicola*). У представителей рода *Palaeortyx* морфология tuberculum brachiale несколько варьирует, но у относительно крупных видов эта структура бывает устроена сходным образом с таковой у *Eurobambusicola*. *Eurobambusicola* отличается от *Tologuica*, *Plioperdix* и *Coturnix* отсутствием вырезки в вентральном краю processus acrocoracoideus, а также тем, что impressio bicipitalis не выдвинуто медиально относительно processus acrocoracoideus. Стержень коракоида *Eurobambusicola* заметно длиннее, чем у *Plioperdix* (при сходных размерах суставных поверхностей). Кроме того, коракоид *Eurobambusicola* отличается от такового большинства современных и ископаемых фазановых (в частности, от ископаемого рода *Palaeortyx*) отсутствием «крючка», формируемого processus acrocoracoideus, и в целом не выдвинутым медиально processus acrocoracoideus. От представителей подсемейства Rollulinae отличается тем, что краниальная часть коракоида практически не наклонена медиально.

Плечевая кость *Eurobambusicola* отличается от таковой всех остальных фазановых, кроме рода *Bambusicola*, уплощенным дистальным эпифизом (рис. 3, а, б, з), в котором при виде с дистальной стороны processus flexorius не сдвинут каудально относительно каудального края стержня (предполагаемая синапоморфия *Eurobambusicola+Bambusicola*). В проксимальном эпифизе плечевой кости наличие хорошо выраженной дорсальной триципитальной ямки позволяет отличать *Eurobambusicola* от всех современных фазановых, за исключением представителей подсемейства Rollulinae и трибы Coturnicini подсемейства Phasianinae. От ископаемого рода *Palaeortyx* также отличается неглубокой дорсальной триципитальной ямкой и пневматизированной fossa pneumotricipitalis. От рода *Palaeocryptonux* также отличается сильно изогнутой вентрально дистальной частью стержня (рис. 4). От рода *Plioperdix* (а также от современного *Coturnix*) – тем, что дельтопекторальный гребень не выступает заметно дорсально относительно дорсального края стержня. Кроме того, у рода *Plioperdix*, в отличие от *Eurobambusicola*, краниальная поверхность дистального эпифиза плоская, стержень кости почти не изогнут, а epicondylus ventralis лишь незначительно выдается вентрально относительно condylus ventralis (рис. 3).

Тарсометатарсус *Eurobambusicola* (рис. 2, з, и, к, л) отличается от такового большинства родов фазановых отсутствием *crista plantaris medialis*. Этот гребень отсутствует также у некоторых современных родов (представители трибы *Coturnicini*, а также у *Arborophila*, *Bambusicola* и др.). Но для *Coturnicini* характерен короткий тарсометатарсус (его длина незначительно превышает длину коракоида), в то время как у *Eurobambusicola* (и современной *Bambusicola*) тарсометатарсус удлиннен и не менее чем на треть превышает длину коракоида. От представителей подсемейства *Rollulinae* (в частности, от рода *Arborophila*) отличается строением гипотарсуса: у *Rollulinae* он низкий, и борозда *fp2* сдвинута дорсально, в то время как у *Eurobambusicola* гипотарсус высокий, а борозда *fp2* располагается плантарнее канала *fdl*.

З а м е ч а н и я. *Eurobambusicola* по ряду морфологических особенностей сближается с современным родом *Bambusicola* и может представлять родственную форму. Среди общих для двух родов черт: удлинненный тарсометатарсус без выраженного *crista medialis plantaris*, присутствие дорсальной триципитальной ямки (хотя она заметно глубже у *Eurobambusicola*), а также сходные пропорции плечевой кости и необычная краниокаудальная уплощенность дистального эпифиза плечевой кости при виде с дистальной стороны. Удлинненный тарсометатарсус без *crista plantaris medialis* и умеренно развитая дорсальная *fossa tricipitalis*, по-видимому, представляют примитивные признаки, так как они характеризуют современных *Rollulinae*, а также *Odontophoridae*. Однако строение дистального эпифиза плечевой кости может представлять синапоморфию двух родов, поскольку не обнаружено ни у каких других современных или ископаемых фазановых.

В недавней работе Кесслер и Хорват (Kessler, Horvath, 2022) посчитали *Eurobambusicola turolicus* младшим синонимом *Palaeocryptonyx hungaricus*, и, таким образом, свели род *Eurobambusicola* в синонимы *Palaeocryptonyx*. Такое таксономическое решение противоречит морфологии двух форм: *Palaeocryptonyx* (в этой работе – *Palaeoperdix*) *hungaricus* демонстрирует продвинутую остеологию перепелиных (*Coturnicini*), в то время как несколько более крупный *Eurobambusicola turolicus* сближается с *Bambusicola* из трибы *Gallini* (Зеленков, 2016б).

Карпометакарпус (экз. МАФИ, № V. 2015.115.1) по размерам и общим пропорциям схож с таковым *Palaeortyx brevipes*, но отличается более крупным и более проксимально расположенным *processus intermetacarpalis* и более робустной и широкой *os metacarpale majus* (рис. 3, n, p). Кроме того, в краниальной части дорсальной поверхности проксимального эпифиза карпометакарпуса у представителей рода *Palaeortyx* (в частности, у *P. brevipes*, *P. gallica* и *P. prisca*, но не у мелкого позднемиоценового *P. volans*) имеется отчетливая выемка, ограниченная с каудальной стороны гребнем, расположенным на уровне продольной оси *os metacarpale majus*. Подобная выемка присутствует у *Arborophila*, с которыми *Palaeortyx*

сближается также по строению тарсометатарсуса (Ballmann, 1969), но отсутствует у подавляющего большинства Phasianidae (обнаружена нами у *Ithaginus*). У экз. MAFI, № V. 2015.115.1 эта вырезка и соответствующий гребень не выражены. По относительным размерам карпометакарпус *Eurobambusicola* соответствует таковому современных *Bambusicola* и ископаемых *Palaeortyx brevipes* и *Palaeocryptonyx donnezani* (Göhlich, Pavia, 2008; Pavia et al., 2012); у *Plioperdix* и современных *Coturnix* карпометакарпус заметно удлинен по отношению к плечевой кости. С карпометакарпусом современных *Bambusicola* и *Gallus* карпометакарпус *Eurobambusicola* сближается по строению дистальной части *trochlea carpalis*, которая у этих родов неявно отделена от проксимальной части *trochlea*.

Строение гипотарсуса указывает на весьма продвинутое филогенетическое положение *Eurobambusicola* и не позволяет отнести этот род к Rollulinae – подсемейству, объединяющему наиболее примитивных современных Phasianidae (см. выше). Кроме того, для Rollulinae характерен наклоненный медиально *extremitas omalis* коракоида (Zelenkov, Panteleyev, 2015), в то время как у *Eurobambusicola* коракоид практически прямой. Принадлежность *Eurobambusicola* к семейству Odontophoridae, морфологически схожему с Phasianidae, представляется маловероятным. У Odontophoridae гипотарсус имеет продвинутое строение: борозды *fp2* и *frp2* объединены в одну, располагающуюся всецело плантарнее канала *fdl*. У единственного проксимального тарсометатарсуса, относимого здесь к *Eurobambusicola*, гипотарсус сохранился не полностью, но борозда *fp2* расположена несколько латеральнее канала *fdl*. Тарсометатарсус у Odontophoridae незначительно превышает длину коракоида, а *processus acrocoracoideus* обычно несколько выступает медиально относительно стержня кости.

***Eurobambusicola turolicus* Zelenkov, 2016**

Рис. 5-21

Pliogallus coturnoides (partim): Воинственский, 1967, с. 18.

Eurobambusicola turolicus: Зеленков, 2016б, с. 86, рис. 1г, л, т.

?*Eurobambusicola turolicus*: Зеленков, Горобец, 2020, с. 97.

Г о л о т и п – MAFI, № V 2015.137.1, полная правая плечевая кость; местонахождение Польшарди-5, Венгрия; верхний миоцен (MN 13).

О п и с а н и е (рис. 1, г, л, т). В коракоиде дорсовентральная высота *tuberculum brachiale* варьирует у разных особей; *sulcus m. supracoracoidei* неявственно или отчетливо вогнутый, при этом вогнутость лучше выражена в его дорсальной части вблизи *facies articularis humeralis*; продольные оси *facies articularis humeralis* и *impressio lig. acrocoraco-humeralis* образуют между собой тупой угол (110–120°); *impressio lig. acrocoraco-humeralis* незначительно уступает *facies articularis humeralis* в длине; на вентральной поверхности стержня имеется выраженный продольный гребень, протягивающийся от латеральной части

extremitas sternalis и теряющийся вблизи медиального края кости несколько дистальнее processus procoracoideus; на дорсальной поверхности extremitas sternalis развито неясно выраженное углубление; вентральная поверхность extremitas sternalis явственно выпуклая в своей центральной части, эта выпуклость имеет форму треугольника с острым углом в средней части стержня; angulus medialis несильно выступает медиально, от его вершины вдоль дорсальной поверхности стержня идет хорошо выраженный гребень, оканчивающийся вблизи медиального края стержня, дистальнее processus procoracoideus; facies articularis sternalis умеренно вогнутый при виде с дорсальной и вентральной сторон, и слабо вогнут при виде с каудальной стороны. См. также диагноз рода.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид: общая длина вдоль медиального края 26.6–26.8 (n=3); длина от краниального края до каудального края cotyla scapularis 7.6–8.2 (n=5); минимальная ширина стержня 2.1–2.3 (n=6); толщина на этом уровне 2.0–2.3 (n=5). Лопатка: ширина стержня непосредственно каудальнее facies articularis humeralis 2.6–2.7 (n=2). Плечевая кость: общая длина 37.4, 37.7; максимальная ширина проксимального эпифиза 9.5, 9.3; минимальная дорсовентральная ширина стержня 3.3–3.6 (n=5); наибольшая ширина дистального эпифиза 7.3–7.7 (n=4). Карпометакarpus: общая длина 18.7, 19.6; дорсовентральная высота trochlea carpalis 2.9, 3.1. Тибиятарсус: ширина дистального эпифиза 5.3–5.7 (n=3). Тарсометатарсус: реконструируемая общая длина ~ 33; ширина проксимального эпифиза 6.0–6.4 (n=3); ширина дистального эпифиза 6.3–6.6 (n=3).

С р а в н е н и е. В роде *Eurobambusicola* один вид.

З а м е ч а н и я. Среди материалов по мелким фазановым из Польгарди, первоначально отнесенным к *Palaeocryptonyx hungaricus*, присутствуют кости еще одной формы, которые отличаются от таковых *Plioperdix hungarica* более крупным размером и рядом морфологических деталей. Плечевые кости, коракоиды, карпометакarpусы, бедренные кости и тибиятарсусы *Eurobambusicola turolicus* соответствуют по размерам *Palaeocryptonyx donnezani* из верхов раннего плиоцена – раннего плейстоцена Западной Европы (Pavia et al., 2012; Bedetti, Pavia, 2013; Pavia, Bedetti, 2013) или не выходят существенно за пределы индивидуальной изменчивости, характерной для фазановых. В то же время эти материалы не могут быть отнесены к роду *Palaeocryptonyx* по ряду существенных морфологических признаков (см. выше).

Яноши при описании материалов по *Palaeocryptonyx hungaricus* не приводил коллекционных номеров экземпляров (Jánossy, 1991), но привел промеры нескольких плечевых костей, которые все соответствуют таковым *P. donnezani*. Таким образом, именно эти экземпляры, которым теперь присвоены коллекционные номера, здесь включены в *Eurobambusicola turolicus*. В то же время голотип *Palaeocryptonyx hungaricus*, изображенный в работе Яноши (Jánossy, 1991; фиг. 2-8), имеет заметно меньшие размеры, чем остальные

указанные плечевые кости; при этом любопытно, что размеры голотипа в оригинальной публикации не приведены. Вероятно, Яноши намеренно изобразил наиболее абберантные, по его мнению, экземпляры описываемого им нового вида *Palaeocryptonyx hungaricus*, которые в действительности оказались принадлежащими представителю трибы Coturnicini (Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016б).

Из Польгарди известно несколько фрагментарных тарсометатарсусов, которые мы относим к *Eurobambusicola turolicus*, в том числе, два фрагмента из типовой серии *Rallicrex polgardiensis* (Jánossy, 1991). Тарсометатарсусы из Польгарди, относимые нами к *Eurobambusicola turolicus*, немного крупнее и заметно длиннее, чем таковые у *Plioperdix hungaricus* из этого же местонахождения и надежно отличаются от них следующими признаками: trochleae metatarsorum широко расставлены, trochlea metatarsi III выступает краниально относительно диафиза (при виде сбоку) и при виде с дистальной стороны более широкая и заметно более ассиметричная (за счет укорочения медиального мышелка). Тарсометатарсус из местонахождения Морская-2 (экз. ЗИН, № 7343; Zelenkov, Panteleyev, 2015) был отнесен к *Plioperdix hungaricus*, но может в действительности принадлежать *Eurobambusicola turolicus*.

М.А. Воинственский (1967) определил «*Pliogallus coturnoides*» из местонахождения Кучурган в Украине (Одесская область; нижний плиоцен, MN 14), однако не описал морфологию и не указал коллекционные номера. Левый тарсометатарсус с поврежденным дистальным эпифизом (экз. NMNHU-P Av-486; рис. 1, д) из местонахождения Кучурган сходен с современными *Bambusicola* общими удлиненными пропорциями, слабой расширенностью эпифизов относительно стержня, а также слабо выраженными fossae parahypotarsales. Эти же признаки прослеживаются и у позднемиоценового таксона *Eurobambusicola turolicus* из позднего миоцена местонахождения Польгарди (MN 13) Венгрии (за исключением не сохранившихся fossae). Близость возрастов и сходство с современными *Bambusicola* позволяют предполагать, что экз. NMNHU-P Av-486 также принадлежал *E. turolicus*. Судя по размерам, к этому же виду относится и очень плохо сохранившийся правый коракоид (экз. NMNHU-P Av-485) из того же местонахождения.

М а т е р и а л. Голотип, а также экз. MÁFI, № V 2015.139.1, неполная правая плечевая кость, экз. MÁFI, № V 2015.155.1, дистальный фрагмент правого тибготарсуса, три фрагмента дистальных тарсометатарсусов (экз. MÁFI, №№ V. 2015.162, 164, 165.1) из местонахождения Польгарди-4, а также три полных и четыре фрагментарных коракоида (экз. MÁFI, №№ V 2015.145, 151, 153, 156, 158–160.1), четыре краниальных фрагмента лопаток (экз. MÁFI, №№ V 2015.157, 167–169.1), две полных и шесть фрагментарных плечевых костей (экз. MÁFI, №№ V 2015.136, 138–141, 143, 144, 148.1), два левых карпометакарпуса (экз. MÁFI, №№ V. 2015.115, 120.1), дистальный фрагмент левой бедренной кости (экз.

MÁFI, № V 2015.152.1), дистальный фрагмент тибиотарсуса (экз. MÁFI, № V 2015.150.1), три проксимальных (экз. MÁFI, №№ V 2015.147, 149, 163.1) и четыре дистальных (экз. MÁFI, №№ V 2015.154, 165.1, а также два экземпляра без номера из типовой серии *Rallicrex polgardiensis*) фрагмента тарсометатарсусов из местонахождения Польшарди-5.

Экз. NMNHU-P Av-486, левый тарсометатарсус; экз. NMNHU-P Av-485, фрагментарный правый коракоид; местонахождения Кучурган (Одесская область, Украина; нижний плиоцен, MN 14).

ТРИБА PERDICINI Blyth, 1833

Pod Megaperdix gen. nov.

Э т и м о л о г и я – от *Megas*, *греч.*, большой, и *Perdix*, современный род куропаток.

Т и п о в о й в и д – *Alectoris pliocaena* Tugarinov, 1940, ранний плиоцен – ранний плейстоцен Северного Причерноморья.

Д и а г н о з. В плечевой кости дорсальная триципитальная fossa умеренно глубокая, доходит до *caput humeri*, но последняя не нависает над ней, дистально и вентрально эта fossa продолжается в виде неглубокого желоба; вентральная триципитальная fossa умеренно пневматизирована, в ней присутствует прободенная пневматическими отверстиями перегородка; стержень кости робустный, выражено загнутый; краниальная поверхность дистального эпифиза рельефная – *tuberculum supracondylare ventrale* явно выступает краниально, а дистальная часть *fossa brachialis* утоплена в плоскость эпифиза; отпечаток *m. pronator superficialis* не формирует бугорка в вентральном крае кости; плоскость *processus flexorius* ориентирована преимущественно краниокаудально (при виде с дистальной стороны); *fossa olecrani* отчетливо выражена и субпрямоугольная при виде с дистальной стороны. В тибиотарсусе надсухожильный мостик узкий (его проксимодистальная ширина примерно равна ширине выходного отверстия разгибательного канала).

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. В строении плечевой кости от *Perdix* отличается более глубокой и доходящей до *caput humeri* дорсальной триципитальной fossой, робустным стержнем, рельефной краниальной поверхностью дистального эпифиза, отставленным каудально *processus flexorius* с краниокаудально ориентированной его плоскостью при виде с дистальной стороны, а также более выраженной прямоугольной *fossa olecrani* при виде с дистальной стороны. От *Alectoris* отличается в целом более мелкой дорсальной триципитальной fossой, над которой не нависает *caput humeri*, выраженным прямоугольным вырезом в вентральном крае кости между головкой и *intumescencia humeri* (в частности, при виде с краниальной стороны), умеренно пневматизированной вентральной

пневмотриципитальной фоссой с перегородкой внутри, отсутствием бугорка, сформированного отпечатком *m. pronator superficialis* в вентральном крае кости, утонченным и выступающим каудально *processus flexorius* при виде с дистальной стороны. От *Palaeocryptonux* отличается мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, более робустными очертаниями и изогнутым стержнем, выраженным прямоугольным вырезом в вентральном крае кости между головкой и *intumescencia humeri*. От *Lambrechtia* отличается мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, изогнутым стержнем и расширенным дистальным эпифизом кости.

З а м е ч а н и я. Крупные серые куропатки из раннего плиоцена Евразии, первоначально описанные как некрупные представители родов фазанов *Lophura* и *Phasianus* были перемещены в род *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015); ниже приведено обоснование отнесения к этой филогенетической линии и крупного предполагаемого кеклика *Alectoris pliocaena* из Одесских Катакомб (см. ниже). Все ранее известные материалы по крупным плиоценовым серым куропаткам (были представлены фрагментарными костями, не обладающими достаточной диагностичностью, за исключением размеров. Найденная в 2022 г. в раннем плейстоцене пещеры Таврида плечевая кость крупной куропатки указывает на самостоятельный родовой статус этих форм.

***Megaperdix pliocaena* (Tugarinov, 1940), comb. nov.**

Рис. 5-20

Alectoris pliocaena: Тугаринов, 1940, с. 311, рис. 1; Mlíkovský, 2002, p. 169; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 183.

Lophura inferna: Курочкин, 1985, с. 90, табл. XI, фиг. 6, 7, рис. 43.

Phasianus etuliensis: Bocheński, Kurochkin, 1987a, p. 91, fig. 5, pl. XVIII, phot. 15–16; Bocheński, 1997, p. 310.

Pavo bravardi: Mlíkovský, 2002, p. 163.

Phasianidae gen. indet.: Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85.

Perdix inferna: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 185, табл. XVII, фиг. 15–21.

Л е к т о т и п – NMNHU-P Av-6940, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение Одесские Катакомбы, Украина; нижний плиоцен.

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде один вид.

З а м е ч а н и я. К данному таксону относятся относительно крупные (с современную белую куропатку *Lagopus lagopus* или немного крупнее) представители филогенетической линии *Perdicini*, которых ранее из-за крупных размеров относили к родам *Lophura*, *Phasianus* и *Alectoris*. Впервые сходство этих среднеразмерных плиоценовых фазановых с *Perdix* было отмечено по отношению к *Lophura inferna* в работе Зеленкова и Курочкина (2009б). Позднее мы показали, что *Phasianus etuliensis* из плиоцена Молдовы также представляет сходную по размерам крупную форму *Perdix*, на основании чего *Phasianus etuliensis* был включен в

субъективные младшие синонимы *Lophura inferna*, который, в свою очередь, был помещен в *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015). Сравнение, проведенное Л.В. Горобцом (личн. сообщение) показало, что *Alectoris pliocaena* из раннего плиоцена Одесских катакомб также представляет род *Perdix*. Тугаринов (Тугаринов, 1940в) в первоописании *Alectoris pliocaena* не привел диагноза этого таксона, но отметил, что ископаемый вид отличается крупными размерами и массивностью. В действительности карпометакарпус *Alectoris pliocaena* отличается от *Alectoris* отсутствием глубокого вентрального мускульного углубления и краниальной пястной ямы, а также проксимальным сдвигом межпястного отростка (по этим признакам сходен с *Perdix*).

Phasianus etuliensis необоснованно был синонимизирован с *Pavo bravardi* Gervais, 1849 (Mlíkovský, 2002). Его коракоид в два раза меньше такового *Pavo bravardi*, имеются определенные отличия в морфологии лопаточной фасетки и акрокоракоида (Mourer-Chauviré, 2004). Также плечевая суставная поверхность вытянута краниокаудально и низка, будучи укороченной и высокой у *Pavo*. Анализ морфологии голотипа *Phasianus etuliensis* привел к заключению о близости этого таксона к роду *Perdix*. Апоморфии *Perdicini* на основании которых он отличается от всех других фазановых: расположение хорошо выделяющегося отпечатка сухожилия *m. biceps brachii* на вентральной поверхности акрокоракоида (он выдвинут медиально относительно стержня кости) и краниокаудально узкий *facies articularis clavicularis*.

Плечевая кость из пещеры Тавриды (экз. ПИН, 5644/1520) схожа с таковой *Perdix* общими очертаниями и характером развития эпифизов, а также степенью развития и пневматизации *fossae pneumaticipitalis*. При этом ряд отличий, отмеченных в диагнозе, указывают на самостоятельный родовой статус этой формы, по уровню дивергенции соответствующей межродовой дифференциации современных фазановых. По абсолютным размерам экземпляр из Тавриды соответствует крупным экземплярам современных *Alectoris graeca* и в этом отношении сопоставляется с голотипом *A. pliocaena*; коракоид *Ph. etuliensis* незначительно крупнее по относительным размерам, но также соответствует размаху размерной изменчивости современных фазановых и с учетом сходной морфологии (дистинктивной для *Perdicini*) может быть отнесен к этому же таксону.

Крупные размеры *M. pliocaena* соответствуют современным представлениям о том, что ближайшие родственники серых куропаток в современной фауне – среднеразмерные и крупные фазаны из трибы *Phasianini* (Hosner et al., 2016; Wang et al., 2017; Kimball et al., 2021). Таким образом, уменьшение размеров в группе *Perdicini*, скорее всего, произошло вторично.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний плиоцен Молдовы и южной Украины; ранний плейстоцен Крыма, а также поздний плиоцен Северной Монголии.

М а т е р и а л. Голотип; экз. NMNHU-P Av-6941, неполная локтевая кость из типового местонахождения; экз. ПИН № 2614/48, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Этулия, Вулканештский район, Молдова; верхний русциний, нижний плиоцен (голотип *Phasianus etuliensis*); экз. ПИН, № 3831/425, дистальный эпифиз левого тибиятурсуса; местонахождение Шамар, Селенгинский аймак, Монголия; чикойская свита, верхний плиоцен (голотип *Lophura inferna*); экз. ПИН, 5644/1520, левая плечевая кость; местонахождение пещера Таврида, Крым, нижний плейстоцен.

Род *Perdix* Brisson, 1760

Т и п о в о й в и д – *Tetrao perdix* Linnaeus, 1758, современный.

Д и а г н о з. Современный род.

С о с т а в. Три современных вида. Ископаемый *P. margaritae* Kurochkin, 1985, поздний плиоцен России (Забайкалье) и Монголии.

З а м е ч а н и я. Систематическое положение серых куропаток (род *Perdix*) долгое время оставалось неясным. Их традиционно включали в подсемейство *Perdicinae* или трибу *Peridcini*, куда также помещали ряд других мелких представителей семейства, в настоящее время сближаемых с различными независимыми линиями фазановых. Полифилетическая природа традиционных *Perdicinae* не вызывает сомнений в свете современных филогенетических исследований.

Недавние молекулярно-генетические работы (Hosner et al., 2016; Wang et al., 2017) показали, что *Perdix* могут представлять довольно древнюю филогенетическую линию, сестринскую современным фазанам *Phasianini*. При этом предполагаемая дивергенция *Perdix* датируется началом миоцена (Hosner et al., 2016; Wang et al., 2017), что указывает на древность этой линии и позволяет сопоставлять филогенетическую линию *Perdix* с другими трибами в составе подсемейства *Phasianinae*. Эти представления подтверждаются дистинктивной остеологией *Perdix* в сравнении с другими фазановыми (наши данные), что позволяет трактовать этот современный род в составе отдельной трибы.

Ископаемый вид *Perdix palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975, был описан из верхов нижнего и среднего плейстоцена нескольких местонахождений Франции и затем был установлен из Испании, Болгарии, Турции и даже Китая (Mourer-Chauviré, 1975; Ноу, 1993; Turgberg, 1998; Mlíkovský, 2002). Типовое местонахождение для этого вида – пещера Ла Фаж во Франции, фауна которой датируется самым концом среднего плейстоцена (поздний ресс). Сама древняя находка происходит из местонахождения Mas Rambault в южной Франции (вторая половина калабрия; ~1.1–1.2 млн л.). С территории России к этому виду были отнесены ряд костей из нижнего палеолита пещеры Треугольная в Карачаево-Черкесии (Потапова, Барышников, 1993; Baryshnikov, Potapova, 1995). Современные исследователи (Mlíkovský, 2002; Sánchez Marco, 2009; Stewart, 2007; Potts, 2012) считают *Perdix palaeoperdix*

младшим синонимом современного вида *Perdix perdix*, что принято и в настоящей работе (см. главу 1). И хотя средние морфометрические показатели *Perdix palaeoperdix* отличаются от таковых современных *P. perdix*, перекрытие по пропорциям костей настолько существенно, что не позволяет различать подавляющую часть материалов (Mourer-Chauviré, 1975).

Ископаемый вид *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962 был описан из верхов нижнего плейстоцена Румынии (типовое местонахождение Бетфия 5, верхний калабрий; ~ 1 млн. л.) как имеющий более стройный и удлинённый тарсометатарсус в сравнении с современными *P. perdix* (Kretzoi, 1962). Яношши (Jánossy, 1976) ревизовал этот таксон, отметив, что имеющиеся материалы не позволяют подтвердить видовой статус этой формы. В качестве компромисса (и принимая условность подобного таксономического акта) этот автор предложил считать эту форму подвидом, что было принято позднее Е. Кесслером (Kessler, 2009b, 2013). В последующем к этому «подвиду» относили материалы как из более молодых среднеплейстоценовых местонахождений Центральной Европы, так и из более древних раннеплейстоценовых и даже раннеплиоценовых (Kessler, 2013). Древнейшие плиоценовые находки указаны (Kessler, 2009b) из местонахождений Беременд 18 (MN 16b) и Беременд 26 (MN 15b) в южной Венгрии и пока не могут быть подтверждены. Материалы из этих местонахождений не были проиллюстрированы; приведенные промеры плечевых костей (Kessler, 2009b), в случае их корректности, указывают на мелкие размеры птиц, которым они принадлежали: дистальные и проксимальные ширины плечевой кости у предполагаемых серых куропаток из Беременд 26 меньше, чем даже у мелкого современного *P. dauuricae*, а промеры коракоида – наоборот, соответствуют крупным экземплярам современного *P. perdix*. Тарсометатарсус из местонахождения Беременд 18, судя по опубликованным промерам (Kessler, 2009b), отличается от *P. perdix* пропорциями и по соотношению общей длины, толщины стержня и проксимального эпифиза соответствует современным *Alectoris* (см. Kraft, 1972). При этом размеры тарсометатарсусов *P. jurcsaki* из типового местонахождения полностью укладываются в размах изменчивости современных *P. perdix* (Jánossy, 1976). С. Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1975) предполагает, что *P. jurcsaki* и *P. palaeoperdix* могут быть одним видом, а, следовательно, не могут быть надежно отличимы по многим метрическим параметрам от современных *P. perdix*. Более надежные (но также не проиллюстрированные) находки *P. jurcsaki* происходят из местонахождений середины – второй половины калабрия (не древнее 1.2–1.5 млн л) Центральной Европы (Kessler, 2013).

Серые куропатки из верхов нижнего плейстоцена местонахождения Пирро Норд в Италии (~1.35 млн л.) морфологически отличаются от *P. perdix*, но не были описаны в качестве самостоятельного вида (Bedetti, Pavia, 2013). С учетом предполагаемого времени дивергенции современных *P. perdix* (см. главу 1) к этому современному виду стоит относить,

по меньшей мере, все позднекалабрийские, а также более поздние остатки серых куропаток из Европы.

***Perdix margaritae* Kurochkin, 1985**

Рис. 5-12

Perdix margaritae: Курочкин, 1985, с. 95, табл. XV, фиг. 3, 4; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 79, табл. IX, фиг. 1–6; 2015, с. 187, табл. XIX, фиг. 1–8.

Г о л о т и п – ПИН, № 2975/101, проксимальная часть правой плечевой кости; Россия, Республика Бурятия, Бичуринский р-н, р. Чикой; местонахождение Береговая; верхний плиоцен, чикойская свита.

О п и с а н и е. В плечевой кости *fossa tricipitalis dorsalis* занимает около половины пространства между дорсальным краем эпифиза и *crus dorsale fossae*, вентральной стороной она приближена к этому гребню. Костная перемычка между *fossa tricipitalis* и *incisura capitis* сравнительно тонкая. Ямка, располагающаяся на краниальной поверхности вентральнее проксимального края *crista deltopectoralis*, хорошо выражена. Медиальный угол *fac. artic. scapularis* коракоида заостренный. Участок эпифиза лопатки между акромионом и *fac. artic. humeralis* утоньшен, углубление на латеральной поверхности эпифиза, располагающееся дорсальнее *fac. artic. humeralis* глубоко выемчатое. В карпометакарпусе *pr. intermetacarpalis* сдвинут более дистально, *pr. extensorius* высокий. Дистально-каудальный угол *tr. fibularis* бедренной кости округлый, *fossa poplitea* широкая.

Р а з м е р ы голотипа, мм: ширина проксимального эпифиза – 13.7, толщина *caput humeri* – 5.4.

Размеры дополнительных материалов. Коракоид (экз. ПИН, № 2975/98): ширина *fac. artic. humeralis* – 3.6, длина дорсального эпифиза (от вентрального края *fac. artic. scapularis*) – 12.0; лопатка (экз. ПИН, № 2975/146): высота *caput scapulare* – 9.1, длина *fac. artic. humeralis* – 4.0; локтевая кость (экз. ПИН, № 3381/436): ширина дистального эпифиза – 6.5, ширина *tr. carpalis* – 4.8, переднезадний диаметр *cond. dorsalis* – 5.2; карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381/432): ширина *tr. dig. major* – 4.4, длина дистального симфиза – 5.9; карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381/433): ширина *tr. carpalis* – 3.7, высота проксимального эпифиза – 8.1; карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381/435): длина кости – 26.7, длина *metacarpale I* – 6.9, ширина *metacarpale II* – 2.9, ширина *tr. carpalis* – 3.6, высота проксиального эпифиза – 8.4, длина дистального симфиза – 4.5, ширина *tr. digitalis major* – 4.2; бедренная кость, экз. ПИН, №2975/137: ширина дистального эпифиза – 9.7, высота *cond. lateralis* – 7.3, толщина *sulcus intercondylaris* – 4.6; бедренная кость, экз. ПИН, № 3381/431: ширина дистального эпифиза – 9.7, толщина *sulcus intercondylaris* – 4.7; бедренная кость, экз. ПИН, № 3381-430: ширина проксимального эпифиза – 10.3, диаметр шейки бедра – 4.3, диаметр головки бедра – 4.7.

С р а в н е н и е. В плечевой кости *P. margaritae* fossa tricipitalis dorsalis выглядит приближенной к crus dorsalis fossae, в то время как у современных видов *P. perdix* (L., 1758) и *P. dauurica* (Pallas, 1811) она сдвинута дорсальнее. Костная перемычка, отделяющая fossa tricipitalis dorsalis от incisura capitis, у *P. margaritae* утоньшена, в то время как у современных видов *Perdix* она расширена в виде треугольной площадки. Для *P. margaritae* также характерна хорошо выраженная ямка, располагающаяся вентральнее проксимального края crista deltopectoralis. Несмотря на то, что данный признак может быть подвержен индивидуальной изменчивости, мы не обнаружили подобным образом развитой ямки у современных представителей *Perdix*.

Заостренный медиальный угол fac. artic. scapularis коракоида отличает *P. margaritae* от *P. dauurica*. В строении лопатки, глубоковыемчатое углубление на латеральной поверхности эпифиза позволяет отличить *P. margaritae* от *P. perdix*. Карпометакарпус *P. margaritae* отличается от современных видов *Perdix* заметно сдвинутым дистально pr. intermetacarpalis и заметно более высоким pr. extensorius.

Для *P. margaritae* характерен округлый дистокаудальный край tr. fibularis бедренной кости, в то время как у *P. perdix* и *P. dauurica* он срезан с каудальной стороны. Fossa poplitea глубоко врезана медиально у *P. margaritae*, поэтому при виде с дистальной стороны заметно более широкая, чем у *P. perdix* и *P. dauurica*.

З а м е ч а н и я. Ранее среди отличий от *P. perdix* и *P. dauurica*, в числе прочих, указывалось присутствие мембраны, затягивающей проксимальную половину пневматического отверстия плечевой кости (Курочкин, 1985). Подобная мембрана была обнаружена у отдельных особей обоих изученных современных видов. Мы также не обнаружили отмеченной ранее разницы между ископаемой формой и обоими рецентными видами *Perdix* и в креплении m. latissimus dorsi posterior (см. Курочкин, 1985).

Бедренная кость, экз. ПИН № 3381/431, отличается от таковой из местонахождения Береговая полого переходящим на диафиз медиальным мышцелком; подобная внутривидовая изменчивость в строении медиального мышцелка обнаружена нами и для современных *P. perdix*. Проксимальный эпифиз бедренной кости (экз. ПИН, № 3381/430) не отличается морфологически от такового *Perdix perdix*, хотя он несколько крупнее.

Новые материалы из местонахождения Шамар представлены фрагментами костей, близкими по размеру и сходными морфологическими с соответствующими костями современных видов *Perdix*, что позволяет относить их к *P. margaritae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний плиоцен (чикойская свита); Республика Бурятия (Россия) и северная Монголия.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, из типового местонахождения дорсальный эпифиз правого коракоида (ПИН, № 2975/98); дистальный эпифиз правого бедра (ПИН, № 2975/137);

головка правой лопатки (ПИН, № 2975/146), в первоописании (Курочкин, 1985) фигурирующая под неверным номером 2975/119. Сборы М.А. Ербаевой, 1963 г. и В.И. Жегалло, 1967 г.

Дополнительный материал из местонахождения Шамар: фрагмент правого коракоида (ПИН, № 3381/434); вентральный фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости (ПИН, № 3381/459); дистальный эпифиз левой локтевой кости (ПИН, № 3381/436); дистальный фрагмент правой лучевой кости (ПИН, № 3381/438); проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса (ПИН, № 3381/432); дистальный фрагмент правого карпометакарпуса (ПИН, № 3381/433); левый карпометакарпус (ПИН, № 3381/435); дистальный фрагмент левого карпометакарпуса (ПИН, № 3381/437); дистальный эпифиз левого бедра (ПИН, № 3381/431); проксимальный эпифиз правого бедра (ПИН, № 3381/430); сборы В.С. Зажигина, 1970, 1972 и 1975 гг.

***Perdix perdix* Linnaeus, 1758**

Рис. 5-20

М а т е р и а л. Местонахождение пещера Таврида, центральный Крым: нижний плейстоцен: Экз. ПИН, № 5644/214, полный левый коракоид; экз. ПИН, № 5644/1516, неполная левая плечевая кость; экз. ПИН, № 5644/215, полный левый тарсометатарсус. Местонахождение пещера Ласок; Северная Осетия: верхний плейстоцен: экз. ПИН, 2857/79, полный левый тарсометатарсус.

О п и с а н и е. Материалы из пещеры Таврида морфологически идентичны таковым современных *P. perdix* и по размерам соответствуют диапазону изменчивости *P. palaeoperdix* из местонахождения Ла Фаж во Франции (Mouger-Chauviré, 1975). Так, коракоид ПИН, № 5644/214 и тарсометатарсус ПИН, № 5644/215 соответствуют среднеразмерным особям *P. perdix*, дистальная плечевая кость ПИН, № 5644/216 и проксимальный фрагмент тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 5644/219) соответствуют нижней границе изменчивости *P. perdix* (данные о размерной изменчивости взяты из: Kraft, 1972; Mouger-Chauviré, 1975), в то время как проксимальная плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/217) заметно мельче *P. perdix* и соответствует *P. dauuricae*. Для тарсометатарсуса экз. ПИН, № 5644/219 характерен заметно зауженный стержень по сравнению с современными *P. perdix*. Плечевая кость с такими же абсолютными размерами известна и из Ла Фажа, в то время как тарсометатарсусы из этого французского местонахождения не укорочены в сравнении с таковыми современных *P. perdix*. Таким образом, можно сопоставить серую куропатку из Тавриды, при условии одновозрастности всех указанных находок, с «*P. palaeoperdix*».

У тарсометатарсуса из пещеры Ласок (экз. ПИН, № 2857/79) стержень кости практически одной ширины на всем своем протяжении, лишь незначительно расширяется проксимально. Гипотарсус удлиннен. *Crista plantaris medialis* приближен к медиальному краю кости.

Trochlea metatarsi IV приподнят дорсально: его дорсальный край находится практически на одном уровне с дорсальным краем tr. metatarsi III; при виде с латеральной стороны дистальный край tr. metatarsi IV приближен к дистальному краю tr. metatarsi III; tr. metatarsi III массивный; tr. metatarsi II приподнят дорсально, плантарный отросток на tr. metatarsi II заметно перекрывается краем tr. metatarsi IV при виде с латеральной стороны.

Р а з м е р ы. Экз. ПИН, 2857/79 (пещера Ласок): длина кости: 41,4; ширина прокс эпифиза 6,7, высота медиальной котилы 4.1, ширина в центре 3,2, ширина дист эпифиза 8,2, высота его же 6,2.

З а м е ч а н и я. Тарсометатарсус из пещеры Ласок (экз. ПИН, № 2857/79) характеризуется массивным и расширенным медиолатерально tr. metatarsi III, смещенным дорсально tr. metatarsi IV, что хорошо видно при виде с латеральной стороны (у среднерусских *P. perdix* дорсальный край tr. metatarsi IV сдвинут вентрально относительно дорсального края tr. metatarsi III), а так же тем, что плантарный отросток на tr. metatarsi II заметно перекрывается краем tr. metatarsi IV при виде с латеральной стороны (у среднерусских *P. perdix* этот отросток виден несколько каудальнее проксимального края tr. metatarsi IV). Trochlea metatarsi II не опущен, гипотарсус длиннее. Указанные черты отличают данный экземпляр от тарсометатарсусов серых куропаток из средней России (Подмосковье), но имеются у одного изученного экз. из Ставропольского края (экз. ПИН, № 49-60-4). Подобная структурная изменчивость различных популяций *P. perdix* очевидно связана с низкой постнатальной дисперсией этого вида (Potts, 2012) и может соответствовать подвидовой дифференциации вида (экз. ПИН, № 49-60-4 может относиться к *P. p. canescens*, в то время как материалы из Подмосковья, очевидно, представляют *P. p. lucida*). Это наблюдение, по-видимому, впервые показывает возможность определения современных подвидов у серых куропаток.

Морфология дистального конца тарсометатарсуса (взаимное расположение блоков пальцев) северокавказской серой куропатки сходна с таковой *Alectoris chukar*. Подобное конвергентное сходство может свидетельствовать о приспособленности кавказских куропаток к обитанию в субгорных ландшафтах.

***Perdix cf. P. dauurica* (Pallas, 1811)**

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы 1, Прибайкалье; гелазий, нижний плейстоцен (MN 17; MNR1): экз. ПИН, № 2614/312, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса.

З а м е ч а н и я. Тибиятарсус из местонахождения Малые Голы может быть отнесен к *Perdix* на основании общих очертаний дистального эпифиза и его расширенности при относительно укороченных condylae: у близких по размеру *Bambusicola* и *Galliperdix* мышелки удлинённые и эпифиз выглядит медиолатерально сжатым. Тетеривиные (и, в

частности, *Tetrastes*) имеют еще более расширенный тибготарсус и отодвинутый от латерального мышцелка шрам на pons supratendineus. От материалов по *P. margaritae* из местонахождения Шамар отличается меньшими размерами – по ним обсуждаемый экземпляр хорошо сопоставим с современными *P. dauurica*, дивергенция которых датируется отметкой в 2 млн. л. (Bao et al., 2010), что хорошо соответствует возрасту местонахождения Малые Голы 1 (Тесаков, 2021). Остатки даурской куропатки также указаны из раннего плейстоцена Жоукоудяня (Hou, 1993).

Триба PHASIANINI

Umbroperdix gen. nov.

Э т и м о л о г и я – от *Umbro* *лат.* тень (также переносное: царство теней, подземное царство); ж. р.

Т и п о в о й в и д – *Umbroperdix odessica* sp. nov.

Д и а г н о з. В коракоиде *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое, с выогнутым каудальным краем и отчетливо вырезанным дорсокраниальным краем (за счет чего имеет выраженную краниальную вершину и субтреугольную форму при виде с медиальной стороны). При виде с дорсальной стороны *sulcus m. supracoracoidei* узкий, краниальная вершина *impressio lig. acrocoraco-humeralis* явственно выдается краниально. При виде с вентральной стороны краниальный край *processus acrocoracoideus* не образует перегиба с краниальным краем *facies articularis humeralis*, но представляет собой непрерывное продолжение последнего в контуре кости; *processus acrocoracoideus* явственно расширяется медиально на уровне середины *facies articularis humeralis*. *Impressio bicapitalis* отчетливо выступает вентрально относительно прилегающей поверхности стержня, но не выдается медиально относительно вершины *processus acrocoracoideus*.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От всех Phasianidae (за исключением *Tetraogallus*) отличается симметрично субтреугольным (за счет хорошо развитой дорсокраниальной вырезки) и краниокаудально узким (на всем протяжении, включая наиболее расширенную часть) *facies articularis clavicularis* коракоида с явственно выемчатым каудальным краем, а также в целом укороченным акрокоракоидным отростком с выпуклым краниальным краем (отсутствует перегиб между краниальным краем акрокоракоида и краниальной стенкой *labrum glenoidale*). От *Tetraogallus* отличаются отсутствием сильновыпуклого *labrum glenoidale*.

З а м е ч а н и я. Наиболее яркая морфологическая черта *Umbroperdix* – узкий, треугольный и вогнутый каудально *facies articularis clavicularis* – отличает новый род от всех фазановых за исключением *Tetraogallus* и отчасти *Phasianus* – но оба рода включают заметно более крупных птиц, имеющих в остальном отличное строение плечевой части коракоида. Представители рода *Perdix* (включая наиболее примитивных раннеплиоценовых *P. pliocaena*)

также имеют тонкий, но при этом менее треугольный *facies articularis clavicularis* без вырезанного каудального края; кроме того, *Perdix* отличает выставленный медиально *impressio bicipitalis*. В то же время морфология акрокоракоидного отростка (его выпуклый краниальный край при виде с вентральной стороны) не позволяет уверенно сближать *Umbroperdix* ни с одним из вышеуказанных современных родов (характер расширения акрокоракоида несколько сходен с *Ammoperdix*). В то же время выпуклый краниальный край *processus acrosoracoideus* при укороченном акрокоракоидном отростке имеют современные *Chrysolophus* и отчасти *Pucrasia*, для которых также характерен треугольный *facies articularis clavicularis* (как у *Umbroperdix*), но с заметно более высокой краниальной вершиной, чем у *Umbroperdix*.

Таким образом, комбинация морфологических черт не позволяет уверенно сближать новый род ни с одним из современных представителей семейства, но наиболее сходное строение плечевой части коракоида характерно для современных *Chrysolophus*. Прослеживается также сходство между *Umbroperdix* и *Perdix*, *Phasianus*, а также отчасти *Pucrasia*, что отчетливо указывает на принадлежность данного ископаемого рода к подсемейству *Phasianinae* и, по-всей видимости, к трибе *Phasianini*. Род *Rhizothera*, сестринский по отношению к *Phasianini*, согласно последней молекулярной филогении (Kimball et al., 2021), имеет неукороченный акрокоракоид и явно не треугольный *facies articularis clavicularis*.

***Umbroperdix odessica* sp. nov.**

Рис. 5-20

Н а з в а н и е в и д а – от г. Одесса.

Г о л о т и п – NMNHU-P, № 45-2459, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Черевичное; поздний миоцен, туролий.

О п и с а н и е. Размеры с современных *Perdix perdix*. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде один вид.

М а т е р и а л. На основании сходных размеров к этому виду мы относим из типового местонахождения: экз. NMNHU-P, № 45-3135, фрагмент краниальной части левого коракоида; экз. NMNHU-P, № 45-4014, краниальный фрагмент лопатки; экз. NMNHU-P, № 45-3124, проксимальный эпифиз правой локтевой кости; экз. NMNHU-P, № 45-2457, проксимальный фрагмент карпометакарпуса; экз. NMNHU-P, № 45-2456, неполный дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса.

Род *Syrmaticus* Wagler, 1832

***Syrmaticus phasianoides* (Jánossy, 1991)**

Рис. 5-22

Pavo Aesculapi phasianoides: Jánossy, 1991, p. 17.

Pavo archiaci (partim): Mlíkovský, 2002a, p. 162.

Syrmaticus phasianoides: Зеленков, 2016б, с. 87, рис. 5а–в, д–ж.

Г о л о т и п – MÁFI, № Vt-145, V 18.094, полный левый коракоид; местонахождение Полгарди-4, Венгрия; верхний миоцен (MN 13).

О п и с а н и е (рис. 5-22, а–в, д–ж). Предчелюстная кость с относительно ровной боковой кромкой, без выраженного изгиба в ростральной части; симфизная часть укорочена (ее длина менее чем в полтора раза превышает ширину на уровне рострального края костной ноздри); на небной поверхности симфизной части между основаниями небных отростков расположена пара крупных отверстий, ориентированных вентрокаудально, каудальная костная стенка, обрамляющая эти отверстия, узкая (ее ширина не превышает диаметр отверстия); сами отверстия широко расставлены (расстояние между ними превышает диаметр отверстий). Коракоид грацильный, с несколько медиально отставленным *processus acrocoracoideus*, *facies bicipitalis* незначительно выступает вентрально относительно плоскости стержня кости; медиальный край *processus acrocoracoideus* нависает над *sulcus m. supracoracoidei* несильно выраженным крючком; дорсальная поверхность грудинной части коракоида с некрупными пневматическими отверстиями. В карпометакарпусе дистальная часть *trochlea carpalis* заметно отделена от проксимальной части, при виде с вентральной стороны между двумя частями этого блока имеется отчетливая вырезка; *metacarpalia minor* умеренно дугообразно изогнута по всей своей длине. Размеры с современного *Crossoptilon crossoptilon*.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид: длина вдоль медиального края 56.5; длина от краниального края до каудального края *caput scapularis* 19.5; минимальная ширина стержня 6.0; высота стержня в его центральной части 6.4. Карпометакарпус: максимальная длина 44.0; максимальная краниокаудальная высота проксимального эпифиза 12.3.

С р а в н е н и е. Крупнее всех современных видов *Syrmaticus*, а также ископаемого *S. kozlovae* Kurochkin, 1985. От современных видов *Syrmaticus* также отличается несколько более изогнутой в своей дистальной части *metacarpalia minor* и широко расставленными отверстиями на небной поверхности предчелюстной кости между основаниями небных отростков (у современных *Syrmaticus* эти отверстия сближены, так что расстояние между ними заметно меньше диаметра каждого отверстия). От ископаемого *S. kozlovae* также отличается сильнее выступающей в каудальном направлении дистальной порцией *trochlea carpalis*, сдвинутым проксимально *processus intermetacarpalis*. Для *S. kozlovae*, в отличие от *S. phasianoides* и современных видов, также характерна утоньшенная малая метакарпалия (Зеленков, Курочкин, 2010).



Рис. 5-22. *Syrmaticus phasianoides* (Jánossy, 1991) из верхнего миоцена Венгрии в сравнении с другими Phasianidae: *a–e, д–з* – *Syrmaticus phasianoides* (Jánossy, 1991): *a–e* – голотип MAFI, № Vt-145, V 18.094, левый коракоид с вентральной (*a*), медиальной (*б*) и дорсальной (*e*) сторон; *д, e* – экз. без номера в коллекции MAFI, левый карпометакарпус с вентральной (*д*) и дорсальной (*e*) сторон; *ж, з* – экз. без номера в коллекции MAFI, надклювье с вентральной стороны (*ж*) и сбоку (*з*); все из местонахождения Польгарди-4, Венгрия; верхний миоцен; *г* – *Miogallus altus* (Milne-Edwards, 1869), экз. SMNS, № 50 890/2, левый коракоид с дорсальной стороны; местонахождение Штайнхайм, Германия; средний миоцен. Обозначения: *dte* – дистальная порция trochlea carpalis; *mmi* – os metacarpale minus. Длина масштабной линейки – 1 см.

З а м е ч а н и я. Остатки довольно крупной фазановой птицы из Польгарди Яношши отнес к новому подвиду *Pavo aesculapi phasianoides*, отметив, что последний характеризуется смесью признаков современных *Phasianus* и *Pavo* (Jánossy, 1991). Смесью признаков *Pavo* и *Phasianus*, заявленная для венгерской формы, выражается, по описанию Яношши, в том, что фрагмент надклювья сходен с *Pavo*, а карпометакарпус – с *Phasianus* (Jánossy, 1991). Здесь принимается видовой статус *Pavo aesculapi phasianoides* Jánossy, 1991; в случае, если будет показано, что эта форма конспецифична *Gallus aesculapi* Gaudry, 1862, то последнее название будет иметь приоритет. В то же время пока нет серьезных оснований для подобной синонимизации, поскольку фауны птиц Польгарди и Пикерми, откуда был описан *Gallus aesculapi*, составлены из разных экологических групп птиц (лесные – в Польгарди, степные или саванные – в Пикерми).

Типом для нового подвида был выбран коракоид, который очень сходен с коракоидами современных крупных фазанов из родов *Lophura*, *Phasianus*, *Syrmaticus* и *Pucrasia*. При этом коракоид из Польгарди очень сильно отличается морфологически от такового среднемиоценового *Robustogalla* («*Miogallus*»), имеющего близкие абсолютные размеры (рис. 5-22): коракоид *Syrmaticus phasianoides* более стройный, с явно медиально оставленным

processus acrocoracoideus и с пневматизированным *extremitas sternalis* (пневматизация отсутствует у «*Miogallus*»). Пневматизация коракоида *Syrmaticus phasianoides* не так явственно выражена, как у современных *Phasianus* и *Chrysolophus*. Типовой коракоид явственно отличается от такового Pavnini сильновогнутым *facies articularis sternalis* и некуполообразным акрокоракоидом.

Более информативны карпометакарпусы из Польшарди, которые имеют продвинутые черты сходства с родом *Syrmaticus*. Для карпометакарпусов из Польшарди характерно наличие выпрямленной *os metacarpale minus* и отставленной дистальной порции *trochlea carpalis* (рис. 5-22), которая очень четко отграничена не только от проксимальной порции, но и дистально – от малой метакарпалии (хорошо выражено не только при виде с вентральной, но и при виде с каудальной стороны). Сходное сочетание признаков обнаружено у *Syrmaticus* (в том числе, у ископаемого *S. kozlovae*; Зеленков, Курочкин, 2010), *Pucrasia* и *Polyplectron*. У *Pavo* дистальная порция *trochlea carpalis* слита с проксимальной (рис. 5-22). У *Pucrasia* карпометакарпус сильно удлинённый, с сильно выраженной *fovea carpalis caudalis*. Изогнутая малая метакарпалия характерна и для *Polyplectron*, поэтому строение карпометакарпуса однозначно указывает на близость фазана из Польшарди современному роду *Syrmaticus*.

Фрагмент надклювья также принадлежит фазану, немного более крупному, чем современные виды *Syrmaticus*. Форма надклювья сходна с таковой у *Syrmaticus* отсутствием явно выраженного вентрального изгиба в роstralной части и общей укороченностью симфизной части. На небной поверхности предчелюстной кости между основаниями небных отростков имеется пара вентрокаудально ориентированных отверстий, положение которых очень диагностично для фазановых. У некоторых родов (например, *Tragopan*) они ориентированы каудально, у других (например, *Argusianus*) – обрамлены каудально широкой костной пластиной. Положение этих отверстий у формы из Польшарди также указывает на ее близость современным *Syrmaticus*.

Недавно по проксимальной локтевой кости из туролия (MN 11–12) Болгарии был описан *Phasianus bulgricus* (Воев, 2020). Валидность этого вида вызывает сомнения – в первоописании он не был сравнен с *Syrmaticus phasianoides* и «*Phasianus*» *archiaci* – близким по размерам видам фазанов из позднего миоцена юго-восточной Европы. По всей видимости, эта болгарская форма представляет младший синоним одного из указанных видов, но очень слабая диагностичность локтевой кости у фазановых не позволяет проводить информативное сравнение.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения также экз. без номера в коллекции MAFI: фрагмент предчелюстной кости, 3 карпометакарпуса, несколько фаланг стопы.

Рис. 5-9

Phasianinae gen.: Курочкин, 1976, с. 64, рис. 11.

Alectoris sp. (pars): Курочкин, 1976, с. 63; Курочкин, 1985, с. 52.

Syrmaticus kozlovae: Курочкин, 1985, с. 55, рис. 26, табл. VII, фиг. 4; Зеленков, Курочкин, 2010, с. с. 81, табл. XII, фиг. 3–7; рис. 3а; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 189, Табл. XX, фиг. 8–20.

Г о л о т и п – ПИН, № 3222/51, дистальный эпифиз левой плечевой кости; Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, свита Хиргис-Нур, пачка А.

О п и с а н и е. В плечевой кости condylus dorsalis с отчетливым перегибом при виде с краниальной стороны, плоскость processus flexorius расположена под прямым углом к плоскости эпифиза, epicondylus ventralis слабо выдается вентрально, sulcus humerotricipitalis узкий, processus flexorius немного выдвинут дистально, не достигая дистального края condylus dorsalis. В карпометакарпусе processus extensorius заметно наклонен вентрально. В бедренной кости condylus medialis короткий, эпифиз узкий. В тибiotарзусе вершина condylus medialis при виде с медиальной стороны слабо сдвинута проксимально. В тарзометатарзусе trochlea metatarsi II заметно сдвинута плантарно, дистальный край trochlea metatarsi II не доходит до основания trochlea metatarsi III.

Р а з м е р ы г о л о т и п а, мм: наибольшая ширина дистального эпифиза – 12.2; высота condylus ventralis – 4.9; высота condylus dorsalis – 7.3.

Коракоид (экз. ПИН, № 2614/85): ширина facies articularis humeralis – 4.1. Карпометакарпус (экз. ПИН, № 2614/151): общая длина – 32.9; длина metacarpale I – 8.5; наибольшая ширина trochlea carpalis – 4.4; высота проксимального эпифиза – 9.0; длина дистального симфиза – 5.2. Бедренная кость (экз. ПИН, 3378/116): наибольшая ширина дистального эпифиза – 11.7; высота condylus lateralis – 9.3. Тибiotарзус (экз. ПИН, № 3378/130): максимальная ширина дистального эпифиза – 8.6; высота condylus medialis – 8.1; высота condylus lateralis – 7.7; высота incisura intercondylaris – 5.2. Тарзометатарзус (экз. ПИН, № 3378/67): высота trochlea metatarsi III – 4.5; ширина trochlea metatarsi III – 3.9.

С р а в н е н и е. Мельче, чем *S. phasianoides* из позднего миоцена Венгрии и отличается от него слабо выступающей в каудальном направлении дистальной порцией trochlea carpalis, не сдвинутым проксимально processus intermetacarpalis, утоньшенной малой метакарпалией. От изученных современных *S. reevesi*, *S. ellioti* и *S. humiae* плечевая кость *S. kozlovae* отличается заметным при виде с краниальной стороны перегибом condylus dorsalis, слабо выдвинутым вентрально epicondylus ventralis и узким sulcus humerotricipitalis. Кроме того, у современных видов *Syrmaticus* processus flexorius выдается дистально до уровня condylus ventralis, а у *S. kozlovae* – до уровня condylus dorsalis, то есть заканчивается заметно проксимальнее. При виде с дистальной стороны у современных видов *Syrmaticus* плоскость processus flexorius образует с поверхностью эпифиза тупой угол, у *S. kozlovae* – прямой. У одного экземпляра *S. humiae* были обнаружены признаки, характеризующие *S. kozlovae*:

processus flexorius, образующий с поверхностью эпифиза прямой угол, и узкий sulcus humerotricipitalis.

З а м е ч а н и я. Из местонахождений Чоно-Хариах 1 и 2 имеется несколько образцов, которые отнесены к *S. kozlovae* на основании относительных размеров и близости современным представителями рода *Syrmaticus*.

Корakoид ПИН, № 2614/85 проявляет сходство с *Syrmaticus* в длине наружного крыла facies articularis humeralis и относительной ширине этого facies (Курочкин, 1985). Карпометакарпусы – экз. ПИН, №№ 2614/151 и 3378/115 – сходны с таковыми современных *Phasianus* и *Syrmaticus* пропорциями и слабо изогнутым os metacarpale minus, но отличаются от них невысоким processus extensorius.

Бедренная кость, экз. ПИН, № 3378/116 из Чоно-Хариаха 1 также демонстрирует значительное сходство строения с представителями родов *Phasianus* и *Syrmaticus*. Дистальная часть бедренной кости фазановых недостаточно диагностична не только на видовом, но иногда и на родовом уровнях. Тем не менее, можно с достаточной долей уверенности говорить о принадлежности данного экземпляра к *S. kozlovae*, поскольку он подходит к этому виду по относительным размерам и отличается от *Phasianus* более узким при виде с дистальной стороны эпифизом и более коротким дорсальным гребнем condylus medialis.

Тибиятарсус, экз. ПИН, № 3378/130 из Чоно-Хариаха 2 также проявляет черты сходства с одноименными костями *Syrmaticus* и *Phasianus*. Его можно отнести к *S. kozlovae*, так как от *Phasianus* данный тибиятарсус отличается заметно более высокими мыщелками (по этому признаку сходен с *S. humiae*) и сильнее сжатым медиолатерально диафизом. При виде с медиальной стороны вершина condylus medialis у данного образца, в отличие от *Phasianus*, слабо сдвинута проксимально.

Фрагмент дистального эпифиза тарзометатарзуса, экз. ПИН, № 3378/67, первоначально был отнесен к роду *Alectoris* Каур, 1829 (Курочкин, 1985). Среди отличительных особенностей *Alectoris* отмечались направленный каудально и заостренный отросток на trochlea metatarsi II, а также укороченная и округлая с боков trochlea metatarsi III. Однако форма отростка на блоке II пальца подвержена индивидуальной изменчивости у *Alectoris*, а его каудальная направленность характерна и для некоторых других фазановых, например, для *Francolinus*. В отличие от *Alectoris*, у данного образца дистальный край trochlea metatarsi II не доходит до основания trochlea metatarsi III. Такое состояние характерно для немногих фазановых, у большинства же, в частности, у *Phasianus*, *Perdix* и *Alectoris*, дистальный край trochlea metatarsi II при виде с медиальной стороны перекрывает основание trochlea metatarsi III. По этому признаку экз. ПИН, № 3378/67 сходен с *Ithaginus*, *Syrmaticus* и *Lophura*, а также с *Francolinus*.

Для этого тарсометатарсуса также характерен заметный плантарый сдвиг trochlea metatarsi II, хорошо заметный при виде с дистальной стороны. Подобная особенность не характерна для *Perdix*, *Alectoris* и *Francolinus*, но свойственна некоторым фазанам (например, *Syrmaticus* и *Lophura*). Trochlea metatarsi III у экз. ПИН, № 3378/67 довольно невысок дорсоплантарно, что напоминает состояние у *Francolinus*, *Chrysolophus* и отчасти у *Phasianus*. Данный тарсометатарсус также имеет сильно отставленную медиально trochlea metatarsi II, что отличает его от *Phasianus*. Таким образом, учитывая размеры и относительное сходство с *Syrmaticus* можно со значительной долей уверенности считать, что экз. ПИН, № 3378/67 принадлежал *S. kozlovae*.

Из приведенных замечаний по новым элементам скелета *S. kozlovae* видно, что данная форма проявляет черты сходства не только с *Syrmaticus*, но отчасти и с родом *Phasianus*, что отмечалось и ранее (Курочкин, 1985).

Плечевая кость *S. kozlovae* также проявляет сходство с *Phasianus* и с *Syrmaticus*. Отличить плечевые кости *Syrmaticus* и *Phasianus* позволяет взаимное расположение impressio musculi pronator superficialis и impressio musculi pronator profundus. У *Syrmaticus* (в том числе и у *S. kozlovae*) они почти всегда сближены, что особенно четко видно у *S. humiae*. Сходство *S. kozlovae* с *Phasianus* проявляется в строении condylus dorsalis, который у *S. kozlovae* и *Phasianus* имеет небольшой перегиб, отсутствующий у современных *Syrmaticus*. В отличие от современных *Syrmaticus* и *Phasianus*, для *S. kozlovae* характерны слабо выступающий вентрально epicondylus ventralis (и связанный с этим узкий sulcus humerotricipitalis) и processus flexorius, достигающий дистально уровня condylus dorsalis, в то время как у *Syrmaticus* и *Phasianus* processus flexorius выдается дистальнее, до уровня condylus ventralis. Узкий sulcus humerotricipitalis не характерен для фазановых в целом, и был обнаружен только у одного экземпляра *S. humiae*.

Ранее также указывалось на такие отличия *S. kozlovae* от *Phasianus* в строении дистального эпифиза плечевой кости, как сближенные мыщелки и морфология tuberculum supracondylare ventrale (Курочкин, 1985). Сравнение с использованием больших материалов показывает, что ширина выемки между мыщелками может варьировать у разных видов *Syrmaticus*. Структура impressio на tuberculum supracondylus ventrale индивидуально изменчива. У большинства *Syrmaticus* это impressio заметно сужено в своей вентральной части, однако такого сужения не наблюдается у *S. kozlovae*.

Из верхнего миоцена Китая известен близкий по размерам *Phasianus lufengia* (Ню, 1985). Изучение оригинальных материалов по *Ph. lufengia* показало, что этот вид сильно отличается от *S. kozlovae*. Для тарсометатарсуса *Ph. lufengia* характерны перекрытие дистальным краем trochlea metatarsi II основания trochlea metatarsi III (как у современных *Phasianus*), отсутствие плантарной отставленности trochlea metatarsi II, округлость trochlea

metatarsi III при виде с дистальной стороны; у *S. kozlovae* эта trochlea несколько уплощенная. Кроме этого, *S. kozlovae* мельче *Ph. lufengia*.

В строении тибиятарсуса отмечены следующие отличия: у *S. kozlovae* condylus lateralis при виде с дистальной стороны скошен медиально и несколько заострен (у *Ph. lufengia* латеральная и медиальная стороны мыщелка идут параллельно, вершина мыщелка округлая), при виде с латеральной стороны дистальная вершина condylus lateralis у *S. kozlovae* довольно резко опускается к стержню, в то время как у *Ph. lufengia* переходит на стержень полого.

М а т е р и а л. Голотип; дополнительные материалы в колл. ПИН из нижнего плиоцена свиты Хиргис-Нур, Монголия: проксимальная часть правого коракоида, (№ 2614/85), Чоно-Хариах 1; практически целый левый карпометакарпус (№ 2614/151), Чоно-Хариах 2, уровень 23, сборы ССМПЭ, 1977 г.; проксимальная часть левого карпометакарпуса (№ 3378/115), Чоно-Хариах 1, сборы ССМПЭ 1984 г.; дистальный эпифиз правого бедренной кости (№ 3378/116), Чоно-Хариах 1, низы серой алевритовой толщи, сборы ССМПЭ, 1984 г.; дистальный эпифиз правого тибиятарсуса (№ 3378/130), Чоно-Хариах 2, уровень 25; тарзометатарзус (№ 3378/67), Чоно-Хариах 2, сборы ССМПЭ, 1984 г.

Род *Titanoperdix* gen. nov.

Т и п о в о й в и д – *Titanoperdix sibirica* sp. nov.

Д и а г н о з. В коракоиде facies articularis clavicularis ориентирована поперечно длинной оси кости, краниокаудально утоньшена; ее краниальная вершина заметно выражена и располагается в центральной части facies, дорсокраниальный угол срезан, каудальный край явственно вогнутый. При виде с краниальной стороны суставная поверхность facies articularis clavicularis несильно продолжается латерально (в виде короткого «язычка»). Impressio bicipitalis выдается отчетливо медиальнее прилегающего края стержня.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Характерное строение facies articularis clavicularis позволяет сближать новый род с *Phasianus* и *Perdix* среди фазановых. При этом от *Phasianus* и *Perdix* новый род отличается крупными размерами, явно вогнутой каудальной кромкой facies articularis clavicularis и выражено краниально выступающей вершиной фацииес. У *Phasianus* вогнутость каудальной кромки фацииес может слегка намечаться, однако impressio bicipitalis у *Phasianus* никогда не бывает выдвинут медиально, как это имеет место у описываемого рода и *Perdix*. Вследствие выдвинутости этого отпечатка при виде с краниальной стороны между дорсальной и вентральной частями impressio bicipitalis имеется перегиб (как у *Perdix*). Однако дорсокраниальный край impressio bicipitalis отчетливо срезан (при виде с медиальной стороны) у *Titanoperdix*, в то время как у *Perdix* данная особенность не выражена (этот край выпуклый или прямой). Срезанность дорсокраниального края facies articularis clavicularis и вогнутость каудального края facies articularis clavicularis выражена у многих тетеревиных

птиц, однако сходной морфологии акрокоракоидного отростка ни у какого из современных родов не наблюдается.

З а м е ч а н и я. Морфология акрокоракоида указывает на близость *Titanoperdix* к фазановым птицам из родов *Perdix*, *Phasianus* и *Tetraonini*, при этом на основании только акрокоракоидной части коракоида не удастся однозначно сблизить ни с одним из исследованных родов. По-видимому, новый род представляет отдельную линию фазановых, близкую к тетеревиным, но для уточнения его филогенетического положения необходимы новые материалы.

***Titanoperdix sibirica* sp. nov.**

Рис. 5-20

Э т и м о л о г и я – от Сибири.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/313, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Малые Голы 1; Прибайкалье; гелазий, нижний плейстоцен (MN 17; MNR1).

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде *Titanoperdix* один вид.

З а м е ч а н и я. Фрагмент коракоида из Малых Гол принадлежит крупной фазановой птице, по размерам сопоставимой с самцами современных *Lyrurus tetrix*.

PHASIANINI nomina dubia

***Phasianus archiaci* Gaudry, 1862**

Phasianus archiaci: Gaudry, 1862, p. 631, pl. 16, figs 1-5; 1862-1867, pl. 58, figs 1-12; Brodkorb, 1964, p. 319.

Gallus aesculapi: Gaudry, 1862, p. 632, pl. 16, figs 6-7; 1862-1867, pl. 58, figs 14-15; Brodkorb, 1964, p. 318.

Pavo archiaci (partim): Mlíkovský, 2002, p. 162.

С и н т и п ы – серия разрозненных костей («неполный скелет»), первоначально без каталожных номеров в коллекции NMHN (см. Mlíkovský, 2002); местонахождение Пикерми, Греция; верхний миоцен (MN 12).

З а м е ч а н и я. *Phasianus archiaci* Gaudry, 1862 был установлен по неполному расчлененному скелету довольно плохой сохранности из местонахождения Пикерми в Греции, при этом уже при первоописании отмечалось, что данная форма, по-видимому, представляет отдельный род фазановых. Позднее Мликовский (Mlíkovský, 2002) свел в младшие сининимы этого вида *Gallus aesculapi* Gaudry, 1862 из того же местонахождения, что в целом принимается и в настоящей работе. Общая морфология *Phasianus archiaci* сопоставима с таковой современных Phasianini (изогнутость бедренной кости не позволяет отнести к *Gallus*; отличия от Pavoini см. выше), однако плохая сохранность типовых материалов едва ли достаточна для установления даже родовой принадлежности этой формы (ввиду общего остеологического сходства у многих представителей этой трибы). Прямое

сопоставление с *S. phasianoides* (Jánossy, 1991) из Польгарди пока невозможно. К *Gallus aesculapi* на основании размерного сходства были отнесены материалы из ряда других местонахождений позднего миоцена – плиоцена Восточной Европы; их систематическое положение требует подтверждения.

Триба TETRAONINI Leach, 1820

Род *Paralagopus*, gen. nov.

Т и п о в о й в и д – *Lagopus atavus* Jánossy, 1974; плиоцен – ранний плейстоцен Восточной Европы.

Д и а г н о з. Стержень тарсометатарсуса заметно расширен, лишь незначительно сужается в центральной части; медиальная кромка *cotyla medialis* слабо загнута проксимально; *fossa parahypotarsalis medialis* мелкая, ее дорсальный край протягивается в проксимальном направлении косо относительно длинной оси кости и оканчивается практически на уровне дорсального края стержня; *crista hypotarsalis medialis* оканчивается на одном уровне с *crista hypotarsalis lateralis* и резко обрывается дистально; проксимолатеральная часть стержня непосредственно дистальнее *cotyla lateralis* формирует плоскую поверхность; *trochlea metatarsi IV* выдвинут дистально (его дистальный край приближен к дистальному краю *trochlea metatarsi III*) и слабо отставлен латерально относительно стержня (ее проксимолатеральный край полого переходит на стержень); *trochlea metatarsi III* при виде с плантарной стороны не формирует заостренного проксимального «язычка»; *foramen vascularis distalis* приближено к *incisura intertrochlearis lateralis* на вентральной поверхности.

С о с т а в – типовой вид.

С р а в н е н и е. От *Lagopus* отличается расширенным тарсометатарсусом со слабо загнутой проксимально медиальной кромкой *cotyla medialis*; протягивающимся практически до дорсального края стержня дорсальным краем *fossa parahypotarsalis medialis*; уплощенной поверхностью стержня непосредственно дистальнее *cotyla lateralis*; слабо отставленным латерально и выдвинутым дистально *trochlea metatarsi IV*; отсутствием заостренного язычка в проксимальной части плантарной поверхности *trochlea metatarsi III*. От *Lyrurus* отличается отсутствием язычка, переходящего от дорсального края *cotyla lateralis* на дорсальную поверхность стержня; слабо отставленным латерально и выдвинутым дистально *trochlea metatarsi IV*, а также приближенным к *incisura intertrochlearis lateralis* вентральной апертурой *foramen vascularis distalis*.

З а м е ч а н и я. Некрупная тетеревиная птица *L. atavus* была первоначально описана из верхнего плиоцена южной Польши в качестве ископаемого подвида современной белой куропатки *L. lagopus* (Jánossy, 1974), а затем была поднята до ранга вида (Jánossy, 1976), и позднее – вновь включена в синонимы современного *L. lagopus* (Mlíkovský, 2002). Отнесение

этого вида к роду *Lagopus* во многом основывается на размерах – никаких ясных отличий от близкого рода *Lyrurus* (тетерева) предыдущими авторами приведено не было. При этом различие родов *Lagopus* и *Lyrurus* по посткраниальной остеологии представляется во многих случаях проблематичным – мною не было обнаружено однозначных критериев различения этих родов за исключением размеров, которые могли бы быть прослежены на материалах по *L. atavus*. В то же время современный *Lyrurus mlokosiewiczzi* по размерам несущественно отличается от наиболее крупных *Lagopus*, а опора на размеры при анализе ископаемых плио-плейстоценовых представителей линии и вовсе выглядит необоснованной. При этом важно, что для типовой серии *L. atavus* характерны отличные от современных *Lagopus* пропорции конечностей (Bocheński, 1991).

Для плечевой кости *L. atavus*, являющейся голотипом этого вида, характерно наличие желоба на месте отпечатка *m. latissimus dorsi posterior* (Jánossy, 1974), однако подобный желоб обнаружен нами и у *Lyrurus mlokosiewiczzi*, в то время как у *Lagopus* этот желоб, напротив, обычно не выражен (Jánossy, 1991; наши данные). Вогнутость на проксимальной поверхности *tuberculum ventrale*, отмеченная для *L. atavus* (Jánossy, 1974), также имеется у тетеревов как индивидуальная вариация, но у *Lagopus* она (если имеется) развита все же сильнее – этот признак можно считать единственным, сближающим этот ископаемый вид с родом *Lagopus*. Однако наиболее примечательно строение тарсометатарсуса *L. atavus*. Ранее был известен только один дистальный фрагмент, по которому предыдущими авторами не было сделано содержательных замечаний. Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида указывает на выраженную морфологическую специфичность *L. atavus* по сравнению с современными *Lagopus*. От современных видов *Lagopus* отличается заметной утолщенностью стержня тарсометатарсуса, заметно выдвинутым дистально и несколько слабее оставленным латерально *trochlea metatarsi IV*. По размеру проксимальной суставной поверхности тарсометатарсус соответствует таковому *L. lagopus*, но значительно короче. От ископаемого *L. balcanicus* отличается мелкими размерами (*L. balcanicus* крупнее *L. lagopus*).

Тарсометатарсус *Paralagopus* по пропорциям сходен с таковым североамериканских *Dendrogapus*. В то же время от *Dendrogapus* отличается широким и невысоким *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны. *Trochlea metatarsi IV* имеет хорошо выраженный, хотя и не глубокий, желоб на дистальной и дорсальной стороне – как у *Lagopus*, в то время как у *Dendrogapus* этот желоб сходит на нет в средней части *trochlea*. Отнесение *P. atavus* к линии тетеревов – белых куропаток также обосновано отсутствием представителей таежных фаун в комплексе позвоночных из Тавриды и других раннеплейстоценовых местонахождений Европы, для которых характерен лесостепной экологический облик. Утолщенный стержень, таким образом, по-видимому, является плезиоморфией *Paralagopus* и свидетельствует о стволовой позиции вида по отношению к современным *Lagopus*.

Несмотря на относительно мелкие размеры, строение цевки сближает этот таксон в равной степени (а может быть и в большей) с современными *Lyrurus*. Таким образом, отнесение *L. atavus* к *Lagopus* выглядит не вполне обоснованным – особенно с учетом специализированной экологии этого рода. С учетом неясности филогенетической близости *L. atavus* по отношению к современным родам *Lagopus* и *Lyrurus* и специфичности устройства тарсометатарсуса здесь принимается отдельный родовой статус для этого вида. Отличия от современных видов *Lagopus* в строении дистальной суставной поверхности, заключающиеся в выраженном дистальном сдвиге и менее выраженной латеральной отставленности trochlea metatarsi IV указывают на иной характер взаимодействия с субстратом у виллафранкской *P. atavus*, обитавшей в степных ландшафтах, по сравнению с современными видами рода, населяющими преимущественно суб-арктику.

***Paralagopus atavus* (Jánossy, 1974), comb. nov.**

Рис. 5-20

Lagopus lagopus atavus: Jánossy, 1974, 534, pl. 24.

Lagopus avatus: Jánossy, 1976a, 33; Bocheński, 1991, p. 570; Bocheński et al., 2012, p. 58.

Lagopus lagopus (partim): Mlíkovský, 2002, p. 168.

Г о л о т и п – ISEZ AF/26-RK1:22, проксимальный фрагмент плечевой кости; местонахождение Рембелицы Крулевски 1, Польша; верхний плиоцен.

О п и с а н и е. См. диагноз рода, а также перописание вида (Jánossy 1974).

Р а з м е р ы, в мм. Тарсометатарсус: общая длина – 36.5; ширина проксимального эпифиза – 8.1; минимальная ширина стержня – 3.6; высота стержня в средней части – 2.8; ширина дистального эпифиза – 8.3; высота trochlea metatarsi III – 4.2. Тибиятарсус: ширина дистального эпифиза ~ 7.7.

С р а в н е н и е. В роде *Paralagopus* один вид.

З а м е ч а н и я. Тарсометатарсус из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/233) характеризуется общей укороченностью и, таким образом, надежно отличается от такового подавляющего большинства Phasianidae, в том числе *Alectoris*, с которым он сходен размером суставных поверхностей. Этот экземпляр также отличается от *Alectoris* (самого близкого по пропорциям из Phasianidae) следующими признаками: trochlea metatarsi III при виде с медиальной и латеральной стороны выступает краниально; trochlea metatarsi IV развернута дорсальным краем наружу (латерально), в результате чего incisura intertrochlearis lateralis расширена дорсально; fossa parahypotarsalis lateralis не расширяется дорсально при виде с латеральной стороны (ее дорсальный край субпараллелен длинной оси кости) – по этим чертам тарсометатарсус из Тавриды сходен с таковым Tetraonini. У *Alectoris* trochlea metatarsi III находится на одном уровне с дорсальной кромкой стержня, trochlea metatarsi IV не развернута (incisura intertrochlearis lateralis имеет одинаковую ширину при виде с

дистальной стороны; *fossa parahypotarsalis lateralis* отчетливо расширяется дорсально при виде с латеральной стороны (ее дорсальный край скошен).

По размеру экземпляр из Тавриды соответствует самым мелким *L. lagopus* или самым крупным *L. muta* (см. Stewart, 1999) и, таким образом, сопоставим с ископаемым *L. atavus*, известным из позднего плиоцена – раннего плейстоцена (MN 16 – MN 17) Польши и, предположительно, раннего плиоцена Болгарии (Jánossy, 1974; Bocheński, 1991; Bocheński et al., 2012; Воев, 2001, 2002b). Полные тарсометатарсусы для *L. atavus* не известны, поэтому пропорции цевки для этого вида остаются неизвестными. В то же время фрагментарный дистальный тарсометатарсус из Рембелиц Крулевских 1, отнесенный к *L. atavus* (см. Jánossy, 1974), сходен с экз. ПИН, № 5644/233 слабо отставленным латерально и сильно сдвинутым дистально *trochlea metatarsi IV*, а также, судя по сохранившемуся фрагменту, утолщенным (расширенным) стержнем. Это (и в особенности необычная для тетеревиных морфология *trochlea metatarsi IV*) позволяют относить экз. ПИН, № 5644/233 к *L. atavus*.

Дистальный фрагмент тиббиотарсуса по абсолютным размерам сходен с таковыми *L. lagopus* и *Alectoris graeca* и также соответствует по размерам суставной части дистальному тарсометатарсусу 5644/233. Этот экз. сходен с *Lagopus* и отличается от *Alectoris* следующими признаками: *pons supratendineus* неширокий и ориентирован под небольшим углом к длинной оси кости (у *Alectoris* он заметно шире и ориентирован косо); дистальная апертура *canalis extensorius* ориентирована в значительной степени субперпендикулярно длинной оси кости (косо у *Alectoris*; связано с предыдущим признаком); *canalis extensorius* и *pons supratendineus* приближены к латеральному краю кости (к медиальному у *Alectoris*); *condylus lateralis* слабо выдается дистально относительно *condylus medialis* при виде с краниальной и каудальной сторон (у *Alectoris* латеральный мыщелок выдается значительно дистальнее медиального, в результате чего дистальный край тиббиотарсуса выраженно асимметричный); *incisura intercondylaris* довольно широкая (шире каждого из мыщелков) при виде с дистальной стороны (узкая у *Alectoris*; уже мыщелков). По всем указанным признакам экз. ПИН, № 5644/233 отличается и от *P. perdix*, к тому же имеющих более мелкие размеры. Очень характерной особенностью описываемого экземпляра является наличие удлиненного мускульного шрама, располагающегося на латеральном крае *pons supratendineus* и отделенного от *condylus lateralis* площадкой, как у *Lagopus* и *Lyrurus*. У *Alectoris*, *Perdix* и других фазановых этот шрам имеет форму бугристости и приближен или сливается с *condylus lateralis*. Экз. ПИН, № 5644/233 по абсолютным размерам схож с тиббиотарсусом *Lambrechia capeki*, от которого отличается отмеченной выше морфологией шрама, краниокаудально узким эпифизом при виде с дистальной стороны и краниально невысоким *condylus lateralis*. Примечательно, что по строению тиббиотарсуса новый вид представляется более продвинутым по сравнению с плиоценовым *L. atavus*, что соответствует его

геологическому возрасту. Медиолатерально узкий и краниокаудально высокый дистальный эпифиз тибиотарсуса у *P. atavus* сходен с таковыми других Phasianidae (таких как *Perdix*) и, следовательно, может рассматриваться как плезиоморфия, связанная, по-видимому, с плезиоморфным образом жизни у этих плиоценовых белых куропаток.

Тибиотарсус куропатки из пещеры Таврида несколько отличается от такового *L. atavus* из типового местонахождения некоторой краниокаудальной укороченностью при виде с дистальной стороны, а также тем, что мускульный шрам на латеральной части *pons supratendineus* отодвинут от проксимальной кромки этого мостика (у *L. atavus* из Рембелиц Крулевских 1 – сильнее приближен к этой кромке). По строению *sulcus intercondylaris* экзю ПИН, № 5644/232 сближается с *L. atavus* и современными *L. muta*, у которых выражен перегиб при переходе от *sulcus* к *condylus lateralis*; у *L. lagopus* перегиб в этой области отсутствует и *sulcus intercondylaris* плавно переходит на латеральный мышцелок при виде с краниальной стороны. Вероятно, что форма из пещеры Тавриды может быть выделена в отдельный вид, однако плохая сохранность обоих известных тибиотарсусов *P. atavus* не позволяет однозначно подтвердить отдельный видовой статус крымской формы.

К этому виду был также отнесен фрагментарный дистальный тибиотарсус из раннеплейстоценового (верхи MN 17) местонахождения Киельники в Польше (Bocheński, 1991).

М а т е р и а л. Экз. ПИН, №№ 5644/232, дистальный фрагмент левого тибиотарсуса; 5644/232, правый тарсометатарсус – местонахождение пещера Таврида; Крым; нижний плейстоцен.

?*Paralagopus* sp.

Lyrurus sp.-?*Lagopus* sp.; Jánossy, 1974, p. 539.

Lagopus sp.: Bocheński, 1991, p. 570; Bocheński et al., 2012, p. 59.

Lagopus aff. *atavus*: Boev, 2001, p. 43, fig. 5.

М а т е р и а л. Экз. в коллекции Национального музея естественной истории в Софии (Болгария), № 422, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Муселиево, Болгария; нижний плиоцен (MN 15). Экз. ISEZ AF/86-WE1:8, дистальный фрагмент левого тибиотарсуса; местонахождение Венже, Польша; нижний плиоцен (MN 15).

З а м е ч а н и я. *Lagopus* aff. *atavus* была определена на основании главным образом размеров по очень фрагментарной плечевой кости из раннего плиоцена местонахождения Муселиево в Болгарии (Boev, 2001). Строение сохранившегося участка кости едва ли позволяет определять близкие роды тетеревиных, однако исходя из размерного сходства этот экземпляр можно предварительно относить к роду *Paralagopus*.

Тибиотарсус из Венже, по замечаниям Бохеньски (Bocheński, 1991) демонстрирует промежуточную морфологию между современными *Lagopus* и *Lyrurus* и, таким образом,

подтверждает высказанные выше предположения об отдельном родовом статусе плиоцен-раннеплейстоценовых восточноевропейских белых куропаток. Принадлежность этой находки к тетеривиным здесь подтверждается.

Род *Lagopus* Brisson, 1760

Lagopus angustipes sp. nov.

Рис. 5-20

Э т и м о л о г и я – от *angustus* *lat.* узкий и *pes* *lat.* стопа.

Г о л о т и п – ИРАЕ, № 265-15, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; местонахождение Скородум А; северо-запад Омской области; калабрий, нижний плейстоцен (MQR8).

О п и с а н и е. В тарсометатарсусе *trochlea metatarsi* III при виде сбоку выдается дорсальнее, чем прилегающая часть стержня, при виде с дорсальной стороны суживается проксимально, а при виде с плантарной стороны его латеральный полублок формирует выраженный проксимально вытянутый «язычок»; *trochea metatarsi* IV медиолатерально узкий и приближен к *trochlea metatarsi* III; *incisura intertrochlearis lateralis* практически не расширяется дорсально; *trochlea metatarsi* II также узкий и сильно прижатый к стержню, сильно сдвинут плантарно; крыловидный отросток на *trochlea metatarsi* II при виде с дистальной стороны располагается вблизи вентральной вершины *trochlea*. Размеры крупные; соответствуют наиболее крупным современным и ископаемым *L. lagopus*.

С р а в н е н и е. От современных *L. lagopus* отличается выраженной зауженностью дистального эпифиза тарсометатарсуса, в результате чего блоки метатарсалий оказываются прижатыми к стержню, а плантарная часть *trochlea metatarsi* II – еще и подвернутой плантарно под *trochlea metatarsi* III. По размерам соответствует самым крупным современным (судя по литературным данным; Stewart, 2007) и позднеплейстоценовым *L. lagopus* из Якутии (Zelenkov et al., 2008). *Lagopus balcanicus* Voev, 1995 из раннего плейстоцена местонахождения Выршец (Болгария; MN 17) имеет сходные размеры, но для этого вида не описано дистального тарсометатарсуса (Voev, 1995). В то же время отнесение формы из Скородума А к *L. balcanicus* представится крайне маловероятным из-за географической удаленности болгарского местонахождения и, что более важно, принадлежности фауны Выршеца к заметно более древнему хронологическому этапу развития фаун Северной Евразии. Различается и экологический состав фаун из Выршеца (саванный) и скородумского комплекса (тундрово-лесостепной; Смирнов и др., 1986).

З а м е ч а н и я. Отнесение данного вида к Tetraonini подтверждается характерным выступанием *trochlea metatarsi* III дорсально при виде сбоку. При этом особенное строение дистального тарсометатарсуса (как элемента, ярко отражающего характер наземной локомоции и взаимодействия с субстратом; Кузьмина, 1977) белой куропатки из Скородума

указывает на ее экологическое своеобразие по сравнению как с современными видами рода, так и с более древними ископаемым *Paralagopus atavus*. Провести аналогии с каким-либо современными фазановыми в стрееции дистальной части цевки не удастся, при этом сближение блоков метатарсалий с выраженным опусканием блока II пальца сближает *L. angustipes* с *Plioperdix pontica*, по-видимому, адаптированному к жизни в открытых местообитаниях (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, ИРАЕ, №№ 265-20, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; 265-5, дистальная часть левой плечевой кости; типовое местонахождение.

***Lagopus lagopus* Linnaeus, 1758**

Рис. 5-20

М а т е р и а л. ИРАЕ, №№ 153-16, фрагмент верхнечелюстного симфиза; 153-2, фрагмент проксимального эпифиза правой локтевой кости; 153-17, правый карпометакарпус; 153-9, проксимальный фрагмент базальной фаланги большого пальца левого крыла – все местонахождение Чембакчино; южная часть Ханты-Мансийского АО; низы среднего плейстоцена (MQR4-6). Большое число костей из местонахождения Дюктайская пещера; юго-восточная Якутия; верхний плейстоцен (14–12 тыс. л.; Kuzmin, Orlova, 1998) – голоцен (см. Зеленков, 2005).

З а м е ч а н и я. Образец из Чембакчино (экз. ИРАЕ, № 153-17) может быть отнесен к *Tetraonini* благодаря хорошо выраженной вырезке в проксимокаудальном крае вентральной кромки *trochlea carpalis*, которая у остальных фазановых (и в том числе, у *Phasianus*) прямая или вырезана незначительно. Общие пропорции и морфология идентичны таковым современных белых куропаток. По размерам экземпляр соответствует наиболее крупным популяциям современных *L. lagopus*. Общая длина кости – 37.0 мм, в то время как у современных она может достигать 37.5 мм (Пантелеев, Потапова, 2000; Stewart, 2007). Это древнейшая находка *L. lagopus* на территории бывшего СССР и одна из древнейших в мире. Ранее вид был определен из местонахождения Кози Гзбет (Kozí Grzbiet; средний плейстоцен; ~ 550–780 тыс. л.; MQR4-6) в Польше (Bocheński, 1984) и позднекалалбрийского (~ 1 млн л.) местонахождения Ле Валеро (Les Valerots) во Франции (Mourer-Chauviré, 1975). Видовой статус находок из последнего местонахождения ввиду его древнего возраста требует подтверждения. В более молодых отложениях конца среднего – позднего плейстоцена остатки белых куропаток довольно обычны (Mourer-Chauviré, 1975; Потапова, 1986; Baryshnikov, Potapova, 1992; Mlíkovský, 2002; Potapov et al., 2003; Stewart, 2007; Цвелых, 2016; Горобец, 2018). Фрагментарные верхнечелюстной симфиз и фаланга пальца крыла также принадлежали крупной по размерам белой куропатке, в то время как размеры эпифиза локтевой кости соответствуют скорее среднеразмерным экземплярам современных *L. lagopus*. Это соответствует тренду на увеличение длины плечевой кости и карпометакарпуса

у позднеплейстоценовых белых куропаток, выявленному на материалах из Восточной Европы (см. Bocheński, 1985).

Позднеплейстоценовые – раннеголоценовые *L. lagopus* из Дюктайской пещеры отличаются от современных представителей вида измененными пропорциями конечностей: у них была несколько укорочена и утолщена цевка, при этом удлиннены кости крыла – в частности, карпометакарпус, длина которого у отдельных экземпляров из Дюктайской пещеры достигает 38.4 мм (Zelenkov et al., 2008).

***Lagopus muta* (Montin, 1781)**

М а т е р и а л. Экз ПИН, № 2614/602, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; местонахождение Змеевка, Белгородская обл., Россия; низы среднего плейстоцена, MIS 16 (MQR4-6). Большое число костей из местонахождения Дюктайская пещера; юго-восточная Якутия; верхний плейстоцен (14–12 тыс. л.; Kuzmin, Orlova, 1998) – голоцен (см. Зеленков, 2005; Zelenkov et al., 2008).

З а м е ч а н и я. Плечевые кости *L. lagopus* и *L. mutus* в значительной степени перекрываются по размерам, однако при сходной общей длине стержень кости уже у *L. mutus*. У экз ПИН, № 2614/602 стержень явно уже, чем у *L. lagopus*, но несколько шире, чем у современных *L. mutus*. Реконструируемая длина кости, исходя из пропорций, не должна была превышать 58 мм, что соответствует *L. mutus* (Stewart, 2007). Отпечаток крепления *m. latissimus dorsi* недлинный – в отличие от плиоценовых *L. atavus* (Bocheński, 1991).

В палеонтологической летописи Европы остатки *L. lagopus* находят начиная с самого конца раннего плейстоцена (позднего калабрия), в то время как *L. mutus* появляется в летописи только в самом конце среднего плейстоцена, не ранее 250 тыс. л. (Mourer-Chauviré, 1993). На этом основании Морер-Шаврие предположила, что тундряные куропатки дивергировали только к концу среднего плейстоцена. Описываемая находка из Змеевки показывает, что морфотип тундряных куропаток в действительности сформировался раньше – не позднее 650 тыс. л. Данная находка – древнейшая для рода *Lagopus* в плейстоцене Европейской части России. Вероятно, тундряные куропатки имеют восточно-палеарктическое происхождение; по-видимому, они долгое время отсутствовали в Южной и Центральной Европе и заселили этот регион только в конце среднего плейстоцена. Молекулярные данные датируют дивергенцию вида относительно *L. lagopus* и вовсе самым концом плиоцена (Cai et al., 2018).

Материалы по тундряной куропатке из отложений Дюктайской пещеры не отличаются от современных как морфологически, так и по пропорциям (Зеленков, 2005; Zelenkov et al., 2008). Слабая изменчивость позднеплейстоценовых *L. muta* по сравнению с таковой *L. lagopus* была отмечена ранее для Северного Урала (Потапова, 1986).

Род *Lyrurus* Swainson, 1832

***Lyrurus partium* Kretzoi, 1962**

Lyrurus partium: Kretzoi, 1962, p. 171; Jánossy, 1976a, p. 20, pl II, figs. 5-7.

Tetrao partium: Brodkorb, 1964, p. 322; Boev, 1999, p. 85, fig. 1; Bocheński et al., 2012, p. 60.

Tetrao tetrax (partim): Mlíkovský, 2002, p. 167.

Г о л о т и п – NMB G-50.155/1, правый тарсометатарсус; местонахождение Бетфия 2; Румыния; средняя часть калабрия, нижний плейстоцен.

О п и с а н и е. См. Kretzoi, 1962, Jánossy, 1976a.

С р а в н е н и е. Коракоид отличается от такового *L. conjugens* из нижнего плиоцена Венже (Польша) заметно выставленным медиально *impressio bicipitalis* (у *L. conjugens* этот отпечаток расположен практически на линии медиального края стержня) – по этому признаку *L. partium* не отличим от современных *Lyrurus*. Плечевая и локтевая кости несколько мощнее и крупнее таковых *L. tetrax*, локтевой отросток локтевой кости более широкий.

Р а з м е р ы, в мм: плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/238): максимальная (косая) ширина дистального эпифиза – 17.0; поперечная (дорсовентральная) ширина дистального эпифиза – 16.6; краниокаудальная высота дорсального мышцелка – 9.6; ширина стержня на уровне проксимального края *fossa brachialis* – 10.74;

З а м е ч а н и я. К *L. partium* относят ранне- и среднеплейстоценовых тетеревов Центральной и Восточной Европы, которых не всегда удается остеологически отличить от современных *L. tetrax* (Jánossy, 1976a). При этом взаимоотношения *L. partium* и современных видов тетеревов остаются неясными. Судя по молекулярным данным (Cai et al., 2018), дивергенция современных видов может датироваться ранним плейстоценом; таким образом, *L. partium* может представлять собой общего предка *L. tetrax* и *L. mlukosiewiczi*. Однако поздние (среднеплейстоценовые) популяции *L. partium* уже, несомненно, должны относиться к *L. tetrax*.

Дистальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 5644/238) отличается от таковых современных *L. tetrax* более крупными размерами (у последних ширина дистального эпифиза не превышает 16.5; Erbersdobler, 1968). Локтевая кость из пещеры Таврида может быть отнесена к *Lyrurus* по наличию округлого проксимокаудального края *fossa brachialis*, который у *Tetrao* скошен. При этом локтевая кость также крупнее и заметно робустнее, чем у *L. tetrax* – при этом по длине существенно короче таковых самок *T. urogallus*. Ранее крупные размеры элементов крыла, превышающие таковые современных тетеревов, уже отмечались для материалов по *L. partium* из калабрийских (~1.2 млн л.) местонахождений Острамош 2 и 8 (Венгрия; Jánossy, 1976a). Важно отметить, что более молодая популяция из среднеплейстоценового (~0.7 млн л.) местонахождения Странска Скала (Чехия) характеризуется более мелкими размерами, не превышающими современных *L. tetrax* (Jánossy, 1976a).

Ранее остатки тетерева из пещеры Таврида были предварительно определены как *Tetrao* sp. (Лопатин и др., 2019). Здесь эти находки отнесены к *L. partium* на основании возраста, крупных размеров элементов крыла и общего морфологического сходства с таковыми современных *Lyrurus*. Это одна из древнейших находок вида; докалабрийские по возрасту остатки *L. partium* также известны из местонахождения Виллань 3 в Венгрии, близкого по возрасту вилафранкской фауне из пещеры Таврида, а также более древнего (MN 17) местонахождения Выршец в Болгарии (Воев, 1999).

М а т е р и а л. Экз. ПИН, №№ 5644/235, 236, краниальные фрагменты правых коракоидов; 5644/237, левая локтевая кость – все местонахождение пещера Таврида; Крым; нижний плейстоцен.

Род *Tetrao* Linnaeus, 1758

***Tetrao praeurogallus* Jánossy, 1969**

Рис. 5-20

Tetrao praeurogallus: Jánossy, 1969, p. 596, pl. 1, fig. 4; 1976a, p. 18, pl. 1, figs. 1-5; Bocheński et al., 2012, p. 61.

Г о л о т и п – GIB V-10.347, правый карпометакапрус; местонахождение Мехес (Méhész; Вчеларе), Словакия; верхний калабрий, нижний плейстоцен.

О п и с а н и е. Тибиотарсус с прямым стержнем вблизи дистального эпифиза и крупной дистальной апертурой *canalis extensorius*; в проксимальном крае *condylus lateralis* при виде с краниальной стороны имеется вырезка; краниальная поверхность стержня, расположенная латеральнее *sucus extensorius*, узкая.

Р а з м е р ы. Ширина дистального эпифиза – 10.7 (сохранившаяся), ~11.3–11.5 (реконструируемая); минимальная высота через *incisura intercondylaris* – 7.2; ширина стержня на уровне проксимального края *pons supratendineus* – 7.4.

С р а в н е н и е. Тибиотарсус отличается от такового современных *T. urogallus* прямым (не расширяющимся медиально) стержнем вблизи дистального эпифиза (по этому признаку схож с *T. urogalloides*), крупной дистальной апертурой *canalis extensorius*, наличием вырезки в проксимальном крае латерального мыщелка при виде с краниальной стороны, а также положением *sucus extensorius*: у *T. urogallus* поверхность стержня, расположенная латеральнее желоба, шире или сопоставима по ширине поверхности, расположенной медиальнее желоба, в то время как у *T. praeurogallus* латеральная поверхность узкая.

З а м е ч а н и я. Различение крупных раннеплейстоценовых *L. partium* и относительно мелких ископаемых глухарей *T. praeurogallus* требует осуждения. Материалы по *L. partium* из раннего плейстоцена Венгрии и Крыма несколько превышают по размерам таковые современных *L. tetrix* (см. выше; Jánossy, 1976b), однако не достигают показателей *T. urogallus*. Описанные ранее материалы по *T. praeurogallus*, напротив, соответствуют таковым

современных *T. urogallus*, но отличаются грацильностью (Jánossy, 1976b). Тибиотарсус из местонахождения Романово 1с по размерам соответствует некрупным самкам *T. urogallus* (см. Erbersdobler, 1968) и на этом основании отнесен здесь к этому виду, отмеченному в палеонтологической летописи Центральной и Восточной Европы начиная с раннего бихария (Bocheński, 1991). Древнейшая находка представлена фалангой из Рембелиц Крулевских 1 (MN 16) и отнесена к этому виду условно на основании размеров (Jánossy, 1974; Bocheński et al., 2012). Материалы из Кадзельни (MN 17 – ранний бихайрий) не были описаны или проиллюстрированы (Bocheński, 1984). Следующие по возрасту находки приурочены к самому позднему бихарию – среднему плейстоцену Центральной и Восточной Европы (Jánossy, 1991; Voev, 2002b; Mlíkovský, 2002).

Ранее морфология тибиотарсуса *T. praeurogallus* не была описана, поэтому приведенное выше морфологические отличия могут свидетельствовать и о самостоятельном видовом статусе глухаря из Романово. В то же время нужно отметить, что ряд из выявленных признаков (например, медиальное отклонение стержня, размеры дистальной апертуры *canalis extensorius*) изменчивы внутри видов или даже индивидуально среди представителей родов *Lyrurus* и *Tetrao*. В целом, черты, характеризующие находку из Романово, характерны для *Lyrurus*, поэтому могут считаться плезиоморфиями раннеплейстоценовых глухарей.

М а т е р и а л. ИРАЕ, № 164-14, дистальный фрагмент правого тибиотарсуса; местонахождение Романово 1с; северо-запад Омской области; калабрий, нижний плейстоцен (MQR8).

PHASIANINAE *incertae sedis*

Phasianidae gen. indet.

Miogallus sp.: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 188.

Palaeoperdix sp.: Курочкин, 1985, с. 87, рис. 41, табл. XIII, фиг. 11, 12; Зеленков, Курочкин, 2009б, с. 85.

Palaeoperdix longipes: Cheneval, 2000, p. 347.

М а т е р и а л. Экз. ИЗКаз, № 3245/61-П, проксимальная половина левого тарсометатарсуса; местонахождение Гусиный перелет, Павлодар, Казахстан; низы павлодарской свиты, верхний миоцен (MN 12-13).

З а м е ч а н и я. Экземпляр первоначально был отнесен к роду *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869 (Курочкин, 1985) и позже помещен в *P. longipes* Milne-Edwards, 1871 (Cheneval, 2000). Этот типовой вид рода *Palaeoperdix* затем был признан младшим синонимом *Palaeortyx phasianoides* Milne-Edwards, 1871, и таким образом, род *Palaeoperdix* был сведен в младшие синонимы рода *Palaeortyx* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005), однако выше была показана необоснованность такой синонимизации. Приведенные ранее (Зеленков, Курочкин, 2015) замечания о размерах этого экз. ошибочны, и в действительности казахстанская форма сходна с *P. longipes* по размерам (см. Курочкин, 1985) и общей

удлиненностью тарсометатарсуса, однако при этом отличается структурой гипотарсуса (он низкий и сдвинут относительно медиального края кости), расширенным *cotyla medialis* и наличием выпуклости на проксимолатеральном краю стержня. Наличие шпоры может быть дополнительным отличием от *Palaeoperdix. Diangallus mious* Hou, 1985 из верхнего миоцена юго-восточного Китая представляется более близкой формой, но этот китайский ископаемый вид, известный только по очень плохо сохранившемуся тарсометатарсусу, также несомненно представляет отдельный таксон: он немного крупнее по размерам и имеет более удлиненную цевку (реконструируется по положению шпоры) без характерного для казахстанской формы латерального утолщения. Близкий по размерам таксон *Eurobambusicola turolicus* из позднего миоцена Венгрии и Украины (Зеленков, 2016б; Зеленков, Горобец, 2020) не имеет шпоры (как и современные *Bambusicola*) и, по-видимому, имеет еще более удлиненный тарсометатарсус.

Род *Palaeolectoris* Hou, 1987

Palaeolectoris: Hou, 1987, p. 61.

Т и п о в о й в и д – *Palaeolectoris songlinensis* Hou, 1987, ранний миоцен Китая.

Д и а г н о з (переработанный). В тарсометатарсусе *trochleae metatarsorum* умеренно сближены относительно друг друга (*incisurae intertrochlearis* неширокие), *trochlea metatarsi II* умеренно сдвинута плантарно (ее дорсальный край приближен к середине *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны), *trochlea metatarsi III* несколько асимметричная при виде с дистальной стороны (наружный полублок сильнее выступает плантарно); мускульное углубление на латеро-плантарном краю дистального эпифиза, прилегающее к краю *trochlea metatarsi IV*, хорошо выражено; *trochlea metatarsorum II et IV* оканчиваются примерно на одном уровне (*trochlea metatarsi II* не сдвинута заметно проксимальнее, чем *trochlea metatarsi IV*). Латеральный и медиальный края стержня слабо расширяются при переходе на *trochlea metatarsorum II et IV* (дистальный эпифиз слабо расширен относительно прилегающей части стержня).

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От остальных родов миоценовых фазановых отличается тем, что *trochlea metatarsorum II et IV* оканчиваются примерно на одном уровне, в то время как у других форм *trochlea metatarsi II* сдвинута заметно проксимальнее, чем *trochlea metatarsi IV*. По этому признаку *Palaeolectoris* сходен с *Paraortyx* (*Paraortygidae*) и *Ameripodius* (*Quercusmegapodiidae*). Но у *Paraortyx* *trochlea metatarsi III* выдается заметно дистальнее, чем другие блоки. Для *Paraortyx* и особенно *Ameripodius* характерен более расширенный дистальный эпифиз тарсометатарсуса.

З а м е ч а н и я. Оригинальный диагноз здесь переработан с целью отметить характерные особенности строения дистальной части цевки, как более диагностического элемента. Локтевая кость, отнесенная к *Palaeolectoris songlinensis*, в целом очень сходно устроена у всех фазановых.

Слабая расширенность дистального эпифиза относительно стержня и сходный уровень окончания trochlea metatarsorum II et IV отличают этот ископаемый род от других кайнозойских курообразных, подтверждая его валидность. Слабая расширенность дистального эпифиза существенно отличает *Palaeolectoris* от *Alectoris*, с которым он сравнивался в первоописании, и делает этот таксон отчасти сходным с Rallidae, однако для пастушковых, как и для всех околоводных птиц в целом, характерно сильно сдвинутый проксимально trochlea metatarsi II, в то время как у *Palaeolectoris* этот блок выдвинут на один уровень с trochlea metatarsi IV, что характеризует лесных птиц и, в частности, выражено у примитивных лесных курообразных Quercymegarodiidae. Кроме того, для Rallidae характерны суженные очертания тарсометатарсуса при виде с дистальной стороны, в то время как у *Palaeolectoris* дистальный вид кости в целом соответствует таковому у других курообразных. Turnicidae, имеющие в целом сходно устроенный дистальный тарсометатарсус, характеризуются существенно сдвинутым плантарно trochlea metatarsi II.

***Palaeolectoris songlinensis* Hou, 1987**

Palaeolectoris: Hou, 1987, p. 61; Zhou et al., 2008, p. 367.

Л е к т о т и п – экз. IVPP V 8057, дистальный эпифиз левого тарсометатарсуса; формация Сяковань (Xiacaowan), провинция Jiangsu, Восточный Китай; верхи нижнего миоцена (MN 3–5).

З а м е ч а н и я. При первоописании в качестве типовых материалов было указано два экземпляра, которые таким образом могут составлять типовую серию. Здесь в качестве лектотипа обозначен тарсометатарсус, экз. IVPP V 8057, как более диагностичный. Учитывая таксономическое богатство неогеновых фазановых, отнесение дистального фрагмента локтевой кости (IVPP V 7139) к этому же таксону требует подтверждения.

PHASIANIDAE nomina dubia

«*Francolinus*» *subfrancolinus* Jánossy, 1976

Francolinus subfrancolinus: Jánossy, 1976b, p. 39, pl. 8, fig. 3.

Plioperdix subfrancolinus: Mlíkovský, 1995, p. 116.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, p. 159.

Francolinus capeki: Kessler, 2013, p. 180.

Г о л о т и п – экз. без номера в коллекции GIB, левый карпометакарпус без малой метакарпалии; Венгрия, местонахождение Виллани 3, нижний плейстоцен (MN 17).

З а м е ч а н и я. В первоописании вида отмечалось, что он ближе всего к трем современным видам традиционного рода *Francolinus*, которые теперь относят к разным родам: *Francolinus*, *Scleroptila* и *Pternistis*. При этом *Pternistis* более родственен *Coturnicini*, чем два других рода, относимые к Gallini (Kimball et al., 2021a). По размеру данная форма близка современным *Perdix perdix* и может относиться к роду серых куропаток (с которыми она так же сближается проксимально ориентированным *processus extensorius*). Мликовский (Mlíkovský, 1995) первоначально признавал валидность вида в составе *Plioperdix* (без указания морфологических сходств и отличий от других принимаемых их видов, но ввиду более крупных размеров), но позднее (Mlíkovský, 2002) безосновательно синонимизировал этот вид с *Palaeocryptonyx* (“*Alectoris*”) *donnezani* (который отличается более мелкими размерами). Таким образом, родовая принадлежность этой формы остается неясной.

5-2. ОТРЯД ANSERIFORMES WAGLER, 1831

ПОДОТРЯД INCERTAE SEDIS

†Род *Teviornis* Kurochkin, Dyke et Karhu, 2002

Teviornis: Kurochkin et al., 2002, p. 3; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 154.

Т и п о в о й в и д – *Teviornis gobiensis* Kurochkin et al., 2002; поздний мел Монголии.

Д и а г н о з. Дорсальный надмышцелковый бугорок плечевой кости сильно выступает проксимально. Вентральная пястная ямка карпометакарпуса заметно протягивается краниокаудально. Проксимальная часть малой метакарпалии шире в дорсовентральном и краниокаудальном направлениях, чем ее дистальная часть. Суставная поверхность для малого пальца крыла на малой метакарпалии разделена краниокаудальной бороздой на две обособленные фасетки. Дистальная часть сочленовной поверхности для большого пальца крыла на большой метакарпалии расширена дистально, ее вентральная часть продвинута в направлении бугорка для отхождения *m. abductor dig. majoris*.

С о с т а в. Типовой вид из позднего мела Монголии.

З а м е ч а н и я. *Teviornis* был описан как несомненный позднемеловой представитель Anseriformes (Kurochkin et al., 2002). Позднее Кларк и Норелл (Clarke, Norell, 2004) высказали сомнения относительно принадлежности *Teviornis* не только к семейству Presbyornithidae, но и к отряду Anseriformes, обоснованные ограниченностью материалов и дискуссионной плезиоморфностью признаков. Этот вывод поддержал Майр (Mayr, 2009a). В то же время принадлежность данной формы к гусеобразным была подтверждена в последующих работах (Зеленков, Курочкин, 2015; De Pietri et al., 2016), однако отнесение *Teviornis* к семейству Presbyornithidae требует подтверждения ввиду существования в палеоцене – раннем эоцене ряда стволовых гусеобразных неясного систематического положения (Olson, 1999; Zelenkov, 2019; Tambussi et al., 2019). Более того, сходство с гусеобразными проявляется и у других меловых птиц (напр., *Iaceornis*), отнесение которых к этому отряду (и даже кроновой группе современных птиц Neornithes) остается под вопросом (Норе, 2002; Clarke, 2004; Mayr, 2017).

***Teviornis gobiensis* Kurochkin, Dyke et Karhu, 2002**

Teviornis gobiensis: Kurochkin et al., 2002, p. 3, fig. 2, 3; Clarke, Norell, 2004, p. 9; Mayr, 2009, p. 52; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 154, рис. 55; De Pietri et al., 2016, p. 10.

Г о л о т и п – ПИН, № 4499/1, фрагмент дистального эпифиза правой плечевой кости, лучевые и локтевые кости запястья, полный правый карпометакарпус, первая фаланга большого пальца и фаланга малого пальца правой кисти; местонахождение Гурилин-Цав, северо-западная часть Южно-Гобийского аймака; нэмэгэтинская свита, верхний мел (маастрихт).

О п и с а н и е. См.: Kurochkin et al., 2002.

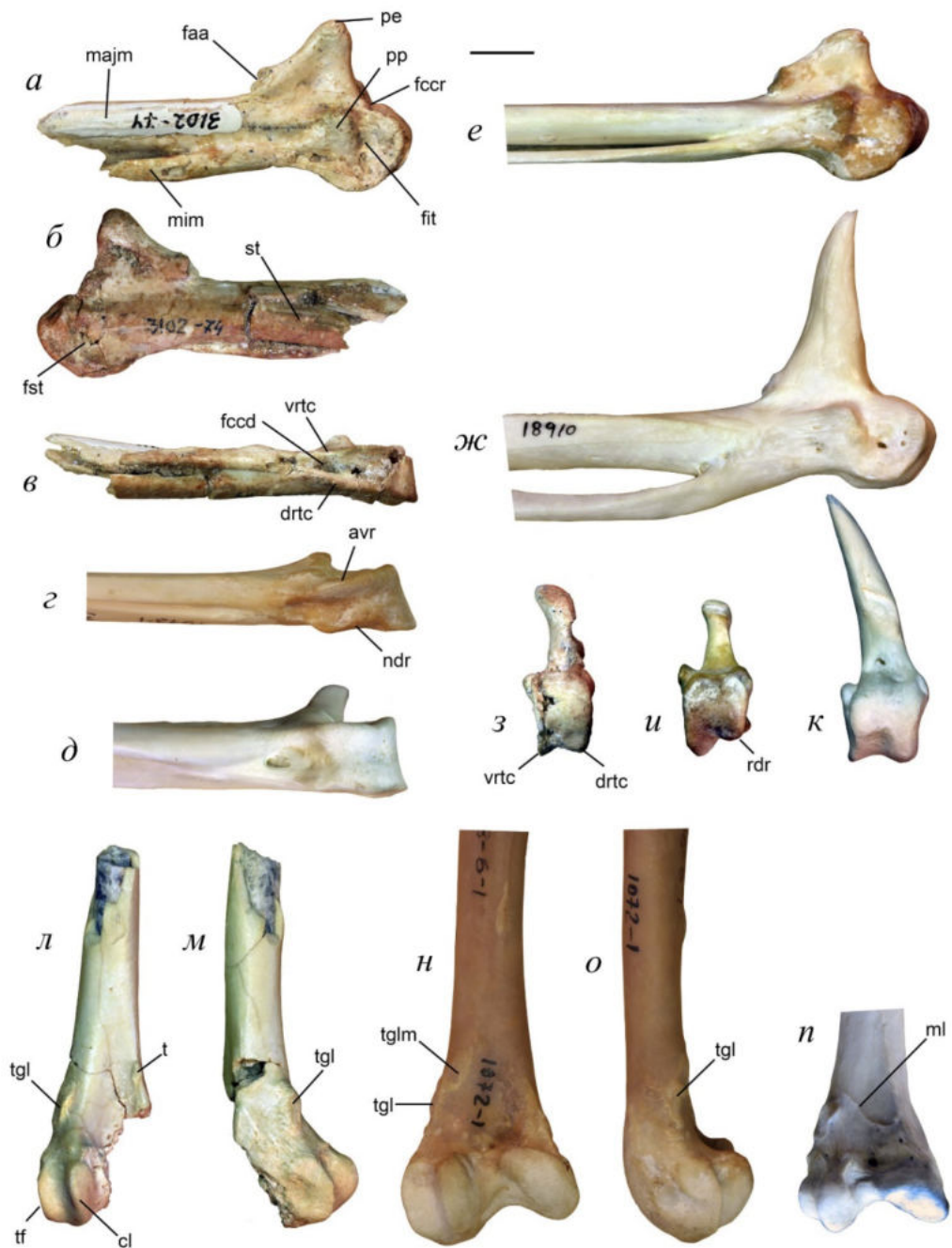


Рис. 5-23. *Naranbulagornis khun* Zelenkov, 2019 из верхнего палеоцена Монголии (свита Наран-Булак) в сравнении с избранными современными представителями Anseriformes: *a–в, з* – *Naranbulagornis khun*, голотип ПИН, № 3102/74; *г, е, и* – *Cygnus columbianus columbianus*, Anatidae, современный, экз. ПИН, № 38-7-1; *д, ж, к* – *Chauna chavaria*, Anhimidae, современный, экз. 43-2-1; *л, м* – *Naranbulagornis khun*, экз. ПИН, № 3104/1089; *н, о* – *Cygnus columbianus bewickii*, Anatidae, современный, экз. ПИН, № 38-6-1; *п* – *Anseranas semipalmata*, Anseranatidae, современный, экз. NMNH, № 621019. *a–к* – проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; *л–п* – дистальные фрагменты левых бедренных костей. *а, е, ж, л, н, п* – с вентральной стороны; *б* – с дорсальной стороны; *в–д* – с каудальной стороны; *з–к* – с проксимальной стороны; *м, о* – с латеральной стороны. Длина масштабной линейки – 1 см. Обозначения: avr, косо ориентированный вентральный гребень trochlea carpalis у Anatidae; drtc, дорсальный гребень trochlea carpalis; faa, facies articularis alularis; fccr, fovea carpalis cranialis; fccd, fovea carpalis caudalis; fit, fossa infratrochlearis; fst, fossa supratrochlearis; majm, os metacarpale majus; mim, os metacarpale minus; ml, межмышечная линия; ndr, вырезка в дорсальном гребне trochlea carpalis; pe – processus extensorius; pp – processus pisiformis; rdr, редуцированный (слабо выдающийся каудально) дорсальный полублок trochlea carpalis у Anatidae; st – sulcus tendineus; t, бугорок на каудомедиальном крае стержня бедренной кости, противопоставленный латеральному мускульному гребню/отпечатку; tf, trochlea fibularis; tgl, выпуклый tuberculum m. gastrocnemialis lateralis; tglm, медиальное расширение tuberculum m. gastrocnemialis lateralis; vrtc, вентральный гребень trochlea carpalis.

З а м е ч а н и я. *Teviornis* был отнесен к Anseriformes на основании отсутствия краниокаудальной изогнутости карпометакарпуса (Kurochkin et al., 2002) – признака, диагностичного для отряда согласно Б. Лайвизи (Livezey, 1997a). Кларк и Норелль отметили, что прямой карпометакарпус также характерен для базальных курообразных Gallinuloididae и палеогнат Lithornithiformes (Clarke, Norell, 2004), и поэтому, очевидно, представляет примитивное состояние для Neornithes, что не позволяет использовать этот признак для установления систематической принадлежности *Teviornis*. Карпометакарпус Gallinuloididae, хотя и прямой, как у гусеобразных, все же демонстрирует ряд сходств с Galliformes: высокий и характерным образом ориентированный передний пястный отросток, укороченный и краниокаудально высокий проксимальный эпифиз, слабо закругленная суставная поверхность лучевой кости, краниокаудально высокая симфизная часть (Mayr, 2006). По всем этим признакам *Teviornis* отличается от Gallinuloididae и сходен с Anseriformes. Еще меньше общих черт у *Teviornis* с Lithornithiformes, карпометакарпус которых короче, все же несколько изогнут и имеет короткий и широкий проксимальный эпифиз, а также удлинённый и краниокаудально высокий дистальный эпифиз (Houde, 1988). Таким образом, отнесение *Teviornis* к филогенетическому стволу гусеобразных кажется несомненным, однако степень близости этой формы к *Presbyornis* ввиду фрагментарности находки остается неясной.

М а т е р и а л. Голотип.

†Род *Naranbulagornis* Zelenkov, 2019

Naranbulagornis: Zelenkov, 2019, p. 3.

Т и п о в о й в и д – *Naranbulagornis khun* Zelenkov, 2019, поздний палеоцен Монголии.

Д и а г н о з. В карпометакарпусе, processus pisiformis расположен на одном уровне с проксимальным краем processus extensorius; trochlea carpalis сдвинута каудально; дорсальный валик trochlea carpalis протягивается каудально и дистально в такой же степени, как и вентральный валик (т.е., не редуцирован); вентральный валик trochlea carpalis ориентирован параллельно длинной оси кости и не наклонен; sulcus tendineus проксимально доходит примерно до уровня соединения метакарпалий.

С о с т а в. Типовой вид из позднего палеоцена Монголии.

С р а в н е н и е. В строении карпометакарпуса отличается от всех современных гусеобразных отличается заметно смещенным проксимально processus pisiformis, который у этого ископаемого рода располагается на уровне проксимального края processus extensorius. У всех гусеобразных (и подавляющего большинства современных птиц в целом) processus pisiformis сдвинут заметно дистально и располагается примерно на уровне середины processus extensorius или даже сдвинут в сторону его дистального края. Также отличается от всех гусеобразных (включая вымерших Presbyornithidae и Romainvillinae, но за исключением

ископаемого *Anatalavis oxfordi* – см. Olson, 1999) каудально сдвинутым trochlea carpalis. У других гусеобразных краниальный край trochlea carpalis располагается на одном уровне с краниальным краем большой метакарпалии или даже выдается несколько более краниально, в то время как у *Naranbulagornis* он располагается отчетливо каудальнее. При виде с дорсальной стороны каудальный край большой метакарпалии дистальнее facies articularis alularis несильно вогнутый у *Naranbulagornis*, в то время как он прямой или несколько выпуклый у всех гусеобразных. Помимо этого, от всех современных гусеобразных кроме Anhimidae отличается тем, что дорсальный валик trochlea carpalis не редуцирован и имеет такую же протяженность, что и вентральный валик. Также от всех современных гусеобразных кроме Anhimidae и Anseranatidae отличается отсутствием вырезки и расположенного дистальнее нее выпуклости на дорсальном валике trochlea carpalis. Sulcus tendineus протягивается очень сильно проксимально, приближаясь к facies articularis alularis, в то время как у всех современных гусеобразных за исключением Anhimidae этот отпечаток прослеживается только в дистальной части карпометакарпуса. От всех гусеобразных кроме Presbyornithidae также отличается тем, что малая метакарпалия на уровне проксимального симфиза ограничена краниально мелким желобом. От Anhimidae также отличается краниокаудально широкой facies articularis alularis и присутствием удлиненной бугристости для прикрепления lig. ulnocarpo-metacarpale ventrale на проксимальной части малой метакарпалии в области проксимального симфиза метакарпалей.

Помимо того, от Anatidae также отличается тем, что при виде с вентральной стороны вентральный валик trochlea carpalis ориентирован параллельно длинной оси кости, не загибается кадуально, и дистально соединяется с основанием малой метакарпалии. Также отличается от Anatidae тем, что facies articularis alularis слабо расширена дорсовентрально.

Naranbulagornis отличается от ископаемого *Anatalavis oxfordi* краниокадуально расширенным и проксимодистально вытянутым processus extensorius и сдвинутым проксимально processus pisiformis. Trochlea carpalis сдвинут несколько более каудально, чем у *Anatalavis oxfordi*. Сочленовная поверхность для фаланги крылышка прижата к большой метакарпалии, в то время как у *Anatalavis oxfordi* она более краниально ориентирована. От ископаемого семейства Romainvilliidae отличается краниокаудально широким processus extensorius, нередуцированным дорсальным валиком trochlea carpalis, проксимально сдвинутым processus pisiformis, а также каудально сдвинутым trochlea carpalis.

З а м е ч а н и я. *Naranbulagornis* проявляет значительное сходство с представителями современной клады Anatoidea, при этом демонстрируя некоторое (возможно, плезиоморфное) сходство с более базальными Anhimidae (Zelenkov, 2019). На основании сохранения сходства с Anhimidae я рассматриваю *Naranbulagornis* в качестве Anseres incertae sedis, поскольку не исключено, что он может представлять базальных представителей этой клады (до дивергенции Anatoidea и Presbyornithoidea) и не обязательно является членом

Anatoidae. В то же время *Naranbulagornis* может оказаться и стволовым представителем Anatoidae.

***Naranbulagornis khun* Zelenkov, 2019**

Рис. 5-23

Naranbulagornis khun: Zelenkov, 2019, p. 3, fig. 2.

Г о л о т и п – ПИН 3102/74, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Наран-Булаг, южная Монголия; речная фаза пачки Наран, белесые слои второй русловой фазы (см. Бадамгарав, Решетов, 1985); верхний палеоцен.

О п и с а н и е. Голотип (проксимальный карпометакарпус) представлен проксимальным эпифизом и проксимальными частями свободных метакарпалий. Общими пропорциями кость сходна с таковой современных лебедей (*Cygnus* spp.) и, таким образом, карпометакарпус был удлинненным, как у всех современных Anseriformes. Processus pisiformis расположен примерно на одном уровне с проксимальным краем processus extensorius. Trochlea carpalis сдвинут каудально. Дорсальный валик trochlea carpalis не редуцирован дистально или каудально и вследствие этого протягивается в обоих указанных направлениях до того же уровня, что и вентральный валик. Вырезка в дорсальном валике trochlea carpalis, а также обычно располагающаяся дистальнее этой вырезки выпуклость, отсутствует. При виде с вентральной стороны вентральный валик trochlea carpalis ориентирован параллельно длинной оси кости и дистально соединяется с основанием малой метакарпалии (как у Anhimidae).

Вершина processus extensorius отчетливо загибается вентрально при виде с проксимальной стороны. Facies articularis alularis несильно шире дорсовентрально, чем прилегающая дистальная часть умеренно расширенного в дорсовентральном направлении processus extensorius. Facies articularis alularis выступает дорсально относительно дорсального края processus extensorius (как у Anhimidae) и краниокаудально широкая. Fossae infratrochlearis et supratrochlearis хорошо развиты и могли нести мелкие пневматические отверстия. Fovea carpalis cranialis частично разрушена, но была четко оконтурена, что следует из ее хорошо сохранившейся дорсопроксимальной стенки. Fovea carpalis caudalis глубокая и могла быть пневматизирована (из-за плохой сохранности нельзя утверждать об этом точно).

При виде с дорсальной стороны каудальный край большой метакарпалии дистальнее facies articularis alularis несильно вогнутый. Дистальнее этой области дорсальная поверхность большой метакарпалии несет неясно выраженный отпечаток sulcus tendineus. Малая метакарпалия слабо отклоняется каудально и ее основание параллельно длинной оси кости. На уровне проксимального симфиза малая метакарпалия ограничена краниально мелким желобком и сильнее выдается вентрально, чем большая метакарпалия. В этой области на

проксимальной части малой метакарпалии имеется вытянутая бугристость (след прикрепления *lig. ulnocarpo-metacarpale ventrale*).

Бедренная кость (экз. ПИН, № 3104/1089) предствалена дистальным фрагментом с частью стержня, сочленовой поверхностью латерального мышцелка и малоберцового блока. Медиальный край стержня умеренно вогнутый: следовательно, бедро было изогнуто, как у современных утиных. Фрагментарность образца не позволяет установить степень изогнутости бердренной кости, но очертания сохранившейся части указывают на то, что общий изгиб был, по-видимому, сопоставим с таковым современных лебедей. Каудомедиальная поверхность стержня проксимально округая, но дистально на ней имеется *crista supracondylaris medialis*, присутствующий у многих гусеобразных. Медиальнее этого гребня имеется хорошо-очерченное широкое углубление, суживающее проксимально (переходящее в *fossa poplitea*), как у многих *Anatoidea*.

На *crista supracondylaris medialis*, вблизи проксимомедиального угла расширенной *fossa poplitea*, имеется хорошо-очерченный бугорок, по-видимому, представляющей собой аутапоморфию этой формы. Этот бугорок расположен более проксимально, чем латеральная мускульный выступ на противоположной стороне кости (см. ниже) и таким образом может не соответствовать бугорку, который у современных гусеобразных иногда имеется проксимальнее медиального мышцелка. Напротив, этот бугорок у *Naranbulagornis* может быть гомологичен бугорку, который присутствует в середине каудальной поверхности бедренной кости у всех гусеобразных кроме *Anhimidae*. Обычно у гусеобразных указанный бугорок располагается более проксимально и представляет собой утолщение задней межмускульной линии, но у *Coscoroba coscoroba* он приближен к положению, которую он занимает у обсуждаемой ископаемой формы. Ясной задней межмускульной линии нет.

На латерокаудальной поверхности стержня бедренной кости проксимальнее *trochlea fibularis* располагается сильно выступающий наружу относительно поверхности кости, проксимодистально вытянутый и продольно ориентированный (не загнутый медиально) *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* (“muscular ridge” согласно Clarke et al., 2016). Этот отпечаток выражен у всех гусеобразных кроме *Anhimidae*, но обычно он не выдается относительно уровня кости, и лишь у *Cereopsis novaehollandiae*, *Anseranas semipalmata*, *Cygnini* и *Coscoroba coscoroba* он выпуклый, как у ископаемой формы (хотя и в заметно меньшей степени).

Морфология латерального мышцелка бедренной кости и *trochlea fibularis* у ископаемой формы в значительной степени сходны с таковыми у современных гусеобразных. *Trochlea fibularis* узкий, примерно одинаковой ширины с латеральным мцщелком и субпараллелен ему. Проксимально *trochlea* и мышцелок также оканчиваются примерно на одном уровне. *Sulcus fibularis* узкий – его ширина значительно меньше, чем длина *trochlea fibularis*. Вершина латерального мышцелка выступает заметно сильнее каудально, чем гребень *trochlea*

fibularis. Между проксимальными окончаниями латерального мышцелка и trochlea fibularis имеется умеренно развитый отпечаток связки, присутствующий в этой позиции у большинства Galloanseres. Немного латеральнее этого отпечатка (непосредственно краниальнее проксимального края trochlea fibularis) имеется еще один, менее отчетливый, отпечаток, который имеется в этой позиции у Presbyornithidae и был назван impressio ansae m. iliofibularis (De Pietri et al., 2016), но я полагаю, что он соответствует креплению aponeurosis communis collateralis (см. Замечания). Impressio lig. collaterale laterale на латеральной поверхности дистальной части бедренной кости умеренно развито у *N. khun*, как и у современных Anseriformes.

Р а з м е р ы. Голотип: общая длина 58.0; максимальная краниокаудальная высота проксимального эпифиза 25.9; дорсовентральная глубина trochlea carpalis 9.0; длина os metacarpale alulare 17.1. Бедренная кость (экз. PIN 3104/1089): общая длина фрагмента 61.1; минимальная сохранившаяся ширина стержня 9.0; минимальная сохранившаяся высота стержня 8.9; длина латерального мускульного отпечатка 8.6; максимальная ширина между вершиной condylus lateralis и латеральным краем trochlea fibularis 7.2.

С р а в н е н и е. В роде *Naranbulagornis* один вид.

З а м е ч а н и я. К данному виду я также предварительно отношу фрагментарную бедренную кость из местонахождения Цаган-Хушу, которая соответствует голотипу по относительным размерам. Принадлежность этого экземпляра к этому же виду поддерживается как геологической привязкой находки (обе кости происходят из палеоценовой пачки Наран), так и ее необычной морфологией в сравнении с современными представителями отряда. От всех современных и ископаемых гусеобразных эта бедренная кость отличается наличием бугорка на crista supracondylaris medialis вблизи проксимомедиального угла расширенной fossa poplitea. Также от всех современных гусеобразных кроме Anhimidae отличается отсутствием задней межмускульной линии. От всех Anatoidea кроме *Anseranas semipalmata* отличается тем, что tuberculum m. gastrocnemialis lateralis ориентирован строго проксимодистально и не расширяется проксимально в своей проксимальной части. У многих утиных этот бугорок может даже достигать средней линии каудальной поверхности бедренной кости (см. Worthy, Lee, 2008; Worthy et al., 2017). В то же время у *Anseranas* этот отпечаток ориентирован каудально, в то время как у обсуждаемой ископаемой формы он ориентирован каудолатерально. Сильно выдающийся tuberculum m. gastrocnemialis lateralis также имеется у меловых *Vegavis iaii*, где он располагается более дорсально и проксимально по сравнению с *Naranbulagornis* (Clarke et al., 2016).

Бедренная кость, отнесенная здесь к *Naranbulagornis*, значительно отличается от таковой *Presbyornis*, известных из тех же отложений (Kurochkin, Dyke, 2010). У *Presbyornis* trochlea fibularis заметно изогнут медиально в направлении своего дистального конца, а латеральный мышцелок ориентирован более косо. Tuberculum m. gastrocnemialis lateralis у

Presbyornis короче и соединяется с *impressio aponeurosis communis collateralis* (см. ниже) посредством костной гребня. Каудомедиальный край стержня не изгибается заметно медиально у *Presbyornis* до самой дистальной части кости, в отличие от *Naranbulagornis* и современных гусеобразных. На каудальной поверхности бедренной кости у *Presbyornis* (как у современных *Anseranas*) имеется поперечная межмышечная линия, отсутствующая у *Naranbulagornis*. Кроме того, *Naranbulagornis* примерно в три раза крупнее монгольских *Presbyornis*.

По абсолютным размерам и пропорциям обсуждаемая бедренная кость *N. khun* сходна с таковой *Cygnopterus affinis* из нижнего олигоцена Бельгии (Lambrecht, 1933), от которой она, тем не менее, отличается тем, что постепенно расширяется латерально в направлении дистального конца, как у всех современных гусеобразных кроме *Anhimidae* и в меньшей степени *Anseranatidae*. У *C. affinis* дистальная часть бедренной кости расширяется не латерально, но медиально (отчетливо видно с краниальной стороны), как у современных *Anseranatidae*. Выпуклый и латерокаудально ориентированный *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* не прослеживается у *C. affinis*; по меньшей мере, он был не так сильно развит, как у монгольской формы. Еще одна крупная гусеобразная птица из олигоцена Европы, *Cygnavus senckenbergi* Lambrecht, 1931, имеет более мощный стержень бедренной кости и заметно менее выступающий *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis*.

Бедренная кость довольно сходным образом устроена у ныряющих птиц, использующих задние конечности для пропульсии (так называемые «foot-propelled divers»). У всех подобных форм, включая меловых *Vegaviidae* (Clarke et al., 2016; Agnolín et al., 2017) и наиболее специализированных ныряльщиков из современных гусеобразных (например, *Mergini*, *Aythiini*) *sulcus fibularis* широкий (его ширина равна или примерно равна длине *trochlea fibularis*), и *trochlea fibularis* заметно отклоняется латерально в проксимальном направлении. Отсутствие этих черт у *Naranbulagornis* позволяет утверждать, что монгольская птица не была специализированным ныряльщиком.

Вызывает вопросы гомология отпечатков сухожилий на латеральной поверхности дистальной части бедренной кости у *Naranbulagornis* и современных утиных. Непосредственно краниальнее проксимального края *trochlea fibularis* у многих птиц (см. Baumel et al., 1993) располагается *impressio ansae m. iliofibularis*, что также предполагалось для *Presbyornis* (De Pietri et al., 2016). Тем не менее, у современных утиных сухожильная петля *m. iliofibularis* (*ansa m. iliofibularis*) может быть полностью слита с более мощным начальным апоневрозом *m. gastrocnemius pars lateralis*, в результате чего формируется общий апоневроз *aponeurosis communis ansae* (Зиновьев, 2010). Когда подобное явление имеет место (например, у *Cairina moschata*), самостоятельное *impressio ansae m. iliofibularis* на бедренной кости отсутствует, и единственный отпечаток, имеющийся в этой позиции (рядом с фибулярным блоком) представляет собой место крепления мощного начального апоневроза

нескольких мускулов голени (т.н. “*aponeurosis communis collateralis*” sensu Зиновьев, 2010; “*aponeurosis 2*” sensu Cracraft, 1971). Обсуждаемый дистальный отпечаток у *N. khun* все-таки может соответствовать *aponeurosis communis collateralis*, поскольку дополнительных отпечатков в этой области у этой ископаемой птицы нет, и таким образом, сухожильная петля *m. iliofibularis* могла быть слита с начальным апоневрозом *m. gastrocnemius pars lateralis*. Отпечаток в этой позиции у *Presbyornis* spp. значительно мощнее, чем у *N. khun*, и поэтому может представлять место отдельного крепления *ansa m. iliofibularis*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3104/1089, дистальный фрагмент левой бедренной кости; местонахождения Цаган-Хушу, Монголия; пачка Наран; верхний палеоцен.

Род *Cousteauvia* Zelenkov, 2020

Cousteauvia: Zelenkov, 2020. p. 735.

Т и п о в о й в и д – *Cousteauvia kustovia* Zelenkov, 2020, поздний эоцен Казахстана.

Д и а г н о з. В проксимальном тарсометатарсусе *eminentia intercotylaris* выпуклая и выдается проксимально; *cotyla medialis* овальная, узкая и выдается дорсально; суставная поверхность *cotyla medialis* не простирается на медиальную поверхность; *cotyla lateralis* шире и имеет срезанный дорсолатеральный угол; дорсомедиальный край стержня формирует выраженный гребень; дорсолатеральный гребень выражен неявно; отпечаток *m. tibialis cranialis* короткий; гипотарсус умеренно низкий, с замкнутым медиальным каналом для сухожилия *m. flexor digitorum longus* и двумя плантарными желобами, желоб для сухожилия *m. fibularis longus* не выражен; *crista medialis hypotarsi* хорошо выражен и простирается умеренно дистально, как и *crista medialis plantaris*; каудальная поверхность кости дистальнее гипотарсуса несильно наклонена медиально (не плоская); стенки кости очень толстые в поперечном сечении (Zelenkov, 2020).

С р а в н е н и е. От всех *Anseriformes* отличается сильно выдающимся дорсомедиальным гребнем, простирающимся дистально от вершины *cotyla medialis*, а также наличием *crista plantaris medialis*, представляющим собой продолжение медиального гипотарсального гребня. От кроновых утиных (*Anatidae* s.l.) также отличается тем, что в гипотарсусе присутствует только два (не четыре) гребня и единый широкий латеральный желоб (Zelenkov, 2020).

***Cousteauvia kustovia* Zelenkov, 2020**

Рис. 5-24

Cousteauvia kustovia: Zelenkov, 2020, fig. 2A.

Г о л о т и п – ПИН, № 2612/4, проксимальная половина левого тарсометатарсуса; местонахождение Кусто-Кызылкаин (Плещь); Восточный Казахстан, Зайсанский бассейн; кустовская свита; верхний приабон (MP 19–MP 20), верхний эоцен (Emry et al., 1998; Глеубердина, 2017).

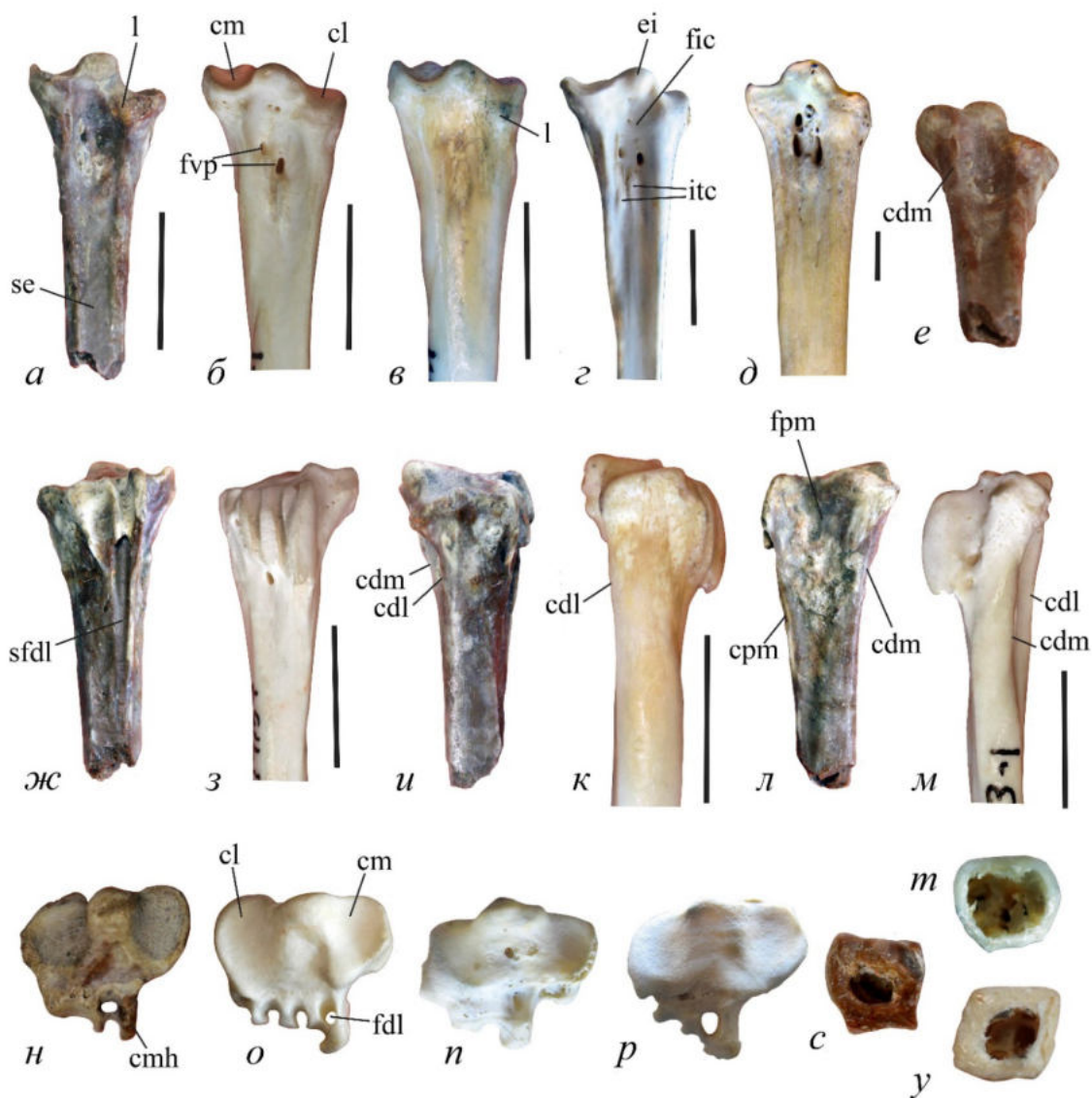


Рис. 5-24. Проксимальные тарсометатарсусы *Cousteauvia kustovia* Zelenkov, 2020 из верхнего эоцена Казахстана и избранных современных представителей Anseriformes: *a, e, ж, и, н, с* – *Cousteauvia kustovia*, голотип ПИН, № 2612/4, местонахождение Кусто-Кызылкаин; Восточный Казахстан; свита кусто, верхний эоцен; *б, з, м, о* – *Melanitta perspicillata* (Anatidae), современный, экз. ПИН, № 41-9-1, *в, к* – *Anas undulata* (Anatidae), современный, экз. ПИН, № 40-32-2; *з, р* – *Anseranas semipalmata* (Anseranatidae), современный, экз. USNM, № 621019; *д, н* – *Anhima cornuta* (Anhimidae), современный, экз. USNM, № 345208, *т* – *Anas platyrhynchos* (Anatidae), современный, экз. ПИН, № 40-30-3, *у* – *Clangula hyemalis* (Anatidae), современный, экз. ПИН, № 41-7-8. *a–д* – с дорсальной стороны; *е* – с дистодорсальной стороны; *ж, з* – с плантарной стороны; *и, к* – с латеральной стороны; *л, м* – с медиальной стороны; *н–р* – с проксимальной стороны; *с–у* – с проксимальной стороны (поперечное сечение стержня). **Обозначения:** cdl: дорсолатеральный гребень стержня; cdm: дорсомедиальный гребень стержня; cl: cotyla lateralis; cm: cotyla medialis; cmh: crista medialis hypotarsi; cpm: crista plantaris medialis; ei: eminentia intercotylaris; fdl: канал для конечного сухожилия m. flexor digitorum longus; fic: fossa infracotylaris; fpm: fossa parahypotarsalis medialis; fvp: foramina vascularia proximalia; itc: impressio m. tibialis cranialis; se: sulcus extensorius; sfdl: желоб для конечного сухожилия m. flexor digitorum longus; l: дистальная «губа» (расширение) cotyla lateralis. Длина масштабной линейки 1 см (два верхних ряда); нижний ряд – вне масштаба.

Описание и сравнение. Средних размеров гусеобразная птица, общей морфологией схожа с утиными и по размеру сопоставима с современными *Anas platyrhynchos*. Голотип представляет хорошо сохранившийся проксимальный фрагмент с гипотарсусом. Стержень заметно сужен по сравнению с проксимальным эпифизом, в чем

проявляется сходство с *Presbyornis* и Anseranatidae в отличие от Anhimidae, *Romainvillia* and Anatidae s.l. Сходным образом расширенный проксимальный эпифиз также мог присутствовать у крупного ромайнвиллиида *Saintandrea* (Mayr, De Pietri, 2013). В поперечном разрезе стержень имеет трапециевидную форму и заметно утолщенные стенки, как у современным нырковых уток и в отличие от речных уток, у которых стенки кости очень тонкие.

Eminentia intercotylaris в целом симметричная и выпуклая, выступает заметно проксимальнее, чем медиальная граница *cotyla medialis*, как у *Saintandrea* и некоторых гусеобразных (например, *Palaelodus*), но в отличие от всех других Anseriformes. У Anatidae и Anseranatidae *eminentia* асимметрична и имеет более заостренную вершину, скошенную с медиальной стороны. Anhimidae имеют еще более крупную, но также симметричную *eminentia intercotylaris*. При виде с проксимальной стороны *eminentia intercotylaris* также выпуклая и простирается плантарно примерно до уровня средней части суставных поверхностей, в то время как она ограничена дорсальной частью эпифиза у Anatidae. Сочленовная поверхность *cotyla medialis* не распространяется на медиальную стенку *eminentia*, в противоположность состоянию у Anatidae.

Cotyla medialis имеет овальную форму, довольно узкая и выступает дистальнее, чем *eminentia intercotylaris* – в отличие от состояния у остальных Anseriformes, за исключением предполагаемого позднего пресбиорнитиды *Wilaru tedfordi*, у которого эта котилия необычно расширена медиолатерально (De Pietri et al., 2016). Дорсальный край *cotyla medialis* явственно выпуклый в отличие от практически ровного дорсального края у всех Anseriformes за исключением Anhimidae. *Cotyla lateralis* шире, чем *cotyla medialis* и имеет суб-округлую форму, как у *Paranyroca*, но в отличие от всех остальных Anseriformes. Дорсомедиальный угол *cotyla lateralis* хорошо выражен (как у *Paranyroca*) за счет «язычка», простирающегося на дорсальную поверхность кости. Этот язычок у Anatidae располагается всецело на дорсолатеральном краю кости, в то время как у *Cousteauvia* он сильно сдвинут медиально. В то же время указанный «язычок» отсутствует у примитивных гусеобразных Anhimidae, Presbyornithidae и Anseranatidae и по этой причине может представлять собой апоморфию Anatidae s.l.+*Cousteauvia*. Состояние этого признака у *Romainvillia* неясно из-за сохранности, однако *Paranyroca* могли иметь сходную морфологию. Плантарные части обеих *cotylae medialis et lateralis* ограничены невысокими, но отчетливо выраженными валиками, которые также имеются у Presbyornithidae, но отсутствуют или менее выражены у Anatidae и других Anseriformes. Состояние у Romainvilliidae опять-таки неясно.

При виде с дорсальной стороны суставные поверхности формируют выраженные вогнутости в проксимальном профиле кости. Латеральная вогнутость значительно глубже, чем медиальная, как у Presbyornithidae и многих Anatidae, но в отличие от *Paranyroca*. Состояние этого признака у Romainvilliidae неясно, но *Saintandrea* выглядит сходным с

Paranyroca (Mayr, De Pietri, 2013). Fossa infracotylaris глубокая в своей проксимальной части, как у большинства Anseriformes за исключением Anhimidae (эта ямка умеренно глубокая у Anseranatidae). Foramina vascularia proximalia маленькие и относительно широко расставлены, как у Anatidae. Tuberositas m. tibialis cranialis короткие и сдвинуты проксимально, как у Anhimidae, Presbyornithidae и Anseranatidae. У более продвинутых гусеобразных эти отпечатки явственно удлиненные и сдвинуты дистально.

Наиболее необычная черта *Cousteauvia kustovia* – относительное развитие латеральных и медиальных дорсальных гребней, ограничивающих по бокам fossa infracotylaris. У всех известных Anseriformes за исключением Anseranatidae латеральный гребень выражен сильнее (более толстый и сильнее выдается дорсально), чем медиальный; эта асимметрия гребней наиболее характерна для нырковых утиных (например, *Oxyura*; *Mergini*). Для *Cousteauvia* характерна противоположная ситуация: медиальный гребень выше и сильнее выдается, чем латеральный. В результате этого при виде с медиальной стороны у *Cousteauvia* виден только дорсомедиальный гребень (перекрывающий дорсолатеральный) – как у Anseranatidae, в то время как у остальных гусеобразных дорсолатеральный гребень выступает сильнее над медиальным и хорошо заметен с медиальной стороны. У *Cousteauvia* дорсальный медиальный гребень продолжается дистально, формируя низкую медиальную стенку sulcus extensorius, как у Presbyornithidae и Anseranatidae, но в отличие от остальных гусеобразных. Слабо выраженный sulcus extensorius виден у *Cygnopterus alphonsi* и *Paranyroca magna* (Mayr, Smith, 2017, fig. 1). Дорсомедиальный гребень также имеется (хотя и слабее выражен) у современных Anserini.

Медиальная поверхность кости несильно вогнутая и формирует довольно мелкую, но все же отчетливо выраженную fossa parahypotarsalis medialis, которая полностью отсутствует у Anatidae, но имеется у Anseranatidae и Presbyornithidae. в средней части этой фоссы имеется крупное питательное отверстие. Fossa parahypotarsalis lateralis практически отсутствует и не формирует впадины (ямки). При этом латеральная часть стержня в своей проксимальной части не плоская, но скошена плантарно. В этой области присутствуют два отпечатка крепления сухожилий. В дистальной части латеральная поверхность тарсометатарсуса плоская, как у современных Anatidae.

Гипотарсус низкий и общими пропорциями напоминает *Paranyroca* (см. Mayr, Smith, 2017), от которого он все же отличается наличием замкнутого канала для сухожилия m. digitorum longus, как у Anseranatidae, Dendrocygnidae и большинства Anatidae. Медиальный гребень гипотарсуса, ограничивающий канал, хорошо выражен и продолжается дистально в качестве постепенно уменьшающегося crista medialis plantaris, что отличает кустовию от всех остальных Anseriformes (медиальный гребень гипотарсуса все же удлинен у Anserini). В своей дистальной части этот гребень ограничивает желоб для сухожилия m. digitorum longus – также в отличие от всех остальных Anseriformes. Латеральнее упомянутого канала

гипотарсус формирует одну широкую борозду, как у *Paranyroca*. В отличие от состояния у *Paranyroca* и Anatidae, гипотарсус доходит латерально до латерального края *cotyla lateralis*. При виде с медиальной стороны прямая проксимальная стенка гипотарсуса ориентирована суб-перпендикулярно длинной оси кости, в то время как у Anatidae эта стенка наклонена и иногда вогнута. Дистальнее гипотарсуса плантарная поверхность стержня наклоняется латерально сильнее, чем у Anatidae – из-за плантарного выступания медиальной части стержня (как у современных *Cereopsis*).

З а м е ч а н и я. Помимо *Cousteauvia*, из кустовской свиты по кораконду описана примитивная утиная птица *Romainvillia kazakhstanesis* (Зеленков, 2018a), сходная с одновозрастной *R. stehlini* из верхнего эоцена Франции (Mayr, 2008). При этом тарсометатарсус *Romainvillia* существенно отличается от такового *Cousteauvia* и имеет типичные для Anatidae пропорции, нерасширенный проксимальный эпифиз, утолщенный и дорсально выдающийся дорсолатеральный край проксимальной части стержня, по меньшей мере, один удлиненный бугорок *m. tibialis cranialis* и плохо выраженный *sulcus extensorius*. Кроме того, медиальный плантарный гребень у *Romainvillia* не выражен, а желоб для сухожилия *m. flexor digitorum longus* не простирается дистально. Виды рода *Romainvillia* по размеру сопоставимы с современными чирками, в то время как *Cousteauvia kustovia* крупнее и может быть сопоставима с современными *A. platyrhynchos*.

М а т е р и а л. Голотип.

ПОДОТРЯД ANSERES WAGLER, 1831

НАДСЕМЕЙСТВО *INCERTAE SEDIS*

†Род *Kustokazanser* Zelenkov, gen. nov.

Н а з в а н и е рода от Кусто (река и свита в Зайсанской котловине), Казахстана и *Anser* – современного рода гусей.

Т и п о в о й вид – *Cygnavus formosus* Kurochkin, 1968, поздний эоцен Казахстана.

Д и а г н о з. Дистальный эпифиз тибиотарсуса слабо отклонен медиально; надсухожильный мостик очень мощный – широкий и толстый, и его дорсолатеральный край погружен каудально; расстояние между краниальным краем медиального мышцелка и выходным отверстием разгибательного канала очень небольшое; вырезка между мышцелками узкая.

С о с т а в. Только типовой вид.

С р а в н е н и е. От всех Anatidae отличается слабо расширяющимся медиально дистальным эпифизом и глубокой при виде с краниальной стороны вырезкой в дистальном крае кости, формируемой *incisura intercondylaris*. От Anhimidae и Presbyornithidae отличается узким медиальным мышцелком, от Anhimidae – также глубокой *incisura intercondylaris* при

виде с дистальной стороны. От Anseranatidae отличается мелкой *incisura intercondylaris* и укороченным медиальным мышцелком.

З а м е ч а н и я. Мликовский и Шве́ц (Mlíkovský, Švec, 1986) подтвердили статус *Cygnavus* как самостоятельного рода, отличающегося от современного *Cygnus*, а также таксономическую принадлежность *C. formosus* к *Cygnavus*, в чем, однако, сомневается Майр, ввиду плохой сохранности типового вида этого рода (Mayr, 2009, p. 55). Действительно, отнесение казахстанской находки к одному роду с *C. senckenbergi* крайне проблематично – не только ввиду затрудненности прямого сравнения, но также и ввиду возрастной разницы двух находок (существование одного рода от позднего эоцена до раннего миоцена не характерно для фаун птиц в целом и не подтверждено для околоводных в частности). В то же время *C. formosus* надежно отличается от *C. senckenbergi* медиальным сдвигом дистальной апертуры разгибательного канала, которая у *C. senckenbergi*, как и у других Cygnini, приближена к латеральному мышцелку (продвинутое состояние). У *C. formosus* дистальная апертура удалена от латерального мышцека, что, несомненно, представляет собой примитивное состояние для Anatidae, поскольку оно характерно для Anseranatidae и Anhimidae, а среди утиных – для примитивного рода *Cereopsis*. Кроме того, при виде с краниальной стороны дистальный край *incisura intercondylaris* заметно косо ориентирован у *C. senckenbergi*, в то время как у *C. formosus* этот край в целом субперпендикулярен длинной оси кости, как у Anseranatidae, Anhimidae и отчасти *Cereopsis*. Примечательно, что у Cygnini край вырезки, напротив, несколько скошен в обратную сторону по сравнению с состоянием у *C. senckenbergi*, что ставит под сомнение отнесение *C. senckenbergi* к Cygnini (ранее Louchart et al., 2005 уже высказывались о том, что этот вид не может представлять лебедей и должен быть переизучен). Сближает казахстанский вид с *C. senckenbergi* только слабо расширенный медиально тибготарсус, но это также несомненно плезиоморфный признак, характерный для Anhimidae и отчасти *Cereopsis*, поэтому он не может использоваться для установления близкого родства этих двух в общем удаленных форм. Таким образом, даже немногие прослеживаемые признаки указывают на различное устройство дистального тибготарсуса у *C. senckenbergi* и *C. formosus* и не позволяют их относить к одному роду.

Для *C. formosus*, в отличие от Anhimidae, характерны узкий медиальный мышцелок и глубокая *incisura intercondylaris* при виде с дистальной стороны (мелкая у паламедей). Мелкая *incisura intercondylaris* также характерна и для *Anseranas*, который отличается от *C. formosus* крупным медиальным мышцелком. Таким образом, *C. formosus* выглядит морфологически более продвинутым, чем Anseranatidae и особенно Anhimidae. В то же время слабо расширенный медиально дистальный эпифиз и глубокая вырезка в дистальном крае кости, формируемая *incisura intercondylaris* при виде с краниальной стороны, отличают *C. formosus* от всех Anatidae и не позволяют с уверенностью относить казахскую форму к этому современному семейству. Противоречит отнесению к Anatidae и позднеэоценовый возраст

находки – несомненные представители кроновой группы известны только начиная с самого позднего олигоцена, а в раннем эоцене Евразии гусеобразные представлены стволовыми Romainvillidae.

Высказывались предположения (Stidham, Ni, 2014), что род *Cygnavus* может относиться к ископаемому семейству Romainvilliidae. Однако тибиотарсус *Cygnavus formosus* очень сильно отличается морфологически от тибиотарсуса *Saintandrea chenoides* из позднего олигоцена Франции, относимого к Romainvilliidae (Mayr, De Pietri, 2013). В частности, у *Saintandrea chenoides*, в отличие от *Cygnavus formosus*, медиальный мыщелок очень длинный проксимодистально и узкий, а *incisura intercondylaris* очень мелкая при виде с дистальной стороны (более плезиоморфное состояние). Дистальный профиль тибиотарсуса заужен медиолатерально у *Saintandrea chenoides*, в то время как он более уплощен у *Cygnavus formosus*.

† *Kustokazanser formosus* (Kurochkin, 1968), comb. nov.

Рис. 5-25

Cygnavus formosus: Курочкин, 1968б, с. 95, рис. 2; Brodkorb, 1971, p. 175; Mlíkovský, Švec, 1986, p. 262; Mlíkovský, 2002, p. 111; Mayr, 2009, p. 55; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 158, табл. XIV, фиг. 17–19.

Г о л о т и п – ПИН, № 2432/36, дистальный эпифиз правого тибиотарсуса; местонахождение Жонгиз-Шоки, западнее одноименной сопки, юго-восток Зайсанской котловины, Восточный Казахстан; аксыирская свита, верхний эоцен.

О п и с а н и е. Дистальный эпифиз незначительно отогнут медиально относительно продольной оси стержня. Угол между стержнем кости и латеральным мыщелком тупой. Латеральный мыщелок массивен, медиальный – изящнее и выдается краниально за уровень латерального. Очертания вырезки между мыщелками угловатые. Разгибательный канал глубокий и широкий, медиальная сторона выводного отверстия канала близко подходит к медиальному мыщелку. Отпечаток *lig. intercondylaris* вдаётся в латеральную поверхность медиального мыщелка, как у *C. cygnus* и *C. columbianus*, но не у *C. olor* и *C. atratus*. Шероховатости в местах отхождения связок на боковых поверхностях мыщелков (бугорки медиальной и латеральной коллатеральных связок) расположены заметно дистально, краниальнее и дистальнее от них развиты глубокие надмышцелковые ямки.

М а т е р и а л. Голотип.

†НАДСЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHOIDEA WETMORE, 1926

†СЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHIDAE WETMORE, 1926

†Род *Presbyornis* Wetmore, 1926

Presbyornis sp.

Рис. 5-26

Presbyornis sp. (part.): Kurochkin, Dyke, 2010, p. 378; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 156.

М а т е р и а л. Несколько десятков изолированных костей скелета из пачек наран и бумбан местонахождений Цаган-Хушу, Монголия (см. Kurochkin, Dyke, 2010; Зеленков, Курочкин, 2015, а также замечания ниже); верхний палеоцен – нижний эоцен.

З а м е ч а н и я. В верхнепалеоцен-нижнеэоценовых отложений свиты наран-булак местонахождения Цаган-Хушу в южной Монголии известна одна из наиболее репрезентативных коллекций ископаемых остатков пресбиорнитид (Kurochkin, Dyke, 2010). Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов из Цаган-Хушу были описаны как *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, в то время как еще более 150 костей были указаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010; Зеленков, Курочкин, 2015). Заметная размерная изменчивость пресбиорнитид из Цаган-Хушу была объяснена тем, что данные материалы, по-видимому, представляют смесь нескольких таксонов (Ericson, 2000; см. также Elzanowski, 2014). Ранее Эриксон (Ericson, 2000) предположил, что несколько видов пресбиорнитид могут быть представлены среди материалов по этой группе из раннего эоцена США, но не исключил и половой диморфизм как объяснение размаха размерной изменчивости.

Анализ материалов по пресбиорнитидам из местонахождения Цаган-Хушу показал, что значительная часть выборки в действительности представляет стволовых Phoenicopterimorphae и, в частности, может относиться к вымершему семейству Juncitarsidae или близким формам (Зеленков, 2021a). Современные Phoenicopterimorphae (фламинго и поганки) заметно отличаются от Anseriformes остеологически, однако стволовые раннеэоценовые представители обеих групп характеризовались менее дивергентной морфологией (Feduccia, 1978). Ранее уже отмечалось морфологическое сходство между семействами Juncitarsidae и Presbyornithidae, которые также сосуществовали в раннем эоцене Северной Америки (Ericson, 1999). Ниже приведено морфологическое обоснование разделения материалов, первоначально отнесенных к *Presbyornis mongoliensis* и *Presbyornis* sp. из местонахождения Цаган-Хушу, на таковые принадлежащие стволовым Phoenicopterimorphae, с одной стороны, и пресбиорнитидам – с другой (Зеленков, 2021a)

Коракويد. Представители Phoenicopterimorphae (в том числе, вымершие Palaelodidae) надежно отличаются от Anseriformes заметно более робустным коракоедом, хотя в целом его общая морфологическая организация сохраняет общий тип с гусеобразными. В то же время коракоед *Juncitarsus* имел плезиоморфную морфологию и по пропорциям был сходен с таковым пресбиорнитид (Ericson, 1999, fig. 2). Ранее для коракоедов *Juncitarsus* и *Presbyornis* указывались лишь различия в строении медиальной части processus acrocoracoideus (в частности, facies articularis clavicularis; Ericson, 1999), однако наше исследование индивидуальной изменчивости на примере речных уток (Zelenkov, 2019b) показало, что эта часть кости очень вариабельна; таким образом, возможность ее использования с целью

различия таксонов может быть ограничена. В связи с этим однозначная таксономическая идентификация коракоеидов *Presbyornis* и *Juncitarsidae* из свиты наран-булак, с учетом их фрагментарности, затруднена.

Тем не менее, имеющиеся материалы позволяют установить наличие как минимум двух морфотипов, соответствующих, по-видимому, трем таксонам. Более крупные формы представлены полными коракоеидами (экз. ПИН, №№ 3104/46, 47), которые при сходных размерах плечевой суставной части (что, по-видимому, отражает сходные размеры головки плечевой кости) различаются пропорциями и морфологией *angulus medialis* (рис. 5-26, а, б). При этом общая длина коракоеида, по нашим данным (Zelenkov, 2019b) – очень стабильный морфологический параметр и поэтому представляется надежным таксономическим признаком. Экз. ПИН, № 3104/46 имеет более длинный стержень и заостренный *angulus medialis*, в то время как у экз. ПИН, № 3104/47 стержень короче и *angulus medialis* тупой. Наблюдаемая у этих двух экземпляров разница в наклоне *extremitas omalis* может отчасти объясняться деформацией при реставрации экз. ПИН, № 3104/47, однако нельзя исключить, что для экз. ПИН, № 3104/47, действительно, был характерен несколько более сильный наклон *extremitas omalis* относительно длинной оси кости. Еще один таксон представляют мелкие экземпляры с тонким стержнем (экз. ПИН, №№ 3104/14, 102, 487), сходные с экз. ПИН, № 3104/46 заостренным *angulus medialis*.

Лопатка. Ранее отмечалось (Ericson, 1999), что *Presbyornis* отличается от *Juncitarsus* дорсально выступающим акромионом. У *Phoenicopterimorphae* дорсальный край лопатки ровный (практически не расширяется дорсально) и акромион направлен краниально (рис. 5-26, асг). Для *Juncitarsus* было характерно более плезиоморфное состояние; акромион все же был несколько отклонен дорсально, однако, действительно, в меньшей степени, чем у *Presbyornis*. Важная черта, характеризующая современных гусеобразных и *Presbyornis* – наличие характерного латерально направленного ребра, разделяющего акромион на основание и выдающуюся дорсально часть (рис. 5-26, ridge). У стволовых *Phoenicopterimorphae* из Бумбана это ребро либо неявно выражено, либо располагается на самом дорсальном крае акромиона, в то время как у гусеобразных оно смещено вентрально.

Среди материалов, отнесенных ранее к *Presbyornis*, преобладают лопатки с отчетливой морфологией *Anseriformes* – все они, за исключением одного очень мелкого экземпляра (ПИН, № 3104/118) по размерам соответствуют *P. pervetus* (рис. 5-26, д). Пять экземпляров (ПИН, №№ 3104/100, 107, 116, 158, 681) относятся к близкому по размеру представителю стволовых *Phoenicopterimorphae* (рис. 5-26, е). Еще четыре экземпляра (ПИН, №№ 3104/73, 506, 645, 693) представляют мелких стволовых *Phoenicopterimorphae* (рис. 5-26, з).

Плечевая кость (проксимальный эпифиз). Для проксимальной части плечевой кости *Presbyornis* характерно наличие углубления на ее каудальной поверхности

непосредственно дистальнее *caput humeri* – таким образом, *caput* нависает над прилегающей частью эпифиза (Ericson, 1999). Для *Juncitarsus* характерно отсутствие подобного углубления. По данному признаку описанный ранее экз. ПИН, № 3104/55 несомненно относится к *Presbyornis*; у экз. № 3104/48 отмеченные углубления не развиты, однако общей морфологией он схож и также, по-видимому, представляет *Presbyornis*. Отсутствие отмеченных углублений можно отнести на счет возрастной изменчивости (экз. № 3104/48 может принадлежать неполностью взрослой птице). В то же время среди неописанных материалов из пачки Бумбан имеется фрагмент плечевой кости *Presbyornis* (экз. ПИН, № 3104.149), отличающийся мелкими размерами и необычной формой *caput humeri* – ниже он описывается в качестве нового рода и вида пресбиорнитид (рис. 5-26, *u*).

Плечевая кость (дистальный эпифиз). Мелкие плечевые кости стволовых *Phoenicopterimorphae* отличаются от *Presbyornis* тремя признаками, ранее отмеченными Эриксоном (Ericson, 1999) как характеризующие *Juncitarsus*: высоким и дорсовентрально (изначально «латеромедиально») сплюснутым *tuberculum supracondylare ventrale* (рис. 5-26, *tsv*), несильно выдвинутым каудально (изначально «вентрально») *processus flexorius* (рис. 5-26, *pf*), выраженным *sulcus m. scapulotriceps* (изначально ошибочно названный “*scapulohumeralis*”; рис. 5-26, *ss*). Хорошая сохранность имеющихся материалов позволяет установить еще ряд отличий: для плечевых костей стволовых *Phoenicopterimorphae* характерны дорсовентрально зауженный, более островершинный и косо ориентированный *condylus dorsalis*, более узкий проксимодистально *condylus ventralis* и практически не выраженный *sulcus olecrani*. У *Presbyornis* *tuberculum supracondylare ventrale* невысокий и плоский, *processus flexorius* заметно выдвинут каудально (при виде с дистальной стороны кость выглядит расширенной краниокаудально), *sulcus m. scapulotriceps* практически не выражен, *condylus dorsalis* более широкий и ориентирован более продольно, *condylus ventralis* более округлый, а *sulcus olecrani* отчетливо выражен (рис. 5-26, *л-р*).

По указанным выше признакам к *Presbyornis* удается надёжно отнести экз. ПИН, № 3104/603 – сходный по размеру с *P. pervetus* и морфологически идентичный плечевым костям *Presbyornis* из раннего эоцена США. Экз. ПИН, № 3104/604 плохо сохранился, но также может принадлежать *Presbyornis*. Экз. ПИН, № 3104/542, также принадлежавший крупной форме, скорее всего, представляет стволовых *Phoenicopterimorphae*, как и все остальные экземпляры, ранее отнесенные к *Presbyornis*.

Среди материалов из свиты наран-булак имеется один дистальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 3104/214), который сходен с *Presbyornis* всеми выше отмеченными признаками (за исключением формы *condylus ventralis*), но отличается заметно меньшими размерами (рис. 5-26, *н, р*). Этот экземпляр, несомненно, представляет *Presbyornithidae*, но отличается от *Presbyornis* тем, что плоской (невогнутой) поверхностью кости между *condylus dorsalis* и *tuberculum supracondylare ventrale*.



Рис. 5-25. Палеогеновые гусеобразные Азии: *a, б* – *Mionetta turgaica* sp. nov., голотип ПИН, № 2974/22, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Донгуз-Тау, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, нижний олигоцен; *в–д* – *Paracygnopterus* sp., экз. ПИН, № 2974/27, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Донгуз-Тау, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, нижний олигоцен; *е, ж* – *Uyrekura chalkarica* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2974/4, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Челкар-Тенгиз, овраг Мын-Сай; Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, нижний олигоцен; *з* – *Mionetta oligocaena* (Tugarinov, 1940), лектотип ПИН, № 210/744, дистальные 2/3 правой плечевой кости; местонахождение Акеспе, Северное Приаралье, Казахстан; аральская свита, нижний миоцен; *и–л* – *Cygnopterus* sp., *и* – экз. ПИН, № 2974/30, краниальный фрагмент правой лопатки; *к, л* – дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; местонахождение Донгуз-Тау, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, нижний олигоцен; *м–о* – *Kustokazanser formosus* (Kurochkin, 1968), голотип ПИН, № 2432/36, дистальный эпифиз правого тибитарсуса; местонахождение Жонгиз-Шоки, юго-восток Зайсанской котловины, Восточный Казахстан; аксыирская свита, верхний эоцен. Длина масштабной линейки 1 см.

Карпометакарпус. Ранее Эриксон (Ericson, 1999) отметил единственный морфологический признак, отличающий карпометакарпус *Juncitarsus* от *Presbyornis*: отсутствие ярко выраженной *fovea carpalis cranialis* у *Juncitarsus* (в результате чего

краниальный край *trochlea carpalis* выпуклый). На основании этого признака удается отнести к стволовым *Phoenicopterimorphae* несколько проксимальных фрагментов карпометакарпусов, характеризующихся средними и относительно крупными размерами. Крупный экземпляр (экз. ПИН, № 3104/657) по размеру ненамного уступает карпометакарпусам с выраженной *fovea carpalis cranialis*, здесь относимых к *P. pervetus*. Карпометакарпусы *Juncitarsidae* также отличаются от *Presbyornis* тем, что каудальный край *trochlea carpalis* при виде с вентральной стороны у них субпараллелен длинной оси кости (выглядит «срезанным», в то время как он более округлый у *Presbyornis*). При виде с каудальной стороны дорсальный и вентральный края *trochlea carpalis* сближаются дистально у *Presbyornis*, в результате чего *fovea carpalis caudalis* более узкая, чем у стволовых *Phoenicopterimorphae*, для которых характерны в общем субпараллельные края блока при виде с каудальной стороны и как следствие более широкая *fovea carpalis caudalis*.

Среди изучаемых материалов присутствует один мелкий экземпляр (экз. ПИН, № 3104/712), который удается отнести к *Presbyornithidae* на основании присутствия выраженной *fovea carpalis cranialis* и суженной *fovea carpalis caudalis*. Этот карпометакарпус отличается от таковых более крупных *Presbyornis* низким и более проксимально ориентированным *processus extensorius*.

Ранее не отмечалось различий в строении дистальной части карпометакарпуса между *Juncitarsus* и *Presbyornis*. В то же время среди обсуждаемых материалов имеются несколько крупных экземпляров, характеризующиеся хорошо выраженной ямкой на дорсокраниальной поверхности стержня непосредственно вблизи дистального края кости. Имелась ли такая ямка у *Juncitarsus* – не известно, но такое же углубление есть у стволовых фламингообразных *Palaelodidae*. Это позволяет относить данные фрагменты к *Phoenicopterimorphae* – от *Palaelodidae* они отличаются укороченным дистальным симфизом. У карпометакарпусов, здесь относимых к *Presbyornis*, данная ямка отсутствует.

Лучевая кость запястья. В целом, *radiale* современных *Phoenicopteridae* и *Anatidae* устроено сходно (Mayr, 2014a), но для *Phoenicopteridae* и *Juncitarsus* характерно наличие четко выраженного желоба для *m. ulnometacarpalis ventralis*, формирующего явственную вырезку в вентральном крае кости (рис. 5-26, iuv; Ericson, 1999; Mayr, 2014a). У гусеобразных и *Presbyornis* эта вырезка выражена неявно и представлена углублением с довольно пологими краями (Ericson, 1999; Mayr, 2014a). Еще один признак, отличающий *Juncitarsus* от *Presbyornis* – отсутствие у *Juncitarsus* глубокой ямки в центральной части каудальной поверхности кости (Ericson, 1999). Среди изученных материалов, не включенных в оригинальную публикацию (Kurochkin, Dyke, 2010), но предварительно определенных авторами как *Presbyornis*, имеется несколько экземпляров среднего размера, характеризующихся наличием указанной вырезки (рис. 5-26, iuv) и мелкой ямкой – все они, несомненно, принадлежат стволовым *Phoenicopterimorphae*.

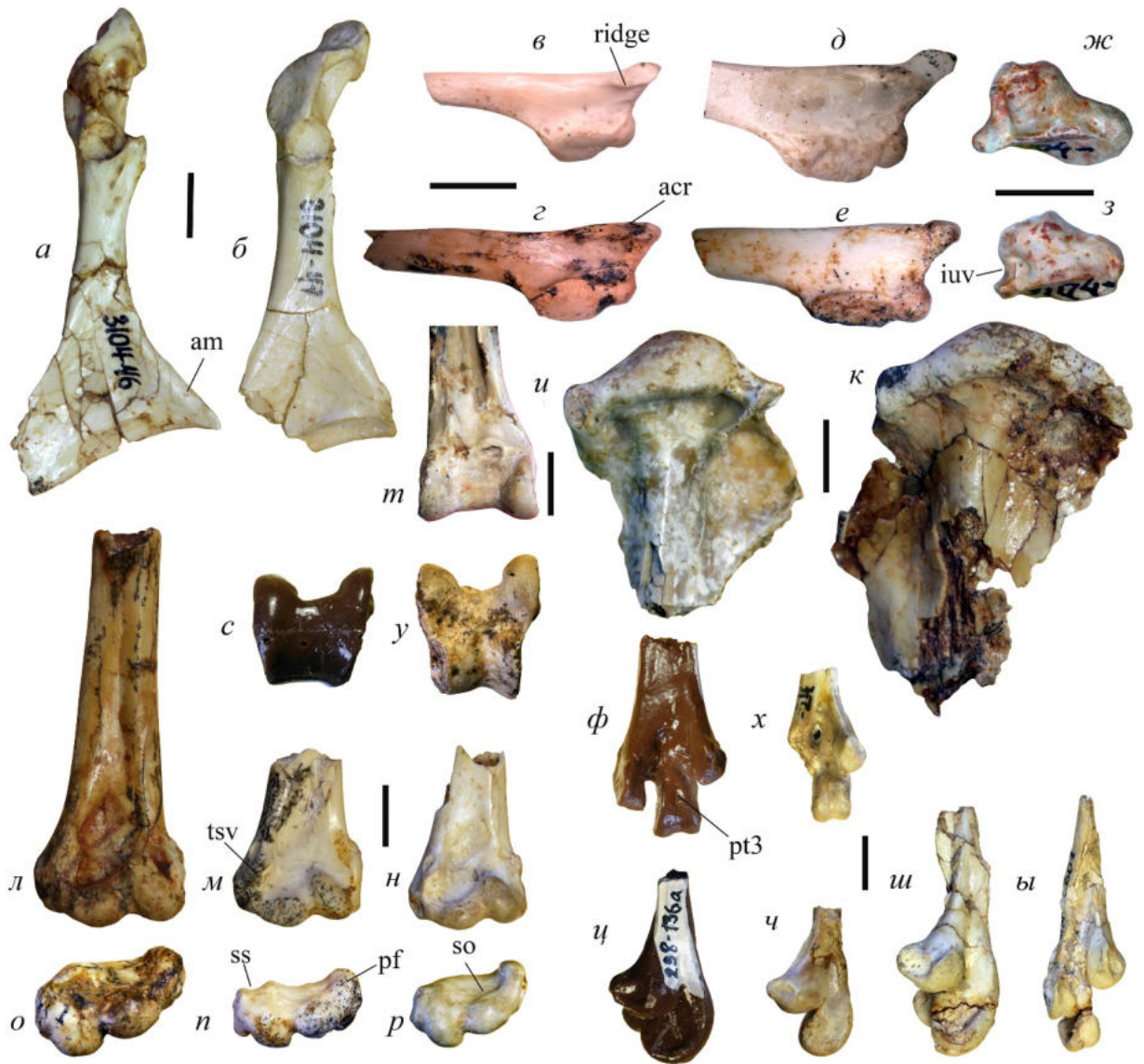


Рис. 5-26. Presbyornithidae и Phoenicopterimorphae из нижнего эоцена местонахождения Цаган-Хушу (Монголия) в сравнении с *Presbyornis* sp. (нижний эоцен США): *a, б* – два не идентифицированных морфотипа коракоеидов: *a* – экз. ПИН, № 3104/46; *б* – экз. ПИН, № 3104/47; *в, и, н, р* – *Bumbalavis anatoides* Zelenkov, 2021: *в* – экз. ПИН, № 3104/118, правая лопатка; *и* – голотип ПИН, № 3104/149, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; *н, р* – экз. ПИН, № 3104/214, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *г, е, з, м, н, т, у, х–щ* – Phoenicopterimorphae gen. indet.: *г* – экз. ПИН, № 3104/506, правая лопатка; *е* – экз. ПИН, № 3104/158, правая лопатка; *з* – экз. ПИН, № 3104/586, левая лучевая кость запястья; *м, н* – экз. ПИН, № 3104/148, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *т, у* – экз. ПИН, № 3104/158, дистальный фрагмент левого тибиятарсуса; *х, ч* – экз. ПИН, № 3104/24, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; *и, щ* – экз. ПИН, № 3104.607, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса (голотип *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010); *д, ж, к, л, о, с, ф, ц* – *Presbyornis* sp.: *д* – экз. ПИН, № 3104/158, левая лопатка (отражено); *ж* – экз. ПИН, № 3104/583, левая лучевая кость запястья; *к* – экз. ПИН, № 3104/55, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; *л, о* – экз. ПИН, № 3104/603, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *с* – экз. ПИН, № 298/134 (*Presbyornis* cf. *P. pervetus*; нижний эоцен США; слепок); *ф, ц* – экз. ПИН, № 298/136 (*Presbyornis* cf. *P. pervetus*; нижний эоцен США; слепок). Обозначения: *acr* – acromion; *am* – angulus medialis; *iuv* – вырезка для сухожилия m. ulnometacarpalis ventralis; *pf* – processus flexorius; *pt3* – плантарная поверхность trochlea metatarsi III; *ridge* – гребень на латеральной поверхности акромиона; *so* – sulcus olecrani; *ss* – sulcus m. scapulotriceps; *tsv* – tuberculum supracondylare ventrale; Длина масштабной линейки 0.5 см.

Тибиотарсус. Из наранбулакской свиты известны два фрагментарных дистальных тибиотарсуса (экз. ПИН, №№3104/98, 605), отнесенных к *Presbyornis* (Kurochkin, Dyke, 2010). Экз. ПИН, №3104/605 (рис. 5-26, *m, y*) демонстрирует типичную морфологию *Phoenicopteriformes* и, несомненно, принадлежал стволовым *Phoenicopterimorphae*. Он отличается от тибиотарсусов *Presbyornithidae* выпуклым медиальным краем стержня на уровне *pons supratendineus*, слабо выдающимся дистально *condylus lateralis*, узкой *incisura intercondylaris*. При виде с дистальной стороны экз. ПИН, № 3104/605 выглядит медиолатерально узким, но при этом он удлиннен краниокадуально за счет сильного развития *trochlea cartilaginosa tibiotarsi* – как у *Phoenicopteriformes*. На дистальной поверхности кости развиты две ямки, также характеризующие *Phoenicopteriformes*, но отсутствующие у *Presbyornis*. Экз. ПИН, №3104/98 сохранился плохо, но характеризуется заметно более тонким стержнем и краниокаудально заметно менее высоким эпифизом при виде с дистальной стороны. В основании *condylus lateralis* имеется неясная вырезка, имеющаяся у *Presbyornis*, но отсутствующая у экз. ПИН, №3104/605. По размерам и общей морфологии этот экземпляр сходен с *Presbyornis pervetus*.

Тарсометатарсус. Несколько фрагментарных дистальных тарсометатарсусов, ранее относимых к *Presbyornis*, характеризуются узким стержнем, а так же заметно приближенным к длинной оси кости (т.е. смещенным латерально, за счет чего дистальный эпифиз выглядит сжатым) и сдвинутым плантарно *trochlea metatarsi II*. Сжатость стержня и дистального эпифиза тарсометатарсуса уже отмечались ранее как характерные признаки *Juncitarsus* (Ericson, 1999). Кроме того, плантарная сочленовная поверхность *trochlea metatarsi III* у обсуждаемых экземпляров имеет тупую проксимальную вершину, как у *Juncitarsus* (Mayr, 2014b) и в отличие от гусеобразных и *Presbyornis*, имеющих проксимально зауженную (заостренную) плантарную сочленовную поверхность (рис. 5-26, *pt3*). Таким образом, указанные экземпляры относятся к стволовым *Phoenicopterimorphae*.

Таксономическая принадлежность двух крупных экземпляров (голотипа *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010, ПИН, № 3104/607 и экз. ПИН, № 3104/229) остается не до конца ясной – в основном из-за плохой сохранности. Морфология плантарной сочленовной поверхности *trochlea metatarsi III* и степень медиолатеральной сжатости стержня и дистального эпифиза, которые могли бы подтвердить или опровергнуть отнесение этих фрагментов к гусеобразным, у обоих экземпляров не ясна, поскольку кости сильно сдавлены. В то же время оба экземпляра отличаются от более мелких представителей стволовых *Phoenicopterimorphae* из свиты наран-булак дорсальным сдвигом *trochlea metatarsi II* – у экз. ПИН, № 3104/229 и 607 дорсальный край этого блока при виде с медиальной стороны располагается примерно на уровне середины *trochlea metatarsi III*, в то время как у *Juncitarsidae* он сдвинут заметно плантарнее (рис. 5-26, *ч, ш*). По этому признаку экз. ПИН, № 3104/229 и 607 сходны с *Presbyornis*, однако они заметно отличаются от *Presbyornis* тем,

что *trochlea metatarsi* II сдвинут проксимально относительно *trochlea metatarsi* III – в результате чего при виде с медиальной стороны *trochlea metatarsi* III сильно выдвинут дистально (рис. 5-26, *ц, и*). По другим известным элементам скелета монгольские пресбиорнисы практически неотличимы от североамериканских, поэтому маловероятно, что экз. ПИН, № 3104/229 и 607 представляют отдельный род пресбиорнитид. В то же время проксимальное смещение *trochlea metatarsi* II характерно для *Juncitarsus* (Ericson, 1999), поэтому эти два экземпляра, вероятнее всего, также представляют стволовых *Phoenicopterimorphae*.

Заключение. Представленные выше данные указывают, что среди костей, первоначально отнесенных к *Presbyornis* (Kurochkin, Dyke, 2010), присутствуют материалы как минимум по четырем таксонам, из которых два относятся к *Presbyornithidae*, и еще два – к стволовым *Phoenicopterimorphae* (по-видимому, представляют семейство *Juncitarsidae*). Крупный монгольский пресбиорнитид по размеру соответствует некрупным экземплярам североамериканского *Presbyornis pervetus* и может относиться к этому же или остеологически близкому виду. При этом материалы по крупному монгольскому *Presbyornis* составляют значительную часть представленной коллекции, но их обилие в целом не уступает среднеразмерным *Juncitarsidae*. Мелкий монгольский пресбиорнитид представлен единичными костями; он заметно отличается морфологически от *Presbyornis* и демонстрирует более продвинутую остеологию, сближающую его с современными *Anseriformes*. Ниже эта форма описана в качестве нового рода и вида.

Около половины всех материалов из изученной коллекции представляют стволовых *Phoenicopterimorphae*. Материалы по крупной форме, сравнимой по размерам с некрупными *Presbyornis pervetus*, немногочисленны, но к ним, по-видимому, относится голотип *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010. Более мелкая форма (несколько крупнее мелкого монгольского пресбиорнитиды) из пачки бумбан представлена обильными материалами и составляет значительную часть первоначальной коллекции по «*Presbyornis*». Строение тарсометатарсуса указывает на таксономическую обособленность этого некрупного представителя стволовых *Phoenicopterimorphae*.

Таким образом, отмеченная ранее (Kurochkin, Dyke, 2010) значительная размерная изменчивость, характеризующая раннепалеогеновых монгольских пресбиорнитид, в большей мере объясняется гетерогенностью материалов, отнесенных к этой группе. Кости из наранбулакской свиты, сопоставимые с североамериканскими *Presbyornis pervetus*, достаточно однородны по размерам и соответствуют мелким экземплярам из раннего эоцена США, а еще более мелкая монгольская форма, несомненно, представляет отдельный таксон. Таким образом, монгольские материалы не подтверждают высказанных ранее предположений о возможном наличии выраженного размерного диморфизма у *Presbyornis* (см. Ericson, 2000). В Монголии в раннем эоцене существовал только один из видов

пресбиорнитид, известных из Северной Америки. Размерная гетерогенность североамериканских материалов (Ericson, 2000), скорее всего, объясняется их принадлежностью к совокупности нескольких таксонов.

†Род *Bumalavis* Zelenkov, 2021

Bumalavis: Зеленков, 2021а, с. 88.

Типовой вид – *Bumalavis anatoides* Zelenkov, 2021, ранний эоцен Монголии.

Диагноз. В плечевой кости *caput humeri* заметно выступает проксимально, формируя явную выпуклость в проксимальном профиле кости, и расширено проксимодистально (особенно в своей вентральной части). *Tuberculum dorsale* короткий и субтреугольный, заметно выдается относительно прилегающей части стержня. Дистальное *tuberculum dorsale* имеется выраженное округлое углубление, не связанное с *incisura carpitis*. *Incisura carpitis* глубоковыемчатая, вентральная часть *caput humeri* заметно нависает над ней. Каудальный гребень стержня («caudal shaft ridge» или *margo caudalis*) хорошо выражен. Поверхность стержня дорсальнее *margo caudalis* явственно вогнутая. *Crus dorsale fossae* оканчивается вентральнее каудального гребня стержня. Отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis* удлиненный и имеет форму узкого овала, он начинается от окончания *crus dorsale fossae* и маркирует дорсальный край *fossa pneumaticipitalis*; сама *fossa* имеет вогнутую поверхность вентральнее отпечатка *m. scapulohumeralis cranialis* и не пневматизирована.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Плечевая кость отличается от таковой *Presbyornis* проксимодистально расширенной и асимметричной при виде с дистальной стороны *caput humeri* (вентральная часть значительно шире дорсальной). Также *caput humeri* сильно выступает проксимально. От рода *Telmabates* проксимальная часть плечевой кости отличается наличием явственного углубления дистальнее *tuberculum dorsale* (отсутствует у *Telmabates*), а также тем, что *crus dorsale fossae* не соединяется с каудальным гребнем стержня («caudal shaft ridge»), но оканчивается вентральнее на каудальной поверхности кости.

В дистальном эпифизе плечевой кости краниальная поверхность между *epicondylus dorsalis et ventralis* слабовогнутая, а в своей вентродистальной части (между *condylus dorsalis* и *tuberculum supracondylare ventrale*) – практически плоская (у *Presbyornis* – явственно вогнутая). Весь дистальный эпифиз выглядит сжатым дорсовентрально по сравнению с состоянием у *Presbyornis*.

З а м е ч а н и я. *Bumalavis* отнесен к *Presbyornithidae*, поскольку имеет характерные для этого семейства (см. Ericson, 2000) углубления а каудальной поверхности проксимального эпифиза плечевой кости и нависающую над ними *caput humeri* при отсутствии *fossa tricipitalis dorsalis*; не пневматизированную *fossa pneumaticipitalis*; крупный отпечаток *m. scapulohumeralis cranialis*; приподнятый треугольный *tuberculum dorsale* и

вогнутую каудальную поверхность *crista deltopectoralis* (дорсальнее *margo caudalis* стержня). Все эти черты могут оказаться плезиоморфиями для *Presbyornithidae*, поскольку они характерны и для позднемиоценовых *Graculavus velox* (Olson, Parris, 1987).

В то же время морфология *caput humeri*, которая у *Bumbalavis* по общей геометрии сходна с таковой у современных *Anatidae*, указывает на относительную эволюционную продвинутость этого рода. При этом наличие продвинутой морфологии головки плечевой кости у *Telmabates* (она краниокаудально расширенная и асимметричная при виде с каудальной стороны) может свидетельствовать в возможной близости *Telmabates* и *Bumbalavis*. Другие элементы скелета *Bumbalavis* (лопатка, дистальный эпифиз плечевой кости) также морфологически более схожи с современными *Anatidae*, чем таковые *Presbyornis*. В частности, плоская краниальная поверхность дистального эпифиза плечевой кости сближает *Bumbalavis* с современными *Anatidae* и отличает от *Presbyornis*. Нельзя исключить, что *Bumbalavis* (и, вероятно, *Telmabates*) могут представлять каких-то более прогрессивных *Anseriformes*, чем *Presbyornithidae*. В таком случае *Presbyornithidae* в традиционном понимании (*sensu* Ericson, 2000) могут оказаться парафилетичны.

***Bumbalavis anatoides* Zelenkov, 2021**

Рис. 5-26

Presbyornis sp. indet. (part.): Kurochkin, Dyke, 2010, p. 378; Зеленков, 2021а, с. 89, рис. 1, в, и, м, п.

Г о л о т и п – ПИН 3104/149, проксимальный фрагмент левой плечевой кости.

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде *Bumbalavis* один вид.

З а м е ч а н и я. К *Bumbalavis anatoides* я отношу остатки отчетливо более мелкого пресбиорнитиды из Цаган-Хушу, чем более крупный *Presbyornis* sp. Остатки *Bumbalavis anatoides* единичны среди собранных в Цаган-Хушу материалов по птицам и, таким образом, существенно уступают в обилии костям *Presbyornis* и *Phoenicopterimorphae*, которые ранее были описаны как *Presbyornis* sp. (Kurochkin, Dyke, 2010). Помимо указанных материалов, *Bumbalavis anatoides* могут принадлежать самые мелкие экземпляры коракоидов, однако различение коракоидов *Presbyornithidae* и стволовых *Phoenicopterimorphae* из пачки Бумбан на данный момент затруднено (Зеленков, 2021а).

Лопатка (экз. ПИН, № 3104/118) морфологически сходна с таковой *Presbyornis* и характеризуется крупным *tuberculum coracoideum* и умеренно выступающим дорсально *acromion*. От лопаток *Presbyornis* из пачки бумбан отличается несколько укороченной *facies articularis humeralis*. Карпометакарпус (экз. ПИН, № 3104/712) отнесен к этому виду предварительно ввиду не очень хорошей сохранности. Он имеет характерную для пресбиорнитид *fovea carpalis cranialis* (Ericson, 1999), но отличается от карпометакарпусов

Presbyornis невысоким processus extensorius с отчетливо более проксимально ориентированной вершиной.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3104/118, неполная правая лопатка; экз. ПИН, № 3104/214, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3104/712, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса – все местонахождение Цаган-Хушу, южная Монголия; пачка бумбан, нижний эоцен.

НАДСЕМЕЙСТВО ANATOIDEA LEACH, 1819

†СЕМЕЙСТВО ROMAINVILLIIDAE LAMBRECHT, 1933

Т и п о в о й р о д – *Romainvillia* Lebedinsky, 1927.

С о с т а в. Роды *Romainvillia* из позднего эоцена Франции и Казахстана (Lambrecht, 1933; Mayr, 2008), а также предположительно – раннего олигоцена Бельгии (Mayr, Smith, 2001), *Paracygnopterus* Harrison et Walker, 1979 из раннего олигоцена Англии и *Saintandrea* Mayr et De Pietri, 2013 из позднего олигоцена Франции.

З а м е ч а н и я. Традиционно группа рассматривалась в ранге подсемейства обширного семейства Anatidae (Lambrecht, 1933; Mayr, 2008), однако морфологическая обособленность ромайнвиллид, с одной стороны, и выделение современных базальных утиных *Dendrocygna* в отдельное семейство, с другой, позволяют повысить ранг Romainvillinae до семейственного (Зеленков, 2018а). К этой группе также может относиться крупный представитель гусеобразных из позднего эоцена Синьцзяна (Западный Китай), известный по очень фрагментарному тарсометатарсусу (Stidham, Ni, 2014).

†Род *Romainvillia* Lebedinsky, 1927

Т и п о в о й в и д – *Romainvillia steehlini* Lebedinsky, 1927, поздний эоцен Франции.

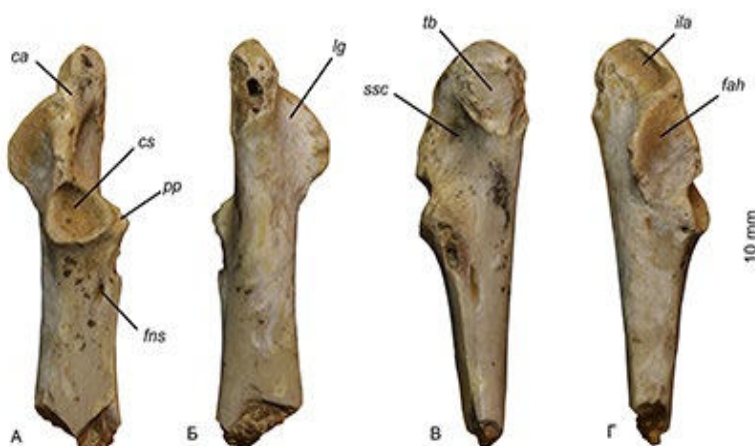


Рис. 5-27. *Romainvillia kazakhstanensis* Zelenkov, 2018, голотип ПИН, № 2612/3, левый коракоид с дорсальной (а), вентральной (б), медиальной (в) и латеральной (г) сторон. Обозначения: ca – crista acrocoracoidei; cs – cotyla scapularis; fah – facies articularis humeralis; fns – foramen n. supracoracoidei; pp – processus procoracoideus; ila – impressio lig. acrocoracohumeralis; lg – labrum glenoidale; ssc – углубление в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei; tb – tuberculum brachiale.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид, а также *R. kazakhstanensis* Zelenkov, 2018 из позднего эоцена Восточного Казахстана.

***Romainvillia kazakhstanensis* Zelenkov, 2018**

Рис. 5-27

Romainvillia kazakhstanensis: Зеленков, 2018, с. 230, рис. 1.

Г о л о т и п – ПИН 2612/3; местонахождение Тайжусген (“Черепуховое поле”); Казахстан, Восточно-Казахстанская область, Зайсанская котловина, бассейн реки Тайжусген; кустовская свита, верхний эоцен; сборы В.М. Чхиквадзе, 1980 г.

О п и с а н и е. Стержень коракоида на уровне foramen n. supracoracoidei субквадратный, постепенно сплющивается каудально. Foramen n. supracoracoidei маленький, щелевидный, с краниокаудально вытянутой вентральной апертурой. Processus procoracoideus сохранился не полностью, имеет каудально расширенное основание; его вершина, по-видимому, располагалась на уровне каудальной половины cotyla scapularis. Каудально processus procoracoideus переходит в умеренно выраженный гребень, формирующий дорсомедиальную кромку стержня кости. Мускульная линия на дорсальной поверхности стержня практически не выражена. Cotyla scapularis очень крупный, субокруглый и сильновогнутый, несколько зауживающийся краниально, края cotyla выступают дорсально относительно поверхности стержня кости.

Facies articularis humeralis умеренно вогнутая, субтреугольной формы с нечетко оформленным каудальным углом и несколько выпуклой дорсальной стороной. Наиболее широкая часть facies располагается непосредственно краниальнее cotyla scapularis. Labrum glenoidale сильно выдается вентрально относительно прилегающей поверхности стержня.

Плоскость processus acrocoracoideus формирует с плоскостью дорсальной поверхности стержня кости угол, близкий к 90 градусам; то есть, при виде с латеральной стороны processus acrocoracoideus отклоняется вентрально. Impressio lig. acrocoracohumerale одинаковой ширины на всем своем протяжении, слабоизогнутое. Гребень crista acrocoracoidei мощный и короткий, обрамляет дорсально продолговатую хорошо выраженную ямку в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei. Вентральная часть sulcus выпуклая и постепенно переходит в округлый вентральный край кости. Facies articularis clavicularis плоский, субовальной формы, несколько суживается каудально, не выступает относительно поверхности sulcus m. supracoracoidei и в значительной мере ориентирован вдоль вентрального края стержня. В целом processus acrocoracoideus не отклоняется медиально, и его медиальная вершина располагается примерно на уровне медиального края стержня кости (каудальнее cotyla scapularis).

Р а з м е р ы . Общая длина фрагмента 20.8; минимальная ширина стержня 4.1; минимальная сохранившаяся высота стержня 2.8; длина от краниального края кости до каудального края *cotyla scapularis* 10.9; медиолатеральный диаметр *cotyla scapularis* 3.7.

С р а в н е н и е . По абсолютным размерам сходен с *R. stehlini*, но отличается заметно более крупным *cotyla scapularis* с несколько зауженной краниальной вершиной; сильнее выдающейся латерально вершиной *facies articularis humeralis (labrum glenoidale)*, а также более мелким углублением в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei*. Эти признаки составляют диагноз вида.

М а т е р и а л . Только голотип.

Род *Paracygnopterus* Harrison et Walker, 1979

Paracygnopterus: Harrison, Walker, 1979, p. 35.

Т и п о в о й в и д – *Paracygnopterus scotti* Harrison et Walker, 1979, ранний олигоцен Англии.

В и д о в о й с о с т а в . Типовой вид.

***Paracygnopterus* sp.**

Рис. 5-25

М а т е р и а л . Экз. ПИН, № 2974/27, краниальная половина правого коракоида; местонахождение Донгуз-Тау, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, верхний рупелий, нижний олигоцен (см. Попов et al., 2002; Тлеубердина, 2018). Сборы Е.Н. Курочкина (1968).

З а м е ч а н и я . Коракоид имеет характерную морфологию *Romainvillidae*: *processus acrocoracoideus* короткий и медиально не отставленный, *facies articularis clavicularis* слита с вентральной (медиальной) часть стержня; *foramen n. supracoracoidei* присутствует; *cotyla scapularis* крупный и суб-округлый (Maug, 2008). В отличие от *Anatidae*, дорсальный край *facies articularis humeralis* не прямой при виде с латеральной стороны, но с несколько выступающей дорсально каудальной частью.

Описываемый экземпляр мельче и более грацильный, чем голотип *Romainvillia kazakhstanensis* из верхнего эоцена Восточного Казахстана и, кроме того, отличается от *Romainvillia* меньшим *processus procoracoideus* и более тонким *crista acrocoracoidea*. Впадина в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei* несколько глубже и яснее очерчена, чем у *R. kazakhstanensis*. По своей грацильности экз. ПИН, № 2974/27 сходен с *Paracygnopterus scotti* (Harrison, Walker, 1979), но все жне несколько мельче и, по-видимому, представляет отдельный вид.

СЕМЕЙСТВО PARANYROCIDAE Miller et Compton, 1939

Род *Cygnopterus* Lambrecht, 1931

Cygnopterus: Lambrecht, 1931, S. 3; 1933, S. 379.

Т и п о в о й в и д – *Sula affinis* Benedcen, 1883, ранний олигоцен Бельгии.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид, а также *C. alphonsi* Cheneval, 1984, ранний миоцен Франции.

З а м е ч а н и я. Род был выделен для раннеолигоценовой *Sula affinis* Benedcen, 1883 и первоначально включался в Cygnini семейства Anatidae (Lambrecht, 1931, 1933). Позднее в составе *Cygnopterus* были описаны *C. lambrechtii* из раннего олигоцена Казахстана (Курочкин, 1968) и *C. alphonsi* из раннего миоцена Франции (Cheneval, 1984). Лушар с соавторами (Louchart et al., 2005) поставили под сомнение отнесение рода к лебединым на основании различий в плечевой кости, а Майр (Mayr, 2009) отметил, что филогенетическое положение рода требует ревизии. Позднее мною (Zelenkov, 2013) *C. lambrechtii* был перемешен в фламингообразных, а Майр и Смит (Mayr, Smith, 2017) отметили сходство между *C. alphonsi* и родом *Paranyroca* из раннего миоцена США и Франции и поместили оба рода в подсемейство Paranyrosinae – стволовое по отношению к современным Anatidae. Здесь Paranyrosinae трактуются в ранге семейства по тем же причинам, что указаны выше для Romainvillinae. В то же время отнесение *C. alphonsi* к *Cygnopterus* до сих пор не может быть подтверждено (нет сравнимых материалов; Mayr, Smith, 2017).

Cygnopterus sp.

Рис. 5-25

М а т е р и а л. Экз. ПИН, №№ 2974/19, симфизный фрагмент вилочки; 2974/29, фрагмент левой лопатки; 2974/30, фрагмент правой лопатки; 2974/17, проксимальный фрагмент левого тарсометатарсуса; 2974/36, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; 2974/13, проксимальная фаланга левой стопы – все из местонахождения Донгуз-Тау, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, верхний рупелий, нижний олигоцен (см. Роров et al., 2002; Тлеубердина, 2018). Сборы Е.Н. Курочкина (1968).

З а м е ч а н и я. Описываемые остатки принадлежат крупной (с гуся) птице и могут быть отнесены к роду *Cygnopterus* на основании характерной морфологии лопатки, по которой они сходны стиповым видом *C. affinis*. У обеих, казахстанской и бельгийской, форм лопатка имеет удлиненную ростральную часть и сильно выступающий дорсально акромион. Помимо этого, дорсальная часть кости выражено вогнутая в области суставной поверхности для плечевой кости, а на вентральном краю стержня имеется выпуклость – в результате этого контур лопатки имеет сигмоидальную форму при виде с латеральной и медиальной сторон. В то же время казахстанский экземпляр заметно мельче и, таким образом, представляет собой отдельный вид. Сигмоидальная форма лопатки не позволяет относить описываемые материалы к фламингообразной птице «*C.*» *lambrechtii*.

Фрагментарный тарсометатарсус (экз. ПИН, № 2974/17) имеет хорошо выраженный дорсомедиальный гребень, ограничивающий медиально fossa infracotyleris, и умеренно

развитый желоб *sulcus extensorius*, как у *C. alfonsi*. Дорсомедиальный гребень отсутствует у Anatidae, но есть у *Anseranas*. При этом дорсолатеральный гребень все же заметно толще, чем дорсомедиальный, у описываемого экземпляра – как у всех Anseriformes. Tuberculi m. tibialis cranialis расположены дистально, как у Anatidae и *C. alfonsi*. Плантарные апертуры *foramina vascularia proximalia* крупные, как у *Paranyroca* и *C. alfonsi* (Mayr, Smith, 2017). Важно, что проксимальная часть стержня не уплощена дорсоплантарно, но при этом плантарная поверхность выпуклая в своей медиальной части и представляет собой продолжение *crista medialis hypotarsi* в виде тупого гребня. Подобная структура плантарной поверхности тарсометатарсуса характерна для Anhimidae, *Paranyroca* и *C. alfonsi*. Среди современных Anatidae это состояние встречается только у *Cereopsis*, в то время как у остальных утиных указанная поверхность плоская. Сохранившийся латеральный мышцелок показывает, что его медиальная часть была вогнутой, в отличие от состояния у *Anatidae*.

Фрагментарный дистальный тарсометатарсус (экз. ПИН, № 2974/36) имеет более продвинутую морфологию, сравнимую с таковой современных утиных, что уже отмечалось для Paranyrocoidea ранее (Mayr, Smith, 2017). По строению вентральной апертуры *foramen vasculare distale*, расположенной дистальнее нее выемки и форме *trochlea metatarsi III* сходен с *Paranyroca magna*.

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE Leach, 1820

ПОДСЕМЕЙСТВО *INCERTAE SEDIS*

†Под *Sharganetta* Zelenkov, 2011

Sharganetta: Зеленков, 2011, с. 71; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 176.

Т и п о в о й в и д – *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. *Caput humeri* в каудальном профиле овальный, выступающий над *fossa pneumotricipitalis dorsalis*, но не нависающий над ней; *incisura capitis* формирует вырезку в проксимальном профиле кости; *fossa pneumotricipitalis ventralis* глубокая, но без пневматического отверстия; *fossa pneumotricipitalis dorsalis* менее широкая, чем *fossa pneumotricipitalis ventralis*; *tuberculum dorsale* приподнят над поверхностью кости, субтреугольный, его длина несколько превышает ширину; *crista deltopectoralis* с невогнутой или слабо вогнутой дорсальной поверхностью; *tuberculum ventrale* не массивный, его вершина расположена посередине каудального обрамления *fossa pneumotricipitalis ventralis*, это обрамление вогнутое в каудальном профиле; каудальная поверхность кости формирует умеренно выраженный диафизный гребень (*capital shaft ridge*), ориентированный на *tuberculum dorsale*.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. *Sharganetta* отличается от всех родов Anatidae (кроме *Thalassornis*, *Oxyura*, а также родов *Mergini* и *Aythiini*) непневматизированной *fossa pneumotricipitalis*

ventralis. От *Mergini* и *Aythini* отличается укороченным субтреугольным *tuberculum dorsale*, четко приподнятым над уровнем каудальной поверхности кости и овальным в каудальном профиле *caput humeri* (у *Mergini* и *Aythini* головка плечевой кости расширена в своей вентральной части (в каудальном профиле), а *tuberculum dorsale* вытянутый и опущен практически на один уровень с каудальной поверхностью кости). От *Mergini* отличается также вогнутым профилем каудального обрамления *fossa pneumotricipitalis ventralis*. Подобный вогнутый профиль формируется вследствие немассивности и более краниальной ориентации *tuberculum ventrale* у *Sharganetta* (у *Mergini* *tuberculum ventrale* массивный и ориентирован дистокаудально, значительно нависая таким образом над *fossa pneumotricipitalis ventralis*, отчего профиль ее каудального обрамления становится невогнутым). От современных *Oxyurinae* отличается немассивным *tuberculum ventrale*, умеренно нависающим над *fossa pneumotricipitalis ventralis*, овальной в каудальном профиле головкой и субтреугольным *tuberculum dorsale* (у современных *Oxyurinae* *tuberculum ventrale* массивный и закрывает значительную часть *fossa pneumotricipitalis ventralis* с каудальной стороны, при этом каудальное обрамление ямки не вогнутое в каудальном профиле; головка плечевой кости у *Oxyurinae* дорсовентрально вытянутая и довольно узкая при виде с каудальной стороны, а *tuberculum dorsale* – вытянутый, овальный). От *Thalassornis* также отличается не вогнутой дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis*. От *Stricktonetta* отличается закрытой (непневматизированной) *fossa tricipitalis ventralis* и невогнутым *crista deltopectoralis*.

От миоценовых утиных *Cayaoa*, *Mionetta* и *Manuherikia* отличается не вогнутой дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis* (Noriega et al., 2008; Worthy, Lee, 2008; Worthy et al., 2008). Вогнутая дорсальная поверхность гребня – примитивный признак для утиных, характерный из современных форм только для *Dendrocygninae* и, в меньшей степени, для *Anserinae* и *Tadornini*. От *Mionetta* также отличается овальной (не расширяющейся в своей вентральной части) головкой при виде с каудальной стороны и наличием вырезки в проксимальном профиле кости, формируемой *incisura capitis*. У *Manuherikia*, как у современных *Oxyurinae* и в отличие от *Sharganetta*, *tuberculum ventrale* нависает над *fossa pneumotricipitalis ventralis*.

От *Nogusunna* и *Protomelanitta* отличается поднятым *tuberculum dorsale*, а также тем, что вершина *tuberculum ventrale* при виде с каудальной стороны расположена приблизительно посередине каудального обрамления *fossa pneumotricipitalis ventralis*; у указанных родов вершина бугорка сдвинута в значительной мере вентрально (как у *Anatinae*; рис 1, б, в). От *Protomelanitta* также отличается наличием ясно выраженного диафизного гребня на каудальной поверхности кости и овальной формой головки в каудальном профиле, которая не нависает над *fossa pneumotricipitalis dorsalis*.

От олигоценых *Pinpanetta* отличается наличием хорошо выраженной вырезки в проксимальном профиле кости, формируемой *incisura carpit*, не вогнутым дорсально *crista deltopectoralis* и не нависающим над *fossa pneumotricipitalis ventralis* бугорком *tuberculum ventrale*.

З а м е ч а н и я. Плечевая кость, и в особенности ее проксимальный эпифиз – надежная структура для различения подсемейств и многих родов *Anatidae*. Проксимальный эпифиз плечевой кости *Sharganetta* характеризуется выступающим *tuberculum dorsale*, не пневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis* и наличием выраженного диафизного гребня, ориентированного на *tuberculum dorsale*. Эти признаки характеризуют *Oxyurinae sensu Worthy, Lee, 2008* (современные *Oxyurinae* и ископаемые роды *Manuherikia, Pinpanetta, Dunstanetta* и *Mionetta*). Для большинства таксонов, включаемых в *Oxyurinae* этими авторами, также характерны вогнутая дорсальная поверхность *crista deltopectoralis* (примитивный признак, отсутствующий у современных *Oxyura*), и нависающий над *fossa pneumotricipitalis ventralis* массивный *tuberculum ventrale*. Подобным образом устроенный *tuberculum ventrale* не свойственен *Sharganetta*, также как и для раннемиоценовой *Mionetta*, помещаемой в основании этой клады (Worthy, 2009). По-видимому, ненависающий *tuberculum ventrale* – примитивный признак для утиных, он наблюдается у *Dendrocygninae, Anserinae, Tadornini, Mionetta* и *Sharganetta*.

В то же время, *Sharganetta* выглядит более продвинутой по сравнению с *Mionetta*, поскольку имеет невогнутый гребень *crista deltopectoralis* и не столь сильно выраженный диафизный гребень. При этом у *Sharganetta* отсутствуют характерные для *Oxyurinae* форма головки и *tuberculum ventrale*, поэтому мы не включаем ее в *Oxyurinae*. Кроме того, у *Sharganetta* диафизный гребень ориентирован к *tuberculum dorsale* – этот признак характерен для современных *Mergini*, в то время как у ископаемых *Oxyurinae* и *Nogusunna* (см. ниже) этот гребень ориентирован значительно более вентрально (между *tuberculum dorsale* и головкой), что, несомненно, является примитивным признаком, поскольку наблюдается у *Dendrocygninae*. Еще один необычный признак *Sharganetta* – расположение вершины *tuberculum ventrale* приблизительно посередине каудального обрамления *fossa pneumotricipitalis ventralis*. Данный признак вместе с продвинутой ориентацией диафизного гребня указывает на aberrантное таксономическое положение *Sharganetta*.

***Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011**

Рис. 5-28, 5-29

Sharganetta mongolica: Зеленков, 2011, с. 72, рис. 1, табл. 9, фиг. 1, 2; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 177. Рис. 60; Табл. XVII, фиг. 8, 9.

Anatidae gen. indet. (aff. Clangula): Зеленков, Мартынович, 2013, с. 81.



Рис. 5-28. Нырковые утки среднего миоцена Монголии: *a–г* – *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011; *a, б* – голотип ПИН, № 4869/195, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; *в, г* – экз. ПИН, № 4869/198, дистальный эпифиз левой плечевой кости; *д–з* – *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011: *д, е* – голотип ПИН, № 4869/197, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; *ж, з* – экз. ПИН, № 4869/23, дистальный эпифиз левой плечевой кости; *и–м, р, х* – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011: *и, к* – голотип ПИН, № 4869/151, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; *л, м* – экз. ПИН, № 4869/125, дистальный эпифиз правой плечевой кости; *р* – экз. ПИН, № 4869/134, левый тарсометатарсус; *х* – экз. ПИН, № 4869/100, дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса; *н, о, с–ф, ц, ч* – Anatidae gen. indet.; *н* – экз. ПИН, № 4869/61, правая лопатка; *о* – экз. ПИН, № 4869/60, правый карпометакарпус; *с, т* – экз. ПИН, № 4869/165, правый коракоид; *у* – экз. ПИН, № 4869/4, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса; *ф* – экз. ПИН, 4869/135, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; *ц* – экз. ПИН, № 4869/222, дистальный фрагмент левого тибготарсуса; *ч* – экз. ПИН, № 4869/72, левая локтевая кость. *а, в, д, ж, л, и, ц* – вид с краниальной стороны; *б, г, е, з, к, м* – с каудальной стороны; *н* – с латеральной стороны; *о, т, ч* – с вентральной стороны; *р, с, у* – с дорсальной стороны; *ф, х* – с медиальной стороны. Масштаб 1 см.

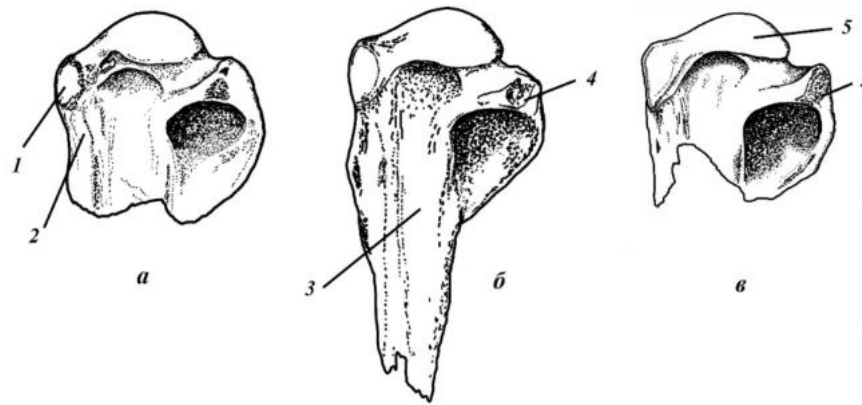


Рис. 5-29. Проксимальные эпифизы плечевых костей нырковых уток из местонахождения Шарга (Монголия; средний миоцен) с каудальной стороны: *a* – *Sharganetta mongolica* Zelenkov, 2011, голотип ПИН, № 4869/195; *б* – *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011, голотип ПИН, № 4869/197; *в* – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011, голотип ПИН, № 4869/151. **Обозначения:** 1 – поднятый над поверхностью кости tuberculum dorsale; 2 – диафизный гребень, ориентированный своей вершиной на tuberculum dorsale; 3 – суженная в своей дистальной части fossa tricipitalis dorsalis; 4 – tuberculum ventrale сдвинуто в вентральную треть каудального обрамления fossa tricipitalis ventralis; 5 – узкая в каудальном профиле caput humeri. Масштаб 1 см.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/195, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; средний миоцен, свита ошин.

О п и с а н и е. Некрупная утка, размером с современную морянку *Clangula hyemalis*. Проксимальный фрагмент плечевой кости с хорошо сохранившимися морфологическими структурами за исключением дистальной части crista deltopectoralis. См. также диагноз рода.

Р а з м е р ы в мм: максимальная ширина проксимального эпифиза – 15.7, краниокаудальная высота caput humeri – 5.9, максимальная ширина дистального эпифиза – 10.3, краниокаудальная высота condylus dorsalis – 6.4, дорсовентральная ширина condylus dorsalis – 3.0, дорсовентральная ширина condylus ventralis – 4.1.

С р а в н е н и е. В роде *Sharganetta* один вид.

З а м е ч а н и я. Из Шарги известно несколько дистальных фрагментов плечевых костей утиных среднего размерного класса: все они делятся на три морфологических типа, по-видимому, соответствующих трем родам, описанным по проксимальным плечевым костям. К *Sharganetta mongolica* мы предварительно относим дистальный фрагмент левой плечевой кости, имеющий идентичную с голотипом сохранность и относительные размеры.

Фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 4869/198) характеризуется практически не выраженным pr. supracondylaris dorsalis, глубокой fossa m. brachialis, с ясно очерченным дорсальным краем, приподнятым над уровнем эпифиза tuberculum supracondylare ventrale и неглубокой бороздкой sulcus scapulotricipitalis, едва заметно переходящей на дистальную поверхность эпифиза. Из указанных признаков слабо развитый pr. supracondylaris dorsalis указывает на эволюционную продвинутость данной формы по сравнению с *Dendrocygninae*. Глубокая с хорошо очерченными краями fossa brachialis – примитивный признак для утиных, встречающийся у *Mionetta*, *Manuherikia* и иногда у *Dendrocygninae*, но не характерный для

Anatinae и современных Oxyurinae. Таким образом, распределение признаков в дистальной части плеча указывает на сходное с проксимальным фрагментом плечевой кости таксономическое положение этого экземпляра, т.е. отнесение этих двух фрагментов к одному таксону. Более того, sulcus scapulotricipitalis, едва заметно переходящий на дистальную поверхность эпифиза, характерен для *Manuherikia*, но также – и для современных Mergini.

Общее размерное сходство с *Clangula* наряду с характерной морфологии нырковых уток позволяет предварительно относить к этому виду также и материалы из раннемиоценового местонахождения Тагай. Заостренный и выступающий angulus lateralis коракоида (экз. ПИН, № 2614/174) характерен для нырковых уток (Mergini, Aythyini). Характером расположения отпечатков мускулов на дорсальной поверхности и размером данный экземпляр схож с современным видом *Clangula hyemalis*, а также с коракоидами из среднего миоцена Монголии.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения дистальный фрагмент левой плечевой кости (экз. ПИН, № 4869/198). Экз. ПИН, № 2614/174, стернальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/1696, дистальный фрагмент лучевой кости – местонахождение Тагай; Прибайкалье, остров Ольхон; тагайская свита, верхи нижнего миоцена.

†Род *Nogusunna* Zelenkov, 2011

Nogusunna: Зеленков, 2011, р. 73; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 177.

Т и п о в о й в и д – *Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. Caput humeri в каудальном профиле овальный, немного нависающий над fossa pneumotricipitalis dorsalis; incisura carpitae формирует вырезку в проксимальном профиле; fossa pneumotricipitalis ventralis глубокая, но не пневматизированная; fossa pneumotricipitalis dorsalis немного уже fossa pneumotricipitalis ventralis в своей проксимальной части и заметно сужается дистально, ограниченная дорсально диафизным гребнем; tuberculum dorsale с опущенным дистальным краем, вытянутый, его длина приблизительно в два раза превышает ширину; crista deltopectoralis с практически невогнутой дорсальной поверхностью, но с заметным углублением в середине дорсальной поверхности; tuberculum ventrale не массивный; каудальное обрамление fossa pneumotricipitalis ventralis слабо вогнутое в каудальном профиле; каудальная поверхность формирует сильно выраженный диафизный гребень, ориентированный между tuberculum dorsale и caput humeri.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От *Sharganetta* отличается опущенным и более овальным tuberculum dorsale, сильно выраженным гребнем на каудальной поверхности кости и узкой в своей дистальной части fossa pneumotricipitalis dorsalis, ограниченной дорсально этим гребнем.

Кроме того, отличается нависающей над fossa pneumotricipitalis dorsalis головкой кости, но этот признак подвержен индивидуальной изменчивости у утиных.

От Dendrocygninae и миоценовых утиных *Cayaoa*, *Mionetta* и *Manuherikia* отличается не вогнутой дорсальной поверхностью crista deltopectoralis и опущенным овальным tuberculum dorsale. От Dendrocygninae также отличается непневматизированной fossa pneumotricipitalis ventralis. От олигоценых *Pinpanetta* отличается наличием хорошо выраженной вырезки в проксимальном профиле кости, формируемой incisura capitis, не вогнутым дорсально crista deltopectoralis и ориентированным дистокраниально tuberculum ventrale, не нависающим над fossa pneumotricipitalis ventralis. От современных Охуринае отличается сильно выраженным гребнем на каудальной поверхности кости и заметно более коротким tuberculum dorsale. От Anatinae отличается сильно выраженным диафизным гребнем, ориентированным между tuberculum dorsale и caput humeri, а также ориентированным каудопроксимально слабо развитым tuberculum ventrale; от Anatini, Cairinini и *Mergus* – также не пневматизированной fossa pneumotricipitalis ventralis.

З а м е ч а н и я. *Nogusunna* сочетает в проксимальном эпифизе плечевой кости отчетливо выраженный диафизный гребень, ориентированный между tuberculum dorsale и caput humeri (примитивный признак) и более или менее овальный tuberculum dorsale с дистальной частью, опущенной на уровень fossa pneumotricipitalis dorsalis (продвинутый признак). *Nogusunna*, таким образом, не может быть близка Mergini и Aythyini (см. также сравнение), и несомненно сближается с Охуринае (sensu Worthy, Lee, 2008). Вытянутый и опущенный tuberculum dorsale характеризует современных *Oxyura*, но не характерен для примитивной миоценовой *Manuherikia*, что может говорить об относительной эволюционной продвинутости *Nogusunna* внутри этой клады. Другой прогрессивный признак *Nogusunna*, отличающий ее от более примитивной *Manuherikia* – не вогнутый со своей дорсальной стороны crista deltopectoralis. Тем не менее, по строению tuberculum ventrale *Nogusunna* оказывается даже более примитивной, чем *Manuherkia*, и сходна с более примитивной *Mionetta* (tuberculum ventrale у *Nogusunna* и *Mionetta* ориентирован каудопроксимально и незначительно нависает над fossa pneumotricipitalis ventralis). Таким образом, если *Nogusunna* действительно является членом Охуринае, ее филогенетическое положение внутри этого клада остается неясным.

Однако есть серьезные основания сомневаться в помещении *Nogusunna* в Охуринае, поскольку в отложениях Шарги не найдено ни одного несомненного коракоида с признаками Охуринае, несмотря на относительную обильность коракоидов в данном местонахождении. Коракоид *Manuherikia*, которая, по некоторым признакам, оказывается наиболее примитивной среди Охуринае, тем не менее, вполне схож с таковым у современных *Oxyura*. К сожалению, не удастся отнести коракоиды из Шарги к одному из таксонов, выделенных по плечевым костям, но все они имеют морфологию, сближающую их с Cairinini. Если

Nogusunna, на самом деле, родственна *Cairinini*, то ее сходство в строении плечевой кости с примитивными *Oxurinae* может оказаться плезиоморфным.

***Nogusunna conflictoides* Zelenkov, 2011**

Рис. 5-28, 5-29

Nogusunna conflictoides: Зеленков, 2011, с. 74, рис. 1, табл. 9, фиг. 3, 4; Зеленков, Курчокин, 2015, с. 177, Рис. 61; Табл. XVII, фиг. 6, 7; Zelenkov, 2016, p. 1425.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/197, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; средний миоцен, свита ошин.

О п и с а н и е. Небольшая утка, немного крупнее современного лутка, *Mergellus albellus*. Проксимальный фрагмент плечевой кости с хорошо сохранившимися структурами и проксимальным фрагментом стержня. См. также диагноз рода.

Р а з м е р ы в мм: максимальная ширина проксимального эпифиза – 14.9, краниокаудальная высота *caput humeri* – 5.7, ширина стержня на уровне дистального окончания *crista deltopectoralis* – 5.7, дорсовентральная ширина дистального эпифиза – 9.3, максимальная краниокаудальная высота дистального эпифиза – 7.6, ширина стержня проксимальнее *fossa brachialis* – 5.3, ширина *condylus dorsalis* – 2.7, ширина *condylus ventralis* – 3.5.

С р а в н е н и е. В роде *Nogusunna* один вид.

З а м е ч а н и я. К *Nogusunna conflictoides* мы также относим два дистальных фрагмента плечевых костей, имеющих примитивную морфологию (см. описание *Sharganetta mongolica*), но отличающихся от дистального фрагмента плечевой кости, относимого к *Sharganetta*, грацильностью (что справедливо и по отношению к голотипу *Nogusunna conflictoides*), а также тем, что *fossa m. brachialis* практически вплотную придвинута к *tuberculum supracondylare ventrale*. Одна из плечевых костей имеет сходный с голотипом тип сохранности.

Данный вид был также обнаружен в среднем миоцене местонахождения Штайнхайм в Германии (Zelenkov, 2016). Удивительное сходство морфологии проксимальной плечевой кости немецкого экз. указывает на стабильность характерного для этого рода морфологического типа и высокую диагностичность данного элемента скелета.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения: дистальные фрагменты левой (экз. ПИН, № 4869/23) и правой (экз. ПИН, № 4869/199) плечевых костей.

†ПОДСЕМЕЙСТВО DENDROCHENINAE Livezey et Martin, 1988

Т и п о в о й р о д – *Dendrochen* Miller, 1944.

З а м е ч а н и я. Вымершее семейство *Dendrocheninae* было установлено для олигоцен-раннемиоценовых утиных *Dendrochen* и *Mionetta* (Livezey, Martin, 1988), которых

до этого на основании очевидного симплезиоморфного сходства сближали с современными примитивными утками *Dendrocygninae* (Cheneval, 1983b). Кладистический анализ морфологических признаков ранее показал (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009), что *Mionetta* и другие примитивные раннеэоценовые утки могут оказаться членом современной клады *Oxyurinae* – одной из древних групп утиных, дивергировавших, по-видимому, еще в олигоценовое время (Sun et al., 2017). На этом основании *Mionetta* также включаются в расширенный состав *Oxyurinae*. В то же время точный состав даже современных представителей подсемейства *Oxyurinae*, несомненное монофилетическое ядро которого составляют довольно продвинутые роды *Oxyura* и *Nomonyx*, остается неопределенным. Морфологически очень примитивные современные роды *Biziura*, *Thalassornis* и *Stictonetta* реконструируются как базальные представители этой клады по остеологическим данным (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009), но критические для этого анализа *Stictonetta* пока не были включены в молекулярные исследования, поэтому их систематическое положение остается неподтвержденным. При этом примечательно, что *Biziura* реконструируется как сестринская группа к *Oxyurinae* s.s.+*Anserinae* (Gonzalez et al., 2009), что формально дает *Oxyurinae* sensu Worthy, 2009 (то есть включающей, в том числе, вымерших *Mionetta*) парафилетической группой. Крайне плезиоморфная морфология *Stictonetta* наряду с вымершими *Mionetta*, существенно отличающихся морфологически от современных *Oxyura*, лишней раз подтверждают возможную парафилию *Oxyurinae* s.s., поэтому здесь используется подсемейственная группировка более узкой трактовки *Dendrocheninae*. В недавнем филогенетическом анализе (Worthy et al., 2022) было подтверждено предполагавшееся нами исключение *Mionetta* из *Oxyurinae*.

†Род *Mionetta* Livezey et Martin, 1988

Mionetta: Livezey, Martin, 1988, p. 208; Mlíkovský, 2002, p. 109; Mourer-Chauviré, 2008, p. 156; Зеленков, Курочкин, 2015, 157.

Т и п о в о й в и д – *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863, поздний олигоцен и ранний миоцен Франции, ранний и средний миоцен Германии и Чехии, а также средний миоцен Румынии; см. (Зеленков, 2012а).

Д и а г н о з. В плечевой кости каудальный гребень стержня ориентирован на дорсальный бугорок; дорсальный бугорок субтреугольный и заметно выдается относительно каудальной поверхности кости; головка плечевой кости нависает над дорсальной порцией пневматической впадины; пневматическая впадина не пневматизирована; дорсальная поверхность пекторального гребня явно вогнутая; расстояние между вентральным надмышцелковым бугорком и дорсальным мышцелком не меньше, чем ширина вентрального надмышцелкового бугорка; дорсальный надмышцелковый отросток отсутствует.

С о с т а в. Кроме типового вида, *M. turgaica* sp. nov., ранний олигоцен Казахстана; *M. natator* (Milne-Edwards, 1867), поздний олигоцен Франции, ранний миоцен Франции и Чехии, средний миоцен Германии и, предположительно, поздний миоцен Молдовы; *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868), ранний и средний миоцен Франции, Германии и Чехии; *M. oligocaena* (Tugarinov, 1940), ранний миоцен Казахстана.

З а м е ч а н и я. Представители рода *Mionetta* – одни из самых обычных ископаемых птиц в ранне- и среднемиоценовых отложениях Западной и Центральной Европы. Эти плохо приспособленные к нырянию (Worthy, Lee, 2008) утиные, по-видимому, занимали экологическую нишу современных речных уток рода *Anas*. На рубеже олигоцена и миоцена представители рода *Mionetta* претерпели адаптивную радиацию, и в раннемиоценовых отложениях Франции одновременно присутствуют остатки как минимум четырех видов, один из которых (мельче, чем *M. blanchardi*) до сих пор остается неназванным. Иногда считается, что *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868) представляет собой всего лишь крупных особей *M. blanchardi* (Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002). Тем не менее, для *M. consorbina* характерны морфологические отличия (Cheneval, 1983b; Mourer-Chauviré, 2008), что позволяет считать этот вид валидным. *M. blanchardi* из среднего миоцена Германии (Göhlich, 2002) отличается морфологически от раннемиоценовых форм и, скорее всего, представляет отдельный вид. Мликовский (Mlíkovský, 2002) также включил в род *Mionetta* крупную утиную птицу *Anas robusta* (Milne-Edwards, 1868), известную из среднего миоцена Франции, отметив сходство этого вида с современными Dendrocygninae (Mlíkovský, 2002).

Приведенный выше диагноз основан на диагнозе рода, предложенном Б. Лайвизи и Л. Мартином (Livezey, Martin, 1988) с учетом наших данных, а также по (Worthy et al., 2007; Worthy, Lee, 2008). Здесь приведен только диагноз по плечевой кости как наиболее изученному и диагностичному элементу скелета. Отличия в строении других элементов, в частности карпометакарпуса (Livezey, Martin, 1988), требуют подтверждения.

***Mionetta turgaica* sp. nov.**

Рис. 5-25

Э т и м о л о г и я. От реки Тургай в Центральном Казахстане

Г о л о т и п – ПИН, № 2974/22, краниальная половина левого коракоида; местонахождение Донгуз-Тау, Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, нижний олигоцен. Сборы Е.Н. Курочкина (1968 г.).

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. По размерам сходна с *M. blanchardi*, но отличается от этого вида тем, что коракоид с более тонким стержнем на уровне *facies articularis humeralis*; *impressio bicipitis* не выдается вентрально и не формирует ступеньки с прилегающей частью стержня; *sulcus m. supracoracoidei* очень глубокий и над ним полностью нависает *facies articularis clavicularis*; *crista acrocoracoidei* тонкий.

З а м е ч а н и я. Общая морфология коракоида реконструируется по трем экземплярами из типового местонахождения. От современных утиных коракоид отличается крупным и округлым *cotyla scapularis* и наличием плезиоморфной вырезки в стеральной части *processus procoracoideus*, соответствующей *foramen n. supracoracoidei* у других птиц (у продвинутых утиных вырезка исчезает). Эта вырезка присутствует как очень редкая индивидуальная вариация у *M. blanchardi* (обнаружена мною только у нескольких экземпляров из нескольких сотен просмотренных), в то время как она имеется у обоих известных коракоидов *M. turgaiica*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, №№ 2974/18, неполный левый коракоид; 2974/21, каудомедиальный угол левого коракоида; 2974/32, левая лопатка; экз. 2974/10, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса – все из типового местонахождения; сборы Е.Н. Курочкина (1968). Экз. ПИН, № 1442/313, дистальный фрагмент правой локтевой кости; местонахождение Челкар-Тенгиз, овраг Мын-Сай; Центральный Казахстан; челкарнуринская свита; нижний олигоцен; соры М.Г. Прохорова (Имперская Академия Наук; 1915 г.).

***Mionetta oligocaena* (Tugarinov, 1940), comb. nov.**

Рис. 5-25

Anas oligocaena: Тугаринов, 1940б, с. 314, рис. 1; Дементьев, 1964, с. 690, рис. 699б, в; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 175,

Dendrochen oligocaena: Mlíkovský, Švec, 1986, p. 261.

Л е к т о т и п – ПИН, № 210/744, дистальные 2/3 правой плечевой кости; местонахождение Акеспе, Северное Приаралье, Кызыл-Ординская обл., Казахстан; аральская свита, нижний миоцен. Выделен (Mlíkovský, Švec, 1986, p. 261).

О п и с а н и е. Вентральная площадка эпифиза на вентральной стороне сгибаемого отростка между отпечатками отхождения *m. pronator profundus* и *m. pronator superficialis* широкая. Отпечаток отхождения *m. pronator superficialis* приближен к вентральному надмышцелковому бугорку. Площадка надистальной поверхности эпифиза между мышцелками и дорсальным краем локтевой ямки почти равна диаметру вентрального мышцелка. Очертания вентрального мышцелка овоидные. Дорсальный гребень, ограничивающий дорсальную триципитальную борозду, сдвинут краниально по отношению к вентральному гребню, при взгляде с дистальной стороны. Сгибаемый отросток заострен при виде с вентральной стороны. Локтевая ямка широкая, с пологими выходами дистально и проксимально. Размеры немного крупнее современной *A. sponsa*.

З а м е ч а н и я. Фрагмент плечевой кости был обозначен в качестве лектотипа *Anas oligocaena* Мликовским и Швецом (Mlíkovský, Švec, 1986, p. 261). В первоописании «*Anas oligocaena*» была отнесена к роду *Anas* на основании общего сходства с его современными представителями (Тугаринов, 1940б). Мликовский и Швец (Mlíkovský, Švec, 1986)

переместили ее в трибу *Dendrocygnini*, обосновав это более узким пространством между дорсальным мышцелком и вентральным надмышцелковым бугорком (последний представляет собой место отхождения *lig. collaterale ventrale*), чем ширина вентрального надмышцелкового бугорка. Данный признак (по Woolfenden, 1961) служит исключительным отличием *Dendrocygnini* от остальных *Anseriformes*. Действительно, это пространство у *Dendrocygnini* можно принять суженным с учетом выступающей вентропроксимально заостренной вершины дорсального мышцелка, которой нет у остальных *Anseriformes*. Но у экземпляра из Акеспе это пространство определенно шире, чем площадка вентрального надмышцелкового бугорка, а вершина дорсального мышцелка не заострена (Зеленков, Курочкин, 2015).

Более того, на основании широкого отпечатка плечевой мышцы и соответственно более узкого внутреннего гребня, граничающего этот отпечаток, «*Anas*» *oligocaena* была помещена чешскими авторами в род *Dendrochen*, известный по одному виду из нижнего миоцена США (Miller, 1944). Но у «*Anas*» *oligocaena* отпечаток плечевой мышцы достаточно узкий и занимает только около половины ширины дистальной части стержня плечевой кости, а внутренний гребень низок и широк. Кроме того, вентральный мышцелок у «*Anas*» *oligocaena* несколько вытянутый, овоидный (у *Dendrocygnini* и у *Dendrochen* он шаровидный); стержень плечевой кости у «*Anas*» *oligocaena* утолщен, робустен (у *Dendrocygnini* он тонкий и изящный) и округлого сечения в дистальной части (у *Dendrocygnini* стержень уплощен в дистальной части). Таким образом, «*Anas*» *oligocaena* не относится ни к *Dendrocygnini* и, по-видимому, не может быть включен в род *Dendrochen*. В то же время лектотип «*Anas*» *oligocaena* по размерам и общей морфологии очень схож с плечевой костью *Mionetta consorbina*, с которым он ранее не был сравнен. На этом основании «*Anas*» *oligocaena* здесь перемещен в род *Mionetta*. Следует отметить, что *Mionetta* также был помещен в *Dendrocygnini* Мликовским и Швецом (Mlíkovský, Švec, 1986). Общая морфология дистальной части плечевой кости достаточно консервативна у утиных (см. главу 3), поэтому для подтверждения независимого видового статуса *Mionetta oligocaena* относительно *M. consorbina* необходимы данные по другим элементам скелета. В то же время с учетом удаленного географического положения казахстанской находки кажется правомерным пока оставить ее в ранге самостоятельного вида.

Возраст отложений аральской свиты местонахождения Акеспе (Агыспе), откуда происходит образец, остается дискуссионным. Долгое время считался поздним олигоценом (Бронева и др., 1967), но затем был принят в качестве раннего миоцена (Попов и др., 1993; Lopatin, 2004; Akhmetiev et al., 2005). Некоторые исследователи отмечают близость фауны аральской свиты позднеолигоценовым фаунам Центральной Монголии (Daxner-Höck et al., 2013) и на этом основании снова относят фауну к позднему олигоцену. В то же время в Монголии не известны фауны, сопоставимые с биозонами MN1-2 (к которым относят аральскую фауну, см. Lopatin, 2004), и поэтому в недавней обобщающей сводке по

биостратиграфии неогена Азии снова принимается раннемиоценовый возраст фауны Акеспе (Wang et al., 2013).

В типовую серию по *Anas oligocaena*, а затем и по *Dendrochen oligocaena*, были включены фрагменты локтевой кости (экз. ПИН, № 210/745), лучевой кости (экз. ПИН, № 210/746, два фрагмента) и карпометакарпуса (экз. ПИН, № 210/747). Карпометакарпус показывает наибольшее сходство с *Tadornini*, а именно с родом *Tadorna* (при сравнении с *Chloephaga*, *Alopochen* и *Tadorna*). Проксимальный и дистальный фрагменты лучевой кости и дистальный фрагмент локтевой кости ввиду фрагментарности и малой диагностичности этих элементов скелета не могут быть отнесены ни к одному из подсемейств утиных.

М а т е р и а л. Лектотип.

***Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867)**

Рис. 5-25

Л е к т о т и п – MNHN Av-6428, левая локтевая кость; местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; Франция, нижний миоцен (обозначен: Storer, 1956).

З а м е ч а н и я. Экз. общей морфологией и размерами сходен с *M. natator* из раннего миоцена Франции; в частности, для него характерен выступающий каудально дорсальный полублок *trochlea carpalis* (видно при виде с проксимальной стороны), в то время как у современных утиных (в том числе *Oxyura*) этот полублок сильно редуцирован. Этот признак также характерен и для *M. blanchardi*. В то же время краниальная пястная ямка у казахстанского образца не так выражена при виде с проксимальной стороны, в сравнении с французскими материалами, что может объясняться как изменчивостью, так и свидетельствовать о принадлежности описываемого образца к отдельному виду. В то же время фрагментарность находки и отсутствие данных по изменчивости у раннемиоценовых утиных *Mionetta* останавливают от формального описания вида.

М а т е р и а л. Проксимальная половина левого карпометакарпуса; местонахождение Алтыншоқысу, Западный Казахстагн; аральская свита, верхний костеносный горизонт; нижний миоцен (MN 1; см. Lopatin, 2004).

***Mionetta defossa* Zelenkov, sp. nov.**

Рис. 5-40

Э т и м о л о г и я. От *defossa* *Lam.* – похороненный. Название встречается на этикетках XIX столетия для некрупных уток из Сан-Жеран-ле-Пюи в коллекции Музея естественной истории в Париже. Предположительно, это название предполагалось для одного из мелких видов утиных из местонахождения, но так и не было опубликовано.

Г о л о т и п – МВ, № 325-1, правый коракоид, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен, Франция.

О п и с а н и е. Коракоид морфологически идентичен таковому *M. blanchardi*, но заметно мельче.

С р а в н е н и е. Заметно мельче, чем *M. blanchardi*; по размерам соответствует крупным экземплярам «*Mionetta*» *natator* и некрупным современным *Anas crecca*.

З а м е ч а н и я. Среди материалов по утиным из Сен-Жеран-ле-Пюи присутствуют остатки некрупной утки, морфологически идентичной *M. blanchardi*, но заметно более мелкой – по размерам сопоставимой с некрупными экземплярами современных *Anas crecca*. Ранее все материалы по мелким уткам из раннего миоцена Западной Европы относили к «*Mionetta*» *natator*, который представляет более продвинутую линию Anatidae. Разграничение крупных экз. *M. defossa* и мелких экз. *M. blanchardi* может быть затруднено или даже невозможно, однако представляется необходимым обозначить сам факт присутствия еще одной мелкой формы в сообществе раннемиоценовых утиных Западной Европы – более примитивной, чем *M. nataror*. Сходство с *Mionetta* (и Dendrocygninae) в строении коракоида указывает на то, что и другие элементы скелета *M. defossa* должны были быть устроены сходным образом и отличались от таковых более продвинутых *Mioquerquedula*.

ПОДСЕМЕЙСТВО OXYURINAE PHILLIPS, 1926

Род *Uyrekura* gen. nov.

Э т и м о л о г и я. От *Ўйрек*, казах., утка и *Oxyura*, современный род утиных.

Т и п о в о й в и д – *Uyrekura chalkarica* sp. nov., ранний олигоцен Казахстана.

Д и а г н о з. В карпометакарпусе вершина processus extensorius тупая и проксимокраниально наклоненная, проксимальный край отростка наклонен по отношению к длинной оси стержня; fovea carpalis cranialis практически не выражена; дорсальный край trichlea carpalis умеренно выдается проксимально и лишен вырезки в своей каудальной части; дорсальные и вентральные полублоки trochlea carpalis формируют ступеньку без вырезки при виде с проксимальной стороны; дорсальный полублок при виде с каудальной стороны несущественно выдается проксимально по отношению к вентральному блоку; fovea carpalis caudal глубокая, щелевидная; вентральные полублоки trochlea carpalis имеют субокруглые очертания и выступают существенно каудальнее, чем основание metacarpalia minor и дорсальный полублок trochlea; fossa infratrochlearis глубокая и краниально ограничена тонким гребнем, тянущимся проксимально от processus pisiformis; depressio muscularis interna длинное и очень глубокое, формирует впадину на вентральной поверхности processus extensorius, processus pisiformis нависает над этим depressio; metacarpalia major формирует уплощенную дорсокраниальную стенку дистальнее processus extensorius, вентрокраниальный край этой стенки формирует неясный гребень.

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. По пропорциям проксимальной части карпометакарпуса *Uyrekura* более всего сходна с современными *Biziura* и раннемиоценовой *Manuherikia lacustrina* (Worthy, Lee, 2008). Три указанных рода объединяет сильно выдающийся вентральный полублок *trochlea carpalis*, отличающий их от всех других гусеобразных за исключением специализированного таксона *Merganetta armata*. *Uyrekura*, *Biziura* и *Manuherikia lacustrine*, кроме того, имеют необычно глубокое и крупное *depressio muscularis interna*, при этом у них отсутствует ямка, располагающаяся у большинства утиных дистокаудальнее *processus pisiformis* (она также практически отсутствует у *Thalassornis*). В то же время *Uyrekura* отличается от *Biziura*, *Manuherikia*, *Merganetta* и всех других *Anseriformes* за исключением *Anseranas* (Woolfenden, 1961) более плезиоморфным отсутствием вырезки в дорсальном полублоке (крае) *trochlea carpalis* и, по-видимому, связанным с этим отсутствием выраженной ямки для крепления сухожилия на дорсокаудальной части дорсального полублока *trochlea carpalis*. *Uyrekura* также отличается от *Biziura* наклоненной проксимальной стенкой *processus extensorius* (у *Biziura* она перпендикулярна длинной оси кости, так же, как и у *Manuherikia lacustrina*; Worthy, Lee, 2008) и слабо выдающимся проксимально (как у *Manuherikia lacustrine*; Worthy, Lee, 2008, text-fig. 2H) дорсальным полублоком *trochlea carpalis* относительно вентрального полублока и *processus extensorius* при виде с дорсальной стороны (сильно выступает у *Biziura*). Уплощенная дорсокраниальная стенка *metacarpalia major* с выступающей вентрокраниальным краем кости также и отсутствует у *Biziura* и, по-видимому, всех других *Anseriformes*, имеющих более или менее округлую краниальную стенку этой метакарпалии в поперечном сечении. *Uyrekura* также отличается от *Manuherikia* отсутствием *fovea carpalis cranialis* и тем, что вентральный полублок *trochlea carpalis* ориентирован строго параллельно длинной оси кости при виде с каудальной стороны (наклонене у *Manuherikia*). При этом прямой вентральный полублок *trochlea carpalis* имеется у современных *Oxyura*.

Uyrekura отличается от *Mionetta* наклоненным проксимально *processus extensorius*, более глубокой *depression muscularis interna*, отсутствием *fovea carpalis cranialis*, сильно выступающим каудально вентральным полублоком *trochlea carpalis*, заметно более глубокой и ограниченной явным гребнем *fossa infratrochlearis*, отсутствием выраженной ямки на вентральной поверхности кости, непосредственно дистокаудальнее *processus pisiformis*, отсутствием ямки на дорсокаудальной поверхности проксимального края и вырезки в каудальном крае дорсаного полублока *trochlea carpalis*, а также более длинной и узкой *fovea carpalis caudalis*.

З а м е ч а н и я. Плезиоморфное отсутствие вырезки в дорсальном полублоке *trochlea carpalis*, а также слабо выступающий проксимально дорсальный полублок этого трохлае сближает *Uyrekura* с *Romainvillia stehlini* (Mayr, 2008). В то же время *Uyrekura* отличается присутствием хорошо выраженной *fovea carpalis cranialis*, узкой и глубокой *depressio*

muscularis interna и выступающей каудально субокруглым вентральным полублоком (Maug, 2008, fig. 2). Два последних признака – явные апоморфии, отсутствующие у примитивных гусеобразных, в том числе Anseranatidae. Их присутствие у *Biziura* и *Manuherikia* указывают на отнесение *Uyrekura* к кладе Охуринае (см. Worthy et al., 2022). При этом отсутствие вырезки в каудальном крае дорсального полублока trochlea carpalis – явная плезиоморфия *Uyrekura*, указывающая на базальное положение рода относительно более молодых *Manuherikia* и современных *Biziura*.

***Uyrekura chalkarica* sp. nov**

Рис. 5-25

Э т и м о л о г и я. От оз. Челкар в Центральном Казахстане.

Г о л о т и п – ПИН, № 2974/4, проксимальный эфрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Челкар-Тенгиз, овраг Мын-Сай; Центральный Казахстан; челкарнуринская свита, нижний олигоцен. Сборы Е.Н. Курочкина (1968 г.).

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде один вид.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 2974/4, фрагмент правого коракоида из типового местонахождения.

З а м е ч а н и я. Коракоид из типового местонахождения соответствует голотипу по относительным размерам и пропорциям. От *Mionetta* отличается слабо выступающей labrum glenoidale и меньшей facies articularis humeralis.

«*Aythya*» *chauvirae* Cheneval, 1987

Aythya chauvirae: Cheneval, 1987, p. 148, fig. pl. 1, fig. 7; 2000, p. 335.

Г о л о т и п – MNHN Sa 1457, левая бедренная кость; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. MNHN Sa 10276, неполный правый коракоид; MNHN Sa 10275, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. MNHN Sa 10280, 10243, 13112, 1215, дистальные фрагменты плечевых костей; MNHN Sa 14340, 1279, 1467, 14111, фрагменты локтевых костей; MNHN Sa 14002, 10229, бедренные кости – все из типового местонахождения.

З а м е ч а н и я. «*Aythya*» *chauvirae* – мелкая нырковая утка, по размерам соответствующая современным видам рода *Oxyura*. Ранее уже отмечалось (Worthy et al., 2007), что *Aythya chauvirae* может относиться к Dendrocheninae. Бедренная кость не может относиться к роду *Aythya*, поскольку характеризуется иными пропорциями (она более короткая и с толстым стержнем). Кроме того, бедренная кость отличается от таковой *Aythya* практически не выступающим проксимально и краниально относительно головки вертелом и отчетливо глубокой fossa poplitea. По этим признакам, а также по пропорциям, данная форма

сходна с *Clangula* и *Oxyura*, с которыми она также близка по размерам. В то же время отличается от *Clangula* некрупной головкой (робустная у морянок) при виде с каудальной и проксимальной сторон, при этом по форме головки соответствует современным *Oxyura*. Плечевая кость характеризуется выраженным каудальным гребнем стержня (Worthy et al., 2007), а так же пропорциями, сходными с таковыми у *Oxyura*, для которых характерен дистально зауженный стержень и маленький дистальный эпифиз (в сравнении с более крупными стержнями и дистальными эпифизами других утиных). Ранее отмечалось, что дистальный фрагмент плечевой кости принадлежит другому более мелкому таксону (Worthy et al., 2007), но в действительности мелкие размеры дистального эпифиза объясняются разницей в пропорциях. У *Mionetta*, которая может рассматриваться как типичный представитель *Dendrocheninae* s.s., стержень и дистальная часть плечевой кости не заужены. Таким образом, *Aythya chauvirae*, несомненно, относится к *Oxyurinae* s.s. (исключая *Mionetta*), при отличается от современных *Oxyura* проксимодистально широкой головкой плечевой кости при виде с каудальной стороны и, скорее всего, представляет отдельный род. В то же время я пока воздерживаюсь от выделения *Aythya chauvirae* в отдельный род ввиду плохой диагностичности бедренной кости у утиных (характеризующейся наибольшей индивидуальной изменчивостью; см. выше), а также плохой сохранности и фрагментарности других материалов по этому виду.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANSERINAE VIGORS, 1825

ТРИБА INCERTAE SEDIS

†Род *Anserobranta* Kurochkin et Ganea, 1972

Anserobranta: Курочкин, Ганя, 1972, с. 54; Kessler, 1984, p. 525, 1992, p. 52; Cheneval, 1987, p. 140; 2000, p. 326; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 166.

Т и п о в о й в и д – *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972, поздний миоцен Молдовы.

Д и а г н о з. В проксимальном эпифизе локтевой кости отпечаток плечевой мышцы неглубокий. Вершина локтевого отростка округлая. Сухожильная борозда на дорсальной стороне дистального эпифиза лучевой кости выражена слабо. По границе дорсальной и каудальной поверхностей стержня лучевой кости нет выраженного гребня. Стержень большой метакарпалии прямой; каудальная сторона основания малой метакарпалии с едва заметной продольной ямкой; дорсальная пястная ямка не образует глубокой выемки в каудальном крае пястного блока; вентральный край пястного блока при переходе на стержень не образует ступеньки. Дорсальная ямка проксимальной фаланги большого пальца крыла разделена на две части почти одинаковой длины, по краниальному и по каудальному краям ее проходят глубокие канавки отпечатков сухожилий. В дистальном эпифизе тарсометатарсуса латеральное ребро блока метатарзалии III больше медиального.



Рис. 5-30 *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972 (*a*, *д*, *ж*, *л*, *п*, *у*) в сравнении с современными Anserinae: *a* – экз. ПИН, № 1713/605 *д* – экз. ПИН, № 1713/606, *ж*, *л* – экз. ПИН, № 1713/607, *п*, *у* – голотип ПИН, № 1713/1722 – все из местонахождения Кишинев, Молдова, низы верхнего миоцена; *б*, *е*, *и*, *н*, *р*, *ф* – *Cygnus melanocoryphus*, экз. ПИН, 38-3-1, современный; *в*, *з*, *м*, *с*, *х* – *Anser fabalis*, экз. ПИН, № 38-10-2, современный; *г*, *к*, *о*, *т*, *ц* – *Branta canadensis*, экз. ПИН, № 38-19-2, современный. *a–г* – проксимальные части плечевых костей с каудальной стороны; *д*, *е* – дистальные части плечевых костей с краниальной стороны; *ж–о* – проксимальные части локтевой кости с вентральной (*ж–к*) и краниальной (*л–о*) сторон; *п–ц* – проксимальная часть карпометакарпуса с вентральной (*п–т*) и проксимальной (*у–ц*) сторон. Длина масштабной линейки 1 см.

С о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. Мликовский (Mlíkovský, 2002, p. 116) роды *Anserobranta* и *Proanser* свел в синонимы современного рода *Alopochen*, образовав, таким образом, *Alopochen tarabukini* (Kurochkin et Ganea, 1972). *Anas robusta* Milne-Edwards, 1868 из среднего миоцена

Франции была предварительно перемещена в род *Anserobranta* Шеневалем (Cheneval, 1987, 2000), но здесь исключена из этого рода. Проведенный филогенетический анализ показывает, что *Anserobranta* представляет собой стволых Anserinae, до расхождения на Anserini и Cygnini (Беличенко, Зеленков, 2022а, б).

***Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972**

Рис. 5-30

Cygnus sp.: Macarovic, Oescu, 1941, p. 377, pl. VII, fig. 13.

Anserobranta tarabukini: Курочкин, Ганя, 1972, с. 54, рис. 4–8, табл. I, фиг. 5–9, табл. II, фиг. 1–4; Kessler, 1984, p. 525, figs. 19–20; 1992, p. 52, fig. 6; Bocheński, 1997, p. 304; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 167, табл. XV, фиг. 13, 14.

Alopochen tarabukini: Mlíkovský, 2002, p. 116.

Г о л о т и п – ПИН, № 1713/1722, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение г. Кишинев, Молдова; рифовые известняки, средний сармат, низы верхнего миоцена.

П а р а т и п ы – ПИН, № 1713/1720, проксимальная часть правого и ПИН, № 1713/1723 (молодая особь), левого карпометакарпусов, местонахождение г. Кишинев; ГИКМ, № 12173/4f, проксимальная часть левого карпометакарпуса, местонахождение Голбочика (в г. Кишиневе); средний сармат, низы верхнего миоцена.

О п и с а н и е. Наружный (медиальный) край лучевой кости вблизи суставной поверхности для лучевой кости запястья практически прямой (заметная выпуклость отсутствует). См. также Курочкин, Ганя, 1972.

М а т е р и а л. Голотип; паратипы; экз. ПИН, №№ 1713/1721 и 1725, проксимальные эпифизы правых локтевых костей с частью стержня, местонахождение г. Кишинев; экз. ГИКМ, № 12173/4d, проксимальный эпифиз правой локтевой кости, местонахождение Голбочика; экз. ГИКМ, № 12173/4b, 4c и 4e, дистальный эпифиз правой (№ 12173/4b) и левых локтевых костей, местонахождение Голбочика; экз. ГИКМ, № 12173/4a, полная правая локтевая кость, местонахождение Голбочика; экз. ПИН, № 1713/1726, дистальный фрагмент левой лучевой кости; экз. ПИН, № 1713/1724, первая фаланга II пальца левой кисти; экз. без номера, Ясский университет им. А.И. Кузы (Румыния), левая плечевая кость; все два из типового местонахождения; экз. ГИКМ, № 12173/4g, дистальный фрагмент правого тарзометатарзуса, местонахождение Голбочика; средний сармат, низы верхнего миоцена.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Местонахождения г. Кишинев и Голбочика, Молдова; конец среднего – начало позднего миоцена, Молдова; местонахождение Крединца, южная Добруджа, Румыния, поздний миоцен.

ТРИБА CYGNINI Cracraft, 2013

Род *Cygnus* Bechstein, 1803

Cygnus pristinus Kurochkin, 1971

Рис. 5-31

Cygnus pristinus: Курочкин, 1971а, с. 60, рис. 2; 1976, с. 55, рис. 3-5; 1985, с. 58, рис. 27, табл. VII, фиг. 5-8; Zelenkov, 2013, p. 155, fig. 2; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 159, табл. XIV, фиг. 20-24.

Cygnus sp.: Курочкин, 1985, с. 34 (partim).

Cygnus olor: Mlíkovský, Švec, 1986, p. 264.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/25, дистальный конец левой лучевой кости; местонахождение Хунг-Хурэ, верхний миоцен – нижний плиоцен.

О п и с а н и е. Дистальная часть стержня лучевой кости уплощена и расширена. Tuberculum aroneurosis занимает большую площадь и сильно поднят над каудальной поверхностью. См. также: Курочкин, 1985.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид: длина эпифиза от краниального края кости до каудального края cotyla scapularis – 39 (экз. ПИН, № 3222/32), максимальный диаметр cotyla scapularis – 7.5 (экз. ПИН, № 3222/32), 7.0 (экз. ПИН, № 2737/390). Лопатка: высота carut scapulae – 24.5 (экз. ПИН, № 2614/111), длина facies articularis humeralis вместе с tuberculum coracoideum – 18.2 (экз. ПИН, № 2614/111), 18.1 (экз. ПИН, № 2614/27). Плечевая кость: наибольшая ширина дистального эпифиза – 36.2 (экз. ПИН, № 2614/108), наибольшая высота дистального эпифиза – 20.3 (экз. ПИН, № 2614/108). Локтевая кость: наибольшая ширина дистального эпифиза – 23.2 (экз. ПИН, № 2614/109), ширина trochlea carpalis – 12.5 (экз. ПИН, № 2614/109). Лучевая кость: наибольшая ширина дистального эпифиза – 16.7 (голотип), 15.8 (экз. ПИН, № 2614/115), 15 (экз. ПИН, № 3222/25). Карпометакарпус: высота trochlea carpalis – 12.6 (экз. ПИН, № 3222/38), 12.3 (экз. ПИН, № 3222/671), 13.0 (экз. ПИН, № 2614/159); максимальная краниокаудальная высота проксимального эпифиза – 30.7 (экз. ПИН, № 3222/38), 32.8 (экз. ПИН, № 2614/159). Проксимальная фаланга большого пальца крыла: наибольшая длина – 50.5. Тибиотарзус: ширина дистального эпифиза ~ 23.9 (экз. ПИН, № 2614/70), высота через incisura intercondylaris – 13.9 (экз. ПИН, № 2614/70). Тарзометатарзус: ширина проксимального эпифиза ~ 24 (экз. ПИН, № 2614/154), высота проксимального эпифиза – 21 (экз. ПИН, № 2614/154); ширина trochlea metatarsi III – 10.1 (экз. ПИН, № 3222/54). Фаланги пальцев лапы: длина первой фалагни IV пальца – 42; длина третьей фаланги III пальца – 34.7; длина четвертой фаланги IV пальца – 31; длина третьей фаланги IV пальца лапы – 31.3.

С р а в н е н и е. Богато представленный материал по *C. pristinus* позволяет сравнивать его с другими видами лебедей по многим элементам скелета (Zelenkov, 2013).

Коракоид. При виде с медиальной и латеральной сторон (экз. ПИН, № 3222/32) processus acrocoracoideus не расширяется краниально – этим *C. pristinus* очень хорошо отличается от *C. olor*, с которым данный вид был синонимизирован (Mlíkovský, Švec, 1986). В то же время *C. pristinus*, действительно, схож с *C. olor* (а также *C. bewikii* и *C. melanocoryphus*) тупым краниальным углом facies articularis humeralis. У других лебедей

этот угол заметно более острый, но по этому признаку существует небольшая индивидуальная изменчивость. *C. pristinus* схож с *C. olor* укороченной *impressio lig. acrocoracohumeralis* с заметно загнутой ее краниальной частью (у других лебедей она обычно более узкая, удлиненная и менее изогнутая).

Однозначное сходство в строении коракоида между *C. pristinus* и *C. olor* прослеживается в строении краниальной части кости: у обеих форм при виде с медиальной стороны краниальный край *tuber brachialis* имеет очертания, близкие к полукруглым (в результате чего *tuber brachialis* выглядит куполообразным), в то время как у всех других видов лебедей краниальный край *tuber brachialis* более или менее прямой. Каудальный фрагмент (экз. ПИН, № 3222/53) отличается от всех современных лебедей хорошо развитым углублением на вентральной поверхности *angulus medialis*.

Экземпляр ПИН, № 2737/390 (местонахождение Дзагсо-Хайрхан 1) отличается несколько меньшими размерами, узким и слабоизогнутым *impressio lig. acrocoracohumeralis*, узким краниальным углом *facies articularis humeralis*, и, таким образом, может представлять другой вид. Он схож с коракоидами из верхнего миоцена местонахождения Хиргис-Нур 2.

Лопатка. В строении лопатки для *C. pristinus* характерен сильно развитый *tuberculum coracoideum*, не найденный у других видов современных лебедей (*contra* Курочкин, 1985). Акромиион ориентирован дорсокраниально: у *C. olor* и *C. buccinator* он ориентирован более краниально, у остальных лебедей – более дорсально.

Плечевая кость C. pristinus отличается от таковой *C. olor* слабо выдвинутым вентрально *epicondylus ventralis* (по этому признаку напоминает *C. cygnus* – поэтому эпифиз в целом выглядит узким). В отличие от всех лебедей, *fossa m. brachialis* ориентирована более проксимо-дистально (у современных – под углом). *Epicondylus dorsalis* развит немного сильнее, чем у *C. cygnus*, но слабее, чем у *C. olor* и *C. melanocoryphus* (по этому признаку *C. pristinus* более всего схож с *C. olor*). *Fossa olecrani* глубокая, как у *C. olor* и *C. bewikii*.

Локтевая кость. Для современных *C. olor* характерен проксимодистально широкий *tuberculum carpalis*, но у *C. pristinus* и остальных лебедей подобная особенность не выражена.

Лучевая кость. Единственный четкий признак в дистальном эпифизе лучевой кости – притупленная дистальная вершина, что сближает *C. pristinus* с *C. olor*, но отличает от всех других лебедей, у которых она заметно заострена. Глубокая *fovea ligamentalis* отличает от всех лебедей, хотя у *C. olor* она также довольно глубока. *Sulcus ligamentosus* четко выражен у *C. pristinus*, в то время как он не развит у других лебедей (только в незначительной степени у *C. olor*).

Карпометакарпус. Экземпляры ПИН, №№ 3222/23, 38 и 671, демонстрируют сходство с *C. olor*, выраженное в наличии ямки дистокаудальнее *processus pisiformis* (эта ямка отсутствует у других лебедей, но несильно выражена у *C. olor*), неясной вырезки в вентральном крае *trochlea carpalis* и более укороченной (округлой) форме очертаний *trochlea*

carpalis при виде с вентральной стороны (у *C. cygnus* очертания trochlea carpalis – более вытянутые, овальные). Кроме того, *C. pristinus* схож с *C. olor* и отличается от *C. cygnus* не так сильно выдающейся проксимально дорсальной половиной trochlea carpalis. Экз. ПИН, № 2614/159, и экземпляр ПИН, № 3222/38 показывают, что processus extensorius у ископаемого лебеда был заметно укорочен по сравнению со таковым у всех современных видов.

В дистальном эпифизе карпометакарпуса для *C. pristinus* характерна расширенная, как у *C. olor*, фасетка малой метакарпалии. Симфиз между метакарпалиями, позволяющий отливающий отличать современный вид *C. olor* от других видов, в полной мере не сохранился на обоих карпометакарпусах, относимых к *C. pristinus*.

Первая фаланга большого пальца крыла. Фаланга укорочена, как у современных *C. olor*. Скульптура поверхности выражена очень четко, по сравнению со всеми современными видами: на дорсальной и вентральной поверхностях ясно выражены углубления. Яма на вентральной поверхности хорошо выражена из современных видов у *C. cygnus*, но не у *C. olor*. Проксимальная сочленовная поверхность вытянута дорсовентрально (как у *C. cygnus*), в то время как у *C. olor* она более округлая.

Os capri radiale сходна с таковой *C. olor* общей морфологией.

Тубиотарсус. Для *C. pristinus* характерен утоньшенный при виде с краниальной стороны медиальный мыщелок, что напоминает состояние у *C. olor*. Ранее указывалось (Курочкин, 1985), что форма выходного отверстия canalis extensorius может служить признаком, различающим кликунов и шипунов, но изучение большей выборки показывает, что это не так. *C. pristinus* отличается от всех современных лебедей расширенной incisura intercondylaris. Эта вырезка несколько расширена и у некоторых экземпляров современного *C. olor*.

Тарзометатарсус. Проксимальный эпифиз тарсометатарсуса устроен сходным образом у всех современных лебедей, поэтому сохранившийся фрагмент не позволяет установить, к какому виду был ближе ископаемый лебедь. Характерной особенностью тарсометатарсуса *C. pristinus* является более глубокая, чем у современных видов, fossa infracotyliaris. В дистальном эпифизе trochlea metatarsi III при виде с медиальной стороны имеет овальный профиль (округлый у *C. olor*), а при виде с дорсальной стороны слабо расширяется дистально (как у *C. cygnus*, но не у других видов рода). Trochlea metatarsi IV также сходен с *C. cygnus* и *C. melanocoryphus* и отличается от *C. olor* тем, что имеет узкий желоб на дистальной поверхности.

Фаланги пальцев укорочены (Курочкин, 1985).

З а м е ч а н и я. Отнесение *C. pristinus* к роду *Cygnus* основано на сочлении крупных размеров и ряда морфологических признаках. В частности, краниальная часть лопатки не пневматизирована (в отличие от гусей, у которых в этой позиции имеется пневматическое отверстие); краниальная вершина коракоида при виде с медиальной стороны имеет

характеризующую лебедей серповидную форму; вентральный мышцелок плечевой кости проксимодистально сжат при виде с краниальной стороны; в тибиятурсусе латеральный мышцелок узкий при виде с дистальной стороны.

Мликовский и Швец (1986) в 1982/1983 г. изучили голотип *C. pristinus* и в результате поместили этот ископаемый вид в младшие синонимы современного вида *C. olor*. По не известной причине эти авторы не включили в анализ описанные к этому времени более информативные материалы - дистальный фрагмент плечевой кости и тибиятурсус (Курочкин, 1976). Дистальный фрагмент лучевой кости (голотип) *C. pristinus*, действительно, практически неотличим от таковой современного *C. olor*, однако этот элемент скелета недостаточно диагностичен для решения проблемы таксономического статуса ископаемой формы. По многим морфологическим чертам *C. pristinus* (и, в частности, по наличию укороченных фаланг крыла и пальцев стопы) сходен с современным *C. olor*, но в то же время отличается от этого и других видов рода по ряду признаков практически всех известных элементов скелета (Zelenkov, 2013). При этом ископаемый вид также проявляет сходство с современным *C. cygnus* в строении ряда элементов скелета (плечевая кость, базальная фаланга большого пальца крыла, тарсометатарсус). Поэтому хотя филогенетическая близость *C. pristinus* к линии *C. olor* кажется несомненной, видовая идентичность неогенового монгольского лебеда также выглядит несомненной.

Смесь признаков шипунов и кликунов указывает на возможное базальное филогенетическое положение *C. pristinus* по отношению к современным видам – в этом случае пропорции, характеризующие шипунов, могут считаться плезиоморфными для рода. По молекулярным данным дивергенция *Cygnus* относительно других гусиных датируется ранним миоценом (19.5 или 18.1 млн. л; Gonzalez et al., 2009; Sun et al., 2017), а базальная дивергенция современных видов может датироваться концом среднего – началом раннего миоцена (Sun et al., 2017). Однако в цитируемых исследованиях использовались только внешние по отношению к Anatidae калибрационные точки, поэтому датировки дивергенций отдельных линий могут оказаться неточными – в частности, это может быть справедливо для лебедей *Cygnus*, которые (в отличие от ряда других групп утиных) в среднем миоцене еще не представлены в летописи.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 3222/32, краниальный фрагмент правого коракоида, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2737/390, краниальный фрагмент правого коракоида, местонахождение Дзагсо-Хайрхан 1; экз. ПИН, №№ 3222/53, /705, каудальные фрагменты правых коракоидов, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/27, /111, краниальные фрагменты левых лопаток, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/108, дистальный фрагмент правой плечевой кости, экз. ПИН, № 3222/19, фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2737/391, дистальный фрагмент локтевой кости, местонахождение Дзагсо-Хайрхан 1; экз. ПИН, № 3222/109,

дистальный фрагмент локтевой кости, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/115, ПИН, № 3222/25, дистальные фрагменты правых лучевых костей, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/116, ульнаре левого крыла, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, №№ 3222/23, /38, проксимальные фрагменты правых карпометакарпусов, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/159, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса, местонахождение Чоно-Хариах 2; экз. ПИН, № 3222/671, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 3378/100, фрагмент левого карпометакарпуса, местонахождение Чоно-Хариах 2; экз. ПИН, №№ 3222/40, /41, дистальные фрагменты правых карпометакарпусов, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/26, первая фаланга большого пальца левого крыла, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/70, дистальный фрагмент правого тибiotарзуса, местонахождение Чоно-Хариах; экз. ПИН, № 2614/153, дистальный фрагмент левого тибiotарзуса в матриксе, местонахождение Дзагсо-Хайрхан 4; экз. ПИН, № 2614/154, проксимальный фрагмент правого тарзометатарзуса, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 3222/54, trochlea metatarsi III правого тарзометатарзуса, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/32, третья фаланга IV пальца левой лапы, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/113, третья фаланга III пальца левой лапы, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 2614/117, четвертая фаланга IV пальца правой лапы, местонахождение Хиргис-Нур 2; экз. ПИН, № 3222/599, первая фаланга IV пальца левой лапы, местонахождение Хиргис-Нур 1; экз. ПИН, № 2614/73, вторая фаланга III пальца левой лапы, местонахождение Чоно-Хариах. Все – верхний миоцен и/или нижний плиоцен Монголии (см. Zelenkov, 2013).

Cygnus cf. C. pristinus

М а т е р и а л. Экз. ПИН, без номера, дистальный фрагмент левой локтевой кости, левая лучевая кость запястья, проксимальный фрагмент базальной фаланги большого пальца левого крыла – все из местонахождения Холу; республика Тува; верхний миоцен (предположительно MN 11-13). Сборы С.О. Ондара, 2019 г.

О п и с а н и е. Лучевая кость в своей дистальной части слабо расширяется медиально (не формирует хорошо выраженный дисто-медиальный угол). Латеральный сухожильный желоб значительно уже медиального, глубокий в своей проксимальной части и отделен от медиального желоба расширенной площадкой. Отчетливого слияния желобов в дистальной части не прослеживается. Сухожильный отпечаток на вентролатеральной стороне дистального расширения овальный и четко очерченный. Латеральное бугорка вентрального апоневроза на вентральной поверхности лучевой кости имеет расширенную вогнутую зону, в которой отсутствуют какие-то либо бугристости.

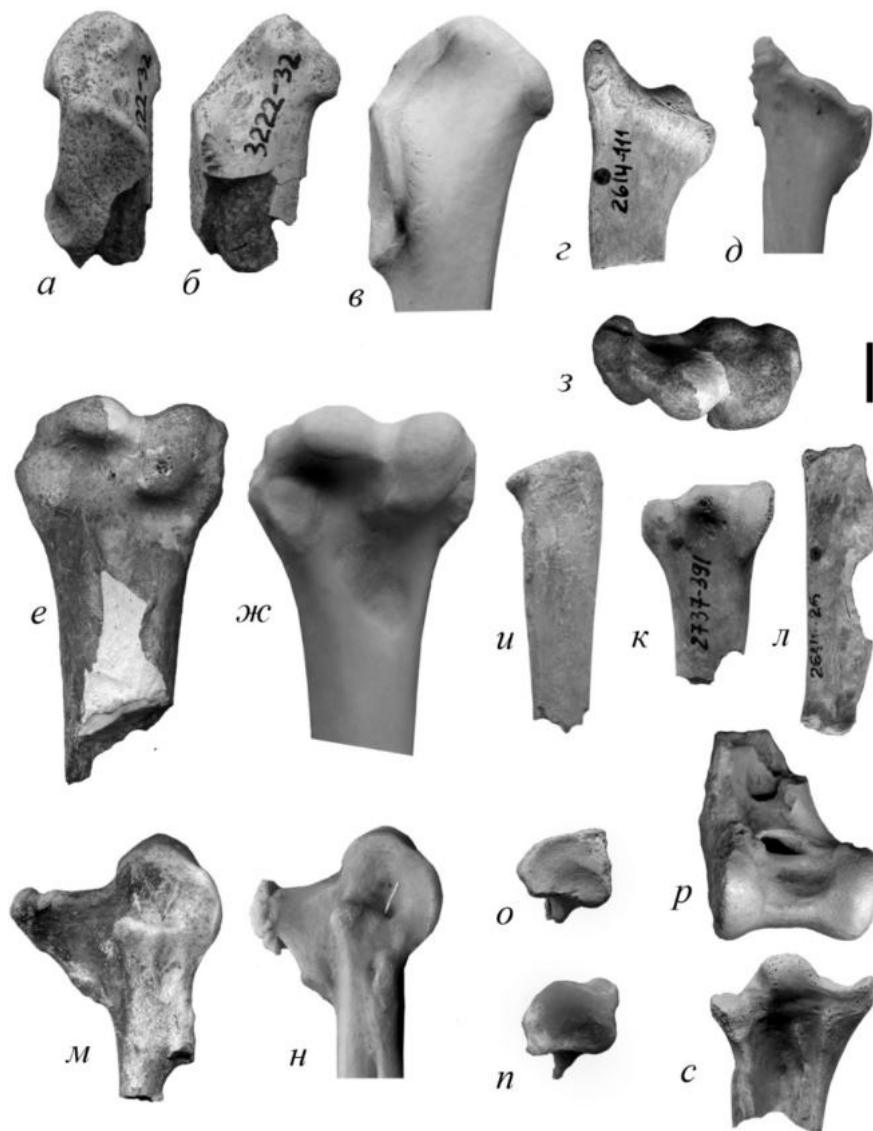


Рис. 5-31. *Cygnus pristinus* Kurochkin, 1971 из верхнего миоцена – нижнего плиоцена Западной Монголии в сравнении с современным *C. olor*: а, б, г, е, з, и–м, о, р, с – *Cygnus pristinus* Kurochkin, 1971: а, б – экз. ПИН, № 3222/32, краниальный фрагмент правого коракоида; г – экз. ПИН, № 2614/111, краниальный фрагмент левой лопатки; е, з – экз. ПИН, № 2614/108, дистальный фрагмент правой плечевой кости; и – голотип ПИН, № 2614/25, дистальный фрагмент левой лучевой кости; к – экз. ПИН, № 2737/391, дистальный фрагмент левой локтевой кости; л – экз. ПИН, № 2614/26, базальная фаланга большого пальца крыла; м – экз. ПИН, № 2614/159, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; о – экз. ПИН, № 3222/40, дистальный фрагмент карпометакарпуса; р – экз. ПИН, № 2614/70, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса; с – экз. ПИН, № 2614/154, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса; в, д, ж, н, п – *Cygnus olor*, современный, экз. ПИН, № 38-1-1: в – правый коракоид; д – левая лопатка; ж – правая плечевая кость; н – правый карпометакарпус. а – с латеральной стороны; б, в, к, м, н – с вентральной стороны; г, д – с медиальной стороны; е, ж, р – с краниальной стороны; з, о, п – с дистальной стороны; и, л, с – с дорсальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

З а м е ч а н и я. Лучевая кость характеризуется общими очертаниями, сходными с современными *Cygnus olor* и ископаемыми *C. pristinus* – для нее характерен слабо расширяющийся медиально эпифиз без выраженного дистомедиального угла. Отличается от современных *Cygnus* наличием расширенной выпуклой площадки, разделяющей сухожильные борозды на дорсальной поверхности кости (к сожалению, эта особенность морфологии не известна для *C. pristinus*).

Фаланга большого пальца крыла общими очертаниями также сходна с фалангой *C. pristinus*, для нее также характерно наличие четко выраженной сухожильной борозды на дорсальной поверхности, обычно незначительно выраженной у современных лебедей. В то же время фаланга из Холу несколько отличается от таковой *C. pristinus* зауженным основанием вентропроксимально ориентированного отростка, обрамляющего проксимальную суставную поверхность с вентральной стороны. Суставная поверхность более широкая краниокаудально, чем у *C. pristinus*.

Лучевая кость запястья общими очертаниями близка к таковой современного *C. olor*, при этом заметно отличаясь пропорциями отдельных частей от таковых других лебедей (остеологическая обособленность шипунов отмечалась многими авторами). К сожалению, морфологические отличия в строении в строении лучевой кости запястья сложно формализуемы и в целом эта кость почти не используется в палеонтологии птиц (обладая значительной диагностичностью). Для *C. pristinus* лучевая кость запястья не известна.

В целом, кости лебеда из Холу принадлежали довольно крупной птице и несомненно представляют форму, близкую *C. pristinus*. Тем не менее некоторые морфологические отличия (и несколько меньшие размеры) свидетельствуют в пользу обособленного видового статуса этого вида, однако из-за плохой сохранности имеющихся материалов его формальное описание не приводится.

Cygnus sp.

Cygnus sp.: Курочкин, 1976, с. 58; 1985, с. 34, рис. 10; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 160.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, №№ 3222/598 и 678, фрагменты правых лопаток, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/101, фрагмент проксимального эпифиза левого карпометакарпуса, местонахождение Дзобхан, Кобдосский аймак, нижний плиоцен; экз. ПИН, №№ 3222/24 и 39, фрагменты проксимальных эпифизов правых карпометакарпусов и экз. ПИН, № 3222/13 – левого карпометакарпуса, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, №№ 2614/22, 2614/102, 3222/44 и 3222/45, гороховидные кости, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, №№ 2614/112 и 3222/27, фрагменты дистального эпифиза правого и левого тибиятарзусов, местонахождение Хиргис-Нур 2, пачка А, верхний миоцен; экз. ПИН, № 3378/46, фрагмент проксимального эпифиза правого тарзометатарзуса, местонахождение Чоно-Хариах, нижний плиоцен; экз. ПИН, № 2737/410, 8-й шейный позвонок, местонахождение Хиргис-Нур 3, пачка А, верхний миоцен.

Экз. без номера в коллекции Омского краеведческого музея; дистальный фрагмент правого тарсометатарзуса; местонахождение Ростовка, Омская область, нижний миоцен.

З а м е ч а н и я. Некоторые остатки крупного лебеда из местонахождения Хиргис-Нур 2 слишком фрагментарны, частично разрушены или выпадают из общего размерного ряда *C.*

pristinus, так что их можно идентифицировать только до уровня *Cygnus* sp. Другие отличаются мелким размером, что указывает на присутствие в позднем миоцене и раннем плиоцене Западной Монголии еще одного некрупного лебедя, помимо *C. pristinus*.

Фрагмент тарсометатарсуса из местонахождения Ростовка принадлежит некрупному лебедю, сопоставимому с современным малым лебедем *C. bewikii*, но менее массивному, чем *C. olor* и *C. cygnus* (различие хорошо заметно по дорсоплантарно низкой высоте стержня при виде с латеральной и медиальной стороны), а также *C. pristinus*. Плохая сохранность сочленовных поверхностей не позволяет точно установить видовую принадлежность этой формы.

Триба ANSERINI Vigors, 1825

†Род *Heteroanser* Zelenkov, 2012

Heteroanser: Зеленков, 2012, с. 59; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 161.

Типовой вид – *Heterochen vicinus* Kurochkin, 1976, поздний миоцен Монголии.

Диагноз. В тарсометатарсусе *fossa infracotylaris* очень глубокая, с умеренно крутой проксимальной и крутой медиальной стенками, медиальная стенка утоньшена; *foramina vascularia proximalia* сближены, расстояние между ними меньше, чем длина самих отверстий; медиальный гребень гипотарсуса укорочен, практически не выдается дистально относительно двух центральных гребней.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От неогенового рода *Heterochen* отличается субпараллельной направленностью вентрального края медиального гребня гипотарсуса по отношению к продольной оси кости – у *Heterochen* этот край расположен под углом около 30° (эта особенность строения гипотарсуса *Heterochen* отличает его от всех утиных). Кроме того, судя по иллюстрациям, для *Heterochen* характерны расставленные *foramina vascularia proximalia*, а также отмеченная в первоописании мелкая *fossa infracotylaris* (Short, 1970), в то время как у *Heteroanser* *fossa infracotylaris* глубокая, а *foramina vascularia proximalia* тесно сближены. От *Branta* и *Anser*, включая *A. indicus*, но исключая *A. cygnoides* и виды подрода *Chen*, отличается глубокой *fossa infracotylaris* с крутой проксимальной стенкой и с узким медиальным ее обрамлением (у *Anser* медиальная стенка этой выемки широкая и уплощенная дорсально, а проксимальная стенка пологая).

Замечания. *Heteroanser* сходен с *Anser fabalis* укороченным медиальным гребнем гипотарсуса, что позволило Й. Мликовскому и П. Швецу (Mlíkovský, vec, 1986) считать *Heterochen vicinus* Kurochkin, 1976 родственным этому виду и на этом основании перенести данный вид с современный род *Anser*. Однако у всех изученных нами экземпляров *Anser* – кроме одного экз. *A. erythropus* – дистальные края отпечатков *m. tibialis cranialis* расположены на одном уровне, в то время как у ископаемой формы латеральный бугорок

сдвинут дистальнее (по этому признаку *Heteroanser* сходен с остальными Anserinae). Глубокая fossa infracotylaris имеется у *Branta woolfendeni* Bickart, 1990 из верхнего миоцена США (Bickart, 1990), которую мы относим к *Bonibernicla* (Зеленков, 2012б), однако *Heteroanser* отличается от этого вида заметно выступающим медиально проксимальным эпифизом. Виды подрода *Chen* имеют узкую и относительно глубокую fossa infracotylaris, в отличие от *Anser*, но ее медиальная стенка у них также утолщена, а проксимальная – пологая. Утоньшенная медиальная стенка характерна для *Coscoroba*, но этот род отличается от *Heteroanser* мелкой fossa infracotylaris, длинным медиальным гребнем гипотарзуса, расположенными на одном уровне отпечатками m. tibialis cranialis, широко расставленными foramina vascularia proximalia, и субквадратной формой cotyla medialis (у *Heteroanser* он более овальный со скругленным дорсомедиальным краем). От *A. cygnoides* отличается сближенными foramina vascularia proximalia и более глубокой fossa infracotylaris с крутой медиальной стенкой. Однако строение проксимальной стенки fossa infracotylaris и медиального гребня гипотарзуса у *A. cygnoides* и *Heteroanser* схожи.

Таким образом, необычное устройство тарсометатарзуса у *Heteroanser* (в сравнении с однообразно устроенным тарсометатарсусом современных гусей) подтверждает родовую самостоятельность этой формы, однако ее филогенетическое положение на древе современных гусят может быть установлено только при получении новых материалов по другим элементам скелета. Вполне возможно, что крупный гусь *Anser liskunae*, описанный из раннего плиоцена Западной Монголии (Курочкин, 1976, Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015), может представлять тот же таксон. Если это предположение верно, то эволюция летательного аппарата гусят шла с опережением по сравнению с эволюцией задней конечности – поскольку *Anser liskunae*, известный по плечевой кости, более схож современными гусями, чем *Heteroanser vicinus*.

***Heteroanser vicinus* (Kurochkin, 1976)**

Рис. 5-32

Heterochen vicinus: Курочкин, 1976, с. 60, рис. 7; 1985, с. 37, табл. II, фиг. 7, 8, рис. 13.

Anser vicinus: Mlíkovský, Švec, 1986, p. 265.

Heteroanser vicinus: Зеленков, 2012б, с. 60, табл. X, фиг. 1; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 161, табл. XV, фиг. 1-4.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/110, проксимальный фрагмент правого тарсометатарзуса; Западная Монголия, Убсунурский аймак, местонахождение Хирис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. Крупный гусь, размером с *Branta canadensis*. См. диагноз рода.

Р а з м е р ы. См. Зеленков, 2012.

С р а в н е н и е. В роде *Heteroanser* один вид.



Рис. 5-32. Anserinae из местонахождений Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах 2: *a–г* – *Heteroanser vicinus* (Kurochkin, 1976), голотип ПИН, № 2614/110, проксимальный фрагмент правого тарсометатарсуса с дорсальной (*a*), медиальной (*б*), вентральной (*в*) и проксимальной (*г*) стороны; *д, е* – *Bonibernicla ponderosa* Kurochkin, 1985, голотип ПИН, № 3378/50, дистальный фрагмент левой плечевой кости с дистальной (*д*) и краниальной (*е*) сторон. *ж–н* – *Anser devjatkini* Kurochkin, 1971; *ж–и* – голотип ПИН, № 2614/28, дистальный фрагмент правого тибитарсуса с краниальной (*ж*), дистальной (*и*) и медиальной (*з*) сторон; *к* – экз. ПИН, № 3222/726, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса с вентральной стороны; *л, м* – экз. ПИН, № 3378/124, дистальный фрагмент правой плечевой кости с краниальной (*л*) и дистальной (*м*) сторон; *н* – экз. ПИН, № 3222/42, дистальная половина левого тибитарсуса с краниальной стороны; *о, п, р* – *Anser liskunae* Kurochkin, 1976: *о, п* – голотип ПИН, № 2614/105, дистальный фрагмент левой плечевой кости с дистальной (*о*) и краниальной (*п*) сторон; *р* – экз. ПИН, № 2614/158, краниальный фрагмент правого коракоида с дорсальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

З а м е ч а н и я. *Heterochen vicinus* был описан по проксимальному фрагменту тарзометатарзуса, заметно отличающемуся от такового всех современных гусей (Курочкин, 1976). Мликовский и Швец (Mlíkovský, Švec, 1986) перенесли *H. vicinus* в род *Anser* (см. выше), однако существенные отличия в строении тарзометатарзуса *Heteroanser* указывают на обособленный родовой статус этой формы (Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015).

М а т е р и а л. Голотип.

†Род *Bonibernicla* Kurochkin, 1985

Bonibernicla: Курочкин, 1985, с. 39; Зеленков, 2012б, с. 60; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 161.

Т и п о в о й в и д – *Bonibernicla ponderosa* Kurochkin, 1985; поздний миоцен Западной Монголии.

Д и а г н о з. Sulcus humerotricipitalis узкий, глубокий и далеко продолжающийся проксимально; вырезка между condylus dorsalis и epicondylus dorsalis хорошо выражена и заходит далеко дистально; tuberculum supracondylare ventrale практически не приподнят над поверхностью эпифиза и отодвинут от condylus ventralis; processus flexorius не выдается дистально; fossa m. brachialis мелкая и отодвинута от tuberculum supracondylare ventrale.

С о с т а в. Типовой вид, а также *B. woolfendeni* (Bickart, 1990) из позднего миоцена Аризоны (США) и *B. thessaliensis* (Bov et Koufos, 2006) из позднего миоцена Греции.

С р а в н е н и е. От всех изученных Anserinae отличается узким, глубоким и сильно продолжающимся проксимально sulcus humerotricipitalis (который при виде с дистальной стороны выглядит как вырезка, чего не наблюдается у Anserinae и Tadornini), а также хорошо выраженной и далеко заходящей дистально вырезкой между condylus dorsalis и epicondylus dorsalis на краниальной поверхности кости (у *Bonibernicla* эта проксимально начинающаяся вырезка оканчивается дистальнее середины мышелка, а у прочих Anserinae и всех Tadornini обычно не доходит до середины). Эти особенности представляют аутапоморфии рода *Bonibernicla*.

От собственно гусей (подроды *Anser* и *Chen*) *Bonibernicla* также отличается мелкой fossa m. brachialis, отодвинутой от tuberculum supracondylare ventrale (у *Chen* эта ямка обычно очень глубокая и придвинута к бугорку еще сильнее, чем у Tadornini; у *Anser* придвинутость варьирует, но в большинстве случаев ямка расположена гораздо ближе к бугорку, чем у *Bonibernicla*). Строение epicondylus ventralis у *Bonibernicla* и *Chen* ближе, чем у Tadornini, хотя для *Chen* также характерен более выдвинутый дистально processus flexorius (за исключением *C. canagica*); epicondylus dorsalis у *Chen* обычно сильнее выступает дорсально, чем у *Bonibernicla*. У подрода *Anser* строение epicondylus ventralis варьирует, и у некоторых экземпляров эта структура сходна с таковой у *Bonibernicla*. Tuberculum supracondylare ventrale у *Anser* (кроме *A. cygnoides*) имеет довольно вытянутую овальную форму, в то время

как у *Chen* и *A. cygnoides* его форма варьирует, но зачастую этот бугорок имеет округлые формы; у *Bonibernicla* этот признак демонстрирует промежуточное состояние. У *Chen*, в отличие от *Tadornini*, строение *sulcus humerotricipitalis* варьирует, и иногда он бывает довольно глубоким, как у *Bonibernicla*; у подрода *Anser* строение этого желоба выглядит довольно постоянным.

Branta thessaliensis Boev et Koufos, 2006 из верхнего миоцена Греции также имеет глубокий *sulcus humerotricipitalis*, который, однако, быстро становится мелким в проксимальном направлении, в то время как у *Bonibernicla* этот желоб при виде с дистальной стороны выглядит как вырезка. Для *Branta thessaliensis* также характерен заметно расширенный дорсовентрально дистальный эпифиз и более крупные, чем у *Bonibernicla ponderosa*, размеры (Boev, Koufos, 2006).

От *Tadorna* и *Alopochen*, помимо этого, отличается практически не приподнятым *tuberculum supracondylare ventrale*, не выдающимся дистально *processus flexorius* без выступающей дистально вершины, а также *fossa m. brachialis*, отодвинутой от *tuberculum supracondylare ventrale*. У *Bonibernicla* при виде с краниальной стороны *condylus ventralis* выдается заметно дистальнее, чем *processus flexorius*, в то время как у *Tadorna* дистальная вершина *processus flexorius* обычно находится на одном уровне с мышцелком или даже выдается дистальнее; у некоторых экземпляров *Tadorna* вершина отростка также слабо выступает дистально, напоминая состояние у *Bonibernicla*, но при этом сам *epicondylus ventralis* в вентральной проекции заметно короче. У *Bonibernicla* вентральный край отпечатка плечевого мускула располагается немного дорсальнее середины *condylus ventralis*, в то время как у *Tadorna* и *Alopochen* вентральный край отпечатка обычно сдвинут заметно вентральнее середины этого мышцелка. Кроме того, у *Alopochen* и *Tadorna* площадка *tuberculum supracondylare ventrale* приближена к *condylus ventralis*, а у *Bonibernicla* отдалена (расстояние от дорсодистального угла площадки *tuberculum* до мускула у *Alopochen* и *Tadorna* меньше дорсовентрального радиуса *tuberculum*, а у *Bonibernicla* – несколько больше). В дополнение к этому сам отпечаток вентральной коллатеральной связки (*tuberculum supracondylare ventrale*) у *Bonibernicla* распространяется дистально с площадки на выпуклую поверхность между площадкой и вентральным мышцелком – такое состояние встречается у гусей, но нехарактерно для *Tadornini*.

З а м е ч а н и я. Род *Bonibernicla* первоначально был отнесен к пеганковым (*Tadornini*: Курочкин, 1985), однако позднее было указао на его общее сходство с современными казарками *Branta*, в результате чего он был перенесен в *Anserinae* (Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015). Недавно было отмечено, что отнесение *Bonibernicla* к конкретной группе утиных требует подтверждения (Волкова, Зеленков, 2020). Действительно, находка новых материалов по *B. ponderosa* может пролить свет на родственные связи этого таксона и теоретически изменить взгляды на его систематическое

положение. До получения этих новых данных здесь принимаются результаты последней ревизии (Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015), согласно которым род *Bonibernicla* рассматривается как гусь, отчасти похожий на *Branta*, но с рядом морфологических особенностей (Зеленков, 2012б; Волкова, Зеленков, 2020). Отнесение *B. woolfendeni* (Bickart, 1990) и *B. thessaliensis* (Boev et Koufos, 2006) к этому роду в некоторой степени предварительно. Изучение дополнительных материалов по *B. woolfendeni* (Волкова, Зеленков, 2020) показало, что предложенная ранее (Зеленков, 2012б) синонимизация американского и монгольского видов, по всей видимости, преждевременна, поэтому здесь восстановлен видовой статус *B. woolfendeni*.

***Bonibernicla ponderosa* Kurochkin, 1985**

Рис. 5-32

Bonibernicla ponderosa: Курочкин, 1985, с. 41, табл. III, фиг. 8, 9, рис.14.

Г о л о т и п – ПИН, № 3378/50, дистальный эпифиз левой плечевой кости; Западная Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

Р а з м е р ы в мм. Наибольшая ширина дистального эпифиза – 21.2; высота condylus dorsalis – 12.4; высота condylus ventralis – 7.2.

С р а в н е н и е. От *B. thessaliensis* отличается более выраженным sulcus humerotricipitalis, менее расширенным дорсовентрально дистальным эпифизом и мелкими размерами.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Anser* Brisson, 1760

Anser devjatkini Kurochkin, 1971

Рис. 5-32

Anser devjatkini: Курочкин, 1971а, с. 64, рис. 3; 1976, с. 58; 1985, с. 35, табл. III, фиг. 1, рис. 11; Mlíkovský, Švec, 1986, с. 264; Зеленков, 2012б, с. 62, табл. X, фиг. 3–6, Зеленков, Курочкин, 2015, с. 162, табл. XV, фиг. 5–7; Волкова, Зеленков, 2020, с. 71, рис. 1

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/28, дистальный эпифиз правого тибиятарсуса; Западная Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. В тибиятарсусе выходное отверстие canalis extensorius расширено медиолатерально; крыло эпифиза, расположенное медиальнее canalis, узкое; эпифиз при виде с дистальной стороны расширенный медиолатерально и невысокий.

Тарсометатарсус (экз. ПИН, № 2614/222; рис. 1) по общим пропорциям (длина стержня, медиолатеральная ширина стержня и проксимального эпифиза) соответствует

таковому *A. fabalis*. Eminentia intercotylaris с дорсальной стороны субтрапецевидной формы, ее ширина в два раза превышает высоту. Cotyla medialis округлая, практически полностью выступает медиально за медиальный край стержня. Латеральный край cotyla lateralis разрушен. От гипотарсуса сохранились основания cristae hypotarsi. Fossa infracotylaris dorsalis умеренной глубины, ее медиальная стенка крутая и узкая, латеральная – пологая и широкая. Foramina vascularia proximalia разнесены, медиальное отверстие расположено несколько проксимальнее латерального, расстояние между ними приблизительно равно трем диаметрам отверстий. Tuberositas m. tibialis cranialis смещены относительно друг друга таким образом, что дистальный край медиальной бугристости расположен на уровне середины латеральной. Crista plantaris lateralis проксимально сильно изогнута в краниальном направлении. Описание других элементов скелета *A. devjatkini* приведены в работах Курочкина и Зеленкова (Курочкин, 1971a, 1976, 1985; Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015).

Р а з м е р ы в мм. Тибитарсус: ширина эпифиза ~ 15.5 (голотип), 15.7 (экз. ПИН, № 3222/42); высота condylus medialis – 16.7 (голотип), 15.6 (экз. ПИН, № 3222/42); высота condylus lateralis – 13.5 (экз. ПИН, № 3222/42); высота эпифиза на уровне incisura intercondylaris – 9.3 (голотип), 9.5 (экз. ПИН, № 3222/42); наименьшая высота диафиза – 6.0 (экз. ПИН, № 3222/42). Плечевая кость (экз. ПИН, № 3222/124): наибольшая ширина дистального эпифиза – 21; высота condylus dorsalis – 11.7; высота condylus ventralis – 7.5; высота эпифиза – 11.9.

С р а в н е н и е. От *A. cygnoides*, *A. anser*, *A. fabalis*, *A. albifrons*, *A. erythropus* и *A. rossii* отличается широким canalis extensorius с расширенным медиолатерально и овальным выходным отверстием и связанным с ним узким крылом кости, расположенным медиальнее этого канала, а также расширенным при виде с дистальной стороны эпифизом (у современных гусей эпифиз выше и уже при виде с дистальной стороны). Кроме того, от *A. fabalis* также отличается отсутствием вырезки в дистальном крае condylus medialis (для *A. fabalis* характерна неглубокая вырезка). От *A. albifrons* и в особенности от *A. erythropus* отличается более крупными размерами. От *A. canagica* отличается, кроме того, сильно расширенным дистальным эпифизом.

От *A. caerulescens* и *A. canagica* отличается широким canalis extensorius с расширенным медиолатерально и овальным выходным отверстием. Ширина медиального крыла эпифиза у *A. devjatkini* лишь немного шире, чем у *A. caerulescens* и *A. canagica*. От *A. canagica* отличается также широким дистальным эпифизом. От *A. indicus* надежно отличается более высоким condylus lateralis и широким овальным выходным отверстием canalis extensorius (у *A. indicus* оно округлое, а сам канал уже).

Тарсометатарсус *A. devjatkini* отличается от всех современных представителей рода *Anser* расположением foramina vascularia proximalia. У *A. devjatkini* они расставлены друг относительно друга на расстояние, приблизительно равное трем диаметрам отверстий, тогда

как у современных видов рода *Anser* отверстия более сближены друг с другом, и расстояние между ними не превышает одного–двух диаметров сосудистых отверстий. Еще одно отличие от современных видов (кроме *A. erythropus*) заключается во взаимном положении *foramina vascularia proximalia* – медиальное сосудистое отверстие у *A. devjatkini* заметно смещено проксимальнее латерального. Экз. ПИН, № 2614/222 отличается от современных серых гусей (*Anser s.s.*) положением *tuberositas m. tibialis cranialis*: у *A. devjatkini* латеральная бугристость сдвинута дистально, в то время как у серых гусей *tuberositas m. tibialis cranialis* расположены на одном уровне. У белых гусей, объединяемых ранее в подрод *Chen* и относимых сейчас к базальной диверсификации рода *Anser s.l.* (Gonzalez et al., 2009), положение *tuberositas m. tibialis cranialis* варьирует. Среди изученных экз. *A. canagica* и *A. cerulescens* встречается два состояния: *tuberositas* или смещены относительно друг друга, как у *A. devjatkini*, или расположены на одном уровне, как у серых гусей (*Anser s.s.*). Ископаемая форма также отличается от белых гусей более коротким и робустным тарсометатарсусом и широкой субтрапецевидной *eminentia intercotylaris*; у белых гусей *eminentia intercotylaris* узкая, ее ширина примерно равна высоте.

От ископаемого *A. arisonae* отличается формой *eminentia intercotylaris* и положением *tuberositas m. tibialis cranialis*. У *A. arisonae* *eminentia intercotylaris* узкая, как у белых гусей; *tuberositas m. tibialis cranialis* располагаются практически на одном уровне, как у большинства представителей *Anser*.

З а м е ч а н и я. Тибиотарсус (экз. ПИН, № 3222/42), несомненно, относится к *A. devjatkini*, поскольку также характеризуется необычной морфологией *canalis extensorius* и медиального крыла диафиза, но отличается от голотипа некоторыми деталями, использовавшимися в первоначальном описании вида. В частности, тонкие и сжатые с боков мышелки при виде с дистальной стороны (Курочкин, 1985) характерны только для голотипа. У современных гусей обнаруживается индивидуальная изменчивость по этому признаку, равно, как и по форме каудального гребня *condylus lateralis* и ширине и глубине *sulcus intercondylaris*, указанных ранее в диагнозе (Курочкин, 1985).

От *Branta* тибиотарсус *A. devjatkini* отличается поперечной расширенностью дистального эпифиза и отсутствием вырезки в дистальном крае *condylus medialis*. Широкий *canalis extensorius* и соответственно узким крылом эпифиза, расположенным медиальнее канала, *A. devjatkini* сходен с *Chloephaga melanoptera*, однако отличается от *Chloephaga* расширенным краниально медиальным мышелком, узким *pons supratendineus* и некоторыми другими особенностями. От *Tadorna* отличается тем, что при виде с медиальной стороны *condylus medialis* образует почти прямой угол с осью эпифиза, в то время как у *Tadorna* медиальный мышелок отклонен каудально, и этот угол тупой.

Из отложений свиты хиргис-нур имеются другие кости, которые мы относим к *A. devjatkini* на основании относительных размеров и сходства с современными *Anser*.

Плечевая кость (экз. ПИН, № 3378/124) происходит из более молодых отложений местонахождения Чоно-Хариах и относительно мельче, чем тибиотарсусы; тем не менее, она укладывается в индивидуальную размерную изменчивость современных видов гусей и поэтому также отнесена к *A. devjatkini*. Данная плечевая кость по размерам близка таковой *Bonibernicla*, описанной из этой же свиты, но отличается от нее мелкой и имеющей нечеткие очертания fossa olecrani, субквадратным tuberculum supracondylare ventrale и узкой площадкой между этим бугорком и condylus dorsalis (см. выше). По всем этим признакам экз. ПИН, № 3378/124 соответствует Anserinae.

Дж. Бикарт (Bickart, 1990) указывал, что *Anser* отличается от *Branta* четкими границами sulcus scapulotricipitalis. Мы не можем подтвердить данное отличие. Тем не менее, для дистального отдела плечевой кости *Branta* характерно наличие субтреугольного расширяющегося дистально tuberculum supracondylare ventrale. У *Anser* этот бугорок миндалевидный, округлый или субквадратный. У описываемой плечевой кости (экз. ПИН, № 3378/124) он субквадратный. Этот признак позволяет отличить данный образец от всех современных видов гусей, кроме *A. cygnoides*, *A. rossii* и *A. caerulescens*. У последнего вида форма бугорка подвержена индивидуальной изменчивости, но в целом он укорочен, в то время как у серых гусей (*Anser* s.str.; n=12) он заметно удлинен и имеет миндалевидную форму. От *A. cygnoides* отличается четко обозначенным дорсальным краем sulcus scapulotricipitalis.

В роде *Anser* из неогена Северного полушария описано несколько видов, однако ни для одного из них тибиотарсусы не известны. Плечевые кости известны для нескольких видов. *A. arenosus* Bickart, 1990 из верхнего миоцена США отличается от современных *Anser* более глубокой и узкой fossa m. brachialis (Bickart, 1990), в то время как структура этого отпечатка у *A. devjatkini* такая же, как у современных гусей. Для *A. arizonae* Bickart, 1990, также из верхнего миоцена США, характерна другая структура tuberculum supracondylare ventrale. У этого вида (напр., экз. USNM, № 407768) бугорок удлиненный (наши данные), в то время как у *A. devjatkini* он субквадратный. Кроме того, *A. arizonae* отличается от *A. devjatkini* более крупными размерами.

Таким образом, *A. devjatkini* демонстрирует отличия от всех современных видов гусей, однако характеризующее этот вид суженное медиальное крыло эпифиза тибиотарсуса и субквадратный tuberculum supracondylare ventrale плечевой кости (оба признака – несомненные апоморфии) позволяют сближать его с *A. caerulescens*. У более примитивного (согласно Livezey, 1996) *A. canagica* медиальное крыло эпифиза тибиотарсуса также сужено. *A. devjatkini* несколько крупнее *A. caerulescens*, и по размерам сходен с *A. anser* и *A. cygnoides*. Следует заметить, что *A. devjatkini* (а также *A. liskunae* Kurochkin, 1976, см. ниже) демонстрируют признаки, характеризующие белых гусей (*A. caerulescens* и *A. rossii*), но не найденные у *A. canagica*, которого также обычно включают в подрод *Chen*.

При этом тарсометатарсус *A. devjatkini* морфологически схож с таковыми современных *Anser*. Он отличается от тарсометатарсусов *Tadorna* и *Dendrocygna* крупными размерами, расширенным относительно стержня проксимальным эпифизом и сдвинутой дистально латеральной бугристостью *tuberositas m. tibialis cranialis* (у *Tadorna* и *Dendrocygna* бугристости оканчиваются дистально на одном уровне). Также при виде с дорсальной стороны отличается субтрапецевидной формой *eminentia intercotylaris*, медиолатеральная ширина основания (дистальной части) которой приблизительно в два раза превышает ее проксимодистальную высоту, в то время как у *Tadorna* и *Dendrocygna* ширина *eminentia intercotylaris* примерно равна ее высоте.

От *Chloephaga* и *Alopochen* отличается тем, что при виде с латеральной стороны *crista plantaris lateralis* резко изгибается проксимодорсально, в то время как у *Chloephaga* и *Alopochen* она изгибается заметно слабее и субпараллельна дорсальному краю кости. От *Alopochen* также отличается округлой формой *cotyla medialis* и расположенными практически на одном уровне *foramina vascularia proximalia*. У *Alopochen* дорсомедиальная часть *cotyla medialis* образует прямой угол, а латеральное отверстие *foramina vascularia proximalia* расположено заметно дистальнее. От *Chloephaga* также отличается меньшими размерами, относительно более коротким и широким стержнем кости, субтрапецевидной *eminentia intercotylaris*. От *Coscoroba* отличается меньшими размерами, смещенными относительно друг друга бугристостями *m. tibialis cranialis*, а также более округлой формой *cotyla medialis*.

От *Branta* отличается сдвинутой дистально латеральной бугристостью *tuberositas m. tibialis cranialis* и более глубокой *fossa infracotylaris*. *Foramina vascularia proximalia* у экз. ПИН, № 2614/222 разнесены, в то время как у *Branta* расстояние между сосудистыми отверстиями не превышает двух диаметров, а чаще равно одному диаметру сосудистого отверстия. Проксимальные сосудистые отверстия у *Branta* расположены на одном уровне. *A. devjatkini* также отличается от *Branta* широкой субтрапецевидной *eminentia intercotylaris*, которая узкая у *Branta*. Помимо этого, *A. devjatkini* крупнее всех изученных *Branta*, кроме *B. canadensis*.

От ископаемого *Branta woolfendeni* отличается общими пропорциями: у *B. woolfendeni* тарсометатарсус более тонкий и вытянутый. При приблизительно равной длине стержней тарсометатарсусов проксимальный эпифиз у *A. devjatkini* заметно шире, чем у *B. woolfendeni*, а *cotyla medialis* практически полностью выступает медиально относительно медиального края кости. У *B. woolfendeni* *cotyla medialis* выдается за пределы медиального края кости незначительно.

От *Heteroanser vicinus* отличается меньшими размерами, менее глубокой *fossa infracotylaris dorsalis*, а также расставленными *foramina vascularia proximalia*.

Голотип *A. devjatkini* морфологически более всего схож с тибиотарсусом современных *A. caerulescens*, от которых отличается более крупными размерами (Курочкин, 1985). Н.В.

Зеленков (2012б) предположил, что *A. devjatkini* принадлежит к группе белых гусей «*Chen*» на основании двух признаков, также найденных у *A. caerulescens* – суженного медиального крыла дистального эпифиза тибиотарсуса и субквадратного *tuberculum supracondylare ventrale* плечевой кости. Важно, что описанный позднее тарсометатарсус (Волкова, Зеленков, 2020) демонстрирует наибольшее сходство с серыми гусями в узком смысле (*Anser s.s.*) и отличается от белых гусей пропорциями и деталями морфологии. Белые гуси представляют базальную часть диверсификации рода *Anser* (см. Gonzalez et al., 2009) и, таким образом, сходство с ними может трактоваться как примитивное. С другой стороны, строение тарсометатарсуса, сближающее *A. devjatkini* с современными серыми гусями, указывает на его продвинутое филогенетическое положение относительно белых гусей. Таким образом, *A. devjatkini*, по-видимому, представляет более продвинутую форму, чем белые гуси, но более примитивную, чем *A. anser*, который в настоящее время считается наиболее базальной формой среди современных серых гусей в узком смысле (Gonzalez et al., 2009). При этом принадлежность плечевой кости (экз. ПИН, №3378/124) из более молодого местонахождения Чоно-Хариах к *A. devjatkini* вызывает сомнения ввиду ее относительно мелких размеров (см. Зеленков, 2012б).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний миоцен – нижний плиоцен Западной Монголии.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 3222/42, дистальная часть левого тибиотарсуса; экз. ПИН, № 3222/726, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 2614/222, левый тарсометатарсус без дистального эпифиза – все из типового местонахождения Хиргис-Нур 2; Западная Монголия, Увс (Убсунурский) аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур; а также экз. ПИН, №3378/124, дистальный эпифиз правой плечевой кости, местонахождение Чоно-Хариах; Западная Монголия, Ховд (Кобдосский) аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

***Anser tchikoicus* Kurochkin, 1985**

Anser tchikoicus: Курочкин, 1985, с. 92, рис. 45.

Г о л о т и п – ИЗК, № 2476, полный левый карпометакарпус; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. Округлость каудального ребра сочленовной поверхности для локтевой кости на карпометакарпусе имеет пологую дугу. Суставная поверхность малого пальца крыла «утоплена» проксимально и в дистальном направлении не достигает до уровня сочленовной фасетки большого пальца крыла. Краниальное ребро сочленовной фасетки большого пальца крыла поднято дорсально. Размеры с современного *A. fabalis*.

Р а з м е р ы. См. Курочкин (1985).

М а т е р и а л. Голотип; экз. ИЗК, № 2480, фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости; экз. ИЗК, № 2479, дистальный эпифиз левой локтевой кости; ИЗК, № 2482,

дистальная половина левой лучевой кости; экз. ИЗК, № 2477, первая фаланга большого пальца левой кисти; экз. ИЗК, № 2481, фаланга пальца крылышка; экз. ИЗК, № 2478, фрагмент грудины. Все кости из типового местонахождения и, скорее всего, принадлежат одной особи.

Anser djuktaiensis Zelenkov et Kurochkin, 2014

Рис. 5-33

Anser sp.: Зеленков, Курочкин, 2005, с. 128; Зеленков, 2008б, с. 15; Zelenkov et al., 2008, p. 221.

Anser djuktaiensis: Зеленков, Курочкин, 2014, с. 71, табл. XII, фиг. 1–5; 2015, Табл. XVI, фиг. 1–8; Зеленков, Боескоров, 2021, с. 306, рис. 2Г.

Г о л о т и п – ПИН, № 2859/703, полный правый коракоид; местонахождение Дюктайская пещера на р. Дюктай, Республика Саха-Якутия, Россия; верхний плейстоцен или, возможно, голоцен.

О п и с а н и е. Коракоид робустный, с массивными краниальным эпифизом и диафизом, плечевая суставная поверхность расширена дорсовентрально, трехкостный бугорок также расширен дорсовентрально и сжат краниокаудально, каудальный край (навес) этого бугорка ровный, вентральная порция грудинной суставной поверхности имеет субовальные очертания, ее латеральный край относительно притуплен, латеральный край дорсальной грудинной суставной поверхности более или менее овальный. Размеры очень крупные (крупнее современного *Anser anser*).

З а м е ч а н и е. Дюктайский гусь – крупный гусь с робустным скелетом, первоначально описанный из позднего плейстоцена – голоцена Дюктайской палеолитической стоянки в Якутии (Зеленков, Курочкин, 2014). Это не единственный крупный гусь, известный из позднего плейстоцена. *Anser azerbaijanicus* из позднеплейстоценового местонахождения Бинагады в Азербайджане, описанный на основании крупных размеров по черепу и карпометакарпусу (Серебровский, 1940а, б, 1948), может представлять тот же таксон, но, к сожалению, эти остатки не сопоставимы с материалами по *A. djuktaiensis*. Очень крупный гусь, превышающий по размерам все современные виды, был также найден в плейстоценовых отложениях Венгрии и некоторых других стран Европы (Jánossy, 1982). Для этого вида было предложено название *A. subanser* Jánossy, 1982, которое следует считать *nomen nudum* (Mlíkovský, 2002), поскольку ни изображения, ни описания костей не приведены. Размеры *A. azerbaijanicus* и *A. subanser* превышают таковые для современных видов *Anser*, и это служит подтверждением широкого распространения крупных вымерших гусей в плейстоцене (включая поздний) в Северной Евразии. Недавно к дюктайскому гусю были предположительно отнесены плейстоценовые остатки очень крупного гуся из Нидерландов (Langeveld et al., 2017).

Практически полный очень крупный правый коракоид гуся из Ихине-2 (экз. № 324 ОА ИЯЛИ) отнесен нами к *Anser djuktaiensis* на основании размеров и общей робустности

(Зеленков, Боескоров, 2021). Наибольшая длина сохранившегося фрагмента – 80.3 мм. Реконструируемая наибольшая длина этого экземпляра составляет не менее 84 мм, что соответствует голотипу *A. djuktaiensis* из Дюктайской пещеры, имеющему длину 84.2 мм. Подобный размер соответствует верхам изменчивости современных диких самцов *Anser anser* (Bacher, 1967), при этом лишь у единичных современных экземпляров максимальная длина коракоида превышает 80 мм (Poland, 2018). Наиболее характерной чертой коракоида *Anser djuktaiensis* является робустный стержень – у экземпляра из Ихине минимальная медиолатеральная ширина стержня составляет 10.5 мм, что соответствует таковой коракоидов из Дюктайской стоянки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний плейстоцен Якутии.

М а т е р и а л. Из типового местонахождения: голотип; экз. ПИН, № 2859/702, левый коракоид; экз. ПИН, № 2859/595, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/688, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/689, дистальный эпифиз левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/686, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2859/695, проксимальный фрагмент левой локтевой кости; экз. ПИН, № 2859/696, дистальный фрагмент левой локтевой кости; экз. ПИН, № 2859/717, дистальный фрагмент левой лучевой кости; экз. ПИН, № 2859/450, правая полная лопатка – все: верхний плейстоцен и, возможно, голоцен.

Из местонахождения Ихине-2 (Центральная Якутия): экз. № 324 ОА ИЯЛИ, практически полный правый коракоид; верхний плейстоцен, каргинское межледниковье (31200–24330 л. н.; Kuzmin, Orlova, 1998).

ANSERINI INCERTAE SEDIS

«*Anser*» *liskunae* Kurochkin, 1976

Рис. 5-32

Anser liskunae: Курочкин, 1976, с. 59, рис. 6; 1985, с. 36, табл. III, фиг. 10, рис. 12; Зеленков, 2012б, с. 63, табл. X, фиг. 7, 8; Зеленков, Курочкин, 2015, 163, табл. XV, фиг. 8, 9.

Olor liskunae: Mlíkovský, Švec, 1986, с. 263.

Cygnus (Olor) bewikii: Mlíkovský, 2002, с. 115.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/105, дистальный эпифиз левой плечевой кости; Западная Монголия, Убсунурский аймак, левый берег р. Дзабхан-Гол, недалеко от ее впадения в озеро Айрак-Нур, местонахождение Дзабхан; нижний плиоцен (MN 14), верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. По размерам несколько крупнее современного *A. anser*. В плечевой кости *tuberculum supracondylare ventrale* имеет округлую, немного вытянутую вдоль его продольной оси форму, площадка между *tuberculum supracondylare ventrale* и *condylus dorsalis* узкая.



5-33. Ископаемые виды гусеобразных из верхнего плейстоцена/голоцена Дюктайской пещеры; Якутия: *a–z* – *Anser djukhtaiensis* Zelenkov et Kurochkin, 2014: *a–z* – голотип ПИН, № 2859/703, правый коракоид с вентральной (*a*) сторон, дорсальной (*б*), латеральной (*в*) и медиальной (*г*) сторон; *д* – экз. ПИН, № 2859/695, проксимальный фрагмент левой локтевой кости с вентральной стороны; *e* – экз. ПИН, № 2859/595, проксимальный фрагмент левой плечевой кости с каудальной стороны; *ж* – экз. ПИН, № 2859/689, дистальный фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; *з* – экз. ПИН, № 2859/450, правая лопатка с латеральной стороны. Масштаб – 2 см; *и–м* – *Mergellus mochanovi* Zelenkov et Kurochkin, 2014: *и, к* – экз. ПИН, № 2859/259, левый карпометакарпус с вентральной (*и*) и дорсальной (*к*) сторон; *л, м* – голотип ПИН, № 2859/342, правый тибиятарсус с дорсальной (*л*) и вентральной (*м*) сторон. Масштаб – 1 см.

Р а з м е р ы. См. Курочкин, 1976, 1985; Зеленков, 2012б.

С р а в н е н и е. *A. liskunae* отличается от *A. canagica* и серых гусей (*A. anser*, *A. albifrons*, *A. fabalis*) округлым tuberculum supracondylare ventrale и узкой площадкой на краниальной поверхности диафиза, заключенной между tuberculum и condylus dorsalis. От *A. cygnoides* отличается упомянутой выше узкой площадкой на краниальной поверхности диафиза. От *A. indicus* отличается округлым tuberculum supracondylare ventrale. От белых гусей (*A. rossii*, *A. caerulescens*, *A. devjatkini*) отличается более крупными размерами. *A. arizonae* из верхнего миоцена США по размерам сходен с *A. liskunae*, но отличается, в частности, вытянутым tuberculum supracondylare ventrale (наши данные).

З а м е ч а н и я. Мликовский и Швец переместили этот вид в род *Olor* на основании отличий в строении локтевой ямки и робустной структуре дистального эпифиза плечевой кости (Mlíkovský, Švec, 1986). Однако отмеченные при этом сходство с *Olor* и отличия от *Anser* либо не соответствуют действительности, либо не могут быть прослежены (Зеленков, 2012б). Характерной «гусиной» чертой *A. liskunae*, не указанной ранее, можно считать заостренный каудальный край сгибаемого отростка (у лебедей и Cereopsini он более плоский, а сам отросток ниже). К.Дж. Бикарт (Bickart, 1990) посчитал, что *Anser liskunae* описан на недиагностичном материале. В действительности, *A. liskunae* отличается от всех гусиных сочетанием очень крупных размеров и робустным дорсальным надмышцелком. Оба признака – несомненно, примитивные черты для Anserini, так как они характерны для двух последовательных внешних групп (Cygnini, Cereopsini), а среди Anserini крупный дорсальный надмышцелок имеется у примитивного *A. indicus* и более продвинутого *A. cygnoides*. Оба вида в настоящее время населяют Центральную Азию, однако судить о родстве *A. liskunae* и каких-либо современных форм ввиду фрагментарности имеющегося материала преждевременно. Важно, что в качестве индивидуальной вариации крупный дорсальный надмышцелок встречается также и у представителей рода *Branta*. Современные *Anser* и *Branta* практически не могут быть различимы на основании строения дистального эпифиза плечевой кости; в случае с голотипом *A. liskunae* ситуация еще усложняется ввиду плохой сохранности единственного известного экземпляра. Поэтому родовая принадлежность этого крупного раннеплиоценового гуся остается неясной.

При первоописании (Курочкин, 1976) к данному виду был отнесен фрагмент плечевой кости из местонахождения Хиргис-Нур 2 (экз. ПИН, № 3222/18), а при последующей ревизии (Зеленков, 2012б) к *A. liskunae* был отнесен еще и кораконд из того же местонахождения (экз. ПИН, № 2614/158). Эти материалы позднее были исключены из данного вида и рассматриваются как Anserini gen. indet. 1 (Зеленков, Курочкин, 2015).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний миоцен – нижний плиоцен Западной Монголии.

М а т е р и а л. Голотип.



Рис. 5-34. Коракоиды ископаемых гусиных из верхнего миоцена Западной Монголии в сравнении с избранными современными представителями Anseriformes с вентральной (верхний ряд), медиальной (средний ряд) и дорсальной (нижний ряд) сторон: *а-в* – *Anserini* gen. indet., экз. ПИН, № 2614/166; местонахождение Хиргис-Нур 2; Западная Монголия, Кобдосский аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур; *г-е* – *Anserini* gen. indet., экз. ПИН, № 2614/221; местонахождение Хиргис-Нур 2; Западная Монголия, Кобдосский аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур; *ж-и* – *Anser anser* (Linnaeus, 1758), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН); *к-м* – *A. caerulescens* (Linnaeus, 1758), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН); *н-п* – *Branta leucopsis* (Bechstein, 1803), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН). Длина масштабной линейки 1 см.

Anserini gen. indet. 1 (cf. *Anser arenosus* Bickart, 1990)

Рис. 5-32

Anser liskunae (partim): Курочкин, 1976, с. 59, рис. 6; Курочкин, 1985, с. 36, табл. III, фиг. 10; Зеленков, 2012б, с. 64, табл. X, фиг. 8.

Olor liskunae: Mlíkovský, Švec, 1986, p. 263.

Cygnus (Olor) bewickii: Mlíkovský, 2002, p. 115 (partim).

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/158, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3222/18 (паратип *Anser liskunae*); дистальный эпифиз левой плечевой кости; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

З а м е ч а н и я. Фрагменты плечевой кости и коракоида из местонахождения Хиргис-Нур 2 были первоначально отнесены к *Anser liskunae* (Курочкин, 1976, 1985; Зеленков, 2012б). Однако фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 3222/18) отличается от голотипа *A. liskunae* слабо развитым дорсальным надмышелком, коротким и округлым вентральным надмышелковым бугорком и несколько меньшими размерами. Таким образом, отнесение данного экземпляра к *Anser liskunae* выглядит неоправданным. В то же время гусь из Хиргис-Нура 2 сходен с *Anser arenosus* Bickart, 1990 из позднего миоцена Аризоны (Bickart, 1990) и может относиться к этому виду.

К данной форме также относится фрагмент коракоида из местонахождения Хиргис-Нур 2 (экз. ПИН, № 2614/158). Этот фрагмент, хотя и имеет не очень хорошую сохранность, тем не менее демонстрирует характерные для *Anser* признаки: расширенное в своей краниальной части ребро кости при виде с медиальной стороны и наличие крупного центра пневматизации в латеральной части sulcus m. supracoracoidei. Характер пневматизации позволяет с некоторой степенью уверенности отличать данный образец от *Branta*. Сходно с гусями у данного коракоида и строение facies articularis humeralis.

Anserini gen. indet. 2 (?*Bonibernicla*)

Рис. 5-34

Anserini gen. indet.: Волкова, Зеленков, 2020, с. 73, табл. IX.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/166, правый коракоид; экз. ПИН, № 2614/221, неполный левый коракоид; местонахождения Хиргис-Нур 2, Монголия; верхи верхнего миоцена; верхняя подсвита хиргис-нур.

О п и с а н и е. У правого коракоида (экз. ПИН № 2614/166) слегка повреждена вершина angulus medialis и не сохранился processus lateralis (табл. I, фиг. 1; см. вклейку). В центре tuberculum brachiale расположена глубокая небольшая по площади впадина с выемкой по дистальному краю. По всей длине, даже в области впадины, tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus. Под tuberculum brachiale на всем ее протяжении расположен ряд небольших пневматических отверстий, которые дорсально граничат с хорошо выраженной

ямкой на *sulcus supracoracoideus*. Плоскость *tuberculum brachiale* ориентирована почти перпендикулярно плоскости стернального расширения коракоида. При виде с медиальной стороны вентральный край краниальной части стержня коракоида выглядит как узкое ребро, сужающееся до минимальных размеров в области сочленения с *tuberculum brachiale*. *Tuberculum brachiale* выступает вентромедиально за пределы вентрального края краниальной части стержня коракоида. *Processus procoracoideus* небольшой, ориентирован строго медиально. *Cotyla scapularis* округлая, как у всех гусей, но ее каудальная стенка образует крупный гребень, выступающий дорсально (возможно, индивидуальная вариация). От вершины *cotyla scapularis* к дорсальной ямке на *sulcus supracoracoideus* тянется небольшой узкий глубокий желобок. Следов *incisura n. supracoracoidei* нет. С дорсальной стороны на стернальном расширении коракоида, начинаясь немного каудальнее *processus procoracoideus* до *facies articularis sternalis*, занимает *impressio m. sternocoracoidei*, включающее пять хорошо выраженных гребней. Три каудальных гребня сближены и ориентированы параллельно друг другу. Два краниальных гребня сильнее наклонены медиокраниально и расставлены примерно в два раза шире, чем каудальные. *Facies articularis sternalis* типичной для гусей формы, *facies externa* короткая, заметно выдается над плоскостью кости, вершина этой порции приближена к краю кости.

Экз. ПИН, № 2614/221 представляет собой левый коракоид с разрушенным *processus acrocoracoideus* (табл. I, фиг. 2). Этот экземпляр немного крупнее предыдущего, но в целом имеет те же пропорции. Судя по сохранившейся паре мелких пневматических отверстий в дорсальной части *sulcus supracoracoideus*, небольшие пневматические отверстия были равномерно расположены под *tuberculum brachiale*, так же как у экз. ПИН, № 2614/166. Дорсально пневматические отверстия граничат с углублением на *sulcus supracoracoideus*, которое имеет те же размеры и глубину, что и у экз. ПИН, № 2614/166. Вентральный край сохранившейся краниальной части стержня коракоида формирует узкое ребро. Судя по ориентации вентральной поверхности сохранившейся краниальной части коракоида, *tuberculum brachiale* было развернуто так же, как и у экз. ПИН, № 2614/166. Экз. ПИН, № 2614/221 отличается от экз. ПИН, № 2614/166 более крупным и кранио-вентрально загнутым *processus procoracoideus*, отсутствием желобка между дорсальной ямкой *sulcus supracoracoideus* и вершиной *cotyla scapularis*, а также отсутствием крупного гребня на каудальной стенке *cotyla scapularis*. *Facies articularis humeralis* менее вытянута, чем у экз. ПИН, № 2614/166. *Angulus medialis* в стернальной части более острый. Оба экземпляра отличаются также структурой *impressio m. sternocoracoidei*: у экз. ПИН, № 2614/221 хорошо выражены только три гребня *impressio m. sternocoracoidei*, которые сближены друг с другом и ориентированы параллельно.

Размеры экз. ПИН, № 2614/166: длина коракоида от вершины *tuberculum brachiale* до вершины *angulus medialis* – 68.1 мм; длина *tuberculum brachiale* – 13.1 мм; высота *tuberculum*

brachiale – 8.7 мм; ширина *facies articularis humeralis* – 10.2 мм; минимальная ширина стержня – 8.8 мм. Размеры экз. ПИН, № 2614/221: ширина *facies articularis humeralis* 9.5 мм; минимальная ширина стержня – 9.0 мм.

З а м е ч а н и я. Данные коракоиды, по-видимому, представляют отдельную крупную форму гусиных по отношению к другим названным таксонам из свиты хиргис-нур. По размерам и пропорциям они ближе всего к гусям из трибы *Anserini*. Коракоиды *Dendrocygna* и большинства уток существенно мельче гусиных. У *Tadorna*, *Chloephaga* и *Alopochen* коракоиды более грацильные, с относительно более тонким стержнем и узкой головкой.

У экз. ПИН, № 2614/166 в строении *tuberculum brachiale* смешаны признаки, характерные для современных *Anser* и *Branta*. Общий признак с современными *Anser* – наличие впадины в центральной части *tuberculum brachiale* и вырезки на его дистальном крае. Глубина и размер впадины и вырезки у *Anser* варьируют; у многих видов впадина намного мельче и шире, чем у ископаемой формы. По строению *tuberculum brachiale* наибольшее сходство экз. ПИН, № 2614/166 проявляет с одним из изученных экз. *A. erythropus* и с *A. rossi*. В отличие от экз. ПИН, № 2614/166 и *Anser*, у большинства изученных современных *Branta* впадина *tuberculum brachiale* отсутствуют или она крайне мелкая, существенно мельче, чем у экз. ПИН, № 2614/166. Выемка на дистальном крае *tuberculum* обнаружена только у одного экземпляра *B. canadensis* и у одного из двух *B. bernicla*. С *Branta* ископаемую форму сближает нависание по всей длине *tuberculum brachiale* над *sulcus supracoracoideus*. Для некоторых экземпляров *Branta*, как и для экз. ПИН, № 2614/166, свойственна пневматизация под нависающей частью *tuberculum brachiale*. Однако у ископаемой формы пневматические отверстия равномерно распределены под *tuberculum brachiale* на всем ее протяжении, в то время как у *Branta* они концентрируются под дорсальной частью *tuberculum brachiale*, а под вентральной частью пневматические отверстия мелкие и малочисленные, или же вовсе отсутствуют. У всех изученных современных *Anser* *tuberculum brachiale* нависает над *sulcus supracoracoideus* только в дорсальной части, где сконцентрированы пневматические отверстия, часто сливающиеся в единую полость.

У экз. ПИН, № 2614/166 ориентация *tuberculum brachiale* близка к таковой у современных *Branta* и у белых гусей; оно ориентировано почти перпендикулярно к плоскости стернального расширения коракоида, но угол между плоскостями отчетливо меньше 90°. У современных *Anser* плоскость *tuberculum brachiale* и плоскость стернального расширения формируют угол, близкий к 90°. Острый угол между обсуждаемыми плоскостями характерен для *Dendrocygna*, *Chloephaga*, *Alopochen* и большинства уток. У экз. ПИН, № 2614/166, как и у *Branta*, но в отличие от *Anser*, *tuberculum brachiale* при виде с вентральной стороны заметно выступает за пределы вентрального края краниальной части стержня коракоида.

У описываемых коракоидов при виде с медиальной стороны вентральный край краниальной части стержня коракоида формирует узкое ребро. У экз. ПИН, № 2614/166 вентральный край краниальной части стержня коракоида не расширяется в месте соединения с *tuberculum brachiale*. У современных *Anser*, в отличие от экз. ПИН, № 2614/166 и ПИН, № 2614/221, вентральный край краниальной части стержня коракоида широкий и расширяется краниально так, что его соединение с *tuberculum brachiale* занимает вентральную половину последней. У некоторых современных *Branta* встречается узкий вентральный край краниальной части стержня коракоида, однако в отличие от ископаемых форм, у *Branta*, как у *Anser*, краниальная часть стержня коракоида возвышается над плоскостью *sulcus supracoracoideus* с медиальной стороны и подходит к вентральной половине *tuberculum brachiale*. Однако иногда от вентрального края этого стержня отходит узкая лопасть, соединяющаяся с вентральной вершиной *tuberculum brachiale*.

Ориентация *tuberculum brachiale* и особенности строения вентрального края краниальной части стержня коракоида отражаются на положении вентральной поверхности краниальной части коракоида. У экз. ПИН, № 2614/166 и *Branta* она пологая, ориентирована практически параллельно плоскости вентральной поверхности стернального расширения, в то время как у *Anser* она ориентирована под углом к плоскости стернального расширения.

Форма *processus procoracoideus* варьирует у некоторых *Anserini*. У белых гусей *processus procoracoideus* небольшой, как у экз. ПИН, № 2614/166, и слегка изогнут краниовентрально, как у экз. ПИН, № 2614/221. У *Anser* прокоракоидный отросток всегда изогнут краниовентрально и его размер варьирует в тех же пределах, что и между двумя ископаемыми экземплярами. У *A. cygnoides* *processus procoracoideus* маленький – меньше, чем у экз. ПИН, № 2614/221 – и ориентирован медиально, как у экз. ПИН, № 2614/166, но в отличие от остальных гусей. У *Branta* *processus procoracoideus* небольшой, а его ориентация варьирует, как у двух ископаемых экземпляров. Наличие или отсутствие желобка, расположенного краниальнее *cotyla scapularis*, варьирует у *Anser* и *Branta*; иногда на месте желобка расположены пневматические отверстия.

Ископаемые коракоиды по размерам соответствуют *A. arizonae* из верхнего миоцена США. Они также сходны с *A. arizonae* наличием вырезки на дистальном крае *tuberculum brachiale* и формой и глубиной впадины на *tuberculum brachiale*. В то же время между монгольской и американской формами имеется ряд отчетливых морфологических различий. В отличие от коракоидов из Монголии, у *A. arizonae*, как и у современных *Anser*, пневматические отверстия концентрируются только в дорсальной части и только в этой области *tuberculum brachiale* нависает над *sulcus supracoracoideus*. Как и у современных *Anser*, у *A. arizonae* вентральный край краниальной части стержня коракоида широкий.

Описываемые коракоиды заметно меньше, чем таковые *A. liskunae* и *A. arenosus* из позднего миоцена Монголии и США, соответственно. Кроме того, коракоиды *A. liskunae* и *A. arenosus* морфологически сходны с таковыми современными *Anser*.

Экз. ПИН, №№ 2614/166 и 221 заметно крупнее, чем *Branta woolfendeni* из позднего миоцена США (сведена в синонимы *Bonibernicla ponderosa*; Зеленков, 2012б), но морфологически больше всего сходны именно с этим таксоном. Сходство выражается в общих очертаниях коракоида, размерах и глубине впадины и вырезки на tuberculum brachiale, нависании tuberculum brachiale над sulcus suprascoracoideus и в равномерном расположении пневматических отверстий под tuberculum brachiale. Помимо этого, у монгольских коракоидов и у *B. woolfendeni* вентральный край краниальной части стержня коракоида узкий, а tuberculum brachiale выступает вентромедиально за вентральный край краниальной части стержня коракоида при виде с вентральной стороны.

Таким образом, комбинация признаков, отмеченных для экз. ПИН, №№ 2614/166, 221 и коракоидов *B. woolfendeni*, не встречается больше ни у одного из современных родов *Anserini*. Необычное строение и ориентация tuberculum brachiale, расположение пневматизации каудальнее его, узкий вентральный край краниальной части стержня коракоида – признаки, указывающие на обособленное филогенетическое положение этих форм. Возможно, эти формы можно относить к роду *Bonibernicla*, поскольку *B. woolfendeni* была ранее синонимизирована с *Bonibernicla ponderosa* (Зеленков, 2012б). Действительно, *Branta woolfendeni* не может быть отнесена к роду *Branta*, что подтверждается не только особенной морфологией коракоидов, но и деталями строения других костей (наши данные). Так, например, в лопатке *B. woolfendeni* отсутствует пневматическое отверстие, характерное для всех *Anser* и *Branta* (Bickart, 1990). Однако мы пока остерегаемся с уверенностью относить экз. ПИН, ПИН, №№ 2614/166, 221 и *Branta woolfendeni* к роду *Bonibernicla*, поскольку валидность *B. ponderosa*, известного только по фрагменту плечевой кости, а также отнесение этого вида к *Anserini* требуют подтверждения.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANATINAE LEACH, 1820

ТРИБА INCERTAE SEDIS

†Род *Chenoanas* Zelenkov, 2012

Anas: Lydekker, 1891, p. 114 (pars); Paris, 1912, p. 290 (pars); Lambrecht, 1933, S. 356 (pars); Brodtkorb, 1964, p. 220 (pars); Cheneval, 1987, p. 142 (pars), 2000, p. 329 (pars); Mlíkovský, 2002, p. 118 (pars).

Chenoanas: Зеленков, 2012а, с. 74; Зеленков, Мартынович, 2013, с. 79; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 174; Zelenkov et al., 2018, p. 311.

Т и п о в о й в и д – *Chenoanas deserta* Zelenkov, 2012, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. В плечевой кости высота caput humeri в каудальном профиле по крайней мере в два раза превышает его ширину, дистальный край caput humeri в своей дорсальной части незначительно вогнут и не сильно нависает над fossa pneumotricipitalis dorsalis; incisura

capitis формирует не глубокую, но хорошо заметную вырезку в проксимальном крае кости при виде с краниальной стороны; tuberculum dorsale субтреугольной формы, его проксимальная часть приподнята и находится на одном уровне с caput humeri, а дистальная половина практически слита с каудальной поверхностью кости или возвышается над ней незначительно; impressio coracobrachialis явственно выраженное; fossa pneumaticipitalis ventralis глубокая и хорошо пневматизирована, ее входное отверстие ориентировано дистокаудально (tuberculum ventral ориентирован проксимокаудально); стержень кости на уровне crista bicapitalis треугольный в сечении, с умеренно выраженным каудальным гребнем, ориентированным по направлению к вентральной части tuberculum dorsale. Коракоид: при виде с краниальной стороны поперечная (медиолатеральная) плоскость processus acrocoracoideus формирует острый угол с плоскостью стержня (акрокоракоид слабо отклоняется вентрально); sulcus m. supracoracoidei заметно вогнуто и не пневматизировано; facies articularis clavicularis нависает над sulcus m. supracoracoidei по всей ширине; медиальный край стержня практически не отклоняется медиально в краниальном направлении (стержень прямой); processus acrocoracoideus выдается за пределы медиального края стержня; facies articularis humeralis дорсовентрально широкое (дорсовентральная ширина примерно равна краниокаудальной длине). Тиботарсус: продольная ось латерального мышцелка ориентирована проксимодистально и дистально не отклоняется в медиальном направлении; мышцелки проксимодистально короткие при виде с краниальной стороны (короче, чем ширина incisura intercondylaris); при виде с дистальной стороны incisura intercondylaris мелкая и широкая (немного шире, чем ширина латерального мышцелка); мышцелки равномерно выступают краниально (по: Zelenkov et al., 2018).

С р а в н е н и е. Как и подавляющее большинство современных и ископаемых родов утиных, род *Chenoanas* не имеет аутапоморфных признаков (по крайней мере, их не удастся выявить на известных в настоящее время элементах скелета). Все характеризующие данный род признаки присутствуют по крайней мере у одного другого таксона и поэтому *Chenoanas* удастся отличать по комбинации морфологических черт, отмеченных в диагнозе.

Яркой характерной чертой плечевой кости *Chenoanas* является проксимально ориентированный tuberculum ventrale, в результате чего наружный контур fossa pneumaticipitalis оказывается ориентированным каудально (но не дистокаудально) – при виде с каудальной стороны фосса выглядит более «открытой». Эта черта – несомненно плезиоморфный признак, поскольку также имеется у Dendrocygnidae и Anserinae, а среди Anatinae сохраняется у довольно примитивных родов *Chenonetta* и *Tadorna* (но не у остальных Tadornini). При этом данная черта отсутствует у *Callonetta* – рода, которые оказывается ближе всего к *Chenoanas* по строению коракоида (см. ниже). Подобного рода строение вентрального бугорка характеризует также вымершие *Pinpanetta fromensis* (но не другие виды этого рода) и *Australotadorna* из олигоцена Австралии (Worthy, 2009).

Примечательно, что эта примитивная черта в плечевой кости *Chenoanas* сочетается с несколькими продвинутыми признаками, в том числе с наличием сформированной *incisura carpitidis* вырезки в проксимальном профиле кости, а также удлиненным и отчасти опущенным *tuberculum dorsale*. Другой широко распространенный род ископаемых миоценовых утиных *Mionetta* характеризуется альтернативной комбинацией черт: отсутствием вышеупомянутой вырезки в проксимальном профиле кости, приподнятым *tuberculum dorsale* и каудально (не проксимально) ориентированным *tuberculum ventrale*. Далее представлено более детальное сравнение с современными и ископаемыми таксонами по отдельным элементам скелета.

В плечевой кости *Chenoanas* отличается от *Dendrocygna* и *Thalassornis* субтреугольным *tuberculum dorsale* с несколько опущенным дистальным краем и слабовогнутой дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis*. От *Stictonetta* отличается несколько вогнутым дистальным краем *caput humeri* и опущенным на уровень каудальной поверхности кости субтреугольным *tuberculum dorsale*. От *Anserinae*, *Tadornini* и *Chenonetta* отличается вытянутым дорсовентрально в каудальном профиле *caput humeri*. У *Anserinae* и *Tadornini* высота *caput humeri* менее чем в два раза превышает ее ширину. От *Chenonetta* также отличается тем, что *caput humeri* нависает над *fossa pneumotricipitalis dorsalis*. От *Callonetta* отличается наличием вогнутого дистального края *caput humeri*, наличием хорошо выраженного *impressio coracobrachialis* и субтреугольным *tuberculum dorsale*.

От современных *Oxyura* и ископаемых миоценовых родов *Manuherikia*, *Dunstanetta* и *Mionetta* отличается пневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*. От *Mionetta* и *Manuherikia* также отличается слабовогнутой дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis*. От *Mionetta*, кроме того, отличается слегка вытянутым субтреугольным *tuberculum dorsale* с несколько опущенным дистальным краем. От *Dunstanetta* также отличается тем, что *caput humeri* нависает над *fossa pneumotricipitalis dorsalis* (Worthy, Lee, 2008). От *Matanas* из раннего миоцена Новой Зеландии (Worthy et al., 2007) отличается слабо выступающим *tuberculum dorsale* и хорошо выраженной вырезкой в дорсокаудальном крае *caput humeri*.

От *Tachyeres*, *Oxyura* и всех *Anatinae* отличается *tuberculum ventrale*, практически не нависающим над *fossa pneumotricipitalis ventralis*, за счет чего входное отверстие этой ямки выглядит широко раскрытым и ориентированным дистокаудально. У *Tachyeres* и *Anatinae* *tuberculum ventrale* массивный и нависает над *fossa pneumotricipitalis ventralis*, существенно ограничивая размеры входного отверстия этой ямки, в результате чего отверстие становится ориентированным в значительной мере дистально.

От *Anatinae* также отличается субтреугольным и приподнятым над каудальной поверхностью кости *tuberculum dorsale* и хорошо выраженным *impressio coracobrachialis*. Помимо этого, *Chenoanas* отличается от представителей триб *Mergini* и *Aythiini* пневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*, а от *Anatini* и «*Cairinini*» – треугольным в поперечном сечении на уровне *crista bicipitalis* стержнем.

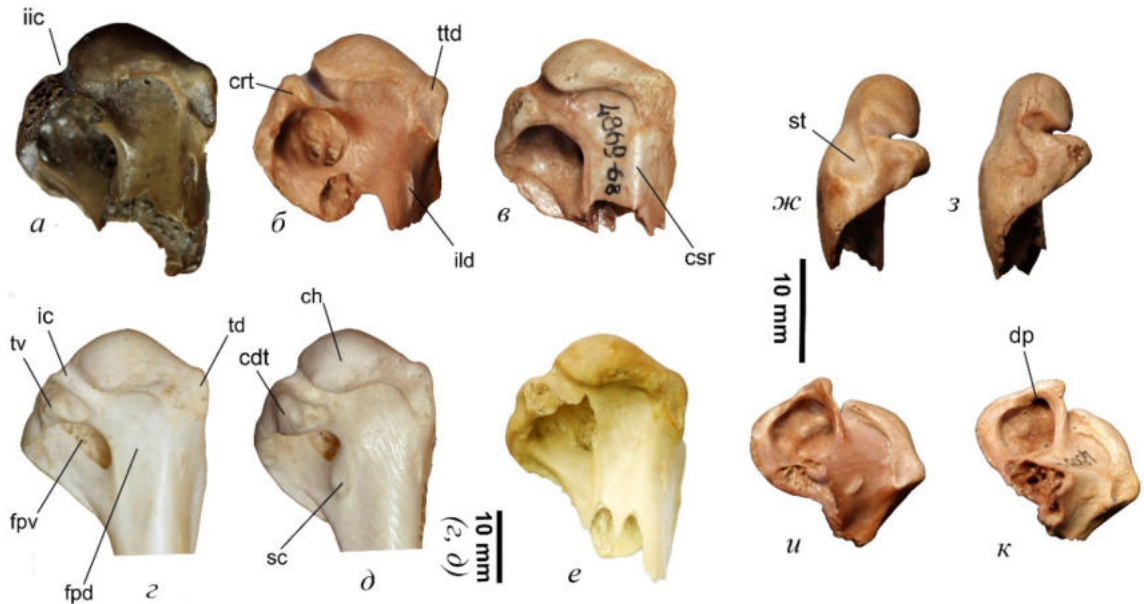


Рис. 5-35. Проксимальная часть плечевой кости *Chenoanas* spp. в сравнении с таковой избранных современных Anatidae: *a* – *Chenoanas sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867), экз. MNHN Sa10226, местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен; *б, ж, u* – *Chenoanas deserta* Zelenkov, 2012, голотип ПИН, № 4869/196, местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен (MN7+8); *в, з, к* – *Chenoanas asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018, голотип ПИН, № 4869/68, местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен (MN7+8); *з* – *Tadorna variegata* (Gmelin, 1789), экз. ПИН, № 39-11-1, современный; *д* – *Anas platyrhynchos* L. 1758, экз. ПИН, № 1141-1, современный; *е* – *Chenoanas asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018, экз. IVPP 23894, местонахождение Тайрим Нор, Внутренняя Монголия; средний миоцен (MN7+8). *а–е* – с каудальной стороны; *ж, з* – с вентральной стороны; *u, к* – с дисто-дорсокаудальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см. **Обозначения:** ch, carpi humeri; cdt, каудально ориентированный tuberculum ventrale; crt, проксимокраниально ориентированный tuberculum ventrale; csr, не заостренный каудальный гребень стержня, ориентированный по направлению к вентральной части tuberculum dorsale; dp, глубокий пневматический карман внутри fossa pneuomotricipitalis; fpd, fossa pneuomotricipitalis dorsalis, fpv, fossa pneuomotricipitalis ventralis; ic, incisura capitatis; iic, вырезка в проксимальном крае кости incisura capitatis; sc, шрам, располагающийся дистальнее crura dorsale fossae; st, sulcus transversus; td, tuberculum dorsale; ttd, треугольный tuberculum dorsale с «приподнятой» проксимальной частью и «опущенной» дистальной частью; tv, tuberculum ventrale.

По строению проксимальной части плечевой кости *Chenoanas* довольно схож с предположительно нелетающей миоценовой уткой *Bambolinetta* (Mayr, Pavia, 2014), но для *Bambolinetta* характерны крупный и отчетливо приподнятый tuberculum dorsale (немного или слабо приподнят у *Chenoanas*) и отчетливо выямчатая дорсокаудальная поверхность crista deltopectoralis (плоская или незначительно-вогнутая у *Chenoanas*). В то же время плечевая кость *Bambolinetta* очень плохо сохранилась, и этот род может оказаться морфологически ближе к *Chenoanas*, чем отмечалось ранее (Mayr, Pavia, 2014). Отмечено, что плечевая кость *Bambolinetta* укорочена в связи с утратой способности к полету, однако для *Chenoanas* не удается проследить признаков такой специализации.

В коракоиде продвинутой чертой *Chenoanas* является разворот плоскости processus acrocoracoideus, которая при виде с крианиальной стороны формирует острый угол (около 45°) с плоскостью стернального расширения кости (признак 45 в работе Worthy, Lee 2008), в то время как у примитивных Anatidae вышеупомянутые плоскости субперпендикулярны друг

другу. По этому признаку *Chenoanas* отличается от более примитивных таксонов, таких как *Dendrocygnidae*, *Thalassornis* и *Anserinae*, а также нырковых уток (*Aythini* и большинство *Mergini*). Пеганковые демонстрируют разнообразие по этому признаку. *Chloephaga* и *Alopochen* сохраняют плезиоморфное состояние, в то время как *Tadorna* приближается по морфологии к *Chenoanas* и большинству *Anatinae*.

Характерной отличительной чертой коракоида *Chenoanas* является прямой стержень, который у этого рода не отклоняется медиально в краниальном направлении. У большинства *Anatidae* (включая *Anas* s.l.) стержень коракоида расширяется краниально – это признако может быть связан с выступанием акрокоракоидного отростка медиально относительно стержня. Прямой, как у *Chenoanas*, стержень встречается у *Lophodytes* и *Mergellus* (из *Merginae*), а также у *Callonetta*, *Aix*, *Nettapus* и *Malacorhynchus* демонстрируют промежуточное состояние по этому признаку, но при этом отличаются от *Chenoanas* очертаниями грудинного конца коракоида. *Chenoanas* легко отличим от представителей *Mergini* тем, что *facies articularis clavicularis* нависает над глубоководным *sulcus m. supracoracoidei*. По строению коракоида к *Chenoanas* из современной фауны ближе всего *Callonetta leucophrys*, которая все же отличается от *Chenoanas* сильно выраженной пневматизацией *sulcus m. supracoracoidei* под *facies articularis clavicularis*. Кроме того, *facies articularis humeralis* заметно более вытянуто краниокаудально и дорсовентрально уже у *Callonetta*, чем у *Chenoanas*.

Дистальная часть тибготарсуса устроена весьма характерным образом у *Chenoanas*, что позволяет отличать этот элемент скелета, обычно довольно консервативным образом устроенный у утиных. Как и у большинства уток, дистальная часть тибготарсуса у *Chenoanas* расширена медиолатерально из-за того, что медиальный мышцелок смещен медиально. Однако в отличие от *Anas* и ряда других родов, латеральный край латерального мышцелка располагается примерно на линии с прилегающим к нему латеральным краем стержня (то есть, латеральный мышцелок не сдвинут медиально). Сходная морфология латерального мышцелка присутствует у современных *Dendrocygnidae*, *Anserinae* (но не у *Malacorhynchus*), *Tadornini*, *Thalassornis* и *Chenonetta*. Данная морфологическая особенность позволяет отличать тибготарсус *Chenoanas* от такового других ископаемых уток среднего размера, включая значительную часть нырковых уток, многочисленных в среднемиоценовых отложениях Евразии (Зеленков, 2012а; Stidham, Zelenkov, 2017). У ископаемого рода *Mionetta* латеральный мышцелок немного наклонен медиально. От всех вышеупомянутых таксонов кроме *Anserinae* и *Tadornini* род *Chenoanas* отличается проксимодистально укороченными мышцелками при виде с краниальной стороны (их длина меньше, чем ширина *incisura intercondylaris*). *Chenoanas* отличается от *Anserinae* заметно более мелкими размерами, отсутствием явно выраженного *epicondylus medialis*, узким медиальным мышцелком и мелкой *incisura intercondylaris* при виде с дистальной стороны. *Chenoanas*

отличается от *Tadornini* мелкой *incisura intercondylaris* при виде с дистальной стороны. Кроме того, у современных видов *Tadorna*, the condylus lateralis выступает краниально в большей степени, чем медиальный мыщелок, в то время как у *Chenoanas* оба мыщелка выступают краниально примерно одинаково. В целом, морфология дистального тибиятарсуса *Chenoanas* более плезиоморфна, чем у большинства Anatinae, при этом примечательно, что по этой части скелета *Chenoanas* ближе всего к *Chenonetta* и *Tadornini* – так же, как и в случае с плечевой костью.

С о с т а в. Кроме типового вида, *Ch. sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867), конец раннего миоцена Прибайкалья, средний миоцен Франции, Германии и Австрии; *Ch. asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018, средний миоцен Монголии и Китая (Внутренняя Монголия).

З а м е ч а н и я. Из оригинального диагноза (Зеленков, 2012а) были исключены признаки плечевой кости, по которым выявилась межвидовая изменчивость (в частности, признак структуры дорсальной поверхности *crista deltopectoralis*. В то же время были добавлены (Zelenkov et al., 2018) признаки коракоида и тибиятарсуса – элементов скелета, известных для нескольких видов рода и характеризующихся диагностичной морфологией.

Заслуживают внимания следующие признаки плечевой кости *Chenoanas* – пневматизированная *fossa pneumotricipitalis ventralis*, треугольный в поперечном сечении стержень и несколько приподнятый субтреугольный *tuberculum dorsale*. Пневматизированная *fossa pneumotricipitalis ventralis* – примитивное состояние для кроновой группы Anatidae (не пневматизированная *fossa* характерна для эоцен-олигоценовых *Romainvillinae*: Mayr, 2008), встречающееся у *Dendrocygninae*, *Anserinae*, *Tadornini* и сохраняющееся из Anatinae у *Anatini* и «*Cairinini*». Треугольный в поперечном сечении стержень характерен для *Dendrocygninae*, *Tadornini*, а из Anatinae – для *Mergini*, *Aythini* и некоторых ископаемых *Oxyurinae* (Worthy, Lee, 2008). *Tuberculum dorsale* у примитивных утиных округлый и заметно возвышается над каудальной поверхностью (например, у *Dendrocygninae* и олигоцен-миоценовой *Mionetta*). У Anatinae этот бугорок сильно вытянутый и опущен на уровень каудальной поверхности кости, в то время как у *Tadornini* и *Chenonetta* он имеет промежуточную морфологию.

Хотя *Chenoanas* демонстрирует сходство с *Tadornini* в строении *tuberculum dorsale*, для *Tadornini* характерен расширенный в каудальном профиле *caput humeri*, в то время как у *Chenoanas* головка плечевой кости вытянута дорсовентрально, как у Anatinae. У современных родов *Chenonetta* и *Callonetta* головка имеет промежуточную морфологию. Эти два рода традиционно помещаются в Anatinae, но молекулярные данные свидетельствуют в пользу сближения обоих родов (Sraml et al., 1996) или только *Callonetta* (Bulgarella et al., 2010) с *Tadornini*. Кладистический анализ морфологических признаков помещает род *Chenonetta* между *Tadornini* и Anatinae (Worthy, 2009). *Chenonetta*, действительно, имеет характерный для *Tadornini* треугольный в сечении стержень и расширенный *caput humeri*. *Chenoanas*, в отличие от *Chenonetta*, имеет вполне типичную для Anatinae головку плечевой

кости, и, вероятно, представляет собой промежуточное звено между Tadornini и Anatinae. Наличие промежуточных форм в современной фауне, таких как *Chenonetta* и *Callonetta*, по видимому, свидетельствует об отсутствии четких морфологических границ между этими подсемействами.

Из Anatinae *Chenoanas* по строению плечевой кости сходен с южноамериканскими уткам-пароходам *Tachyeres*, которые по молекулярным данным объединяются с другими южноамериканскими утками *Amazonetta*, *Speculanas* и *Lophonetta* в качестве сестринской группы по отношению к *Anas* (Bulgarella et al., 2010). С родом *Tachyeres* *Chenoanas* сближает наличие субтреугольного *tuberculum dorsale*, несколько приподнятого над поверхностью кости, а также не отклоненного медиально *processus acrocoracoideus* коракоида. Тем не менее, треугольный в поперечном сечении стержень и положение *tuberculum ventrale* указывают на бóльшую примитивность *Chenoanas* по сравнению с *Tachyeres*. Кроме того, *Chenoanas* отличается от всех Anatinae широко раскрытой *fossa tricipitalis ventralis*.

Среди ископаемых форм *Chenoanas* близок новозеландскому раннемиоценовому роду *Matanas*, но отличается от него, кроме указанных в диагнозе признаков, не отклоненным медиально *processus acrocoracoideus* коракоида. Для *Matanas* характерен выступающий *tuberculum dorsale* (как у Tadornini) и несколько более расширенная в каудальном профиле *caput humeri* – несомненно, примитивные признаки. Среди ближайших современных родственников *Matanas* указывается род *Chenonetta* (Worthy et al., 2007), в то время как *Chenoanas* морфологически более продвинут.

***Chenoanas deserta* Zelenkov 2012**

Рис. 5-35, 5-36, 5-37

Chenoanas deserta: Зеленков, 2012а, с. 76, рис. 1, 2; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 174, рис. 58; табл. XVII, фиг. 13.

Anatidae gen. indet: Зеленков, 2012а, с. 76 (partim).

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/196, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

О п и с а н и е. Относительно крупная утка, размером с современную *Anas acuta* и ископаемую *Ch. asiatica*, но немного мельче, чем *Ch. sansaniensis*. Голотип представляет собой хорошо сохранившийся проксимальный эпифиз плечевой кости с основанием стержня. В плечевой кости *caput humeri* проксимодистально узкая, но расширенная при виде с проксимальной стороны и со слабо сигмоидальным дистальным краем; *linea m. latissimi dorsi* расположена на удалении от *tuberculum dorsale* (дистальнее, чем дистальная часть *crus dorsalis fossae*); *crus dorsalis fossae* ориентирован более проксимально; хорошо развитый пневматический карман внутри *fossa pneumotricipitalis* непосредственно под *tuberculum ventrale* отсутствует; область пневматизации внутри *fossa pneumotricipitalis ventralis*

распространяется вентрально и хорошо заметна при виде с каудальной стороны; *tuberculum dorsale* укорочен и приподнят; дорсокаудальная поверхность *crista deltopectoralis* несколько вогнутая; при виде с вентральной стороны *crus ventrale fossa* ориентирован косо.

Р а з м е р ы. См. Зеленков, 2012а; Zelenkov et al., 2018.

С р а в н е н и е. Отличается от близкого вида *Ch. sansaniensis* из конца раннего миоцена Прибайкалья и среднего миоцена Европы тем, что *caput humeri* проксимодистально узкая и имеет слабо сигмоидальный дистальный край, а также тем, что *linea m. latissimi dorsi* расположена на удалении от *tuberculum dorsale* (дистальнее, чем дистальная часть *crus dorsalis fossae*). От *Ch. asiatica* отличается расширенной при виде с проксимальной стороны *caput humeri*, отсутствием хорошо развитого пневматического кармана внутри *fossa pneumotricipitalis* непосредственно под *tuberculum ventrale*, укороченным и приподнятым *tuberculum dorsale*, несколько вогнутой дорсокаудальной поверхностью *crista deltopectoralis*, а также дистально расположенной *linea m. latissimi dorsi*. Помимо прочего, *crus dorsalis fossae* проксимально ориентирован у *Ch. deserta* в отличие от *Ch. asiatica*, в результате чего очертания каудального обрамления отверстия *fossa pneumotricipitalis ventralis* оказываются менее вогнутыми. При виде с вентральной стороны *crus ventrale fossa* ориентирован более косо, чем у *Ch. asiatica*.

З а м е ч а н и я. По меньшей мере два коракоида из типового местонахождения могут быть отнесены к этому виду, поскольку для них характерна дорсовентрально широкая *facies articularis humeralis*, которая, по-видимому, соответствует более широкой *caput humerus* у *Ch. deserta* в сравнении с *Ch. asiatica*, также известной из местонахождения Шарга. Также у этих коракоидов дорсальный край *facies articularis humeralis* ориентирован субпараллельно продольной оси кости (при виде с латеральной стороны), а *cotyla scapularis* ориентирован отчетливо дорсолатерально. *Facies articularis clavicularis* у коракоидов *Ch. deserta* сильнее нависает над *sulcus m. supracoracoidei*, чем у *Ch. asiatica*. Кроме того, это нависание выражено по всей длине *facies*. От коракоида *Ch. sansaniensis* отличается меньшим размером и несколько менее выямчатой вентральной частью *sulcus m. supracoracoidei*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний миоцен Монголии.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 4869/57, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, 4869/238, краниальный фрагмент левого коракоида – оба из типового местонахождения.

***Chenoanas sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867)**

Рис. 5-35, 5-36, 5-37

Anas sansaniensis: Milne-Edwards, 1867, p. 153, pl. 25, figs. 26-30; pl. 26, figs. 19-22; Lydekker 1891, p. 116; Paris, 1912, p. 290; Lambrecht, 1933, S. 358; Brodkorb, 1964, p. 222; Howard, 1964, p. 295; Cheneval, 1987, p. 144, pl. 1, figs. 5-6; Cheneval, 2000, p. 331; Mlíkovský, 2002, p. 118.

Dendrocygna sansaniensis: Mlíkovský, 1988, 57.

Chenoanas aff. *deserta*; Зеленков, Мартынович, 2013, с. 79.

Chenoanas sansaniensis: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 174.

Л е к т о т и п – MNHN, № SA 1223, дистальный фрагмент левого тибготарзуса; местонахождение Сансан, средний миоцен, Франция (обозначен в работе: Cheneval, 1987).

О п и с а н и е. Относительно крупная утка, по размерам близкая современным неурбанизированным популяциям *Anas platyrhynchos* и немного более крупная, чем ископаемые *Ch. asiatica* и *Ch. deserta*. Дистальный край *caput humeri* плечевой кости отчетливо сигмовидно изогнут при виде с каудальной стороны, сама головка дорсовентрально широкая при виде с проксимальной стороны; при виде с каудальной стороны *caput humeri* робустная, дорсовентрально укорочена и несколько расширена проксимодистально в своей вентральной части; *tuberculum dorsale* приподнят и укорочен; *linea m. latissimi dorsi* умеренно удалена от *tuberculum dorsale*.

Р а з м е р ы. См. Cheneval, 1987, 2000; Zelenkov et al., 2018.

С р а в н е н и е. Отличается от *Ch. asiatica* и *Ch. deserta* немного более крупными размерами и отчетливо сигмоидально изогнутым дистальным краем *caput humeri* плечевой кости при виде с каудальной стороны. От *Ch. asiatica* также отличается приподнятым и укороченным *tuberculum dorsale*, дорсовентрально широкой *caput humeri* при виде с проксимальной стороны, а также *linea m. latissimi dorsi* умеренно удаленной от *tuberculum dorsale*. От *Ch. deserta* отличается также более робустной, дорсовентрально укороченной и несколько расширенной проксимодистально в своей вентральной части *caput humeri*. Отмеченные признаки составляют дифференциальный диагноз данного вида.

З а м е ч а н и я. Этот вид, первоначально описанный из среднего миоцена Сансана (Франция), долгое время рассматривался в составе рода *Anas*, однако по крайней мере плечевая кость *A. sansaniensis* несомненно указывает на базальное положение этой утки по отношению к современным *Anas*. Мликовский (Mlíkovský, 1988) переместил этот вид в современный род примитивных уток *Dendrocygna*, но затем (Mlíkovský, 2002) вернул его в *Anas*, отметив неясность систематического положения этой формы. Т. Уорти (Worthy, 2008) также посчитал сомнительным принадлежность данного вида к роду *Anas*. Характерная черта, объединяющая *Ch. sansaniensis* с азиатскими видами *Chenoanas* и позволяющая относить к этому роду – открытая *fossa pneumaticipitalis* благодаря проксимально ориентированному *tuberculum ventrale* (вентральный бугорок сохранился у единственного известного французского экз. не полностью, но его ориентация и «открытость» пневматической впадины легко реконструируются по морфологии *crus dorsalis fossae*).

Зеленков и Мартынович (2013) упомянули коракоид из местонахождения Тагай в Прибайкалье как возможно принадлежавший *Ch. deserta*. Позднее было показано, что он в действительности может быть отнесен к *Ch. sansaniensis* (Zelenkov et al., 2018).

Фрагментарная седалищная кость из этого же местонахождения принадлежит сходной по размерам утке и таким образом предварительно отнесена к этому же виду.

Составленный Шеневалем (Cheneval, 1987) диагноз этого вида был составлен преимущественно из отличий от современных *Anas* и включал только один признак плечевой кости – «угол головки плечевой кости достигает уровня вентрального бугорка». Эта черта в действительности характерна для *Chenoanas* и современных *Tadornini*, но она связана не с формой *caput humeri*, а со взаимным положением *tuberculum ventrale* и *the crus dorsale fossae*, как раз характеризующим род *Chenoanas*. Этот признак, присущий всем *Chenoanas*, не позволяет различать виды в составе данного рода, поэтому в целом диагноз Шеневалея оказывается невалидным и был переработан (Zelenkov et al., 2018; см. также выше). В основу нового диагноза положено строение проксимальной части плечевой кости как наиболее диагностичного и широко представленного у разных таксонов элемента скелета утиных.

Ранее для *Ch. sansaniensis* был известен только один фрагментарный коракоид (MNHN SA 1407) без акроракоидной части. Относимый нами к этому виду коракоид из местонахождения Тагай (экз. ПИН, 2614/176) соответствует экз. из Сансана по размерам и морфологии. Кроме того, экз. из Тагай структурно очень схож с коракоидами *Ch. deserta* из Монголии, от которых отличается только несколько большим размером и наличием несколько более выямчатой краниовентральной части *sulcus m. supracoracoidei* непосредственно под *facies articularis clavicularis*. Кроме того, *facies articularis humeralis* у тагайского коракоида имеет примерно трехмерную форму, в то время как она более овальная у *Ch. asiatica* и *Ch. deserta*.

Одна лопатка из Сансана (MNHN SA 14012) примерно соответствует по размерам таковой *Anas platyrhynchos* и, по-видимому, принадлежит *Ch. sansaniensis*. Для этого экз. характерен отчетливо выступающий *tuberculum coracoideum*, как у *Tadornini*, но в отличие от *Anas*.

Проксимальный фрагмент плечевой кости из местонахождения Сансан общей морфологией схож с плечевой костью *Ch. deserta*, но немного крупнее и имеет более робустную *caput humeri*. Как и у *Ch. deserta*, *tuberculum dorsale* приподнято и укорочено (в то же время он немного длиннее, чем у *Ch. deserta*); кроме того, у обоих видов отсутствует явно выраженный удлиненный гребень, располагающийся непосредственно дистальнее дистального окончания *crus dorsale fossae*, хотя на его месте присутствует «шрам». Многие морфологические черты не могут быть установлены для плечевой кости *Ch. sansaniensis* из-за плохой сохранности. Пневматизация *fossa pneumotricipitalis ventralis* выглядит промежуточной между состояниями у *Ch. asiatica* и *Ch. deserta*. То же справедливо и по отношению к положению *linea m. latissimi dorsi*. Самая примечательная особенность плечевой кости *Ch. sansaniensis* – форма головки плечевой кости, которая расширена в своей вентральной части (при виде с каудальной стороны), благодаря чему каудальный край

головки изогнут сигмоидально (вогнутый дорсально и выпуклый вентрально), что не выражено у других видов рода. Наше изучение индивидуальной изменчивости скелета утиных показывает, что форма головки плечевой кости (как основной суставной поверхности в плечевом суставе, соединяющей крыло с плечевым поясом) очень стабильна, и поэтому данная морфологическая особенность подтверждает таксономическую обособленность *Ch. sansaniensis*.

Из Сансана также известно два дистальных фрагмента плечевых костей (паралектотип и экз. MNHN SA 1249), по размеру (так же, как и проксимальная часть) соответствующих *A. platyrhynchos* – это указывает на сходство общих пропорций плечевой кости *Chenoanas* в сравнении с таковыми современных речных уток. Вершина *tuberculum supracondylare ventral* ориентирована скорее дистально у французских экземпляров, в то время как она ориентирована дистокраниально у *Anas* и скорее краниально у некоторых примитивных утиных, таких как *Dendrocygna* и *Anser*. В целом однообразная морфология дистальной части плечевой кости утиных не позволяет выявить надежных отличий от современных речных уток в этой части скелета.

Проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса (MNHN SA 1401) и фрагментарная фаланга большого пальца крыла (MNHN SA 14011) соответствуют по размеру таковым современных *A. platyrhynchos*, не демонстрируя никаких значительных морфологических отличий.

Ископаемое яйцо из местонахождения Целлертал в Германии, отнесенное к *A. sansaniensis* (Lambrecht 1933) происходит из раннемиоценовых отложений (MN 1; см. Göhlich 2017) и, таким образом, не может принадлежать этому виду, но скорее может относиться к *Mionetta consorbina*. Ламбрехт (Lambrecht, 1933, p. 358) упоминает некие кости *A. sansaniensis* из среднего миоцена (MN 7+8) Ханенберга (Германия) в Мюнхене, однако мне не удалось их обнаружить в палеонтологической коллекции. Следует также отметить, что мне не удалось обнаружить ряд материалов в Национальном Музее Естественной Истории в Париже (экз. MNHN, №№ SA 14010, 1319, и 10277 – плечевая кость и лопатки), и поэтому их отнесение к данному роду и виду следует определениям Шеневаль (Cheneval, 1987, 2000) и в некоторой степени условно. Шеневаль (Cheneval, 1987, 2000) также отнес к данному виду ряд материалов из среднего миоцена местонахождения Ла-Грив-Сен-Албан (Франция), однако непосредственное изучение показало, что эти экз. принадлежат морфологически более продвинутым утиным (по-видимому, *Anas* s.l. и *Tadorna*) и поэтому исключены из *Ch. sansaniensis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Конец раннего миоцена (MN 5) Прибайкалья; средний миоцен Сансана (MN 6) Франции.

М а т е р и а л. Кроме лектотипа, из типового местонахождения следующие материалы: MNHN, № SA 1233, дистальный фрагмент правой плечевой кости (паралектотип

- обозначен в работе: Cheneval, 1987); экз. MNHN, № SA 1223, стержень левого коракоида; экз. MNHN, №№ SA 1282, 1319, 10277, 14012, краниальные фрагменты лопаток; экз. MNHN, № SA 10226, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. MNHN, №№ SA 1249, 14010, дистальные фрагменты левых плечевых костей; экз. MNHN, № SA 10669, проксимальный фрагмент левой лучевой кости; экз. MNHN, № SAN 636, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. MNHN, № SA 1401, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; экз. MNHN, № SA 1496, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; экз. MNHN, № SA 14010, базальная фаланга большого пальца крыла (см. Cheneval, 2000).

Материалы из местонахождения Тагай (конец раннего миоцена, MN 5; Восточная Сибирь; Прибайкалье): экз. ПИН, № 2614/176, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 4869/186, фрагмент левой седалищной кости.

***Chenoanas asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018**

Рис. 5-35, 5-36, 5-37

Chenoanas asiatica: Zelenkov et al., 2018, p. 314, fig. 2C, F, H, J, 3D-F.

Anatidae gen. indet.: Зеленков, 2012а, с. 76 (partim).

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/68, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

О п и с а н и е. В проксимальном эпифизе плечевой кости *caput humeri* с прямым каудальным краем и неявно нависает над *fossa pneuotricipitalis dorsalis*. Дорсальная поверхность *crista deltopectoralis* практически плоская. Имеется нечетко оформленный каудальный гребень стержня, ориентированный на основание *tuberculum dorsale*. *Tuberculum dorsale* проксимодистально удлинен и в значительной степени располагается на одном уровне со стержнем плечевой кости; его дистальная вершина немного поднята относительно прилегающей поверхности кости. Отпечаток прикрепления *m. latissimus dorsi posterioris* имеет длину около 4 мм и отставлен примерно на 2 мм дистально относительно *tuberculum dorsale* (примерно на то же расстояние от каудального стержня кости). Дорсальная пневматическая впадина мелкая и дорсовентрально уже, чем вентральная пневматическая впадина (*fossa pneuotricipitalis*). *Fossa pneuotricipitalis dorsalis* отчетливо отделена от вентральной впадины *crus dorsalis fossae*, который продооужается дистально в виде гребня. *Tuberculum ventrale* ориентирован проксимовентрально и существенно не нависает *fossa pneuotricipitalis*, в результате чего последняя ориентирована не только дистально, но также в значительной степени каудально. *Fossa pneuotricipitalis* интенсивно пневматизирована. Дорсовентральная ширина вентральной *fossa pneuotricipitalis* заметно меньше, чем длина *crista bicipitalis* дистальнее *tuberculum ventrale* (см. Worthy, Lee 2008, признак 60, состояние

0). Внутри вентральной пневматической ямы непосредственно под вентральным бугорком имеется глубокий и хорошо выраженный «карман». Дистальнее crus ventralis fossae расположено вытянутое углубление. Incisura carpitа формирует отчетливую вырезку в проксимальном контуре плечевой кости при виде с краниальной и каудальной сторон. На краниальной поверхности кости intumescencia humeri несильно выступает; sulcus transversus дорсовентрально короткий.

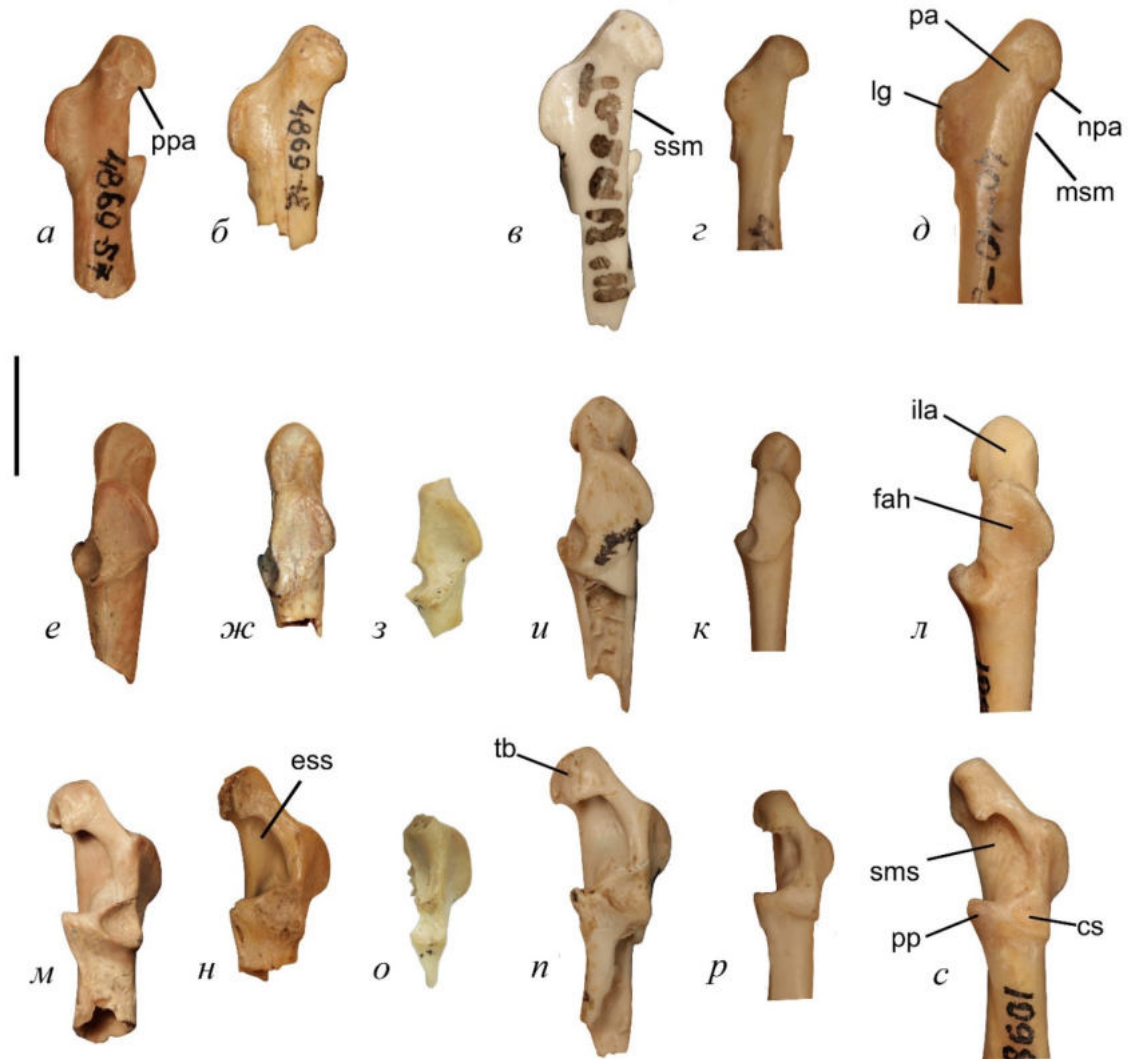


Рис. 5-36. Коракоиды *Chenoanas* spp. в сравнении с таковыми избранных современных Anatidae: *a, e, m* – *Chenoanas deserta* Zelenkov, 2012, экз. ПИН, № 4869/57, местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен (MN7+8); *б, ж, н* – *Chenoanas asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018, экз. ПИН, № 4869/18, местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен (MN7+8); *з, о* – *Chenoanas asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018, экз. IVPP, 23895, местонахождение Тайрим Нор, Внутренняя Монголия; средний миоцен (MN7+8); *в, и, п* – *Chenoanas sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867), экз. ПИН, № 2614/176, местонахождение Тагай, Восточная Сибирь, Прибайкалье; нижний–средний миоцен (MN5); *г, к, р* – *Callonetta leucophrys* (Vieillot, 1816), экз. ПИН, № 40-9-1, современный; *д, л, с* – *Anas acuta* L., 1758, экз. ПИН, № 40-40-2, современный. Верхний ряд – с вентральной стороны; средний ряд – с медиальной стороны; нижний ряд – с дорсальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см. **Обозначения:** *ess*, вогнутый и не пневматизированный sulcus m. supracoracoidei; *cs*, cotyla scapularis; *fah*, facies articularis humeralis; *ila*, impressio lig. acrocoracohumeralis; *lg*, labrum glenoidale; *msm*, отклоненный медиально медиальный край стержня; *nra*, практически не выдающийся относительно медиального края стержня processus acrocoracoideus; *pa*, processus acrocoracoideus; *pp*, processus procoracoideus; *ppa*, processus acrocoracoideus выдающийся медиально относительно медиального края стержня; *sms*, sulcus m. supracoracoidei; *ssm*, прямой (не отклоняющийся медиально) медиальный край стержня; *tb*, tuberculum brachiale нависающий над sulcus m. supracoracoidei по всей высоте последнего.

В коракоиде стержень практически прямой, в связи с чем *processus acrocoracoideus* практически не сдвинут медиально. *Impressio lig. acrocoracohumeralis* постепенно расширяется вентрально и несколько изгибается краниально. *Facies articularis humeralis* заметно суживается краниально. Вершина *labrum glenoidale* расположена каудально. *Cotyla scapularis* ориентирована преимущественно дорсально. *Facies articularis clavicularis* разделен на две части и отчетливо нависает над *sulcus m. supracoracoidei*, которое в своей краниальной части слабовыямчатое. В каудальной части дорсальной половины *sulcus m. supracoracoidei* присутствует отчетливая ямка.

Р а з м е р ы. См. Зеленков, 2012a; Zelenkov et al., 2018.

С р а в н е н и е. Несколько мельче, чем *Ch. sansaniensis*; по размеру примерно соответствует современным *A. acuta*. От других видов *Chenoanas* отличается опущенным и более длинным *tuberculum dorsale*, приближенной к этому бугорку *linea m. latissimi dorsi*, узкой *caput humeri* при виде с вентральной и каудальной сторон. Пневматизация внутри *fossa pneumaticipitalis ventralis* не распространяется вентрально и поэтому практически не видна при виде с каудальной стороны. *Ch. asiatica* также отличается от *Ch. deserta* наличием хорошо выраженного пневматического «карамана» внутри вентральной пневматической впадины непосредственно под *tuberculum ventrale* (этот карман протягивается проксимокаудально внутрь бугорка), практически плоской дорсальной поверхностью *crista deltopectoralis*, а также наличием выпуклого шрама, располагающегося дистальнее *crus dorsale fossae*. Кроме того, *crus dorsale fossae* у *Ch. asiatica* ориентирован более дистально и, следовательно, каудальный край пневматической впадины более вогнутый, чем у *Ch. deserta*. При виде с вентральной стороны *crus ventrale fossae* располагается более перпендикулярно длинной оси кости, чем у *Ch. deserta*.

З а м е ч а н и я. Три фрагментарных коракоида из местонахождения Шарга были первоначально описаны как *Anatidae gen. indet.*, но предполагалось, что они принадлежат отдельному виду (Зеленков, 2012a), что было позднее подтверждено находкой плечевой кости, послужившей голотипом *Ch. asiatica* (Zelenkov et al., 2018). Эти коракоиды могут быть отнесены к *Ch. asiatica* на основании более грацильной *facies articularis humeralis*, что соответствует узкой и более грацильной *caput humerus* плечевой кости у этого вида по сравнению с *Ch. deserta*. Они также отличаются от коракоидов *Ch. deserta* тем, что дорсальный край *facies articularis humeralis* скошен краниально (таким образом, *facies* выглядит более узкой), а также более дорсально ориентированным *cotyla scapularis*. *Sulcus m. supracoracoidei* краниально слабо вогнут, и *facies articularis clavicularis* практически не нависает над ним. Коракоид *Ch. asiatica* отличается от коракоида *Ch. sansaniensis* меньшим размером и менее вогнутым *sulcus m. supracoracoidei*. *Facies articularis humeralis* более овальная у *Ch. asiatica* из-за того, что ее вентральная вершина сдвинута несколько каудально.

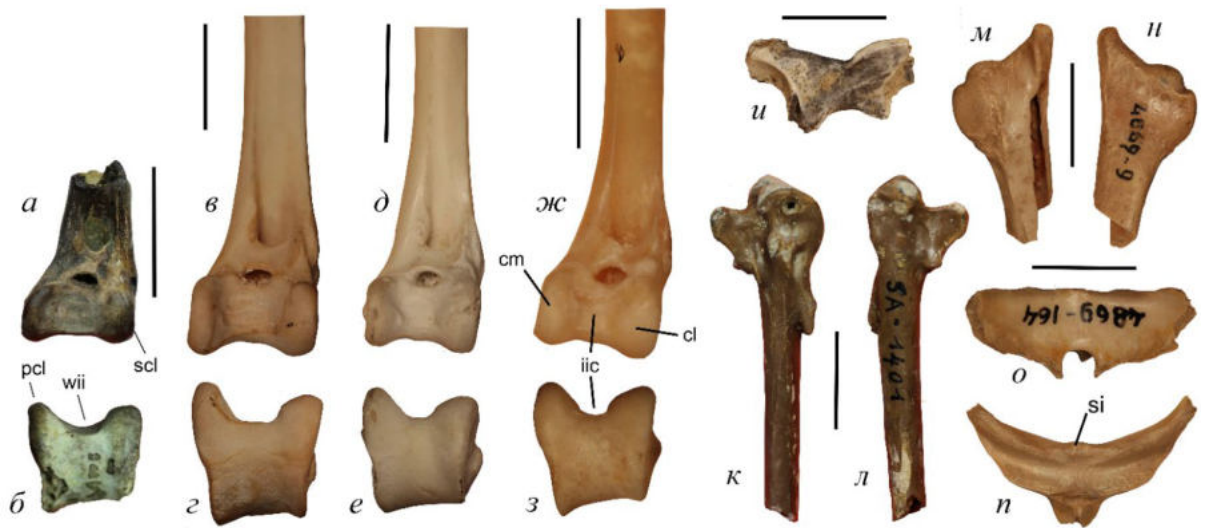


Рис. 5-37. Элементы посткраниального скелета *Chenoanas* spp. в сравнении с таковыми избранных современных Anatidae: *a, б* – *Chenoanas sansaniensis* (Milne-Edwards, 1867), лектотип MNHN SA1223, дистальный фрагмент тибииотарсуса; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (MN6); *в, г* – *Tadorna variegata* (Gmelin, 1789), экз. ПИН, № 39-11-1, дистальный фрагмент тибииотарсуса, современный; *д, е* – *Chenonetta jubata* (Latham, 1801), экз. ПИН, № 40-12-1, дистальный фрагмент тибииотарсуса, современный; *жс, жз* – *Anas platyrhynchos* L., 1758, экз. ПИН, № 40-30-3, дистальный фрагмент тибииотарсуса, современный; *и* – *Chenoanas sansaniensis*, экз. ПИН, № 2614/186, фрагмент таза; местонахождение Тагай, Восточная Сибирь, Прибайкалье; нижний – средний миоцен (MN5); *к, л* – *Chenoanas sansaniensis*, экз. MNHN SA1223, проксимальный фрагмент карпометакарпуса; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (MN6); *м, н* – *Chenoanas deserta*, экз. ПИН, № 4869/9, левая лопатка; местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен (MN7+8); *о, п* – *Chenoanas* sp., экз. ПИН, № 4869/164, краниальный фрагмент грудины; местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен (MN7+8). Длина масштабной линейки 1 см. **Обозначения:** cl, condylus lateralis tibiotalaris; cm, condylus medialis tibiotalaris; iic, incisura intercondylaris tibiotalaris; pcl, слабо выдающийся краниально condylus lateralis (примерно равный condylus medialis); scl, ровный (не отклоняющийся медиально) condylus lateralis; si, spina interna sterni; wii, широкая incisura intercondylaris (шире, чем любой из condyle).

Плечевые кости *Ch. asiatica* по размерам соответствуют таковым *Ch. deserta*, но отличаются рядом морфологических деталей (см. рубрику Сравнение). Таким образом, присутствие в местонахождении Шарга двух типов коракоидов и плечевых костей указывает на присутствие двух сходных по размеру видов утиных. Примечательно наличие у *Ch. asiatica* хорошо развитого пневматического кармана внутри fossa pneumotricipitalis под tuberculum ventrale. Среди современных утиных подобный карман был обнаружен у *Mareca* (особенно хорошо выражен у *M. falcata* и *M. penelope*), но также у *Chenonetta* и (вариабельно) у *Aix*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Конец среднего миоцена Западной Монголии и Внутренней Монголии (Китай).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, 4869/18, краниальный фрагмент правого коракоида; PIN 4869/50, 51, краниальные фрагменты левых коракоидов. Из местонахождения Тайрум Нор («местонахождение 346»; Внутренняя Монголия; Китай; формация Тунгур; верхи среднего миоцена; MN 7+8; ~12.5 млн. л.): экз. IVPP, № V23894, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. IVPP, № 23895, фрагментарный левый коракоид (Zelenkov et al., 2018).

***Chenoanas* sp.**

Anas s.l.: Jánossy, 1993, p. 55.

Anas cf. *sansaniensis*: Göhlich, 2009, p. 510, fig. 1a.

Anatidae gen. idet.: Зеленков, 2012a, с. 76; Zelenkov, 2017, p. 72, fig. 1d–f.

Anas sp.: Kessler, 2013, p. 162.

Merginae gen. idet.: Курочкин, Ганя, 1972, с. 62, табл. II, фиг. 7.

Mergini gen. idet. 1: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 166.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 4869/164, краниальный фрагмент грудины; местонахождение Шарга: Западная Монголия; верхи среднего миоцена (MN 7+8). Экз. NHMW, № 2008z00070/0001, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Атцельдорф; Австрии; низы верхнего миоцена (базальная часть MN 9; 11.2–11.1 млн. л.). Экз. б/н MAFI, краниальный фрагмент левого коракоида, дистальный фрагмент левого тибготарсуса, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; местонахождение Рудабаня; Венгрия; нижняя часть верхнего миоцена (MN 9). Экз. ТГПИ 4-62, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Бужоры, Котовский р-н, Молдова; средний сармат, верхний миоцен (MN 9).

З а м е ч а н и я. Фрагмент грудины из местонахождения Шарга по размеру соответствует современным *Anas acuta* и таким образом может принадлежать как *Ch. deserta*, так и *Ch. asiatica*. Данная грудина отличается от таковой *Aix* отсутствием отчетливой вырезки на месте *spina interna* и поэтому не может быть отнесена к близкому по размеру виду *Aix praeclara*, известному из этого же местонахождения. У экз. ПИН, № 4869/164 *spina interna* представлена мелкой депрессией краниально и рудиментарным бугорком дорсально (как у современных речных уток *Anas*). На дорсальной поверхности тела грудины имеется единственное крупное пневматическое отверстие, расположенное близи краниального края кости – опять-таки как у *Anas*. Основание *spina externa* обломано, но, по-видимому, сам шип был сходен с таковым у *Anas*, поскольку роды с отсутствующей (например, *Aythya*) или рудиментарной (*Aix*) *spina externa* характеризуются иной морфологией этой области.

Фрагментарный коракоид из самых низов верхнего миоцена местонахождения Атцельдорф в Австрии был описан как *Anas* cf. *sansaniensis* (Göhlich, 2009). Этот экз. (изучен мною в 2012 г.) в целом соответствует морфологическому типу рода, но отличается от коракоидов *Chenoanas* из Тагая и Шарги отсутствием хорошо развитых ямок внутри *sulcus m. supracoracoidei*. Таким образом, этот образец, несомненно, относится к другому виду, что соответствует несколько более молодому возрасту местонахождения.

Карпометакарпус из местонахождения Бужоры отличается от *Mergini* тем, что каудальный край карпального блока ориентирован заметно более параллельно длинной оси стержня (косо у *Mergini* и *Anas*). Из-за косо́й ориентации блока вентральный край основания малой метакарпалии у *Mergini* и *Anas* сдвинут более вентрально, чем край блока. У утки из

местонахождения Бужоры край метакарпалии четко соединяется с блоком мостиком. По этим признакам и по размерам схож с пряжкой *Ch. sansaniensis* из Сансана.

Материалы из местонахождения Рудабаня характеризуются очень плохой сохранностью, но у тибиятарсуса прослеживается одна черта сходства с *Chenoanas*: отсутствие медиальной отогнутости дистального эпифиза (Zelenkov, 2017). И хотя эта анатомическая особенность характеризует ряд других форм (например, современные *Netta*, *Thalassornis* and *Mernini*), предварительно эти остатки отнесены к *Chenoanas* – на основании размерного сходства и геологического возраста.

†Род *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Mioquerquedula: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 90, 2015, с. 169; 2015, с. 169; Зеленков, Мартынович, 2013, с. 79; Zelenkov, 2017, p. 70.

Т и п о в о й в и д – *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з (измененный). В коракоиде плоскость вентральной поверхности processus acrocoracoideus субпараллельна плоскости стернального расширения; facies articularis clavicularis не вогнутый, нависает над sulcus m. supracoracoidei; желоб между processus procoracoideus и вентральной кромкой стержня коракоида продолжается каудально и переходит на вентральную поверхность кости; на вентральной поверхности extremitas sternalis развито неглубокое, но хорошо выраженное углубление (impressio m. supracoracoidei). В плечевой кости вентральный край facies articularis humeralis формирует выраженный вентрокаудальный угол (профиль facies не равномерно овальный). Тарсометатарсус короче коракоида.

В и д о в о й с о с т а в. *M. palaeotagaica* sp. nov., нижний-средний миоцен Прибайкалья; *M. soporata* (Kurochkin, 1976), средний миоцен Франции и Монголии; *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, нижний-средний миоцен Прибайкалья, средний миоцен Франции и Монголии.

С р а в н е н и е. Строение processus acrocoracoideus, плоскость которого ориентирована субпараллельно стернальному расширению кости, отличает коракоид *Mioquerquedula* от всех Anatidae, кроме Anatini и некоторых «Cairinini». У Dendrocygninae, Anserinae, Tadornini, Mergini и отчасти у Aythyini плоскость акрокоракоида субперпендикулярна плоскости стернального расширения или ориентирована под углом 45° к нему. Среди «Cairinini» *Mioquerquedula* надежно отличается по этому признаку от *Cairina* и *Pteronetta*, а также в некоторой степени от *Chenonetta*, для которого характерно промежуточное состояние. От *Chenonetta* также отличается выемчатой в своей краниальной части sulcus m. supracoracoidei и не нависающим над данной вырезкой tuber brachialis. *Aix sponsa* и *A. galericulata* отличаются друг от друга пневматизацией sulcus m. supracoracoidei,

который пневматизирован у *A. sponsa* и может быть непневматизирован у *A. galericulata*. Тем не менее у обеих *Aix* пневматическая ямка в краниальной части *sulcus m. supracoracoidei* всегда формируется, начиная с его дорсальной части (иногда может также распространяться на вентральную), а у *Mioquerquedula* самая глубокая и при этом не пневматизированная ямка располагается в вентральной части *sulcus m. supracoracoidei*. Кроме того, медиальная поверхность *tuber brachialis* у *Aix* вогнутая (на месте этой вогнутости может формироваться вырезка), в то время как у *Mioquerquedula* эта вогнутость не выражена, а вырезка очень слабо выражена. От *Callonetta* отличается не пневматизированной *sulcus m. supracoracoidei*; кроме того, у *Mioquerquedula* отсутствует характерное для *Callonetta* ребро, идущее от дорсального края *tuber brachialis* и отделяющее *sulcus m. supracoracoidei* от пневматической ямки, расположенной краниальнее (у других утиных, для которых характерна пневматизация краниального конца коракоида, пневматическая яма неотделима от *sulcus m. supracoracoidei*). От *Nettapus* отличается не массивным *processus acrocoracoideus*, отсутствием вырезки в медиальном крае кости каудальнее *processus procoracoideus*, а также слабо выступающим вентрально относительно стержня *facies articularis humeralis*.

Кроме того, *Mioquerquedula* отличается от Anatinae (включая *Anas* и большинство «Cairinini») дистально продолжающейся и переходящей на вентральную поверхность стержня коракоида бороздой (начинающейся между *processus procoracoideus* и стержнем коракоида) и наличием четко выраженного *impressio m. supracoracoidei* на стернальном расширении кости. Подобная борозда развита у *Nettapus* и, в меньшей степени, у *Chenonetta*. У *Anas* данная борозда практически никогда не развита: из изученных 38 скелетов, она обнаружена (хотя и значительно слабее выраженной) только у двух экземпляров (*A. sibilatrix*, *A. penelope*). Примечательно, что у этих же экземпляров, кроме того, были выражены глубокая ямка в краниальной части *sulcus m. supracoracoidei* и едва заметное *impressio m. supracoracoidei*: оба этих признака также характерны для *Mioquerquedula*, но обычно не встречаются у *Anas*.

З а м е ч а н и я. Род *Mioquerquedula* был выделен для крошечной утки *M. minutissima* из среднего миоцена местонахождения Шарга в Монголии. Первоначально в состав рода был также предварительно включен *Anas velox* из среднего миоцена Франции (Зеленков, Курочкин, 2012), однако непосредственное изучение материалов по французскому виду позволило исключить *A. velox* из состава *Mioquerquedula* (Зеленков, Курочкин, 2015). Позднее как *Mioquerquedula* sp. были определены мелкие утки из среднего миоцена Северного Кавказа (Зеленков, 2017), а также из низов верхнего миоцена Венгрии (Zelenkov, 2017) и Германии (Maug et al., 2022). Указывалось, что в фауне местонахождения Шарга присутствует еще один неназванный вид рода; по меньшей мере, два вида *Mioquerquedula* отмечалось для фауны местонахождения Тагай (Зеленков, Мартынович, 2013; Зеленков,

Курочкин, 2015). Здесь к *Mioquerquedula* отнесены дополнительные материалы по мелким утиным из местонахождений Шарга, Тагай и Сансан (Франция).

В этой работе к роду *Mioquerquedula* также отнесена мелкая утка *Anas soporata*, по строению коракоида представляющая промежуточной формой между раннемиоценовым «*Mionetta*» *natator* и другими видами рода *Mioquerquedula*. Морфология processus acrocoracoideus коракоида *A. soporata* сходна с таковой «*Mionetta*» *natator*, *Malacorhynchus* и олигоценых *Pinpanetta* (Worthy, 2009) и, таким образом, представляется явно плезиоморфной (см. ниже). В то же время несколько удлиненные пропорции коракоида и строение суставной лопаточной части у *M. soporata* выглядят морфологически продвинутыми и сходны с таковыми *M. minutissima*. При этом у всех видов *Mioquerquedula* коракоид несколько короче, чем у современных *Anas* и сопоставляется с таковым у *Nettapus*: при сходной длине гленоидной суставной части длина кости (от прокоракоида до медиального угла) заметно меньше у *Nettapus* и *Mioquerquedula*, чем у *Anas* (еще меньше – у *Malacorhynchus*). Длина коракоида – один из самых стабильных параметров посткраниального скелета у современных речных уток (наши данные; Zelenkov, 2019; Зеленков, 2018б, 2022б), что связывается нами с общими требованиями к летательному аппарату. Короткий коракоид (как у современных тропических *Nettapus*) свидетельствует об отличной летательной специализации этих утиных и, возможно, связан с несколько ограниченными летными способностями по сравнению с современными *Anas*. По всей видимости, представители рода *Mioquerquedula* не были способны к дальним перелетам, что может объяснять их исчезновение в умеренном поясе Евразии во второй половине позднего миоцена в связи с похолоданием климата.

Коракоид *Mioquerquedula* надежнее всего отличается сочетанием двух признаков. Первый – это наличие ясно выраженной борозды, начинающейся между processus procoracoideus и стержнем (и, по сути, являющейся продолжением sulcus m. supracoracoidei) и переходящей на вентральную поверхность кости. Присутствие подобной борозды – прогрессивный признак для Anatidae, и встречается только у некоторых «Cairinini» и, в виде исключения, у *Anas*. Вторым отличительным признаком *Mioquerquedula* – хорошо выраженное impressio m. supracoracoidei. Наличие этого отпечатка – примитивный признак для Anatidae, характерный для Dendrocygninae и миоценовых родов *Mionetta* и *Manuherikia* (Livezey, Martin, 1988; Worthy, Lee, 2008), но не встречающийся у «Cairinini» и *Anas*. У *Mioquerquedula* это impressio мелкое, в отличие от *Dendrocygna*, но ясно выраженное, в то время как у *Anas* оно практически никогда не бывает заметно.

Из миоценовых отложений Европы и Северной Америки описано несколько мелких утиных, некоторые из которых могут быть родственны *Mioquerquedula*. К *Mioquerquedula* может относиться мелкая утка *Anas integra* Miller, 1944 из раннего миоцена Южной Дакоты

(США). Хотя неизвестно, имелась ли у этой формы переходящая на вентральную сторону кости борозда, коракоид *A. integra* в общих чертах сходен с таковым *M. minutissima*. Ранее предполагалось (Cheneval, 1987), что этот вид может быть близок к роду *Dendrochen* (ныне *Mionetta*), однако коракоид *A. integra* в значительной степени напоминает таковой современных *Anas*, в то время как коракоид *Mionetta* существенно отличается (например, Livezey, Martin, 1988). Еще одна мелкая утка, *Anas pullulans* Brodkorb, 1961, описана из низов верхнего миоцена Орегона по проксимальному фрагменту карпометакарпуса (Brodkorb, 1961). Систематическое положение *A. pullulans* оказывается неясным, но форма trochlea carpalis позволяет сближать его с современными *Anas*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхи раннего миоцена Прибайкалья; средний миоцен Западной Европы, Северного Кавказа и Монголии; низы верхнего миоцена Венгрии и Германии.

† *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Рис. 5-38, 5-39, 5-40, 5-41

Mioquerquedula minutissima: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 1г, д, табл. XVII, фиг. 6, 2015, с. 170, рис. 57, табл. XV, фиг. 20, 21; Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14, 2013, с. 79.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/193, практически целый левый коракоид; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

О п и с а н и е. Очень мелкая утка, размером с современного *Nettapus auritus*. Sulcus m. suprascoracoidei вогнутый в своей каудальной части; impressio lig. acrocoracohumeralis приблизительно одной ширины на всем своем протяжении; processus acrocoracoideus слабо выдается медиально относительно стержня.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид (голотип): максимальная длина – 28.6; длина от наиболее краниального края до каудального края cotyla scapularis – 8.5; минимальная ширина эпифиза – 3.2; дорсовентральная высота facies articularis humeralis – 3.2; максимальный диаметр cotyla scapularis – 2.3.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов рода мелкими размерами.

З а м е ч а н и я. Скелет головы из местонахождения Пшеха отнесен к этому виду предварительно на основании геологического возраста, мелких размеров (мельче всех современных утиных Евразии) и морфологического сходства с *Nettapus* (Зеленков, 2017а). Комбинация признаков в черепе подтверждает родовую самостоятельность мелких представителей утиных из среднего миоцена Евразии и указывает на их примитивность по отношению к современным трибам в составе подсемейства Anatinae (Tadornini, Aythyini, Mergini, Anatini).



Рис. 5-38. Речные утки из среднего миоцена местонахождения Шарга, Монголия: *a–г* – *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012, голотип ПИН, № 4869/92, краниальный фрагмент правого коракоида с дорсолатеральной (*a*), дорсальной (*б*), медиальной (*в*) и вентральной (*г*) сторон; *д–м* – *Mioquerquedula soporata* (Kurochkin, 1976): *д* – экз. ПИН, № 4869/107, проксимальный фрагмент правой плечевой кости с каудальной стороны; *е–з* – голотип ПИН, № 2614/95, краниальная половина правого коракоида с дорсальной (*е*), медиальной (*ж*) и вентральной (*з*) сторон; *и, к* – экз. ПИН, № 4869/143, левый коракоид с дорсальной (*и*) и вентральной (*к*) сторон; *л, м* – экз. ПИН, № 4869/54, фрагмент левой плечевой кости с каудальной (*л*) и краниальной (*м*) сторон; *н–п* – *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012: *н, о* – голотип ПИН, № 4869/193, левый коракоид с дорсальной (*н*) и вентральной (*о*) сторон; *п* – экз. ПИН, № 4869/56, дистальный фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

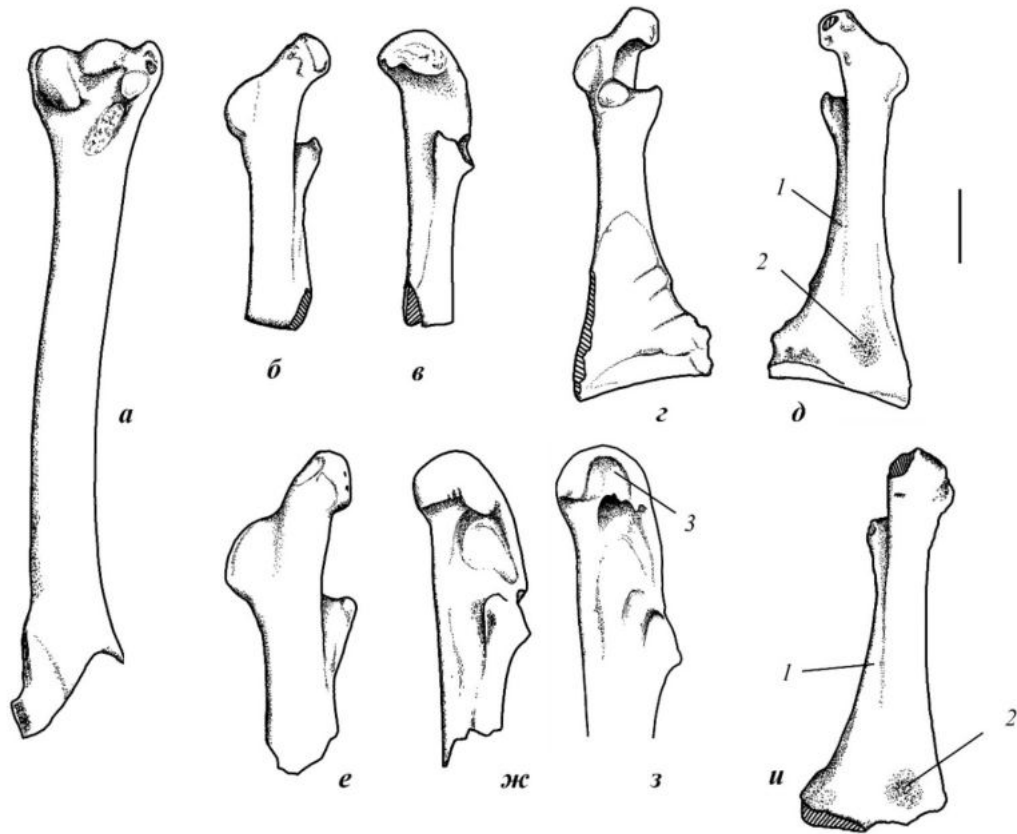


Рис. 5-39. Речные утки из среднего миоцена местонахождения Шарга в сравнении с современными представителями семейства: *a* – Anatinae gen. indet. (*Anas* aut *Mioquerquedula*), экз. ПИН, № 4859/54, фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; *б, в* – *Anas soporata* Kurochkin, 1976, голотип, ПИН № 2614/95, краниальная половина правого коракоида: *б* – с вентральной стороны, *в* – с медиальной стороны; *г, д* – *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, голотип ПИН, № 4869/193, левый коракоид: *г* – с дорсальной стороны, *д* – с вентральной стороны; *е, ж* – *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012, голотип ПИН № 4869/92, краниальный фрагмент правого коракоида: *е* – с вентральной стороны, *ж* – с медиальной стороны; *з* – *Aix galericulata* L., современный, экз. № 40-11 в колл. ПИН, правый коракоид с медиальной стороны; *и* – *Mioquerquedula* sp., экз. ПИН, № 4869/143, левый коракоид с вентральной стороны. **Обозначения:** 1 – борозда, продолжающаяся на вентральную поверхность коракоида; 2 – хорошо развитое impressio m. supracoracoidei; 3 – вогнутый tuber brachialis с вырезанным каудальным краем. Масштабная линейка 0.5 см.

В черепе (экз. ПИН, № 5073/142) сохранилась наиболее каудальная часть надклювья, предглазничная и надглазничная области крыши черепа (видны с вентролатеральной стороны), сильно сплюснутая заглазничная область. По размерам и общим пропорциям сохранившейся части череп сходен с таковым современного африканского блестящего чирка (*Nettapus auritus*), его длина от затылка до каудального края костной ноздри составляет 36 мм. Задний край костной ноздри приближен к заднему краю надклювья. Слезный отдел черепа укорочен и составляет мене половины длины глазницы, как у примитивных Anatidae (Anserinae, Dendrocygninae, *Thalassornis*, *Biziura*, *Nomonyx*) и *Nettapus*. У эволюционно продвинутых Anatinae (Anatini, Aythyini, Mergini) и Tadornini слезный отдел сильно вытянут краниокаудально и по длине заметно превышает длину глазницы. В передней части лобных костей, на их вентральной поверхности, имеется отчетливая впадина, как у большинства современных утиных. В затылочной области сохранилось каудальное обрамление

затылочной фонтанели, характерной для подавляющего большинства современных Anatidae. Скуловая дуга тонкая и палочковидная, ее срединная часть сохранилась между глазницей и нижней челюстью. Каудальнее скуловой дуги виден фрагмент квадратной кости.

Лучше всего сохранилась левая ветвь нижней челюсти, видимая с медиальной стороны. Анатомически нижняя челюсть сходна с таковой утиных хорошо развитым короноидным отростком (*processus coronoideus*) и явно выраженной впадиной (*recessus conicalis*), располагающейся в основании заднего отростка нижней челюсти. Передний край короноидного отростка формирует пологий скат к дорсальному краю ветви нижней челюсти, как у некоторых Tadornini и Anatinae. У эволюционно примитивных утиных (*Dendrocygnae*, *Anserinae*, а также многие Anatinae, в том числе, *Nettapus*) передний край короноидного отростка формирует отчетливый уступ с дорсальным краем нижней челюсти. Краниальнее короноидного отростка ветвь нижней челюсти заметно изгибается дорсально, как у *Tadorna* и некоторых Mergini. Задний отросток нижней челюсти очень узкий (его дорсовентральная ширина составляет около четверти ширины нижней челюсти в ее средней части) и имеет слабоизогнутую вершину. Подобное строение заднего отростка среди современных утиных обнаружено только у *Nettapus*. Типично у утиных этот отросток дорсовентрально широкий (сопоставим или даже шире, чем ветвь нижней челюсти в своей средней части) и часто имеет сильно загнутую дорсально вершину.

Из неогеновых утиных, черепа известны для *Mionetta blanchardi* (Milne-Edwards, 1863) из раннего миоцена Франции (Milne-Edwards, 1869-71), «*Anas*» cf. *sansaniensis* Milne-Edwards, 1868 из среднего миоцена Германии (Heizmann, Hesse, 1995) и *Bambolinetta lignitifila* (Portis, 1884) из позднего миоцена Италии (Mayr, Pavia, 2014). Фрагменты костей черепа также описаны для *Manuherikia lacustrina* Worthy et al., 2007 из раннего миоцена Новой Зеландии (Worthy, Lee, 2008). Все упомянутые птицы крупнее описываемой находки, а для *Mionetta* и *Bambolinetta* также характерен широкий задний отросток нижней челюсти. У *Bambolinetta*, кроме этого, удлинённая слезная область. У *Mionetta* слезный отдел черепа укорочен.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Конец раннего миоцена Прибайкалья и средний миоцен Западной Монголии и предположительно Северного Кавказа.

М а т е р и а л. Кроме голотипа; экз. ПИН, № 2614/181, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 2614/197 дистальный фрагмент левой локтевой кости из местонахождения Тагай, о. Ольхон Байкал, Россия; тагайская свита, верхи нижнего миоцена. Экз. ПИН, № 5073/142, фрагментарный скелет головы; местонахождение Пшеха (окраина х. Цуревского); Краснодарский край, Россия; нижний сармат, верхи среднего миоцена.

Mioquerquedula palaeotagaica Zelenkov, sp. nov.

Mionetta

Mioquerquechula



Mioquerquedula sp.: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 94, рис. 1и, табл. XVII, фиг. 2, 4; Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14, 2013, с. 80; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 170; Zelenkov, 2017, p. 70, fig. 1a, b.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/177, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Тагай (горизонт А; Сизов, Клементьев, 2017), о. Ольхон Байкал, Россия; тагайская свита, верхи нижнего миоцена.

С р а в н е н и е. Коракоид по размеру соответствует *M. soporata* (с которым сходен размером суставной гленоидной части), но несколько массивнее, с более коротким и менее выдвинутым медиально processus acrocoracoideus. При виде с латеральной стороны impressio lig. acrocoracohumeralis заметно короче, чем facies articularis humeralis (сопоставимы у *M. soporata*). Заметно крупнее *M. minutissima*.

З а м е ч а н и я. К этому виду отнесен неполный левый коракоид из типового местонахождения (экз. ПИН, № 2614/338) с сохранившейся грудинной частью. Для этого экз. характерен очень широкий processus procoracoideus с сильно выпуклым медиокаудальным краем – эта особенность отличает данный экз. от голотипа, у которого отросток заметно меньше. При этом общие пропорции кости схожи с *M. soporata* (и в частности, с экз. ПИН, № 4869/189) – данный коракоид также укорочен по сравнению с таковым современных *Anas*. Различие в строении прокоракоидного отростка можно отнести на счет индивидуальной изменчивости (сходное состояние прокоракоидного отростка обнаружено в качестве индивидуальной вариации у *Histrionicus histrionicus*); в противном случае, экз. ПИН, № 2614/338 может представлять еще один вид, что на данный момент кажется маловероятным. Impressio m. sternocoracoidei заметно мельче, чем у *M. minutissima*.

Практически полный тарсометатарсус без trochlea metatarsi IV (экз. ПИН, № 2614/339) по абсолютным размерам, как и голотип, соответствует современному *Nettapus coromandelianus*. Морфологией и пропорциями тарсометатарсус схож с таковым *Nettapus* и отличается от *Anas* s.l. общей укороченностью, а также суб-прямоугольными очертаниями cotyla medialis, который у *Anas* s.l. трапециевидный за счет срезанного медиоплантарного

Рис. 5-40 (предыдущая страница). Коракоиды мелких утиных нижнего и среднего миоцена Евразии: *a, m* – *Mionetta blanchardi* Milne-Edwards, 1869, экз. MNHN, Av. 6888, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен; *б, н* – *M. defossa* sp. nov., экз. МВ, № 325-1, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен; *в, о* – «*Mionetta*» *natator* (Milne-Edwards, 1869), местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен; *г, д, п, р* – *Mioquerquedula soporata* (Kurochkin, 1976): *г, н* – голотип ПИН, № 2614/95, местонахождение Шарга, Монголия, верхи среднего миоцена; *д, р* – экз. MNHN, SA 10283, местонахождение Сансан, Франция, средний миоцен; *е, с* – *M. palaeotagaica* sp. nov., экз. ПИН, № 2614/177, местонахождение Тагай, Прибайкалье, нижний-средний миоцен; *ж, т, з, у* – *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, голотип ПИН, № 4869/193, местонахождение Шарга, Монголия, средний миоцен; *з, у* – экз. MNHN, SA 14005, местонахождение Сансан, Франция, средний миоцен; *и, ф* – *Tagayanetta palaeobaikalensis* sp. nov., экз. ПИН, № 2614/337, местонахождение Тагай, Прибайкалье, нижний-средний миоцен; *к, х* – «*Anas*» *velox* Milne-Edwards, 1869, экз. MNHN SA 1232, местонахождение Сансан, Франция, средний миоцен; *л, ц* – *Histrionicus histrionicus*, современный, экз. ПИН, № 41-6-1. *а-л* – с дорсальной стороны; *м-ц* – с вентральной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

угла. От *Nettapus* ископаемый тарсометатарсус отличается заостренной *eminentia intercotylaris* и тем, что *sulcus flexorius* отчетливо расширяется проксимолатерально, переходя отчасти на латеральную поверхность кости и формируя неглубокую *fossa parahypotarsalis lateralis* (также видно и с латеральной стороны). У *Nettapus*, *Anas* s.l. и других анатид *fossa parahypotarsalis lateralis* отсутствует или выражена неявно.

Фрагмент локтевой кости (экз. № 2614/179) отнесен к этому виду на основании размеров (соответствует *N. coromandelianus*).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний-средний миоцен Прибайкалья.

М а т е р и а л: кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 2614/338, неполный левый коракоид; 2614/339, правый тарсометатарсус; горизонт С; № 2614/447, фрагментарный правый коракоид – горизонт Е; № 2614/179, проксимальный фрагмент правой локтевой кости; горизонт А.

***Mioquerquedula soporata* (Kurochkin, 1976), comb. nov.**

Рис. 5-38, 5-39, 5-40, 5-41

Anas soporata: Курочкин, 1976, с. 61, рис. 8; 1985, с. 43, рис. 18, табл. V. фиг. 1-6 (partim); Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 16, в, табл. XVII, фиг. 3; Горобец, 2013, с. 72; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 171; табл. XV, фиг. 23–25.

Dendrocygna soporata: Mlíkovský, Švec, 1986, p. 262.

Anatinae gen. indet.: Зеленков, Курочкин, 2012,

Anas velox (partim): Cheneval, 2000, p. 329.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/95, краниальная половина правого коракоида; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

О п и с а н и е. В коракоиде *processus acrocoracoideus* заметно сдвинут медиально относительно стержня; *impressio lig. acrocoracohumeralis* расширено, его дорсальный край выгнут дугой; *facies articularis clavicularis* невогнуто и не разделенно на две части, при этом вытянуто дорсовентрально и нависает над краниальной частью *sulcus m. supracoracoidei*, где имеется пневматическое отверстие; на уровне *facies articularis humeralis* вентральная поверхность стержня уплощенная, а *margo medialis* заострен; *sulcus m. supracoracoidei* глубокий при виде с дорсолатеральной стороны. Размеры мелкие.

Р а з м е р ы в мм: максимальная длина фрагмента – 21 (голотип), 17.0 (экз. ПИН, № 4869/144); длина от краниального края кости до каудального края *cotylo scapularis* – 10.7 (голотип); дорсовентральная высота *facies articularis humeralis* – 3.4 (голотип), 3.7 (экз. ПИН, №№ 4869/102, 144); минимальная ширина диафиза – 3.4 (голотип, экз. ПИН, № 4869/102), 3.2 (экз. ПИН, № 4869/144).



Рис. 5-41. Различные элементы скелета утиных нижнего и среднего миоцена Евразии: *a* – «*Anas*» *velox* Milne-Edwards, 1869, лектотип MNHN, № SA 1230, местонахождение Сансан, Франция, средний миоцен; *б* – *Mioquerquedula soporata*, экз. MNHN, № SA 1250, местонахождение Сансан, Франция, средний миоцен; *в* – *Mioquerquedula minutissima*, экз. MNHN, № SA 1463, местонахождение Сансан, Франция, средний миоцен; *г, д* – «*Mionetta*» *natator*, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен: *г* – экз. MNHN, № SG 10062, *д* – лектотип MNHN Av-6428; *е* – *Mionetta blanchardi*, экз. MNHN, № SG 6867, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен; *ж, з* – *Tagayanetta palaeobaikalis*, голотип ПИН, № 2614/340, местонахождение Тагай, Прибайкалье, нижний-средний миоцен. *a–г* – карпометакарпусы с вентральной стороны; *д, е* – локтевые кости с вентральной стороны (приведены к единому размеру проксимальной суставной части); *ж, з* – тарсометатарсус с дорсальной (*ж*) и плантарной (*з*) сторон. Длина масштабной линейки 1 см.

С р а в н е н и е. От *M. minutissima* отличается несколько более крупными размерами (соответствует современным *Nettapus coromandelianus* или самым мелким экземплярам *Anas crecca*) и заметно сильнее выдвинутым медиально processus acrocoracoideus коракоида.

З а м е ч а н и я. Ранее считалось, что в Шарге присутствует два таксона сходных по размеру уток – *A. soporata* и неназванный относительно крупный представитель рода *Mioquerquedula* – поэтому значительная часть материалов оставалась определенной как Anatidae indet. (*Anas/Mioquerquedula*; Зеленков, Курочкин, 2012). Анализ представительных материалов по коракоидам из Шарги (известно 12 экз.) показал, что все они (за исключением, одного), вероятнее всего, принадлежали одному виду. Более полные экземпляры демонстрируют морфологию, сходную с таковой *M. minutissima*: для них характерно наличие борозды, переходящей с медиальной на вентральную поверхность кости и умеренно выраженной impressio m. supracoracoidei (признаки, отмечавшиеся в качестве диагностических для *Mioquerquedula*; Зеленков, Курочкин, 2012). Пропорции обсуждаемых коракоидов точно соответствуют таковым *M. minutissima*: расстояние от краниального края

processus procoracoideus до angulus medialis несколько больше у *M. minutissima* и *A. soporata*, чем у соответствующих по размеру видов *Nettapus* (при сходных с этими видами длине суставной части: facies articularis humeralis+cotyla scapularis). На основании описанного выше сходства в строении коракоида *A. soporata* здесь перемещена в род *Mioquerquedula*. Подавляющее большинство остатков некрупной утки из Шарги, по размеру соответствующей самым мелким экземплярам *Anas crecca*, но при этом более крупной, чем *N. auritus* или *M. minutissima*, здесь отнесено к этому виду.

Проксимальная плечевая кость из Шарги (экз. ПИН, № 4869/107), хотя имеет плохую сохранность, надежно отличается от таковой *Anas* субтреугольным tuberculum dorsale, как у примитивных утиных (у *Anas* этот бугорок всегда вытянутый). Короткий и проподнятый tuberculum dorsale характеризует и экз. из местонахождения Рудабанья, а также плечевый кости, отнесенные здесь к *M. natator* (в том числе из местонахождения Зандельсхаузен). У обсуждаемых плечевых костей прослеживается несильно выраженный каудальный гребень стержня, ориентированный на tuberculum dorsale – у *Anas* s.l. он не выражен. Неполная плечевая кость (экз. ПИН, № 4869/54) по размеру соответствует *N. coromandelianus*, и по пропорциям сходна с таковой *M. natator*. От *Anas* s.l. отличается заметно меньшей робустностью стержня (плезиоморфный признак для Anatinae) и укороченностью – при абсолютных размерах дистального эпифиза, сходных с таковыми мелких экз. современных *A. crecca*, указанная плечевая кость короче (расстояние от дистального края до дистального окончания crista deltopectoralis короче на 10% у *M. soporata*).

Ранее одной из отличительных черт сопораты называлось наличие пневматического отверстия под facies articularis clavicularis. Мы относим наличие отверстия у голотипа сопораты на счет изменчивости (вероятно, внутривидовой) – индивидуальная изменчивость в развитии пневматизации обнаружена у современных неттапус. Необходимо отметить, что значительная изменчивость акрокоракоидной части характеризует и коракоиды *M. minutissima*. Не исключено, что сопората может в действительности представлять отдельный род утиных, однако общая морфологическая близость сопораты и минутиссима указывает на их принадлежность к одному эволюционному уровню и вероятное близкое родство. Вследствие этого решение о родовой самостоятельности пока кажется преждевременным, но может быть подтверждено дополнительными материалами по обоим видам.

Среди материалов по мелким утиным из местонахождения Сансан, ранее относимых к *A. velox*, имеется коракоид (экз. MNHN, SA 10283), практически идентичный голотипу *A. soporata* как морфологически, так и по размерам, и на этом основании относимый здесь к этому виду. Для этого экз. характерно наличие, в том числе, желоба, переходящего на вентральную плоскость кости, как у *M. minutissima*.

М а т е р и а л. Голотип; неполная плечевая кость (экз. ПИН, № 4869/54) и 12 коракоидов из типового местонахождения.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний миоцен Франции (Сансан) и Монголии (Шарга).

***Mioquerquedula* sp.**

Рис. 5-40, 5-41

Tringa sp.: Kessler, 2009b, p. 269.

Mioquerquedula sp. 2: Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 80; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 170; Zelenkov, 2017, p. 71.

cf. *Mioquerquedula*: Mayr et al., 2022, p. 9, fig. 7.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/193, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/180, левая лопатка; экз. ПИН, № 2614/182, фрагмент грудины; экз. ПИН, № 2614/198, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/457, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/365, стержень левого тарсометатарсуса – все из местонахождения Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, верхи нижнего миоцена. Экз. б/н МАФИ, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; местонахождение Рудабанья; Венгрия; низы верхнего миоцена (MN 9). Из местонахождения Сансан, Франция; средний миоцен: MNHN, № Sa 14005, краниальный фрагмент левого коракоида; MNHN, Sa 14006, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. MNHN, Sa 1463, правый карпометакарпус.

З а м е ч а н и я. Указанные материалы принадлежат неназванному виду, несколько более мелкому, чем *Mioquerquedula minutissima*. Коракоиды из Тагая (экз. ПИН, № 2614/193) и Сансана несколько отличается от материалов из Шарги пропорциями (имеют более узкий стержень при большей длине суставной части) и, по-видимому, представляют отдельный вид, для подтверждения которого необходимы дополнительные материалы.

Отнесение венгерского экземпляра к этому таксону предварительно. Недавно очень мелкая утка, меньше *N. auritus*, была описана как cf. *Mioquerquedula* из самых низов (верхи MN 8) верхнего миоцена Германии (Mayr et al., 2022). Очень мелкие размеры позволяют предварительно относить эту находку к данному виду.

Т Р И Б А TADORNINI REICHENBACH, 1849-1850

†Род ***Proanser* Umanskaya, 1979**

Proanser: Уманская, 1979, с. 42; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 167; Ковальчук и др., 2017, с. 82.

Т и п о в о й в и д – *Proanser major* Umanskaya, 1979; поздний миоцен Украины.

Д и а г н о з. В карпометакарпусе при виде с каудальной стороны отсутствует вырезка в дорсальном профиле пястного блока и соответствующая ей ямка на дорсальной поверхности эпифиза. Сочленовная поверхность блока метатарзалии III заостренная при виде с плантарной стороны.

С о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. Мликовский (Mlíkovský, 2002) синонимизировал *Proanser major* Umanskaja, 1979 из верхнего сармата Украины с *Anserobranta tarabukini* Kurochkin et Ganea, 1972 из среднего сармата Молдавии на основании размерного сходства и географического происхождения. В то же время две формы представляют качественно различные этапы эволюции фаун утиных Евразии (Зеленков, 2019в). Морфологическое сравнение этих форм позднее было проведено нами и не подтвердило предполагаемую синонимизацию двух форм (Зеленков, Курочкин, 2015).

Proanser major демонстрирует ряд черт, которые указывают на его близость к пеганковым. В частности, лопатка этого вида не пневматизирована; в локтевой кости гребень, начинающийся на медиальной поверхности пястного бугорка, переходит на дорсальный край стержня; дистокаудальнее гороховидного отростка карпометакарпуса располагается отчетливая ямка; блок метатарзалии II тарсометатарсуса не отставлен относительно стержня, при виде с плантарной стороны сочленовная поверхность блока метатарзалии III заостренная. У *Anserinae* все эти признаки демонстрируют иное состояние. Из пеганковых *Proanser*, действительно, схож с *Alopochen*, отличия от которого указаны в приведенном диагнозе рода. Отмеченные отличия в строении карпометакарпуса выделяют *Proanser* среди всех современных *Tadornini*.

***Proanser major* Umanskaya, 1979**

Cygnus sp.: Воинственский, 1967, с. 11; Mlíkovský, 2002, p. 115.

Proanser major: Уманская, 1979, с. 42, рис. 2–5; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 167, табл. XIV, фиг. 27–30; Ковальчук и др., 2017, с. 82, рис. 2о–п.

Г о л о т и п – NMNHU-P, № 25/1682, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Гребеники, Одесская обл., Украина; верхний сармат, верхний миоцен (MN 11).

О п и с а н и е. См.: Уманская (1979), Ковальчук и др (2017).

С р а в н е н и е. В роде *Proanser* один вид.

З а м е ч а н и я. Из местонахождения Гребеники известен ряд костей крупной утиной птицы, которые первоначально были указаны как *Cygnus* sp. (Воинственский, 1967), а впоследствии на их основании был установлен вид *Proanser major*. Мликовский (Mlíkovský, 2002) включил эти материалы в свой каталог дважды: как *Cygnus* sp. и как *Proanser major*.

М а т е р и а л. Дистальный фрагмент правой локтевой кости (экз. NMNHU-P Av-230); местонахождение Шкодова гора; Украина, Одесская область; понт, верхний миоцен. Из типового местонахождения, кроме голотипа: экз. ИЗ НАНУ, № 25/1683, дистальная часть правой локтевой кости; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1687, проксимальная часть правой лучевой кости; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1697, первая фаланга второго пальца крыла; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1684, правая лопатка; экз. ИЗ НАНУ, № 25/1682, дистальная часть правого тарзометатарсуса; типовое местонахождение. Все материалы хранятся в NMNHU.



Рис. 5-42. Элементы крыла *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985 в сравнении с локтевыми костями современных представителей рода *Tadorna* (локтевые кости масштабированы по размеру проксимальной суставной поверхности для иллюстрации пропорциональной укороченности кости у ископаемого вида): *a*, *г*, *ж*, *з* – *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985, нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): *a*, *г* – экз. ПИН, № 5644/221, правая локтевая кость; *ж*, *з* – экз. ПИН, № 5644/223, дистальный фрагмент левой лучевой кости; *б*, *д* – *Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764), современный; *в*, *е* – *Tadorna tadorna* (L., 1758), современный; *a*–*в*, *г* – вид с вентральной стороны; *г*–*е* – вид с краниальной стороны; *ж* – вид с дорсальной стороны. Обозначения: *ol* – олекранон; *tc* – tuberculum carpalis. Длина масштабной линейки – 1 см.

Род *Tadorna* Boie, 1822

Т и п о в о й в и д – *Anas tadorna* Linnaeus, 1758 (современный).

В и д о в о й с о с т а в. Шесть современных видов. Ископаемый *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985, поздний плиоцен Забайкалья – ранний плейстоцен Крыма.

Tadorna petrina Kurochkin, 1985

Рис. 5-32, 5-42, 5-43

Tadorna petrina: Курочкин, 1985, с. 94, табл. XV, фиг. 1, 2; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 168.

Г о л о т и п – ПИН, № 2975/2, фрагментарная грудина; местонахождение Береговая, Республика Бурятия, Россия; чикойская свита, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. В грудине *spina interna* приподнятая, с хорошо выраженной выемкой посередине; между боковым краем этой *spina* и началом *labrum internum sternae* (Livezey, Zusi, 2006) имеется достаточно широкая борозда; *incisurae costales* глубокие, *processus articularis sternocostalis* между ними высокие, в целом ряд реберных вырезок длинный (Курочкин, 1985, с изменениями). Локтевая кость несколько укорочена; *olecranon* короткий и

утолщенный при виде с вентральной стороны; *tuberculum carpalе* резко выдается медиально относительно стержня и имеет закругленную вершину. В бедренной кости *crista supracondylaris medialis* не формирует выраженной площадки непосредственно проксимальнее *condylus medialis* (в его медиальном профиле отсутствует выраженная вырезка); *impressiones ansae m. iliofibularis* хорошо выражены, проксимальный отпечаток выпуклый; питательное отверстие на каудальной поверхности стержня сдвинуто заметно проксимально (располагается проксимальнее середины стержня). В тарсометатарсусе гипотарсус имеет низкое основание, в результате чего каналы гипотарсуса приближены к плантарному краю *cotylae*; дно латерального желоба гипотарсуса сдвинуто плантарно относительно дна центрального желоба гипотарсуса; сам гипотарсус сдвинут латерально; выраженное утолщение латерального края кости вблизи проксимального эпифиза отсутствует. Размеры – с мелких представителей современного *T. ferruginea*.

Р а з м е р ы в мм. Локтевая кость (экз. ПИН, № 5644/221): наибольшая длина – 97.7; наименьшая дорсовентральная ширина стержня – 5.4; дорсовентральная ширина проксимального эпифиза – 10.0; диагональная ширина проксимального эпифиза (от вершины *olecranon* до дорсального угла *cotyla dorsalis*) – 12.5; диагональная ширина дистального эпифиза (от вершины *tuberculum carpalе* до вершины *condylus dorsalis*) – 11.8. Лучевая кость: ширина дистального эпифиза – 7.8; максимальная высота дистального эпифиза – 4.0. Бедренная кость: максимальная длина – 52.8; максимальная ширина проксимального эпифиза – 12.9; минимальная ширина стержня – 5.1; максимальная ширина дистального эпифиза – 12.8. Тибиятарсус: минимальная ширина стержня – 4.9; высота *condylus medialis* вместе с медиальным каудальным гребнем – 10.5; краниокаудальная высота *incisura intercondylaris* – 6.6. Тарсометатарсус: максимальная длина – 56.7 (экз. ПИН, № 5644/227), 56.6 (экз. ПИН, № 5644/228); ширина проксимального эпифиза – 11.3 (оба экз.); высота проксимального эпифиза до вершины *crista medialis hypotarsi* – 11.0 (экз. ПИН, № 5644/227), 10.8 (экз. ПИН, № 5644/228); минимальная ширина стержня – 4.8 (экз. ПИН, № 5644/227), 4.7 (экз. ПИН, № 5644/228); максимальная ширина дистального эпифиза – 12.2 (экз. ПИН, № 5644/227), 12.1 (экз. ПИН, № 5644/228); высота *trochlea metatarsi III* – 7.2 (оба экз.). Размеры голотипа – см. Курочкин (1985).

С р а в н е н и е . Грудина *T. petrina* (см. Курочкин, 1985, табл. XV, фиг. 1, 2) от таковой изученных современных видов рода (*T. radjah*, *T. tadorna*, *T. ferruginea*, *T. tadornoides*, *T. variegata*) отличается хорошо выраженной бороздкой, располагающейся вентролатеральнее *spina interna*, глубокими *incisurae costales* (их глубина приблизительно равна их ширине), высокими *processus articularis sternocostalis* и, в целом, удлиненным реберным рядом. У современных видов *incisurae costales* либо совсем невогнутые, либо очень мелкие, весь реберный ряд короче, *spina interna* с неглубокой вырезкой посередине, а борозда, расположенная латеральнее этой *spina*, не так четко выражена. Как было замечено

ранее (Курочкин, 1985), эта борозда лучше выражена у *T. ferruginea* и *T. tadornoides*. С *T. ferruginea* и *T. tadornoides* грудина *T. petrina* также сходна морфологией центральной (медиальной) части *labrum externum sternae* при виде с вентральной стороны: у огарей она не резко выступает краниально относительно латеральной части губы (резко – у *T. tadorna*).

Локтевая кость несколько укорочена по сравнению с таковой у современных *T. tadorna* и *T. ferruginea* при сохранении общих пропорций проксимального эпифиза и стержня (рис. 5-42). *Olecranon* при виде с вентральной стороны несколько короче, чем у современных представителей рода. *Tuberculum carpalе* резко выдается медиально относительно стержня, как у *T. ferruginea*, но в отличие от *T. tadorna*, у которых этот бугорок полого переходит на стержень; его вершина более округлая, чем у современных видов.

Бедренная кость отличается от таковой *T. tadorna* отсутствием площадки (рис. 5-43, fa) в дистальной части *crista supracondylaris medialis*, которая хорошо развита у *T. tadorna* и при виде с медиальной стороны формирует вырезку. У *T. ferruginea* и других представителей рода эта площадка выражена менее явно. *Impressiones ansae m. iliofibularis* выпуклые и хорошо выраженные, в отличие от *T. tadorna*, где они неявные или практически не выступают относительно уровня стержня. Питательное отверстие (рис. 2, f), располагающееся у огаря из Тавриды в проксимальной половине стержня, у *T. tadorna* располагается заметно дистальнее. У *T. ferruginea* оно располагается примерно в центре стержня, то есть проксимальнее, чем у *T. tadorna*, но заметно дистальнее, чем у *T. petrina*. Сходное расположение питательного отверстия обнаружено у *T. tadornoides*, который также проявляет сходство с ископаемым видом в строении *crista supracondylaris medialis* и в выраженности *impressiones ansae m. iliofibularis*.

В дистальном тибииотарсусе характерно наличие хорошо выраженного *epicondylus medialis* (рис. 5-43, em), как у *T. ferruginea*, но в отличие от *T. tadorna*. *Pons supratendineus* ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости – в большей степени, как у *T. ferruginea*, в то время как у *T. tadorna* этот мостик ориентирован более косо.

В строении тарсометатарсуса отличается от *T. tadorna* более низким основанием гипотарсуса, особенно в его медиальной части (рис. 5-43, bh). В результате этого каналы гипотарсуса в значительной степени приближены к плантарному краю *cotylae*, как у *T. ferruginea*. Кроме того, дно латерального желоба гипотарсуса (рис. 5-43, lh) у *T. tadorna* располагается примерно на одном уровне с дном центрального желоба, в то время как *T. ferruginea* и *T. petrina* дно латерального гребня выражено смещено дорсальнее, т.е. располагается глубже в теле гипотарсуса. У *T. petrina* и *T. ferruginea* гипотарсус смещен латерально, в то время как у *T. tadorna* он занимает большую часть ширины проксимального эпифиза. Для подавляющего большинства экз. *T. tadorna* также характерно наличие крупного утолщения в проксимо-латеральной части стержня (рис. 5-43, tub). Различий между видами *Tadorna* в строении дистального эпифиза тарсометатарсуса не выявлено.



Рис. 5-43. *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985 в сравнении с современными и ископаемыми представителями рода *Tadorna*: а, д, е, ж, л, м, н, т, ф, ц – *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985, нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): а, д, е, ж – экз. ПИН, № 5644/227, правый тарсометатарсус; л – экз. ПИН, № 5644/226, дистальный фрагмент левого тибитарсуса; м, н, т – экз. ПИН, № 5644/224, левая бедренная кость; ф – экз. ПИН, № 5644/209, фрагмент левого таза; ц – экз. ПИН, № 5644/230, фрагмент синсакрума; б, з, о, с – *Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764), современный: б, з – тарсометатарсус; о, с – бедренная кость; в, и, н, у – *Tadorna tadorna* (L., 1758), современный: в, и – тарсометатарсус; н, у – бедренная кость; г, к – *Tadorna tadorna* (L., 1758), экз. ПИН, 2613/53, тарсометатарсус; местонахождение Черноусов лог, Республика Хакассия, Россия, средний голоцен; р – *Tadorna tadornoides* (Jardine et Selby, 1828), современный, бедренная кость; а–г – вид с дорсальной стороны; д – вид с плантарной стороны; е, с–у – вид с медиальной стороны; ж–к – вид с проксимальной стороны; л, м – вид с краниальной стороны; н–р – вид с каудальной стороны; ф – вид с латеральной стороны. Обозначения: bh – основание гипотарсуса; em – epicondylus medialis; f – питательное отверстие; fa – площадка в дистальной части crista supracondylaris medialis; lh – латеральный желоб гипотарсуса; tub – утолщение в проксимо-латеральной части стержня тарсометатарсуса. Длина масштабной линейки – 1 см.

З а м е ч а н и я . Фрагментарный скелет пеганковой птицы из пещеры Таврида морфологически сходен с современными огарем *T. ferruginea* и надежно отличается от пеганок *T. tadorna* (см. выше). Устойчивость выявленных отличий в строении тарсометатарсуса подтверждается сходством между использованными для сравнения современными и среднеголоценовыми *T. tadorna* (рис 2). При этом находка из Тавриды находится на нижнем пределе размерной изменчивости *T. ferruginea* (Woelfle, 1967). Так, большинство исследованных и опубликованных экземпляров *T. ferruginea* заметно крупнее по размерам (например, Woelfle, 1967), однако один экз. в коллекции лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН (экз. № 1487) по длине тарсометатарсуса идентичен таковому из пещеры Таврида. Минимальная длина плюсны современных представителей вида (54–57 мм у наименьших экз. обоих полов; Тугаринов, 1941) также соответствует длине тарсометатарсуса у ископаемого экземпляра.

Огарь из пещеры Таврида может быть надежно отличен от сходных по размеру мелких представителей Anserinae (например, мелких представителей рода *Branta*), которые отличаются более удлиненным тарсометатарсусом с более расставленными trochleae metatarsorum, расширенным в своем основании trochlea metatarsi III при виде с дорсальной стороны, заметно более низкими гребнями гипотарсуса, сильно вытянутым проксимодистально crista medialis hypotarsi, а также наличием явной вогнутости в проксимолатеральной поверхности кости на уровне fossa infracotylaris. В строении локтевой кости Tadornini могут быть уверенно определены на основании ориентации tuberculum carpalе относительно проксимального эпифиза: у Tadornini вершина отростка ориентирована краниально, в то время как у сходных по размерам Mergini он ориентирован заметно более вентрально и более робустный. У филогенетически более продвинутых Anatinae (таких как *Cairina*) tuberculum carpalе заметно более мелкий.

Ископаемый огарь из Тавриды характеризуется укороченной локтевой костью при сходных с современными *T. ferruginea* размерах сочленовных поверхностей и толщины стержня кости (рис. 5-43). Соотношение «длина кости/минимальная толщина стержня» у ископаемого крымского огаря меньше, чем у всех исследованных современных *Tadorna* (с учетом данных из работы: Poland, 2018), а значение коэффициента «длина кости/косой диаметр проксимального эпифиза», наоборот, превышает таковое у современных представителей рода. По нашим данным, длина плечевой и локтевой костей – параметры, подверженные наименьшей индивидуальной изменчивости у уток (см. Zelenkov, 2019), поэтому наблюдаемое отклонение в пропорциях указывает на явную морфологическую специфику раннеплейстоценового крымского огаря и, с учетом его геологического возраста и отличий в строении бедренной кости, свидетельствует также о его видовой специфичности. Согласно молекулярным оценкам (Fulton et al., 2012; Sun et al., 2017), дивергенция современного *T. ferruginea* и сестринского южноафриканского *T. cana* датируется средним

плейстоценом (около 600 тыс. л.). Таким образом, более древние раннеплейстоценовые популяции евроазиатских огарей заслуживают отнесения к отдельному ископаемому виду.

Находки огарей в плиоцене – раннем плейстоцене единичны и ограничены ископаемым *T. petrina* из позднего плиоцена местонахождения Береговая (верхи зоны MN 16b; около 2.6 млн. л.; Ербаева и др., 2005; Erbajeva, Alexeeva, 2013) в Забайкалье (Курочкин, 1985), а также формами, отнесенными к современному виду *T. ferruginea*, из раннего плейстоцена Италии (~1.4 млн. л.; Bedetti, Pavia, 2013) и Турции (~0.9–1.0 млн. л.; Louchart et al., 1998). Здесь принимается конспецифичность *T. petrina* и раннеплейстоценового крымского огаря на основании следующих соображений. Во-первых, продолжительность существования видов птиц, как следует из многочисленных молекулярных оценок, подкрепленных палеонтологической летописью, оценивается от нескольких сотен тысяч до 1.5–2 миллионов лет и даже более (обзор см.: Зеленков, 2014; Паластрова, 2022). Таким образом, разница в 700–900 тыс. л. между забайкальской и крымской находками не противоречит их возможной конспецифичности. Во-вторых, поздневиллафранкское время, к которому относится фауна пещеры Таврида, характеризуется в юго-восточной Европе иссушением климата и значительным распространением ксерофитных ландшафтов (Naidina, Richard, 2016), что сопровождалось расселением в регион Северного Причерноморья азиатских фаунистических элементов, в том числе птиц (Лопатин и др., 2019; Zelenkov et al., 2019). Ряд найденных в Тавриде таксонов млекопитающих имел широкое распространение в Евразии в раннем плейстоцене (Лопатин, 2019б). В-третьих, чикойский фаунистический комплекс, откуда описан *T. petrina*, имеет общие виды неворобьиных птиц – обитателей открытых ландшафтов (например, *Perdicini* и *Coturnicini* из курообразных;) с плио-плейстоценовыми местонахождениями Восточной Европы (Зеленков, Курочкин, 2009, 2015). В-четвертых, современный огарь *T. ferruginea* имеет обширный ареал, простирающийся от Марокко до Восточной Монголии (а на зимовке – вплоть по побережья Тихого океана в Восточном Китае). Нет сомнений, что широкое распространение могли иметь и плио-плейстоценовые предшественники современных огарей. В дополнение к этому, общее остеологическое однообразие представителей рода *Tadorna* едва ли позволит различать дополнительные виды в рамках эволюции группы на границе плиоцена и плейстоцена (представители рода, остеологически сходные с современными, регистрируются уже в конце раннего – среднем миоцене; Зеленков, 2019б, в).

При первоописании *T. petrina* не было обосновано отнесение этого вида к трибе *Tadornini* и роду *Tadorna*, в частности (Курочкин, 1985). При этом по размерам голотип *T. petrina* соответствует не только представителям рода *Tadorna*, но также некрупным *Branta* и самым мелким современным представителям рода *Anser* (например, *A. erythropus*). Переизучение голотипа этого вида подтвердило его таксономическую принадлежность. Отнесение данной формы к *Tadornini* основано на присутствии хорошо выраженной *spina*

interna с выемкой в ее центральной части. У других утиных *spina interna* совсем или практически не выражена. Полное отсутствие пневматизации вдоль краниального края внутренней (кардиальной) поверхности грудины надежно отличает *T. petrina* от представителей рода *Branta*. У *Anser* пневматизация отсутствует, как и у *T. petrina*, но при этом *spina interna* имеет вид бугорка без вырезки в центре, а реберный ряд при виде с дорсальной стороны более расширен в своей средней части. Наличие борозды между *spina interna* и началом *labrum internum sternae* позволяет относить экземпляр к роду *Tadorna*, поскольку только у этого рода проявляется этот признак. Глубокие краниальные *incisurae costales* характерны также для *Alopochen*, но у этого рода упомянутая борозда не выражена, а реберный ряд короткий. Также удается подтвердить (см. выше) самостоятельный видовой статус *T. petrina* и отнесение его к группе огарей (*T. ferruginea*, *T. cana*, *T. tadornoides* и *T. variegata*).

Кажущаяся морфологическая дистинктивность грудины *T. petrina* по сравнению с другими известными элементами скелета, очевидно, связана с выраженной структурной изменчивостью грудной кости по сравнению с длинными костями конечностей. С другой стороны, отличные пропорции локтевой кости *T. petrina* (по материалам из пещеры Таврида), указывающие на несколько специфичное строение летательного аппарата у плио–плейстоценовых огарей, могут объяснять и несколько иное строение грудины как основы для крепления летательной мускулатуры.

М а т е р и а л . Кроме голотипа, фрагментарный расчлененный скелет, в составе: экз. ПИН, №№ 5644/221, полная правая локтевая кость; 5644/222, проксимальный фрагмент левой локтевой кости; 5644/223, дистальный фрагмент правой лучевой кости; 5644, 212, краниальный фрагмент синсакрума с подвздошными костями; 5644/229, фрагментарный правый таз; 5644/230, фрагментарный синсакрум; 5644/224, полная левая бедренная кость; 5644/225, проксимальный фрагмент левого тибиятарсуса; 5644/226, дистальный фрагмент правого тибиятарсуса; 5644/227, полный правый тарсометатарсус; 5644/228, полный левый тарсометатарсус; 5644/213, базальная фаланга третьего пальца стопы – пещера Таврида; окрестности пос. Зуя, Белогорский район, Крым; костеносный слой BL (см. Оксиденко, Лавров, 2021), поздний виллафранк, калабрий, нижний плейстоцен.

***Tadorna tadorna* Linnaeus, 1758**

М а т е р и а л . ПИН, № 2614/324, дистальный фрагмент правой плечевой кости; местонахождение Малые Голы 1, Прибайкалье; гелазий, нижний плейстоцен (MN 17; MNR 1).

З а м е ч а н и я . Экземпляр ПИН, № 2614/324 первоначально (Паластрова, 2022) был отнесен к *Mergini*, от которых отличается заметно более крупными размерами, сопоставимыми с таковыми мелких гусей (*Branta*) и *Tadornini*. От *Branta* отличается узостью

эпифиза при виде с дистальной стороны, а также узкой fossa brachialis, приближенной к tuberculum supracondylare ventrale. Также отпечатки пронаторов у гусей расставлены. По этим признакам сходна с *Tadorna* и, в частности, с *T. tadorna*. *T. ferruginea* отличается слабо выдающимся дистально condylus dorsalis, более высоким impressio tuberculum supracondylare ventrale и, в целом, более крупными размерами. На основании отличий от *T. ferruginea* отнесение к *T. petrina* кажется маловероятным.

Tadorna sp.

Рис. 5-44

М а т е р и а л. Экз. ПИН, №№ 4869/77, /202, /232, фрагменты левых лопаток; экз. ПИН, № 4869/ 194, каудальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 4869/ 43, дистальный эпифиз правого тибиятарзуса; экз. ПИН, № 4869/208, дистальный эпифиз левого тибиятарзуса – все из местонахождения Шарга, средний миоцен.

Р а з м е р ы в мм. Лопатка: высота caput scapulae – 13.3 (экз. ПИН, № 4869/202), 12.9 (экз. ПИН, № 4869/232); высота corpus scapulae проксимальнее caput scapulae – 6.3 (экз. ПИН, № 4869/202, /232); длина facies articularis humeralis – 7.3 (экз. ПИН, № 4869/202), 6.9 (экз. ПИН, № 4869/232), ~ 8.5 (экз. ПИН, № 4869/77). Коракоид: максимальная длина facies articularis sternalis – 20.7. Тибиятарзус: ширина дистального эпифиза – 11.2 (экз. ПИН, № 4869/43), максимальная высота дистального эпифиза – 12.1 (экз. ПИН, № 4869/43), высота дистального эпифиза через incisura intercondylaris – 7.3 (экз. ПИН, № 4869/43), 7.5 (экз. ПИН, № 4869/208).

З а м е ч а н и я. Лопатки довольно однообразно устроены у современных *Tadorna*, поэтому установить точный таксономический статус по этому элементу скелета не удастся. Отличия от других родов Tadornini заключаются в следующем: от *Alopochen* лопатки отличаются заметно более короткой facies articularis humeralis, от *Chloephaga* – узким акромионом. У *Tachyeres* каудальный край facies articularis humeralis заострен.

Лопатка (экз. ПИН, № 4869/232) отличается от современных *Tadorna* (n=4) и экземпляра ПИН, № 4869/202 крутым переходом каудального края facies articularis humeralis на стержень (у *Tadorna* – полого), что, предположительно, можно отнести на счет индивидуальной изменчивости. Лопатка (экз. ПИН, № 4869/77) отличается большим размером, однако она также находится в пределах индивидуальной изменчивости современных *T. tadornoides*.

Коракоид (экз. ПИН, № 4869/194) сопоставим с коракоидами современных *Tadorna*, но отличается ориентированным латерально processus lateralis (у современных *Tadorna* этот отросток направлен в значительной мере кранио-латерально).

Дистальные эпифизы тибиятарзуса отличаются друг от друга рядом признаков, по которым у современных *Tadorna* выражена индивидуальная изменчивость (степень развития

богурка на медиальной поверхности эпифиза, ширина pons supratendineus). У экз. ПИН, № 4869/43 медиальный край incisura intercondylaris вырезан глубже (особенно заметно при виде с дистальной стороны), чем у современных и экз. ПИН, № 4869/208.

Для установления точного таксономического статуса пеганковых из Шарги необходимо иметь более полные представления об индивидуальной изменчивости у современных форм. Не исключена вероятность того, что описываемые остатки принадлежали двум разным видам.



Рис. 5-44. Утиные миоцена – плейстоцена Азии в сравнении с современным *Sibirionetta formosa* (л), экз. ПИН, № 40-22-1: а–д – *Tadornini* gen. indet., местонахождение Тагай, нижний-средний миоцен Прибайкалья: а – экз. ПИН, № 2614/348, дистальный фрагмент левой плечевой кости; б – экз. ПИН, № 2614/349, дистальный фрагмент левого тибиятурсуса; в, г – экз. ПИН, № 2614/354, краниальный фрагмент левого коракоида; д – экз. ПИН, № 2614/352, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; е, ж – *Tadorna* sp., местонахождение Шарга, Монголия, средний миоцен: е – экз. ПИН, № 4869/43, дистальный фрагмент правого тибиятурсуса; ж – экз. ПИН, № 4869/202, левая лопатка; з, и – *Aythya* cf. *A. ferina*, экз. ПИН, № 2614/603, краниальный фрагмент правого коракоида, местонахождение Ростовка, Омская область, нижний плиоцен; к – *Sibirionetta minima* sp. nov., голотип ПИН, № 2614/317, правый коракоид; местонахождение Малые Голы 1, Прибайкалье; нижний плейстоцен м, н – *Histrionicus duobochenskii* sp. nov., голотип ИРАЕ, № 164-6+16, левая плечевая кость; местонахождение Романово 1с; Омская область; калабрий, нижний плейстоцен. Масштаб 1 см.

Tadornini gen. indet. 1 (cf. *Tadorna*)

Рис. 5-44

Tadornini gen. indet.: Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 77; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 168.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/164, правая лопатка; экз. ПИН, № 2614/204, фрагмент левой лопатки; экз. ПИН № 2614/167, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. ПИН, № 2614/172, дистальный фрагмент левой локтевой кости; экз. ПИН, № 2614/202, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия; тагайская свита, нижний или средний миоцен.

З а м е ч а н и я. Данные материалы могли принадлежать некропному (размером с современных *Tadorna variegata* и *T. ferruginea*) представителю Tadornini. Фрагмент коракоида отнесен к пеганковым на основании отсутствия пневматизированности дорсальной части sulcus supracoracoideus (у данного образца здесь развита только ямка) и субпараллельной ориентации processus acrocoracoideus и extremitas sternalis (у гусей плоскость processus acrocoracoideus субперпендикулярна плоскости extremitas sternalis). Фрагментарность processus acrocoracoideus, диагностически важного для утиных, не позволяет установить точный таксономический статус данной формы, но не исключено ее принадлежность к современному роду *Tadorna* (Зеленков, Мартынович, 2013).

Дистальный фрагмент локтевой кости может быть отнесен к пеганковым, поскольку имеет характерный узкий tuberculum carpalе. Для гусей (включая *Branta*) характерен заметно более утолщенный в основании и широкий бугорок. Дистальный фрагмент карпометакарпуса сходен по относительным размерам с коракоидом и, вероятнее всего, принадлежал той же форме, однако его фрагментарность не позволяет подтвердить это морфологически (Зеленков, Мартынович, 2013).

Tadornini gen. indet. 2

Tadornini gen. indet.: Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 78; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 168.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, 4869/49, фрагмент левого коракоида; местонахождение Шарга, средний миоцен. Экз. ПИН, №№ 2614/162, 163, два фрагмента правых лопаток; экз. ПИН, № 2614/203, фрагмент левой лопатки; экз. ПИН, № 2614/200, изолированный trochlea metatarsi III; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия, тагайская свита, нижний или средний миоцен.

Р а з м е р ы в мм. Высота facies articularis humeralis ~ 11.5; максимальный диаметр cotyla scapularis – 8.1

З а м е ч а н и я. В миоценовых местонахождениях Азии присутствуют остатки крупных (с гуся) утиных, проявляющих сходство с Tadornini и по-видимому, представляющие именно эту группу. Возможно, что материалы из Шарги и Тагая принадлежат одной или близким формам.

Коракоид из Шарги (экз. ПИН, 4869/49) отличается от лебедей тем, что при виде с медиальной стороны акрокоракоид не расширяется краниально. Отличает от всех гусей пологим вентро-краниальным краем плечевой фасетки и отсутствием пневматизации. *Impressio lig. acrocoraco humeralis* заметно расширяется уже вблизи плечевой фасетки, в то время как у *Anserinae* каудальная половина этого отпечатка узкая. Этот признак может свидетельствовать о коротком акрокоракоиде. Такое строение отпечатка характерно для современного рода *Alorochen*. С *Alorochen* данную форму сближает также и строение медиальной поверхности акрокоракоида: у обеих форм ямка вблизи плечевой фасетки отделена от неясных пневматических отверстий, располагающихся под *tuber brachialis*, довольно сильно развитым стержнем (ребром) – у *Anserinae* такого не наблюдается, и данная ямка (обычно она сильнее развита) сразу переходит в пневматические отверстия под *tuber brachialis*.

Практически отсутствующая пневматизация (примитивный для гусеобразных признак, но он уже присутствует у предполагаемых *Anserinae* из Шарги), нерасширенный акрокоракоид при виде с медиальной стороны и ямка вблизи плечевой фасетки позволяют относить данный образец к пеганковым.

Триба CAIRININI Boetticher, 1936

Род *Aix* Boie, 1828

Aix praeclara Zelenkov et Kurochkin, 2012

Рис. 5-38, 5-39

Aix praeclara: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 89, т. XVII, фиг. 1; 2015, с. 175, рис. 59, табл. XVII, фиг. 2-5.

Aix: Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14.

Aix aff. *A. praeclara*: Зеленков, Мартынович, 2013, с. 78.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/92, краниальный эпифиз правого коракоида; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

О п и с а н и е. *Processus acrocoracoideus* удлинённый, *impressio lig. acrocoraco humeralis* лишь незначительно расширяется на своей вершине; медиальная поверхность *tuber brachialis* слегка выпуклая со слабо вырезанным каудальным краем; *sulcus m. supracoracoidei* не пневматизирован; эпифиз и *processus acrocoracoideus* узкие при виде с вентральной стороны.

Р а з м е р ы в мм: общая длина фрагмента – 23.1 (голотип), 20.5 (экз. ПИН, № 4869/67); длина от краниального края кости до каудального края *cotyla scapularis* – 14.2 (голотип); минимальная ширина диафиза – 4.4 (голотип); дорсовентральная высота *facies articularis humeralis* – 5.4 (голотип), 5.2 (экз. ПИН, № 4869/67); максимальный диаметр *cotyla scapularis* – 3.8 (голотип и экз. ПИН, № 4869/67).

С р а в н е н и е. Род *Aix* включает два современных вида. *A. praeclara* отличается от *A. galericulata* заметно более тонкими эпифизом и processus acrocoracoideus, не вогнутой медиальной поверхностью tuber brachialis и слабо вырезанным каудальным краем tuber brachialis. От *A. sponsa* отличается слабо расширенным impressio lig. acrocoracohumeralis и несколько более удлиненным processus acrocoracoideus. Ископаемых видов в составе рода *Aix* описано не было.

З а м е ч а н и я. Коракоид довольно специфичным образом устроен у «Cairinini» и, в частности, у *Aix*, что позволяет с большой степенью вероятности говорить о родовой принадлежности формы из Шарги. *A. praeclara* отличается от Dendrocygninae и Mergini тем, что плоскость акрокоракоида ориентирована параллельно плоскости стернального расширения; от Anas отличается узким диафизом на уровне facies articularis humeralis и узким processus acrocoracoideus, от Aythiini – выступающим медиально относительно стержня processus acrocoracoideus. От *Chenonetta* отличается грацильностью стержня и processus acrocoracoideus, от *Callonetta* – удлинённостью processus acrocoracoideus, от *Nettapus* – слабо сдвинутым медиально processus acrocoracoideus. Из современных видов рода *Aix* ископаемый вид ближе к *A. galericulata*. Коракоиды из местонахождения Шарга, принадлежавшие предположительно к *Sharganetta* или *Nogusunna* (Зеленков, 2011a), отличаются от коракоида *A. praeclara* меньшими размерами.

Ископаемые остатки *Aix* указаны из верхнего миоцена Австрии: коракоид из местонахождения Гётцендорф отнесен к этому роду на основании отсутствия пневматизации sulcus m. supracoracoideus (Mlíkovský, 1991). У коракоида из Шарги (голотип) эта борозда также не пневматизирована, однако мы обнаружили пневматизацию этой области, по крайней мере, у одного экземпляра современного вида *A. galericulata*.

Материалы из местонахождения Тагай могут принадлежать отдельному близкому виду, но с учетом недостаточной изученности этой группы предварительно помещены в *Aix praeclara* (Зеленков, Мартынович, 2013). Плечевая кость из Тагая общей морфологией и размерами сходна с *Mionetta oligocaena* из раннего миоцена Казахстана. Тагайская утка отличается от *M. oligocaena* более широким condylus dorsalis (особенно в его проксимальной части), приближенным к tuberculum supracondylare ventrale отпечатком m. brachialis, несколько укороченным tuberculum supracondylare ventrale, отодвинутым от tuberculum supracondylare ventrale проксимальным отпечатком мускула-пронатора, более узкими отпечатками на дорсальном надмышцелке и заметно сильнее выступающим вентрально processus flexorius (как с вентральной стороны, так и с дистальной). По всем этим признакам данная утка схожа с современными *Aix* и на этом основании может быть отнесена к этому роду. Имеющиеся отличия от современных видов *Aix* несущественные, что в целом отражает однообразие устройства дистальной части плечевой кости у позднемиоценовых и плиоценовых уток.

Коракоид из Тагая незначительно отличается от голотипа *Aix praeclara* деталями строения processus acrocoracoideus, sulcus supracoracoideus и стержня кости.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 4869/67, фрагмент краниального эпифиза левого коракоида – типовое местонахождение. Экз. ПИН, № 2614/175, дистальная половина правой плечевой кости; экз. ПИН, № 2614/178, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 2614/189, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; местонахождение Тагай, о. Ольхон, Байкал, Россия, тагайская свита, нижний миоцен.

Aix sp.

Рис. 5-44

Aix sp.: Зеленков, 2012б, с. 67, табл. XI, фиг. 1; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 175.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3378/101, дистальный фрагмент тибиятарзуса из местонахождения Чоно-Хариах 1 (Убсунурский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен).

З а м е ч а н и я. Дистальный фрагмент тибиятарзуса отличается от такового *Anas* расширенным эпифизом при виде с дистальной стороны (у *Anas* он сжат медиолатерально и, как следствие, заметно выше), от *Aythya* – суженной incisura intercondylaris за счет пологого наклона внутренней стенки condylus medialis. Примитивные Anatinae («Cairinini») демонстрируют заметное разнообразие в строении дистального эпифиза тибиятарзуса; но более всего данный тибиятарзус схож с таковым *Aix*. Размеры образца: ширина дистального эпифиза – 7.0; высота дистального эпифиза через incisura intercondylaris – 4.4.

Ископаемые остатки *Aix* («*Dendronessa*») указаны из верхнего миоцена (MN 10) Австрии, но не были проиллюстрированы (Mlíkovský, 1991).

ТРИБА MERGINI Delacour et Mayr, 1945

†Род *Protomelanitta* Zelenkov, 2011

Protomelanitta: Зеленков, 2011б, с. 74; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 165; Stidham, Zelenkov, 2017, p. 223.

Т и п о в о й в и д – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. Scapula humeri в каудальном профиле довольно узкий, его дистальный край с едва заметной вырезкой; fossa pneumaticipitalis ventralis глубокая, но не пневматизированная; fossa pneumaticipitalis dorsalis уже вентральной; tuberculum dorsale субтреугольный, с опущенным и несколько вытянутым дистальным краем; tuberculum ventrale немассивный, ориентирован проксимокаудально, так что каудальное обрамление fossa pneumaticipitalis ventralis слабо вогнутое в каудальном профиле; на каудальной поверхности едва заметен гребень (capital shaft ridge), ориентированный на tuberculum dorsale (Зеленков, 2011б).

С о с т а в. Типовой вид; *Protomelanitta bakeri* Stidham et Zelenkov, 2017, средний миоцен Невады (США).

С р а в н е н и е. От всех современных родов трибы *Mergini* отличается не массивным, ориентированным проксимокаудально *tuberculum ventrale*, практически ровным дистальным краем *caput humeri* при виде с каудальной стороны (ровный край обнаружен только у *Clangula*), а также субтреугольным *tuberculum dorsale*; от *Mergus* – также непневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*.

От *Sharganetta* отличается опущенным и субтреугольным *tuberculum dorsale* с вытянутым дистальным углом, едва выраженным гребнем на каудальной поверхности кости, а также узкой в каудальном профиле головкой плечевой кости, нависающей над *fossa pneumotricipitalis dorsalis*. Кроме того, у *Sharganetta* вершина *tuberculum ventrale* расположена приблизительно посередине каудального обрамления *fossa pneumotricipitalis ventralis*, а у *Protomelanitta* она выглядит сдвинутой вентрально.

От *Nogusunna* отличается узкой в каудальном профиле головкой плечевой кости и практически не выраженным гребнем на каудальной поверхности кости. Вершина *tuberculum ventrale* у *Protomelanitta* расположена более вентрально на каудальном обрамлении *fossa pneumotricipitalis ventralis*, чем у *Nogusunna*.

От *Dendrocygninae* и миоценовых утиных *Mionetta* и *Manuherikia* отличается опущенным и овальным *tuberculum dorsale*. От *Dendrocygninae* также отличается непневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*.

От современных *Oxyurinae* отличается ориентированным проксимокаудально *tuberculum ventrale* и заметно более коротким *tuberculum dorsale*. Кроме того, у *Oxyura* каудальный гребень ориентирован между *tuberculum dorsale* и *caput humeri*, а у *Protomelanitta* – на *tuberculum dorsale* (прогрессивный признак).

От *Anatini*, *Aythyni* и «*Cairinini*» отличается ориентированным проксимально слабо развитым *tuberculum ventrale*. От *Anatini* и «*Cairinini*» – также не пневматизированной *fossa pneumotricipitalis ventralis*, а от *Aythyni* – еще и наличием каудального гребня и треугольного *tuberculum dorsale*.

З а м е ч а н и я. В сравнении с другими ныряющими утками из Шарги (*Sharganetta* и *Nogusunna*), *Protomelanitta* выглядит наиболее эволюционно продвинутой формой, характеризуясь одновременно вытянутым и опущенным *tuberculum dorsale* и практически не выраженным гребнем на каудальной поверхности кости (эти признаки отличают современных представителей *Anatinae* и *Oxyurinae*). Из современных *Mergini* наиболее примитивными по этим двум признакам оказывается *Melanitta*: у этого рода самый короткий и приподнятый *tuberculum dorsale* и ясно выраженный ориентированный на него диафизный гребень. Тем не менее, у *Protomelanitta* примитивным образом устроен *tuberculum ventrale* (не нависает над *fossa pneumotricipitalis ventralis*), что позволяет считать этот род базальным по отношению к современным *Mergini*.

Protomelanitta gracilis Zelenkov, 2011

Рис. 5-28, 5-29

Protomelanitta gracilis: Зеленков, 2011б, рис. 1; табл. I, фиг. 5, 6, 9, 13; Зеленков, Курочкин, 2015, с. рис. 56, табл. XVII, фиг. 14.

Г о л о т и п – ПИН, № 4869/151, проксимальный эпифиз левой плечевой кости; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; средний миоцен, свита ошин.

О п и с а н и е. Небольшая утка, немного крупнее современного *Mergellus albellus*. Проксимальный фрагмент плечевой кости с хорошо сохранившимися структурами за исключением дистальной части *crista deltopectoralis*.

Р а з м е р ы в мм: максимальная ширина проксимального эпифиза плечевой кости – 14.8, краниокаудальная высота *caput humeri* – 5.5, дорсовентральная ширина дистального эпифиза плечевой кости – 9.6, ширина стержня проксимальнее *fossa m. brachialis* – 5.4, ширина *condylus dorsalis* – 2.9, ширина *condylus ventralis* – 3.8, минимальная ширина стержня тарзометатарзуса – 3.5, высота стержня в средней части – 3.7, дорсоплантарная высота *tr. metatarsi III* – 5.2, ширина *tr. metatarsi II* – 3.4.

С р а в н е н и е. Отличается от *P. bakeri* более крупным и менее дорсально ориентированным *tuberculum dorsale* и практически плоской *fossa pneumaticipitalis dorsalis* (вогнутая у *P. bakeri*; Stidham, Zelenkov, 2017).

З а м е ч а н и я. К данному виду также отнесены дистальная часть плечевой кости и два фрагмента тарзометатарзусов, имеющих сходные относительные размеры и демонстрирующих, так же, как и голотип, прогрессивную морфологию, напоминающую таковую современных *Mergini*. Дистальный фрагмент плечевой кости также имеет сходную с голотипом сохранность (Зеленков, 2011б).

Дистальная часть плечевой кости (экз. ПИН, № 4869/125) устроена типичным для современных *Authyini* и *Mergini* образом, характеризуясь узким дистальным эпифизом и несколько перекрученным стержнем. Отличается от *Authyini* дорсовентрально узким *condylus ventralis* (при виде с краниальной стороны) и глубокой и узкой *fossa olecrani*. *Fossa olecrani* глубокая у многих *Mergini*, но особенно – у *Melanitta*. *Condylus ventralis* более узкий у *Mergini*, чем у *Authyini*, но различать роды по этому признаку нельзя. В то же время данный фрагмент сходен с *Authyini* формой *fossa m. brachialis* (углубленная в своей дистальной части), но этот признак мы считаем менее существенным, чем форма мышцелка. Более того, глубокая *fossa m. brachialis* – примитивный для *Anatidae* признак.

Тарсометатарсусы имеют морфологию, сходную с современными *Mergini* и отличаются от тарзометатарзусов *Authyini* общей удлиненностью. Среди *Mergini* более всего сходны с *Melanitta*, в частности, толщиной проксимального эпифиза, однако из-за фрагментарности установить четкие различия не удастся (Зеленков, 2011б).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения дистальный фрагмент правой плечевой кости (ПИН, № 4869/125), практически целый левый тарзометатарзус с разрушенными эпифизами (ПИН, № 4869/134), дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса с обломанным tr. metatarsi IV (ПИН, № 4869/100).

Род *Megrellus* Selby, 1840

***Mergellus mochanovi* Zelenkov et Kurochkin, 2014**

Рис. 5-33

Mergellus mochanovi: Зеленков, Курочкин, 2014, с. 74, табл. XII, фиг. 6, 7; 2015, с. 165; табл. VI, фиг. 9–12.

Г о л о т и п – ПИН, № 2859/342, полный правый тибiotарзус; Якутия, р. Дюктай, местонахождение Дюктайская пещера; верхний плейстоцен, слой 7а.

О п и с а н и е. Тибiotарсус очень грацильный, стержень тонкий. Facies gastrocnemialis на медиальной стороне crista cnemialis cranialis плоский, поверхность impressio lig. collateralis medialis находится в каудомедиальной плоскости, латеральная и медиальная поверхности condylus medialis почти параллельны друг другу, вследствие чего incisura intercondylaris с краниальной стороны выглядит расширенной и глубокой. Размеры мелкие.

Р а з м е р ы в мм. Тибiotарсус: общая длина (без кнемиального гребня) – 54.4; минимальная ширина диафиза – 2.3; максимальная ширина дистального эпифиза – 6.0; максимальная высота дистального эпифиза – 6.1. Карпометакарпус: общая длина – 34.1 (экз. ПИН, № 2859/259), 35.1 (экз. ПИН, № 2859/440); краниокаудальная высота проксимального эпифиза – 8.3 (экз. ПИН, № 2859/259), 8.5 (экз. ПИН, № 2859/440); дорзовентральная высота trochlea carpalis – 3.4 (экз. ПИН, № 2859/259), 3.7 (экз. ПИН, № 2859/440).

С р а в н е н и е. Тибiotарсус мельче, чем у четырех экземпляров современного *M. albellus*, использованных для сравнения. Facies gastrocnemialis (sensu Butendieck, 1980), не выраженный у *M. mochanovi*, отчетливо развит у *M. albellus* в виде продольного углубления; в этом месте медиальная поверхность crista cnemialis cranialis у *M. mochanovi* мелкобугристая. На каудальной стороне проксимального эпифиза из под facies articularis medialis выходит небольшая депрессия в месте отхождения impressio lig. collateralis medialis, ее поверхность ориентирована каудомедиально у *M. mochanovi*, а у *M. albellus* она, в основном, лежит в медиальной плоскости. Основание condylus medialis у *M. mochanovi* при взгляде с дистальной стороны узкое с почти параллельными латеральной и медиальной поверхностями, у *M. albellus* – широкое, визуально сужая тем самым incisura intercondylaris. *M. mochanovi* также отличается от *M. albellus* по общим пропорциям кости: отношение длины тибiotарзуса к минимальной ширине диафиза составляет у *M. mochanovi* 23.7, у *M. albellus* – 22.1-22.2. Ископаемых видов в составе рода *Mergellus* не описано.

З а м е ч а н и я. Вид отнесен к *Mergellus*, так как имеет характерное для этого рода дистальное продолжение *crista cnemialis cranialis* в виде невысокого гребня, простирающееся приблизительно на 1/3 длины стержня, и общее очень грацильное строение тибiotарзуса.

Тибiotарсус отличается от таковых *Vucephala* и *Lophodytes* общими пропорциями и отсутствием хорошо развитой ямки на медиальной поверхности внутреннего кнemiального гребня. С *Lophodytes* схож пропорциями дистального эпифиза. В целом, очень сходен с *Clangula hyemalis*, хотя и значительно мельче, но отличается округлым ребром каудальной поверхности проксимальной трети стержня (у *Clangula* она заостренная), суженной сочленовной поверхностью проксимального эпифиза при меньших размерах *crista cnemialis lateralis* и высоким гребнем дистального продолжения *crista cnemialis cranialis*, который у *Clangula* при переходе на стержень почти исчезает, будучи прижат к стержню, а затем поднимается вновь. От *Mergus* отличается существенно более мелкими размерами, длинным продолжением дистально *crista cnemialis cranialis*, широкой *incisura intercondylaris*, каудомедиальной ориентацией депрессии в месте отхождения *impressio lig. collateralis medialis*. С *Histrionicus* сходен продолжением *crista cnemialis cranialis* дистально, но отличается заметно меньшим размером *crista cnemialis lateralis*, который, к тому же, ориентирован своей плоскостью латерокраниально, а у *Histrionicus* почти строго латерально; также у последней очень высокий *crista fibularis*. С *Oxyura* также сходен продолжением *crista cnemialis cranialis* дистально, но заметно отличается относительно меньшими размерами всего дистального эпифиза, отведенностью его медиально, а также меньшей выдвинутостью краниально *condylus medialis* и *condylus lateralis*.

Карпометакарпусы (экз. ПИН, №№ 2859/259, 440) во многом сходны с таковыми *M. albellus*, но хорошо отличаются мелкими размерами и округлым профилем *facies articularis radiocarpalis* и продолжением *fossa carpalis caudalis* в виде глубокой канавки по проксимальной части *os metacarpale minus*. Общими размерами напоминает таковой *Vucephala albeola*, но отличается длиной *symphysis metacarpalis distalis*. Этот симфиз заметно длиннее у *M. mochanovi*, несмотря на более мелкие размеры кости, и он такой же длинный у *M. albellus*. *Facies articularis radiocarpalis* у *M. mochanovi* более округлая, чем у *M. albellus*, у которого она выглядит вытянутой проксимодистально. *Fossa carpalis caudalis* у *M. mochanovi* глубокой канавкой продолжается по проксимальной части основания *os metacarpale minus*; у других родов, если неглубокая канавка имеется, то она отграничена от *fossa carpalis cranialis* небольшим поперечным поднятием (у *Histrionicus*, *Clangula*, *Vucephala clangula*, *Mergus serrator*, *M. albellus*). От *Lophodytes*, *Vucephala clangula*, *Clangula* и *Mergus* также отличается заметно меньшими размерами; имеет размеры близкие к *Vucephala albeola*, немного мельче *Histrionicus* и крупнее *Oxyura*. Уилфинден (Woolfenden, 1961), тщательно исследовав скелеты утиных, не обнаружил различий в строении карпометакарпуса у *Mergellus* и *Lophodytes*.

Ввиду сходства *M. mochanovi* с *Vucephala albeola* необходимо отметить, что из верхнего плиоцена Франции был описан ископаемый вид гоголя *Vucephala cereti* Voeuf et Mourer-Chauviré, 1992. Для *Vucephala cereti* известен проксимальный фрагмент карпометакарпуса, однако этот вид заметно крупнее *M. mochanovi* и по размерам сходен с современным *V. clangula* (Voeuf, Mourer-Chauviré, 1992).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний плейстоцен (14-12 тыс. лет назад) и, возможно, голоцен; юго-восточная Якутия, Россия.

М а т е р и а л. Голотип; а также: экз. ПИН, № 2859/440, левый карпометакарпус без os metacarpale minus, слой 7в, верхний плейстоцен; экз. ПИН, № 2859/259, полный левый карпометакарпус, слой 5, верхний плейстоцен или голоцен. Сборы Ю.А. Мочанова 1968 г.

Род *Histrionicus* Lesson, 1828

***Histrionicus duobochenskii* sp. nov.**

Рис. 5-44

Э т и м о л о г и я – вид назван в честь палеорнитологов Зигмунта и Збигнева Бохеньских.

Г о л о т и п - ИРАЕ, № 164-6+16, неполная левая плечевая кость; местонахождение Романово 1с; северо-запад Омской области; калабрий, нижний плейстоцен (MQR8).

О п и с а н и е. Стержень кости утоньшен; fossa olecrani очень мелкая; epicondylus dorsalis сильно выражен и простирается заметно проксимальнее, чем проксимальный край condylus dorsalis; epicondylus ventralis выступает менее вентрально, чем condylus ventralis при виде с дистальной стороны.

С р а в н е н и е. От современного *H. histrionicus* отличается отмеченными в описании признаками. У *H. histrionicus* стержень толще, fossa olecrani глубже, epicondylus dorsalis выражен слабее и простирается менее дистально; epicondylus ventralis epicondylus ventralis выступает менее вентрально, чем condylus ventralis при сильнее выступает вентрально, чем condylus ventralis.

З а м е ч а н и я. Плечевая кость из Романово 1с, обозначенная голотипом нового вида, происходит от нырковой утки, по размерам сходной с современными *H. histrionicus*. От речных уток (*Anas* s.l.) отличается сильно суживающимся стержнем (по отношению к эпифизу), низким tuberculum ventrale, а также тем, что fossa olecrani мельче и отодвинута от condylus ventralis на дистальной стороне кости. Эти же особенности, за исключением tuberculum ventrale, отличают описываемый экземпляр от *Aythya*. С представителями Mergini сближается в целом расширенным относительно стержня дистальным эпифизом, крупным и сильно протягивающимся проксимально epicondylus dorsalis, уплощенной краниальной поверхностью кости проксимальнее мышцелков. Из Mergini морфологически ближе всего *Histrionicus* и *Clangula*, с которыми сближается тем, что при виде с дистальной стороны

имеется площадка каудальнее *condylus ventralis*, переходящая в *fossa olecrani*, а также поперечной ориентацией *processus flexorius* (у остальных родов он отклоняется вентрально) и сильно вытянутой в проксимальном направлении *fossa brachialis*. От *Clangula clangula* отличается меньшими размерами и субквадратным профилем кости при виде с дистальной стороны. У *C. clangula* дистальный эпифиз в большей степени вытянут дорсовентрально и при виде с дистальной стороны выглядит прямоугольным.

Данная находка – вторая для рода *Histrionicus* в плейстоцене Евразии и самая древняя. Ранее современный вид был найден в среднем плейстоцене Италии (местонахождение Касал Селце; ~600 тыс. л.н.; Pavia, Bedetti, 2013), где он соседствует с теплолюбивой фауной средиземноморского типа (на этом основании находку отнесли к залетным). Новая находка указывает на более широкое распространение каменушек в конце раннего – среднем плейстоцене Евразии; не исключена зимовка западно-палеарктических популяций в условиях умеренного пояса Европы, по аналогии с современными зимовками *H. histrionicus* в Восточной Азии и Северной Америки.

М а т е р и а л. Только голотип.

Mergini gen. indet.

Mergini gen. indet.: Зеленков, 2016а, с. 85; Паластрова, 2022, с. 67.

М а т е р и а л. экз. МАФИ, №Vt 84, фрагментарный карпометакарпус; местонахождение Польгарди-2; Венгрия, верхний миоцен; экз. ПИН, № 2614/325, дистальный фрагмент правого тибиятурсуса; местонахождение Малые Голы 1, Прибайкалье; гелазий, нижний плейстоцен (MN 17; MNR1).

З а м е ч а н и я. Из местонахождения Польгарди 2 по карпометакарпусу была описана очень мелкая утка *Anas albae* Jánossy, 1979 (мельче современного *Anas crecca*). Этот карпометакарпус надежно отличается от *Anas velox* Milne-Edwards, 1869 наличием отчетливой *fossa infratrochlearis* на вентральной поверхности проксимального эпифиза, узкой и изогнутой в своем основании *metacarpalia minor*, а также коротким дистальным симфизом. Первоначально экземпляр, послуживший голотипом *Anas albae*, был определен как *Mergus* sp. (Lambrecht, 1933); Мликовский (Mlíkovský, 2002а) посчитал эту форму *Anatidae* genus incertae sedis, но Кесслер (Kessler, 2009а) недавно подтвердил видовую самостоятельности и систематическую принадлежность *Anas albae* Jánossy, 1979.

Голотип и единственный известный экземпляр *Anas albae* не был обнаружен мною в институте геологии (МАФИ), но фотография кости, приведенная в работе Кесслера (Kessler, 2013а), наглядно демонстрирует, что у этой утки был заметно более тонкий стержень *os metacarpale majus*, как у современных *Oxyurinae* и *Mergini*. У *Anatinae* сходных размеров стержень *os metacarpale majus* заметно толще. Форма *trochlea carpalis* подтверждает первоначальные представления о близости этой утки современным *Mergini*, однако отличить

современные роды *Mergellus* и *Lophodytes* (а также мелких представителей рода *Bucephala*) по карпометакарпусу не представляется возможным. Таким образом, данную находку следует обозначать как *Mergini genus incertae sedis*.

Морская утка из Малых Гол (экз. ПИН, № 2614/325) не может быть определена до рода и представляет собой *Bucephala* или *Mergus*, тибиятарсус которых устроен в целом сходным образом. По размерам сопоставима с *M. serrator* или крупными экземплярами *B. clangula*.

MERGINI incertae sedis

«*Anas*» *velox* Milne-Edwards, 1867

Рис. 5-40, 5-41

Anas velox: Milne-Edwards, 1867-68, vol. 1, p. 150, pl. 26 figs. 1-18; Fraas, 1870, S. 280; Lydekker, 1891, p. 116; Schlosser, 1916, S. 11, 33; Paris, 1912, p. 290; Lambrecht, 1933, p. 359; Howard, 1964, p. 294; Cheneval, 1987, p. 142, pl. 1, figs. 2-4 (partim); Cheneval, 2000, p. 329 (partim).

Nettion velox: Brodkorb, 1964, p. 224.

Л е к т о т и п – MNHN SA 1230, правый карпометакарпус; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (обозначен Шеневалем (Cheneval, 1987)).

О п и с а н и е и р а з м е р ы. См. в работах предыдущих авторов (Milne-Edwards, 1867; Cheneval, 1987, 2000).

З а м е ч а н и я. Изучение оригинальных материалов из типового местонахождения показало, что в Сансане присутствуют две близких по размеру формы утиных (Zelenkov, 2017). Название *Anas velox* соответствует более крупной из них (размером с довольно крупных экз. современного чирка-свистунка), которой, в частности, принадлежит лектотип и паралектотип (коракоид). Некоторые из отнесенных позднее к этому виду материалов (Cheneval, 1987, 2000), в действительности, принадлежат *Mioquerquedula soporata* и *M. sp.* (см. выше). Описанные Мильн-Эдвардсом материалы заметно отличаются морфологически от таковых *Mioquerquedula* (особенно коракоид, см. рис. 5-40) и принадлежат мелкому представителю *Mergini*, морфологически близкому современным *Histrionicus*.

Древнейшее указание на *Anas cf. velox* в литературе относится к материалам из нижнего миоцена (MN 4b) местонахождения Дольниче в Чехии (Švec, 1981), однако изображенный в этой работе коракоид по размерам и морфологии сходен с *Mionetta blanchardi* и должен быть отнесен к этому виду.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Середина среднего миоцена (зоны MN 6) Франции.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, паралектотипы – MNHN SA 1232, правый коракоид; MNHN SA 1231, проксимальный фрагмент левой локтевой кости – оба из типового местонахождения (обозначены Шеневалем (Cheneval, 1987)).

Род *Aythya* Boie, 1822*Aythya molesta* (Kurochkin, 1985)

Рис. 5-45

Anas molesta (partim): Курочкин, 1985, с. 46, рис. 19; Зеленков, 2012б, с. 64, табл. XI, фиг. 6, 7; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 168, Табл. XV, фиг. 15, 16.

Tadornini gen. (partim): Курочкин, 1985, с. 41, рис. 15.

Г о л о т и п – ПИН, № 3222/16, краниальный фрагмент правого коракоида; Западная Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. Коракоид мелкой утки, размером с современную *Aythya nyroca* (Güldenstädt, 1770). Facies articularis clavicularis с хорошо развитой выемкой, дорсальный и вентральный края которой четко оформлены; sulcus m. supracoracoidei с глубокой выемкой.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид (голотип): длина дорсального эпифиза – 12.7; высота facies articularis humeralis – 4.5; максимальный диаметр cotyla scapularis – 4.2. Плечевая кость: высота caput humeri – 5.5 (экз. ПИН, № 2614/34); минимальная ширина диафиза – 4.3 (экз. ПИН, № 2614/157); ширина дистального эпифиза – 9.3 (экз. ПИН, № 2614/157); высота дистального эпифиза – 7.0 (экз. ПИН, № 2614/157); высота condylus dorsalis – 5.8 (экз. ПИН, № 2614/157); высота condylus ventralis – 3.6 (экз. ПИН, № 2614/157). Тибготарсус (экз. ПИН, № 3378/108): высота через incisura intercondylaris – 4.7.

С р а в н е н и е. От современных видов рода отличается наличием глубокой выемки на sulcus m. supracoracoidei и четко оформленной депрессией на tuberculum brachiale. У современных видов *Aythya* упомянутая выемка обычно не развита или развита заметно слабее, а депрессия на tuberculum brachiale может быть слабо выражена, или, если она хорошо выражена, то ее дорсальный край (и, реже, вентральный) не имеет четких границ.

Из свиты хиргис-нур описано два вида нырков, но от обоих *A. molesta* отличается заметно меньшими размерами. *A. spatiosa* Kurochkin, 1976 немного, а *A. magna* Kurochkin, 1985 заметно крупнее современной хохлатой чернети *A. fuligula* (L., 1758), в то время как *A. molesta* заметно меньше *A. fuligula*. Кроме того, два других вида (*A. spatiosa* и *A. magna*) известны только по костям задних конечностей. Из верхнего миоцена Китая описана нырковая утка *Aythya shihubas* Hou, 1985 по проксимальному фрагменту плечевой кости, который крупнее голотипа *A. molesta* почти в полтора раза. Два плиоценовых европейских вида, *Fuligula aretina* Portis, 1889 и *F. sepulta* Portis, 1889, были отнесены к *Anas* (Cheneval, 1987; Mlíkovský, 2002). Из среднего миоцена Франции по бедренной кости была также описана *Aythya chauvirae* Cheneval, 1987, однако отнесение ее к данному роду и трибе Aythyini ошибочно (Worthy et al., 2008). Здесь этот ископаемый вид трактуется в составе Oxyurinae (см. выше).



Рис. 5-45. Утиные верхнего миоцена – нижнего плиоцена Монголии (свита хиргис-нур, см. текст): *а, б* – *Aix* sp., экз. ПИН, № 3378/101, дистальный фрагмент правого тиббиотарсуса с краниальной (*а*) и с дистальной (*б*) сторон; *в–д* – *Anas* sp. 1 (cf. *A. pullulans* Brodkorb, 1961): *в* – экз. ПИН, № 3222/50, проксимальный эпифиз левой плечевой кости с каудальной стороны; *г, д* – экз. ПИН, № 3222/22, дистальная часть левой плечевой кости с краниальной (*г*) стороны и каудальной (*д*) сторон; *е–ж* – *Anas* sp. 3 (mag. *A. strepera* L., 1758): *е, ж* – экз. ПИН, № 2614/118, проксимальная половина правого карпометакарпуса с вентральной (*е*) и дорсальной (*ж*) сторон; *з* – экз. ПИН, № 3222/34, краниальный эпифиз левого коракоида с вентральной стороны; *и, к, л* – *Aythya molesta* (Kurochkin, 1985): *и, к* – голотип ПИН, № 3222/16, краниальный фрагмент правого коракоида с вентральной (*и*) стороны и медиальной (*к*) сторон; *л* – экз. ПИН, № 2614/157, фрагмент левой плечевой кости с краниальной стороны; *м–о* – *Anas* sp. 2, экз. ПИН, № 3378/121, краниальный фрагмент правого коракоида с вентральной (*м*), дорсальной (*н*) и медиальной (*о*) сторон; *п–т* – *Aythya spatiosa* Kurochkin, 1976: *п* – голотип ПИН, № 2614/81, дистальный эпифиз правой бедренной кости с каудальной стороны; *с* – экз. ПИН, № 3378/118, дистальный фрагмент левого тиббиотарсуса с краниальной стороны; *т* – *Aythya magna* Kurochkin, 1985: голотип ПИН, № 3222/28, проксимальный фрагмент левой бедренной кости с вентральной стороны. Длина масштабной линейки 1 см.

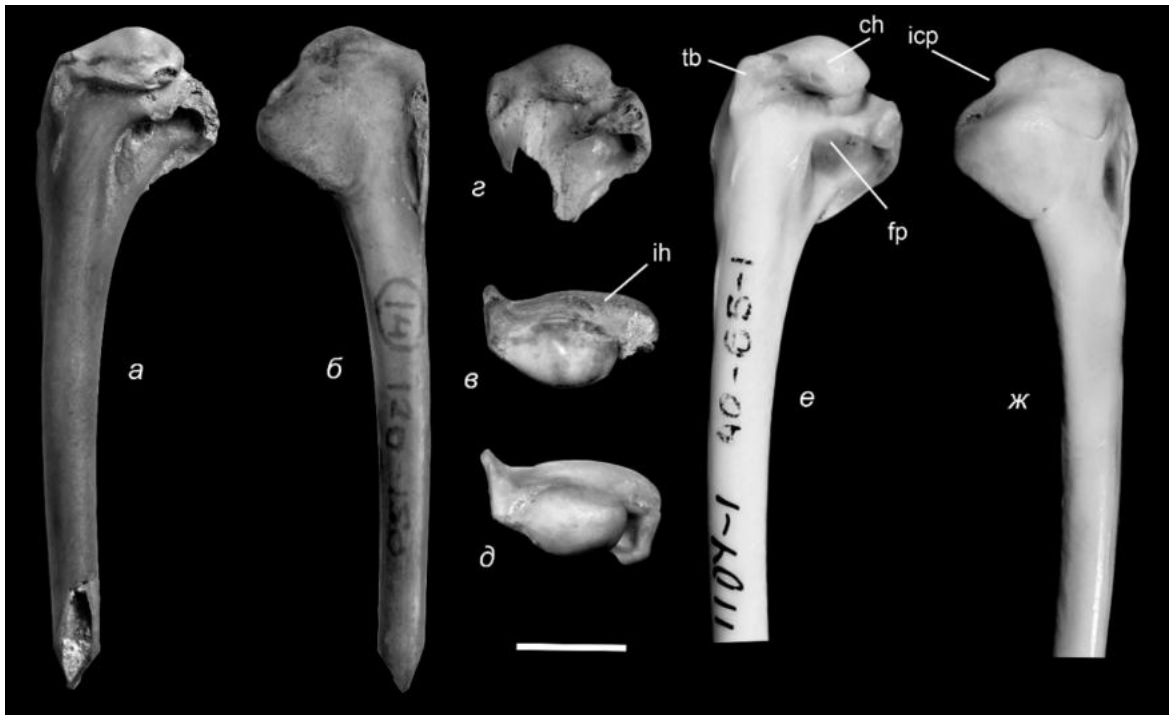


Рис. 5-46. Проксимальная часть плечевой кости *Aythya denesi* (Kessler, 2013) из верхнего миоцена Венгрии в сравнении с другими представителями рода: *a–в* – *Aythya denesi* (Kessler, 2013), голотип MÁFI, № V.11.57.1 (V.29132); естонахождение Польгарди-4, Венгрия; верхний миоцен (MN 13); *г* – *Aythya molesta* (Kurochkin, 1985), экз. ПИН, № 2614/34; местонахождение Хиргис-Нур 2, Западная Монголия; верхний миоцен (MN 13); *д–ж* – *A. nyroca* (Güldenstädt, 1770), экз. ПИН, № 40-65-1, современный. *a, д* – с каудальной стороны; *б, е* – с краниальной стороны; *в, г* – с проксимальной стороны. Обозначения: ch – caput humeri; fp – fossa pneuomotricipitalis; ih – intumescencia humeri; icp – вырезка incisura capitis в краниальном крае кости; td – tuberculum dorsale. Длина масштабной линейки – 1 см.

З а м е ч а н и я. Первоначально вид был описан в составе рода *Anas*, однако коракоиды *Anas* и *Aythya* хорошо различаются. Для *Aythya* характерен вытянутый краниально и практически не выступающий медиально относительно стержня акрокоракоид, что наблюдается и у экземпляра из местонахождения Хиргис-Нур 2.

Кроме коракоида, к этому виду мы относим фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/157) из типового местонахождения. Для данного экземпляра характерны следующие особенности: epicondylus dorsalis хорошо выражен, его наружный край формирует дугу с вершиной приблизительно на уровне проксимального края condylus dorsalis; tuberculum supracondylare ventrale слабо приподнят над уровнем эпифиза; epicondylus ventralis заметно отставлен вентрально относительно стержня; processus flexorius узкий при виде с вентральной стороны, с несильно заостренной вершиной; fossa olecrani широкая; размеры не крупные. Данная плечевая кость отличается от таковых всех изученных современных видов рода *Aythya* выступающим epicondylus dorsalis и узким при виде с дистальной стороны processus flexorius. От сходной по размерам *A. nyroca* также отличается слабо приподнятым над уровнем эпифиза tuberculum supracondylare ventrale и широкой fossa olecrani. От других изученных современных видов рода отличается мелкими размерами. Экз. ПИН, № 2614/157

отличается от *Mergini* общими пропорциями. Среди современных видов данная плечевая кость по размерам сходна с таковой *Aythya* пугоса, но морфологически близка другим видам, в частности, *A. fuligula*.

К *Aythya molesta* мы также относим фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/34) из местонахождения Хиргис-Нур 2, ранее относенный к *Tadornini* (Курочкин, 1985). Данный образец не может быть отнесен к пеганковым, поскольку имеет не пневматизированную *fossa tricipitalis dorsalis* – продвинутый признак, характеризующий нырковых утиных и не встречающийся у современных и ископаемых пеганковых. Данный фрагмент по размерам сопоставим с экз. ПИН, № 2614/157 и отличается от современных *Aythya* приподнятым субтреугольным *tuberculum dorsale*. Подобный приподнятый *tuberculum dorsale* характерен для примитивных уток, например, для раннемиоценовых *Mionetta* и *Manuherikia* (Worthy, Lee, 2008), среднемиоценовых монгольских *Sharganetta*, *Nogusunna* и *Protomelanitta* (Зеленков, 2011б), и современных *Dendrocygninae*. Наличие данной структуры у раннеплиоценового вида (*Aythya molesta*) позволяет предполагать происхождение *Aythya* от миоценовых нырковых уток. Примечательно, что удлинение бугорка и его опускание независимо происходит у *Oxyurinae* и *Anatinae*. Вероятным предком или близкой к предковым формой для *Aythya* можно считать среднемиоценовый род *Protomelanitta*.

Дистальный фрагмент тибiotарзуса (экз. ПИН, № 3378/108) из местонахождения Чоно-Хариах 3 демонстрирует типичную для *Aythya* морфологию, но плохая сохранность данного экземпляра не позволяет провести более подробное сравнение с современными видами.

Aythya molesta представляет единственный несомненный вид рода *Aythya* в свите хиргис-нур (см. ниже). Общей морфологией и размерами коракоид *A. molesta* сходен с таковым современных *A. fuligula*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний миоцен – нижний плиоцен Западной Монголии.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 2614/157, фрагмент левой плечевой кости без проксимального эпифиза; экз. ПИН, № 2614/34, проксимальный эпифиз правой плечевой кости; оба из типового местонахождения; экз. ПИН, № 3378/108, дистальный фрагмент левого тибiotарзуса, местонахождение Чоно-Хариах 3, Кобдосский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

***Aythya denesi* (Kessler, 2013)**

Рис. 5-46

Anas denesi: Kessler, 2013a, p. 159, pl. VII, fig. 25.

Aythya denesi: Зеленков, 2016, с. 84, рис. 1а–в.

Г о л о т и п – МАФИ, № V.11.57.1 (V.29132), проксимальный фрагмент левой плечевой кости; местонахождение Польгарди 4, Венгрия; верхний миоцен (MN 13).

О п и с а н и е. Вырезка *incisura capitis* в проксимальном контуре плечевой кости практически не выражена; дорсокраниальный угол *caput humeri* при виде с проксимальной стороны неявно выпуклый; *tuberculum dorsale* имеет форму сильного вытянутого проксимодистально треугольника, ориентирован преимущественно каудально и практически не выдается каудально относительно поверхности стержня кости; дорсальная поверхность *crista pectoralis* плоская или слегка выпуклая. Размеры с современную *Aythya nyroca*.

Р а з м е р ы. Ширина проксимального эпифиза 16; краниокаудальная высота головки 5.9; минимальная дорсовентральная ширина стержня 4.2.

С р а в н е н и е. *Aythya denesi* отличается от всех современных видов рода *Aythya*, а также от имеющих сходные размеры ископаемых *A. molesta* (Kurochkin, 1985) из позднего миоцена-раннего плиоцена Монголии (Зеленков, 2012a) и *A. shihuibas* Hou, 1985 из позднего миоцена Китая отсутствием выраженной вырезки *incisura capitis* в проксимальном профиле плечевой кости. От ископаемых *A. molesta* и *A. shihuibas*, помимо этого, отличается проксимодистально вытянутым *tuberculum dorsale*, не выступающем относительно уровня стержня (у обоих азиатских видов *tuberculum dorsale* выступает относительно стержня каудально и имеет овальную или треугольную форму). В дополнение к этому *A. denesi* отличается от *A. molesta* формой *caput humeri*: у *A. denesi* *caput humeri* вытянут дорсовентрально при виде с каудальной стороны, а при виде с проксимальной стороны равномерно суживается дорсально (типичная морфология для современных *Aythya*), в то время как у *A. molesta* *caput humeri* имеет расширенный дорсокраниальный угол при виде с проксимальной стороны, а при виде с каудальной стороны – заметно укорочен дорсовентрально.

Еще два ископаемых вида в составе рода *Aythya* были описаны из неогена Монголии (Курочкин, 1985), однако они известны пока только по бедренным костям, довольно сильно отличающимся морфологически от таковых у современных представителей рода (Зеленков, 2012a). Еще два плиоценовых европейских вида, *Fuligula aretina* Portis, 1889 и *F. sepulta* Portis, 1889, были перемещены в род *Anas* (Cheneval, 1987; Mlíkovský, 2002). Из среднего миоцена Франции по бедренной кости была также описана *Aythya chauvirae* Cheneval, 1987, однако отнесение ее к трибе *Aythiini*, скорее всего, ошибочно (Worthy, 2008).

З а м е ч а н и я. Средних размеров утка из Польшарди-4, известная по неполной плечевой кости, первоначально была описана в качестве отдельного вида в составе рода *Anas* (Kessler, 2013a). В то же время для этой формы характерны узкий стержень (несколько суживающийся в дистальном направлении) и глубокая, но не пневматизированная *fossa tricipitalis* (имеются лишь очень мелкие отверстия в глубине этой *fossae*). Эта комбинация признаков не позволяет относить данную утку к *Anatinae*, но встречается у различных нырковых уток: у современных *Oxyurinae*, у представителей трибы *Mergini* (за исключением *Mergus*), а также у рода *Aythya* из трибы *Aythiini*. Утка из Польшарди-4 имеет слабо

выступающую в краниальном направлении *intumescencia humeri* (хорошо выражено при виде с проксимальной стороны), как у *Oxyurinae* и некоторых *Aythya* (у *Mergini* эта *intumescencia* выражена значительно сильнее). К *Aythiini* может быть отнесена на основании робустного *caput humeri*, не редуцированного *crus dorsale fossae*, а также заметно более глубокой (чем у *Oxyura*) *fossa pneumaticipitalis*. Среди *Aythiini* отличается от *Netta* и *Marmaronetta* и сходна с *Aythya* не пневматизированной *fossa pneumaticipitalis*.

Общими чертами плечевая кость *Aythya denesi* практически идентична таковым современных представителей рода *Aythya*. На эволюционную продвинутость этой формы указывает также строение *tuberculum dorsale*: у *Aythya denesi* этот бугорок вытянут краниокаудально и не выступает каудально относительно стержня, в то время как у других позднемиоценовых видов, *A. molesta* и *A. shihuibas*, *tuberculum dorsale* имеет субтреугольную (*A. molesta*) или овальную (*A. shihuibas*) форму и заметно выступает каудально относительно стержня кости. Выступающий и укороченный *tuberculum dorsale*, как у азиатских видов, несомненно, примитивен для утиных, поскольку характеризует древнейших олигоцен-миоценовых уток *Mionetta*, *Pinpanetta*, *Manuherikia*, *Sharganetta*, *Nogusunna* и ряд других, а из современных сохраняется у наиболее примитивных форм, таких как *Dendrocygninae* и *Stictonetta* (например, Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009; Zelenkov, 2011, 2012b). Примечательно, что у *Aythya denesi* продвинутое состояние *tuberculum dorsale* сочетается с таким примитивным для *Anatidae* признаком, как не выраженная вырезка *incisura capitis* в проксимальном профиле кости – как, например, у раннемиоценовых *Mionetta*. По этому признаку азиатские миоценовые виды рода *Aythya* (в первую очередь, *A. molesta*) наоборот, оказываются более продвинутыми, чем *Aythya denesi*. Это указывает на мозаичность в эволюции плечевой кости у утиных и подтверждает предположение о независимом «созревании» (параллельной эволюции) современных морфологических типов в разных эволюционных линиях уток (см. Зеленков, 2012б).

М а т е р и а л. Голотип.

***Aythya spatiosa* Kurochkin, 1976**

Рис. 5-45

Aythya spatiosa: Курочкин, 1976, с. 6, рис. 9; 1985, с. 49, табл. VI, фиг. 1, 2, рис. 21; Mlíkovský, Švec, 1986, с. 265; Зеленков, 2012б, с. 66, табл. XI, фиг. 9, 10; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 169, Табл. XV, фиг. 17, 18.

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/81, дистальный эпифиз правой бедренной кости с частью стержня; западная Монголия, Кобдосский аймак, местонахождение Чоно-Хариах; нижний плиоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. Малоберцовый блок бедренной кости *trochlea fibularis* слабо выражен, при виде с латеральной стороны он почти не закрывает основание *crista tibiofibularis*, а *impressio lig. collaterale laterale* приближено к краю *trochlea*; желоб между *trochlea fibularis* и *crista tibiofibularis* практически не выражен; след прикрепления *ansa iliofibularis* приближен к

краниальному краю кости и ориентирован параллельно ему; наиболее дистальная вершина *condylus lateralis* при виде с латеральной стороны расположена краниальнее, чем каудальный край стержня.

Р а з м е р ы в мм. Бедренная кость: максимальная ширина эпифиза – 9.0, высота эпифиза через *sulcus intercondylaris* – 3.1, высота *condylus medialis* – 6.7.

С р а в н е н и е. От всех современных видов *Aythya* – в нашем распоряжении не было только скелетов *A. australis*, *A. innotata* и *A. novaeseelandiae* – отличается указанными в описании признаками. У современных видов блок *trochlea fibularis* сильно выражен, в результате чего между ним и *crista tibiofibularis* имеется желоб, а *impressio lig. collaterale laterale* оказывается удаленным от края этого гребня. Кроме того, хорошо развитый гребень у современных видов закрывает значительную часть *crista tibiofibularis* при виде с латеральной стороны. Латеральный профиль эпифиза у ископаемого вида заострен дистально, при этом вершина сдвинута краниальнее и располагается краниальнее воображаемой линии, являющейся продолжением каудального края диафиза; у современных видов латеральный профиль эпифиза либо практически не заострен, либо его вершина смещена каудальнее вышеупомянутой воображаемой линии. Рубец от крепления *ansa iliofibularis* у современных видов сдвинут более каудально относительно краниальной границы стержня, и, кроме того, ориентирован косо.

Описано несколько неогеновых видов в составе рода *Aythya*, но для них не известны дистальные фрагменты бедренных костей.

З а м е ч а н и я. В первоописании вида в качестве диагностических указывались такие признаки бедренной кости, как овальная и глубокая *fossa poplitea* и степень расставленности мышцелков, однако, как показало сравнение на большем числе видов и экземпляров, они подвержены индивидуальной изменчивости.

К этому виду мы также относим дистальный фрагмент левого тибиятарзуса из местонахождения Чоно-Хариах 3 (экз. ПИН, № 3378/118) на основании относительных размеров и сходства с современными *Aythya*. Данный тибиятарзус отличается от других *Aythya* более узким в профиль медиальным мышцелком. Кроме того, при виде с дистальной стороны данный тибиятарзус шире, чем таковой у современных *Aythya*: медиолатеральная ширина эпифиза больше его высоты, а у современных – наоборот. Подобные пропорции дистального эпифиза тибиятарзуса характерны только для *Clangula*, но от данного рода обсуждаемый экземпляр надежно отличается узкой *incisura intercondylaris*. Определенное сходство с *Clangula* наблюдается и в строении бедренной кости, поэтому не исключено, что *A. spatiosa* может быть отнесена к отдельному роду утиных, возможно, в составе трибы *Mergini*. Определенное сходство с представителями *Aythiini* и *Mergini* может свидетельствовать о родстве этих групп (см. также замечание выше о возможном родстве

Protomelanitta и *Aythya*). В таком случае, отнесение данного вида к *Aythya* следует считать предварительным.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний плиоцен Западной Монголии.

М а т е р и а л. Голотип; экз. ПИН, № 3378/118, дистальный фрагмент левого тибиятарсуса, местонахождение Чоно-Хариах 3, Кобдосский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

***Aythya magna* Kurochkin, 1985**

Рис. 5-45

Aythya magna: Курочкин, 1985, с. 49, табл. VII, фиг. 3, 4, рис. 22; Зеленков, 2012б, с. 67, табл. XI, фиг. 11; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 169, Табл. XV, фиг. 19.

Г о л о т и п – ПИН, № 3222/28, проксимальный фрагмент левой бедренной кости; Западная Монголия, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

О п и с а н и е. *Facies articularis antitrochanterica* субромбовидная, гребень *crista trochanteris* практически не выражен, *collum femoris* утолщенный (по: Курочкин, 1985, с изменениями).

Р а з м е р ы в мм. Переднезадний диаметр *caput femoris* – 6.1, высота проксимального эпифиза – 8.3, высота *collum femoris* – 5.0, поперечная ширина проксимального эпифиза – 12.0.

С р а в н е н и е. От всех современных видов рода отличается латерально расширенной *facies articularis antitrochanterica*, слабо выраженным гребнем *crista trochanteris* и утолщенной шейкой бедра. У современных видов *facies articularis antitrochanterica* овальная, вытянутая краниокаудально за счет развития вертела, а *collum femoris* утоньшено. Кроме того, от всех современных видов рода отличается крупными размерами.

З а м е ч а н и я. Проксимальная часть бедренной кости по ряду деталей строения обладает довольно сильной индивидуальной изменчивостью у утиных, ввиду чего описание по этому элементу скелета затруднительно. Данный фрагмент довольно сильно отличается от соответствующих элементов скелета у современных нырков и мог принадлежать отдельному роду утиных. Тем не менее выделение отдельного рода по фрагменту бедра кажется еще менее обоснованным, и мы предварительно оставляем *A. magna* в составе рода *Aythya*, поскольку из всех современных утиных данный фрагмент ближе всего именно к этому роду.

М а т е р и а л. Голотип.

***Aythya cf. A. ferina* (L., 1758)**

Рис. 5-44

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 2614/603, краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Ростовка, Омская область; нижний плиоцен (MN 14).

Р а з м е р ы. Длина *cotyla scapularis*+*facies articularis humeralis* 9.1; максимальный диаметр *cotyla scapularis* 4.1; высота кости в центральной части *facies articularis humeralis* 4.7; максимальная ширина кости на уровне *facies articularis humeralis* 6.5; высота *facies articularis humeralis* 5.0.

З а м е ч а н и я. Коракоид из местонахождения Ростовка принадлежал нырковой утке, по размерам сопоставимой с современными *A. ferina*. От близких по размерам *Clangula hyemalis* отличается положением *cotyla scapularis* – у *Clangula* краниальный край *processus procoracoideus* всегда смещен каудально, в результате чего располагается на середине *cotyla*, в то время как у *Aythya* – заметно ближе к уровню его краниального края. Отличается от *A. molesta* из нижнего плиоцена Монголии несколько более крупными размерами и расширенной *sulcus m. supracoracoidei* при виде с дорсальной стороны (за счет сдвинутого каудально *cotyla scapularis* и продольно ориентированного *crista acrocoracoidei*). Сближается с *A. ferina* и *A. americana* каудальным смещением *cotyla scapularis* относительно краниальной вершины прокоракоидного отростка; у *A. fuligula* *cotyla scapularis* меньше и не выступает краниальнее, чем краниальный край *processus procoracoideus*. При этом *A. americana* еще крупнее и имеет заметно более крупную *facies articularis humeralis*. Остатки *Aythya*, сходные по размерам с *A. ferina*, указаны из позднего плиоцена местонахождения Беремд-17 (MN 17; Kessler, 2009a).

ТРИБА ANATINI Leach, 1820

Род *Tagaynetta* gen. nov.

Э т и м о л о г и я – от Тагай и Netta, современный род утиных.

Т и п о в о й в и д – *Tagaynetta palaeobaikalensis* sp. nov.

Д и а г н о з. В тарсометатарсусе стержень сужен в центральной части; латеральный дорсальный гребень практически не выражен; *cotyla lateralis* слабо выдвинут дорсально; *crista medialis hypotarsi* не утолщен; дорсальная часть *cotyla lateralis* не переходит отчетливо на дорсальную поверхность кости; проксимальный эпифиз широкий при виде с проксимальной стороны, *cotyla medialis* расширен и с умеренно срезанным медиоплантарным углом; проксимальный край гипотарсуса при виде с медиальной стороны имеет наклонную ориентацию.

С р а в н е н и е. Тарсометатарсус относительно короче, чем у современных *Anas* s.s., и имеет суженный в центре стержень, в чем схож с *Mergini* (и в частности, *Vicephala albeola*). В то же время от *Mergini* (и других нырковых уток: *Oxyurini* и *Aythiini*) отличается отсутствием гипертрофированного дорсального латерального гребня в проксимальной части тарсометатарсуса и слабо выдвинутым дорсально *cotyla lateralis* (по этим признакам схож с *Anatini* и *Anas* s.s., в частности). От *Mergini* и *Oxyurini* также отличается отсутствием утолщенного *crista medialis hypotarsi* (в этом схож с *Aythiini*) и тем, что дорсальная часть

cotyla lateralis не переходит отчетливо на дорсальную поверхность кости (благодаря этому cotyla lateralis выглядит срезанным при виде с дорсальной стороны и несколько смещенным дистально относительно медиального котила – эта же особенность характеризует *Manuherikia*, но не *M. minuta*). От *Anatini* отличается суженным стержнем, широким проксимальным эпифизом при виде с проксимальной стороны, а также расширенным cotyla medialis с умеренно срезанным медиоплантарным углом (у *Anatini* cotyla medialis уже, а его медиоплантарный гребень заметно сильнее срезан). От всех изученных Anatidae также отличается выраженной наклонной ориентацией проксимального края гипотарсуса при виде с медиальной стороны (у остальных представителей семейства этот край ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости).

Коракоид пропорциями стержня, формой facies articularis humeralis и facies articularis clavicularis, а также ориентацией processus acrocoracoideus схож с *Anas s.s.*, но отличается от этого рода несколько меньшей длиной processus acrocoracoideus. От *Mioquerquedula* отличается более грацильным стержнем (при сходных размерах гленоидной суставной части -- facies articularis humeralis+cotyla scapularis – у *M. palaeotaigaica* sp. nov. и *T. palaeobaikalensis* gen. et sp. nov.), дорсовентрально более выпуклой facies articularis humeralis с более округлым вентральным краем и менее острым краниальным углом, более удлиненным и краниально ориентированным processus acrocoracoideus с более вытянутым impressio lig. acrocoracoidei. Вершина акрокоракоида при виде с краниальной стороны ориентирована более вентрально, чем медиально. Facies articularis clavicularis при виде с медиальной стороны крупнее, чем у *Mioquerquedula* и не нависает над краниальной частью sulcus m. supracoracoidei (умеренно нависает у *M. palaeotaigaica*), crista acrocoracoidea тоньше, чем у *Mioquerquedula*. Желоб на вентральной поверхности кости отсутствует – в отличие от *Mioquerquedula*.

З а м е ч а н и я. Данный род рассматривается как возможный предок современных речных уток *Anatini*. Некоторое сходство с нырковыми утками может объясняться сохранением плезиоморфной морфологии.

***Tagayanetta palaeobaikalensis* sp. nov.**

Рис. 5-40, 5-41

Г о л о т и п – ПИН 2614/340, правый тарсометатарсус; местонахождение Тагай, ранний-средний миоцен; предположительно, горизонт «С».

О п и с а н и е. Мелкая утка, размером с современных *Anas crecca*. См. диагноз рода.

С р а в н е н и е. В роде один вид.

З а м е ч а н и я. К этому виду отнесены фрагменты коракоидов, имеющие сходные с голотипом относительные размеры. Коракоид (экз. ПИН, № 2614/337) по размерам идентичен современному *Anas crecca* и отличается только несколько укороченным

акрокоракоидным отростком. Тарсометатарсус также сходен с *Anas crecca* по размерам сочленовных частей, что свидетельствует о сходных общих размерах птицы. Коракоид *T. palaeobaikalensis* по абсолютным размерам сочленовной гленоидной части сходен с *M. palaeotagaica* из этого же местонахождения, но отличается рядом морфологических деталей, отмеченных в диагнозе нового рода.

З а м е ч а н и я. Строение коракоида указывает на принадлежность *T. palaeobaikalensis* к линии Anatini – сходство с коракоидом современных *Anas* несомненно апоморфное, поскольку Ауhtyni (сестринская для Anatini группа) сохраняют плезиоморфное строение коракоида, сходное с таковым более базальных Mergini. Частичное сходство в строении тарсометатарсуса с нырковыми утками может свидетельствовать о происхождении Anatini от по меньшей мере умеренно-ныряющих утиных.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, №№ 2614/337; неполный левый коракоид, горизонт «Е»; 2614/337, неполный левый коракоид (предположительно горизонт «Е»); 2614/338, неполный левый коракоид, горизонт С; экз 2614/385, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса; 2614/396, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса.

Род *Sibirionetta* von Boetticher, 1929

***Sibirionetta minima* sp. nov.**

Рис. 5-44

Г о л о т и п – ПИН, № 2614/317, правый коракоид; местонахождение Малые Голы 1, Прибайкалье; гелазий, нижний плейстоцен (MN 17; MNR1).

О п и с а н и е. Processus acrocoracoideus краниокаудально вытянут и очень слабо отклоняется медиально своей вершиной; в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei располагается неглубокая ямка, протягивающаяся под дорсальную часть facies articularis clavicularis (последняя нависает над ней); в своей вентральной половине facies articularis clavicularis выдается относительно прилегающей медиальной поверхности, но не нависает над ней; impressio bicipitalis незначительно смещено медиальнее прилегающего края стержня кости; cotyla scapularis маленький, субтреугольный, расположен в латеральной части стержня; angulus medialis лишен краниально расположенного гребня.

Р а з м е р ы. Голотип: наименьшая поперечная ширина стержня – 3.5; дорсовентральная ширина головки акрокоракоидного отростка – 4.2. Лопатка: высота головки – 7.7; длина гленоидной суставной поверхности – 4.6.

С р а в н е н и е. От современного *S. formosa* отличается мелкими размерами и слабее выраженной (более мелкой) ямкой в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei.

З а м е ч а н и я. Практически полный коракоид из Малых Гол принадлежит очень мелкой утке, по размеру сопоставимой с самыми мелкими известными утиными, такими как

современный *Nettapus* spp. или ископаемые *Mioquerquedula* spp. Заметно мельче чирков-свистунков *Anas crecca* – самых мелких утиных в современной фауне Евразии. Сближение с *Sibirionetta* возможно по наличию вытянутого и не сдвинутого медиально акрокоракоида, а также по наличию ямки в дорсальной части надкоракоеидного желоба и нависающей над ней дорсальной половиной *facies articularis clavicularis*. У *Mareca*, с которыми малогольская форма иногда сближается (Паластрова, 2022), *cotyla scapularis* крупный и расположен ближе к центральной линии стержня; *facies articularis clavicularis* в большинстве случаев нависает над надкоракоеидным желобом по всей своей длине (или не нависает вовсе в качестве вариации), гребень краниальнее медиального угла всегда выражен, а акрокоракоеидный отросток явно выдается медиально, так что *impressio bicipitalis* оказывается выставлен медиальнее прилегающего к нему краю стержня. Общие очертания коракоида заметно более робустные у *Mareca*, в то время как они стройные у *Sibirionetta* и ископаемой формы; гребень на медиальном угле может отсутствовать в качестве индивидуальной вариации у *Sibirionetta*. У *Anas* s.s. *facies articularis clavicularis* не нависает над надкоракоеидным желобом, акрокоракоеид более короткий. У *Spatula* ямка в дорсальной части надкоракоеидного желоба также не заходит под *facies articularis clavicularis*, хотя пропорции акрокоракоеидного отростка схожи.

Мелкая левая лопатка (экз. ПИН, № 2514/318) из типового местонахождения (Паластрова, 2022) принадлежала более крупной птице и по размеру сравнима с современными *S. querquedula*. Примечательно, что у голотипа нового вида *cotyla scapularis* по абсолютным размерам меньше, чем у современных *A. crecca*, а, следовательно, и суставная часть лопатки должна была быть заметно мельче, чем у *A. crecca*.

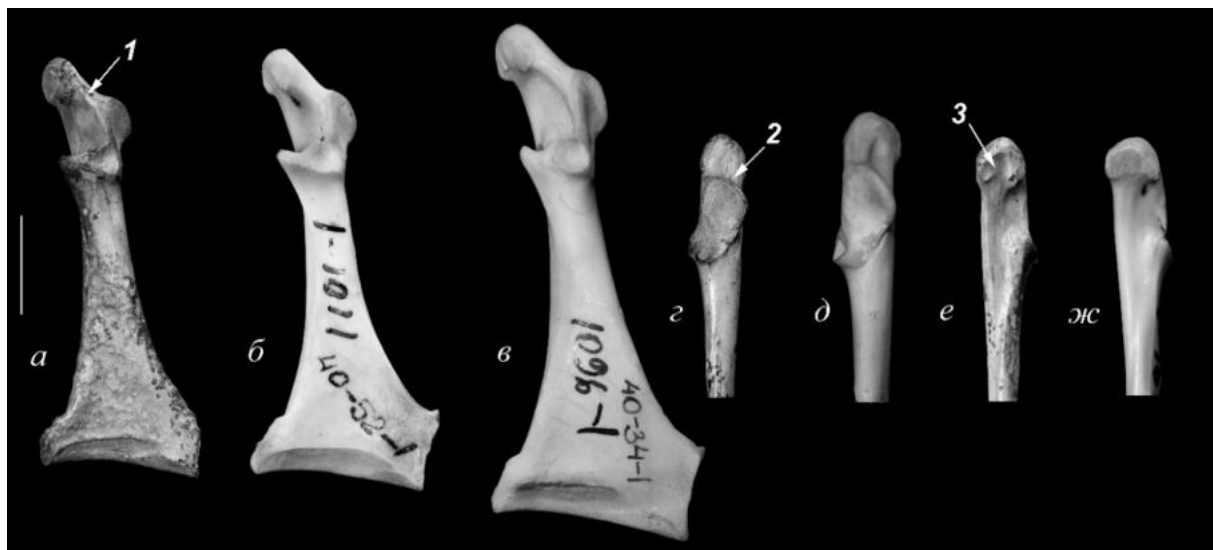


Рис. 5-47. Правые коракоеиды *Anas kurochkini* Zelenkov et Panteleyev, 2015 из верхнего миоцена местонахождения Морская-2 (юг Европейской части России) в сравнении с таковыми избранных современных Anatidae: *a, г, e* – *Anas kurochkini*, голотип ZIN PO 7281; *б, ж* – *Spatula clypeata* (L., 1758), экз. ПИН, № 40-52-1, современный; *в, д* – *Anas poecilorhyncha* Forster, 1781, экз. ПИН, № 40-34-1, современный. *a-в* – с дорсальной стороны; *г, д* – с латеральной стороны; *e, ж* – с медиальной стороны. Обозначения: 1 – утолщенный *crista acrosoracoidea*; 2 – широкий краниальный угол *facies articularis humeralis*; 3 – дорсовентрально узкий *tuberculum brachiale*. Длина масштабной линейки 1 см.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Anas* Linnaeus, 1758

Anas kurochkini Zelenkov et Panteleyev, 2015

Рис. 5-47

Anas kurochkini: Zelenkov, Panteleyev, 2015, p. 521, fig. 5A, D, F.

Г о л о т и п – ЗИН РО, № 7281, полный правый коракоид; местонахождение Морская-2; Россия, Ростовская область; средний туролий.

О п и с а н и е. В коракоиде *facies articularis clavicularis* краниокаудально высокое и дорсовентрально узкое; *sulcus m. supracoracoidei* имеет ямку в своей латеральной части, непосредственно вблизи *facies articularis humeralis*; *crista acrocoracoidea* укороченный и толстый при виде с дорсальной стороны и субпараллелен длинной оси кости; *facies articularis humeralis* короткое и с расширенным краниальным углом.

С р а в н е н и е. Отличается от всех современных видов речных уток (*Anas* s. l.) комбинацией следующих признаков: (1) *facies articularis humeralis* краниокаудально короткое с расширенным краниальным углом; (2) *crista acrocoracoidea* толстый и очень короткий; (3) *facies articularis clavicularis* дорсовентрально узкий. По размерам промежуточен между современным *Spatula clypeata* и *Sibirionetta formosa*, но ближе к первому.

З а м е ч а н и я. Отнесение *A. kurochkini* к речным уткам (род *Anas* s. l.) основано на том, что вентральная плоскость *processus acrocoracoideus* ориентирована субпараллельно вентральной плоскости *extremitas sternalis*. У *Aythya* и *Mergina* вентральная плоскость акрокоракоида наклонена по отношению к стернальному расширению. Поскольку *Aythya*, по-видимому, представляют сестринскую группу к *Anatina* (Gonzalez et al., 2009), то подобное строение коракоида можно считать продвинутым признаком для утиных. От других примитивных *Anatinae* (членов парафилетической группы «*Cairinini*») а также от ископаемого рода *Chenoanas* отличается медиально отклоненным *extremitas omalis*.

Краниокаудально высокое и дорсовентрально узкое *facies articularis clavicularis* – несомненно примитивное состояние для речных уток, поскольку характеризует нырков *Aythya* и сохраняется у *Sibirionetta*. У *Anas* и *Mareca* это *facies* обычно заметно шире дорсовентрально и краниокаудально уже. Однако сходное состояние было отмечено у одного экземпляра *A. platyrhynchos*, что, несомненно, связано с отмеченной повышенной морфологической изменчивостью у урбанистических популяций этого вида.

Ямка в латеральной части *sulcus m. supracoracoidei*, присутствующая у *A. kurochkini*, также имеется у представителей *Anas* s.s. и некоторых *Spatula* (*S. querquedula*), но отсутствует у *Mareca*. Однако этот признак – примитивная для речных уток черта, поскольку он также характерен для *Aythya* и ряда других базальных таксонов. Ориентированный субпараллельно продольной оси кости *crista acrocoracoidea* сближает *A. kurochkini* с *A. acuta*

и *A. platyrhynchos*; у других речных уток (в особенности, *Mareca*) этот гребень заметно более наклонен медиально. Важно отметить, что этот гребень всегда очень толстый и удлиненный у речных уток, в то время как у *A. kurochkini* он необычно тонкий и короткий. Толщина гребня и наличие ямки медиальнее него, по-видимому, не полностью скоррелированные признаки, поскольку у современных *A. querquedula* ямка присутствует (как у *A. kurochkini*), но гребень толстый, как у других *Anas*. По строению *facies articularis humeralis* *A. kurochkini* отличается от всех современных видов речных уток, но отчасти сходная морфология обнаружена в качестве индивидуальной вариации у некоторых крякв (*A. platyrhynchos*, *A. undulata*, *A. poecilorhyncha*). В целом, с кряквами у ископаемого вида наблюдается наибольшее сходство, что может свидетельствовать о родстве именно с этой группой современных уток (Zelenkov, Panteleyev, 2015).

Ископаемых миоцен-плиоценовых речных уток пободного размера (сравнимых с современными *A. clypeata* и *A. penelope*) описано не было. Единственное возможное исключение – *Anas isarensis* Lambrecht, 1933 – но этот таксон должен рассматриваться как *nomen dubium*, поскольку он установлен по лопатке (ныне утерянной), которая крайне слабодиагностична у утиных и, в частности, не позволяет различать виды сходного размера у речных уток. «*Anas cf. clypeata*» и «*A. cf. penelope*» были указаны из позднего миоцена (MN11-13) Украины (Воинственский, 1967; Соболев, 2004), а *Anas clypeata* недавно была отмечена в позднем миоцене (MN 13) Венгрии (Kessler, 2009b). Примечательно, что коракоид, ставший голотипом *A. kurochkini*, также первоначально был определен как «*Anas cf. clypeata*» (Пантелеев, 2005). Все указанные выше находки, вероятнее всего, принадлежат одному широко распространенному в Восточной Европе в позднем миоцене виду *A. kurochkini*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ЗИН, № №РО 7282, 7287, фрагментарные левые коракоиды из типового местонахождения.

***Anas* sp. (magn. *A. strepera* L., 1758)**

Рис. 5-45

Anas sp.: Курочкин, 1985, с. 48, рис. 20.

Anas sp. (magn. *A. strepera*): Зеленков, 2012б, с. 68, табл. XI, фиг. 4, 5.

Anas sp. indet. 1: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 172, табл. XVII, фиг. 10

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3222/34, краниальный эпифиз левого коракоида; экз. ПИН, № 3222/21, фрагмент краниального эпифиза правого коракоида; экз. ПИН, № 3222/26, проксимальная половина правой лучевой кости; экз. ПИН, № 2614/118, проксимальная половина правого карпометакарпуса; все из местонахождения, Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, № 3378/47, проксимальный эпифиз левой локтевой кости молодого экземпляра, местонахождение Чоно-Хариах, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз.

ПИН, № 2614/103, симфизная часть вилочки, местонахождение Дзабхан, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид: высота *facies articularis humeralis* – 6.2 (экз. ПИН, № 3222/34); максимальный диаметр *cotyla scapularis* – 4.5 (экз. ПИН, № 3222/34). Карпометакарпус: высота проксимального эпифиза – 11.9; высота *trochlea carpalis* – 5.5.

З а м е ч а н и я. По относительным размерам костей данная форма из верхнего миоцена – нижнего плиоцена свиты хиргис-нур схожа с современной *A. strepera*, однако морфологически практически неотличима от современных уток рода *Anas*.

Из нижнего плиоцена Болгарии по дистальному фрагменту плечевой кости описана сходных размеров утка *Balcanas pliocaenica* Воев, 1998, прямое сравнение с которой невозможно по причине неперекрываемости известных материалов. Тем не менее, *Balcanas pliocaenica* отличается от современных *Anas* рядом остеологических деталей – в частности, судя по опубликованным изображениям, отдаленным от *tuberculum supracondylare ventrale* отпечатком плечевой мышцы (*tuberculum* нехарактерным для *Anas* образом сдвинут дистально) и глубокой четко очерченной *fossa olecrani*. Другие отмеченные в первоописании отличительные признаки (Воев, 1998) подтвердить не удастся – так, *fossa brachialis* – самая изменчивая морфологическая структура в плечевой кости уток (наши данные). Отнесение монгольских материалов к этому таксону представляется возможным, но пока преждевременным. Синонимизация *Balcanas pliocaenica* с современным *Tadorna tadorna* (Mlíkovský, 2002) представляется необоснованной по меньшей мере по причине заметно более мелких размеров ископаемого вида.

Род *Spatula* Boie, 1822

***Spatula praeclypeata* Zelenkov, 2022**

Рис. 5-48

Spatula praeclypeata: Зеленков, 2022в, с. 98, рис. 5.

Г о л о т и п – ПИН, № 5644/220, правый коракоид; местонахождение пещера Таврида; пос. Зуя, Белогорский район, Крым; костеносный слой ВL (см. Оксиненко, Лавров, 2021), поздний виллафранк, калабрий, нижний плейстоцен.

О п и с а н и е. *Cotyla scapularis* расположен в латеральной части стержня и маленький, его диаметр не превышает половину ширины стержня при виде с дорсальной стороны; *crista acrocoroidea* ориентирован примерно на 45 градусов относительно длинной оси кости, короткий (заметно короче *facies articularis humeralis*) и тонкий; *sulcus m. supracoroidei* с хорошо очерченным глубоким углублением в дорсальной части, над которой не нависает *facies articularis clavicularis*; вентральная часть *sulcus m. supracoroidei* формирует утолщенный валик, сливающийся краниально с вентральными двумя третями *facies articularis clavicularis*; *processus procoroideus* с выпуклым медиокаудальным краем;

facies articularis clavicularis с рецессией в центральной части; стернальный край кости умеренно скошен в своей латеральной части (не перпендикулярен длинной оси кости). Пропорции стержня удлинённые (Зеленков, 2022в).

Р а з м е р ы в мм. Медиальная длина – 42.6; длина от краниального края до каудального края cotyla scapularis – 14.9; максимальная дорсовентральная высота facies articularis humeralis – 5.2; минимальная ширина стержня – 4.7.

С р а в н е н и е. Отличается от *S. clypeata*, широко представленных в Евразии со среднего плейстоцена по современность, заметно меньшим и смещённым латерально cotyla scapularis, выпуклым медиокаудальным краем processus procoracoideus, а также отчетливо изогнутым impressio lig. acrocoraco humeralis. У *S. clypeata* cotyla scapularis заметно более крупный и при виде с дорсальной стороны занимает значительную часть стержня, impressio lig. acrocoraco humeralis у *S. clypeata* обычно прямое или несколько изогнутое, но без выраженного перегиба, характерного для *S. praeclypeata*.

З а м е ч а н и я. Полный правый коракоид из пещеры Таврида принадлежит средней по размерам утке, метрически сходной с современными видами *Aythya fuligula*, *Aix galericulata*, *Spatula clypeata* и *Mareca penelope*. У *Aythya*, в отличие от описываемого экземпляра, processus acrocoracoideus выровнен с продольной осью кости, а плоскость этого отростка наклонена относительно дорсальной плоскости кости (т. е. processus acrocoracoideus ориентирован более вертикально; см. Worthy, Lee, 2008: признак 45). Crista acrocoracoidea (Elzanowski et al., 2012) у *Aythya* более параллелен длинной оси кости, а angulus medialis заметно крупнее, чем у описываемого экземпляра. Для *Mareca* характерен умеренно вогнутый по всей своей площади sulcus m. supracoracoidei, несколько укороченный стержень, более медиально выдающийся facies articularis clavicularis и обычно медиально выдвинутый processus acrocoracoideus – все эти признаки не прослеживаются у голотипа ПИН, № 5644/220. Наиболее морфологически схожи по строению коракоида представители рода *Aix* и *Spatula clypeata*, однако у *Aix* facies articularis clavicularis всегда нависает над отчетливо выемчатым sulcus m. supracoracoidei, в то время как у *Spatula* выраженное углубление имеется только в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei (рис. 5-48, dep), при этом оно не заходит краниально под facies articularis clavicularis, и в результате последняя не нависает над ней. У *S. clypeata* вентральнее вышеупомянутого углубления в sulcus m. supracoracoidei имеется расширение медиальной кромки стержня (валик), подстилающее значительную часть каудального края facies articularis clavicularis.

Несмотря на общее структурное сходство с современными *S. clypeata*, голотип ПИН, № 5644/220 демонстрирует выраженные отличия в строении cotyla scapularis и impressio lig. acrocoraco humeralis, которые, наряду с геологическим возрастом находки и представлениями о времени дивергенции современных видов, подтверждают отдельный видовой статус широконоски из пещеры Таврида. Согласно различным молекулярным оценкам (Fulton et al.,

2012; Mitchell et al., 2014; Sun et al., 2017), расхождение современных голарктических широконосок *S. clypeata* и близких видов (австралийской широконоски *S. rhynchotis* и африканской широконоски *S. smithii*) датируется от 1.0 до 0.5 млн. л., то есть самым концом раннего – второй половиной среднего плейстоцена. Таким образом, более древние раннеплейстоценовые представители этой филогенетической линии не могут быть помещены в современный вид *S. clypeata*. Включение стволовых представителей обсуждаемой клады в один из современных видов противоречит филогенетической концепции вида и, что немаловажно, будет служить ошибочной калибровочной точкой в эволюционных исследованиях, базирующихся на данные палеонтологии.

М а т е р и а л . Только голотип.

***Spatula* sp. 1**

Anatidae gen. indet. (*Anas* s.l.): Ковальчук и др., 2017, с. 86.

М а т е р и а л . Экз. NMNH-P Eg-2-16, краниальный фрагмент левого коракоида; местонахождение Егоровка-2; Украина, Одесская Область; верхний миоцен (MN 12). Экз. NMNHU-P, № Av-229, сильно окатанный краниальный фрагмент правого коракоида; местонахождение Шкодова Гора; Украина, Одесская Область; верхний миоцен (MN 13).

З а м е ч а н и я . Коракоид из Егоровки-2 принадлежит некрупной утке, по размерам идентичной современному *Sibirionetta formosa* и лишь немного более крупной, чем современный *Spatula querquedula*. По размеру и деталям сохранившейся морфологии ему соответствует экз. из Шкодовой Горы и, скорее всего, относится к этому же неназванному виду.

Отнесение экз. NMNH-P Eg-2-16 к роду *Spatula* основано на его существенном морфологическом сходстве с современными чирками *S. querquedula* и *S. discors*. Для этих современных видов и экз. из Егоровки-2 характерно наличие хорошо выраженной продолговатой и достаточно глубокой ямки на медиальной поверхности кости, расположенной на уровне перехода *facies articularis humeralis* в *impressio lig. acrocoraco-humeralis*. У указанных видов и ископаемого экземпляра эта ямка занимает только дорсальную часть *sulcus supracoracoideus*, не распространяясь краниально и не заходя под *facies articularis clavicularis*. В результате *facies articularis clavicularis* не нависает над *sulcus supracoracoideus*. Сходная морфология представляется довольно устойчивой у *S. querquedula* и *S. discors*, и была обнаружена у всех (более 10) исследованных экземпляров, добытых из дикой природы. У более крупных представителей рода (*S. clypeata*, *S. rhynchotis*), степень выраженности этой ямки варьирует, но она тем не менее присутствует у части экземпляров. У некоторых других представителей рода (*S. hottentota*, *S. versicolor*, *S. cyanoptera*) отмечена несколько другая морфология: указанная ямка имеется, но она чаще всего продолжается краниально, так что *tuberculum brachiale* сильно нависает над ее краниальной частью – такое

состояние может оказаться примитивной чертой для рода *Spatula*, поскольку оно характерно для ряда внешних групп (роды *Sibirionetta*, *Aix*, *Mareca*). Также это может объясняться тем, что вышеупомянутые виды были получены из питомников. Однако важно, что такое сочетание признаков, как наличие глубокой хорошо очерченной ямки и не нависающего над ее краниальной частью *facies articularis clavicularis* характеризует только некоторых представителей *Spatula* и не встречено у представителей родов *Sibirionetta*, *Mareca* и *Anas s.s.* Схожая морфология встречается у некоторых уток из других филогенетических линий (например, *Aythya*), которые тем не менее существенно отличаются от утки из Егоровки-2 по другим признакам.

Экз. NMNH-P Eg-2-16 по размерам и структурно близок неназванному виду утки (*Anas* sp. 2; Зеленков, 2012а) из раннего плиоцена (MN 15) местонахождения Чоно-Хариах 2 в Западной Монголии, которая также известна по краниальным фрагментам коракоидов (экз. ПИН, №№ 3378/54, 121). Монгольский представитель имеет все признаки, позволяющие отнести его к недавно восстановленному (Dickinson, Remsen, 2013) роду *Spatula*, но отличается от экз. NMNH-P Eg-2-16 из Егоровки-2 заметно сильнее загнутым *impressio lig. acrocoracohumeralis* при виде с дорсолатеральной стороны (у экз. NMNH-P Eg-2-16 этот отпечаток практически прямой) и краниокаудально суженным *facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны. Отмеченные различия не могут интерпретироваться как постепенная морфологическая эволюция внутри данной эволюционной линии, поскольку имеющий более древний возраст экз. NMNH-P Eg-2-16 из Егоровки ближе к современным *S. querquedula* и *S. discors* по указанным выше признакам. Таким образом, монгольский представитель рода *Spatula*, скорее всего, представляет отдельный вымерший вид, в то время как экз. NMNH-P Eg-2-16 может относиться к предкам современных *S. querquedula* или *S. discors*.

Из туролия Восточной Европы (местонахождение Морская-2) по коракоиду известна средняя по размеру утка *Anas kurochkini* Zelenkov et Panteleyev, 2015. Экз. NMNH-P Eg-2-16 надежно отличается от *A. kurochkini* несколько меньшими размерами, грацильным стержнем, узким *processus acrocoracoideus*, прямым *impressio lig. acrocoracohumeralis*, более заостренным краниальным углом *facies articularis humeralis*, наличием ясно выраженного глубокого углубления в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei*, а также удлиненным и широким *crista acrocoracoidea* (у *A. kurochkini* этот гребень необычно короток и узок – Zelenkov, Panteleyev, 2015). Кроме того, у *A. kurochkini* присутствует желоб, являющийся продолжением *sulcus m. supracoracoidei* и продолжающийся на вентральную поверхность кости (подобный желоб также характерен для среднемиоценовых утиных из рода *Mioquerquedula*; Зеленков и Курочкин, 2012). У экз. NMNH-P Eg-2-16 подобный желоб не развит.

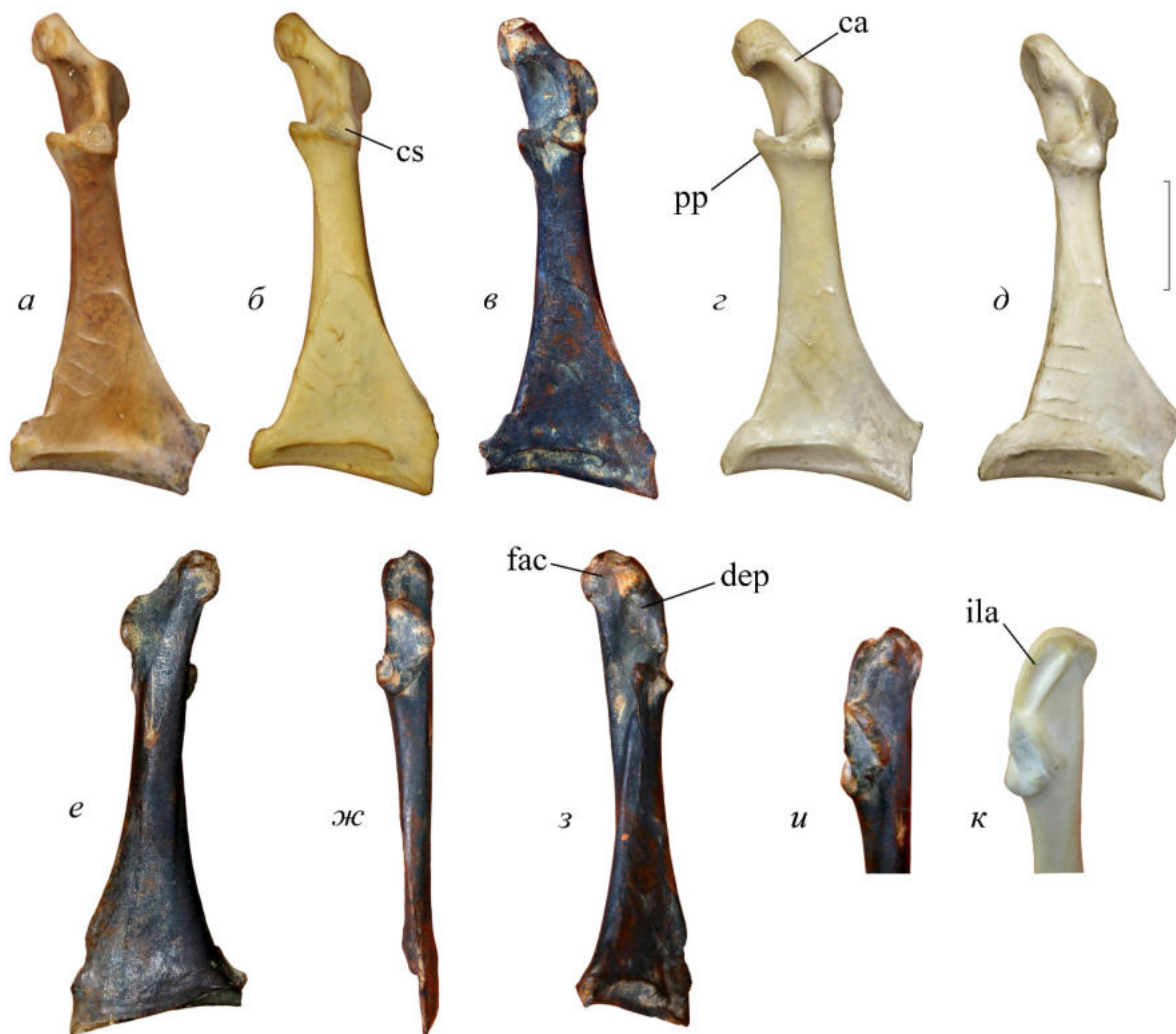


Рис. 5-48. Коракоид *Spatula praechlypeata* sp. nov. из нижнего плейстоцена Крыма и избранных современных Anatidae: *a, б, к* – *Spatula clypeata* (L., 1758), современный; *в, е-и* – *Spatula praechlypeata* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/220; пещера Таврида, Крым; калабрий, нижний плейстоцен; *з* – *Mareca penelope* (L., 1758), современный; *д* – *Aythya fuligula* (L., 1758), современный; *а-д* – вид с дорсальной стороны; *е* – вид с вентральной стороны; *ж* – вид с латеральной стороны; *з* – вид с дорсомедиальной стороны; *и, к* – вид с краниоventральной стороны на processus acrocoracoideus. Обозначения: *ca* – crista acrocoracoidea; *cs* – cotyla scapularis *dep* – углубление в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei; *fac* – facies articularis clavicularis; *ila* – impressio lig. acrocoraco-humeralis; *pp* – processus procoracoideus. Длина масштабной линейки – 1 см.

Spatula sp. 2

Рис. 5-45

Anas molesta (partim): Курочкин, 1985, с. 43, рис. 18, табл. 5, фиг. 5, 6.

Anas sp. 2: Зеленков, 2012б, с. 68, табл. XI, фиг. 8;

Anas sp. indet 3: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 173, табл. XVII, фиг. 12.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3378/54, краниальный фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3378/121, краниальный фрагмент правого коракоида; все местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз. ПИН, № 2737/389, краниальный фрагмент лопатки, местонахождение Дзагсо-Хайрхан 4, Убсунурский аймак, Западная Монголия, свита хиргис-нур, нижний плиоцен. Экз. ПИН, №

3222/677, дистальный фрагмент левого тарзометатарзуса; местонахождение Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, верхний миоцен.

Р а з м е р ы в мм. Коракоид: высота *facies articularis humeralis* – 4.7 (экз. ПИН, № 3378/54), 4.6 (экз. ПИН, № 3378/121); максимальный диаметр *cotyla scapularis* – 3.5 (экз. ПИН, № 3378/121); длина от краниального края кости до каудального края *cotyla scapularis* – 13.1 (экз. ПИН, № 3378/121); минимальная ширина диафиза – 4.1 (экз. ПИН, № 3378/121). Лопатка: высота краниального эпифиза – 8.6. Тарсометатарсус: ширина проксимальнее отхождения *trochlea metatarsi I* – 3.5.

З а м е ч а н и я. Часть материалов, ранее (Курочкин, 1985) относимых к *Anas molesta*, принадлежит речной утке из рода *Spatula*, по размеру несколько превышающей *A. querquedula*, *A. soporata* и другой мелкий вида *Spatula* из свиты хиргис-нур (см. ниже). Коракоиды (экз. ПИН, №№ 3378/54, 121) по строению *processus acrocoracoideus* более всего напоминают чирков, в частности, *A. querquedula*. Лопатка (экз. ПИН, № 2737/389) также сходна с таковой современных *A. querquedula* утоньшенным стержнем, но отличается несколько более крупными размерами. Фрагментарность тарсометатарсуса не позволяет установить морфологических отличий от *Anas*.

***Spatula* sp. 3**

Рис. 5-45

Anas soporata (partim): Курочкин, 1985, с. 43, рис. 18, табл. 5, фиг. 5, 6.

Anas sp. 1 (cf. *A. pullulans*): Зеленков, 2012б, с. 67, табл. XI, фиг. 2, 3.

Anas sp. indet. 3: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 173, Табл. XVII, фиг. 11.

М а т е р и а л. Экз. ПИН, № 3373/2, краниальный фрагмент коракоида; местонахождение Явор 1, Убсунурский аймак, Западная Монголия; верхняя подсвита хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, № 3222/11, фрагмент правого коракоида; экз. ПИН, № 3222/8, фрагмент левой лопатки, экз. ПИН, № 3222/50, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, № 3222/22, дистальный фрагмент левой плечевой кости; экз. ПИН, №№ 3222/20, 674, дистальные эпифизы плечевых костей; экз. ПИН, № 3222/673, фрагмент диафиза правой плечевой кости; экз. ПИН, № 3222/46, дистальный фрагмент левой локтевой кости; все из местонахождения Хиргис-Нур 2, Убсунурский аймак, Западная Монголия, свита хиргис-нур, верхний миоцен. Экз. ПИН, №№ 3378/104, 106, проксимальные фрагменты правого и левого карпометакарпусов, местонахождение Чоно-Хариах 2, Кобдосский аймак, Западная Монголия; свита хиргис-нур, нижний плиоцен.

Р а з м е р ы в мм: коракоид: длина *facies articularis humeralis* – 5.5 (экз. ПИН, № 3373/2); максимальный диаметр *cotyla scapularis* – 2.6 (экз. ПИН, № 3222/11), 2.9 (экз. ПИН, № 3373/2); минимальная ширина диафиза – 3.6 (экз. ПИН, № 3222/11). Лопатка: высота *facies articularis humeralis* – 2.5. Плечевая кость: максимальная высота *caput humeri* – 5.0 (экз. ПИН, № 3222/50); минимальная ширина диафиза – 4.5 (экз. ПИН, № 3222/673);

ширина дистального эпифиза – 8.9 (экз. ПИН, № 3222/674), 8.7 (экз. ПИН, № 3222/22); высота дистального эпифиза – 7.4 (экз. ПИН, № 3222/674); высота condylus dorsalis – 5.7 (экз. ПИН, № 3222/674); высота condylus ventralis – 3.2 (экз. ПИН, № 3222/674). Локтевая кость: максимальная ширина дистального эпифиза – 6.1; ширина trochlea carpalis – 3.7. Карпометакарпус: высота trochlea carpalis – 3.9 (экз. ПИН, № 3378/104), 4.1 (экз. ПИН, № 3378/106).

З а м е ч а н и я. Из свиты хиргис-нур известен ряд костей мелкой речной утки, (Зеленков, Курочкин, 2012), часть из которых была первоначально отнесена к *A. soporata* (см. Курочкин, 1985, с. 43), первоначально установленного из среднего миоцена Шарги (Зеленков, Курочкин, 2012). В то же время остатки мелкой утки из свиты хиргис-нур практически не отличаются от соответствующих элементов современных *Anas* (в противоположность *A. soporata*), что позволяет относить их к отдельной форме (Зеленков, 2012а). Эта форма имеет более мелкие размеры, чем два других позднемиоценовых представителя *Spatula* (см. выше), и отличается от них морфологически.

Фрагмент коракоида (экз. ПИН, № 3373/2) обладает типичной морфологией современных *Anas* (processus acrocoracoideus не отставлен медиально, ямка под tuberculum brachiale отсутствует, вентральная поверхность кости слегка выпуклая, sulcus m. supracoracoidei мелкий) и несколько крупнее голотипа *A. soporata* и экз. ПИН, № 3222/11.

Плечевые кости уток из свиты хиргис-нур обладают более прогрессивной морфологией по сравнению с экземплярами из местонахождения Шарга (свита ошин). В проксимальном эпифизе плечевой кости (экз. ПИН, № 3222/50) tuberculum dorsale несколько удлинен, в то время как он треугольный у *Mioquerquedula* (Зеленков, Курочкин, 2012). Плечевая кость экз. ПИН, № 3222/20 имеет плохую сохранность, затрудняющую определение, но отличается от экз. ПИН, № 3222/674 необычной формой impressio m. brachialis (по форме приближающейся к эллипсу с невыраженным наружным краем). Плечевая кость экз. ПИН, № 3222/22 была ранее отнесена к *A. soporata* (Курочин, 1985). Данный экземпляр отличается от плечевых костей, известных из местонахождения Шарга (*Anas soporata/Mioquerquedula* sp.), формой processus flexorius и менее выраженной fossa brachialis.

Карпометакарпусы сходны с голотипом *A. (Querquedula) pullulans* Brodkorb, 1961 из верхнего миоцена США и отличаются от современных *A. discors* и *A. querquedula* низкой metacarpalia I и сжатым trochlea carpalis (особенно четко выражено проксимодистальное укорочение дорсального trochlea carpalis, в сравнении с современными *A. crecca*, *A. discors* и *A. querquedula*). Ямки на вентральной поверхности проксимального эпифиза выражены так же, как у *A. discors* и заметно сильнее, чем у *A. querquedula*. Отличается от *A. pullulans* (Brodkorb, 1961) и современных *A. crecca*, *A. querquedula* и *A. discors* более тупым углом, образованным основанием metacarpalia I и вентральным краем trochlea carpalis. Данная

форма из свиты хиргис-нур несколько крупнее *A. crecca*, но более всего сходна с этим видом сжатым *trochlea carpalis*.

Таким образом, мелкая утка из свиты хиргис-нур имеет морфологию, типичную для современных представителей рода *Anas* s.l. (низкая *metacarpalia* I обнаружена у одного экземпляра *S. querquedula*), но видовая обособленность по отношению к современным видам очевидна (что следует, по крайней мере, из строения карпометакарпуса). К этому таксону, по всей видимости, могут быть отнесены и неописанные материалы по мелким уткам из близких по возрасту (MN 11-13; поздний миоцен) отложений Украины и России (Морская-2), ранее определенные как *A. cf. crecca* and *A. cf. querquedula* или сравниваемые с этими видами (Воинственский, 1967; Соболев, 2004; Пантелеев, 2005; Зеленков, Курочкин, 2015). Ранее предполагалось (Zelenkov, Panteleyev, 2015), что для всех мелких позднемиоценовых утиных Евразии может использоваться видовое название *A. albae* Jánossy, 1979, однако позднее было показано, что последний вид представляет собой неопределимого до рода *Mergini* (Зеленков, 2016a; см. выше). *A. eppelsheimensis* Lambrecht, 1933 описан из значительно более древних отложений низов верхнего миоцена Германии (MN 9) и поэтому вероятнее всего относится к роду *Mioquerquedula*, которые представлены в одновозрастных отложениях Европы (Zelenkov, 2017). Евразийская мелкая утка либо конспецифична американскому *A. pullulans*, либо относится к близкому виду, представляя с последней один временной срез эволюционной линии современных чирков (Зеленков, 2012a).

Anatidae nomina dubia (*Anas/Mioquerquedula*)

***Miorallus major* (Milne-Edwards, 1869)**

Rallus major: Milne-Edwards, 1869, p. 157; 1871, pl. 103, fig. 12-17; Lydekker, 1891, p. 145; Paris, 1912, p. 295.

Miorallus major: Lambrecht, 1933, S. 466; Brodkorb, 1967, p. 124; Cracraft, 1973, p. 37, fig. 18a-b; Olson, 1977, p. 347; Cheneval, 2000, p. 359, fig. 17; Mlíkovský, 2002, p. 176.

Г о л о т и п – MNHN SA 1200, дистальный фрагмент левой плечевой кости; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен.

О п и с а н и е. См.: Milne-Edwards, 1869, Cracraft, 1973.

З а м е ч а н и я. *Miorallus major* был первоначально описан как довольно крупная пастушковая птица (семейство Rallidae) по плохо сохранившемуся фрагменту плечевой кости из Сансана (Франция). Крэкcraft (Cracraft, 1973) отметил необычную морфологию *Miorallus major*, отличающую его от остальных родов пастушковых. В частности, для *Miorallus major* отмечалось наличие крупного округлого и выступающего дистально *condylus ventralis*. Изучение голотипа показало, что в действительности он принадлежит утиным. Отмеченные выше признаки *condylus ventralis* на самом деле характеризуют утиных и не встречаются у пастушковых. Кроме того, голотип *Miorallus major* демонстрирует характерный для утиных профиль при виде с дистальной стороны – со сдвинутым каудально

processus flexorius и вогнутой поверхностью стержня дорсальнее этого отростка. Другими признаками, общими с утиными, но отличающимися от пастушковых, являются невысокий tuberculum supracondylare ventrale и наличие крупного продолговатого отпечатка m. pronator superficialis вблизи вершины tuberculum supracondylare ventrale. При виде с вентральной стороны проксимокаудальная стенка processus flexorius ориентирована косо и формирует вырезку в каудальном профиле кости со стержнем, в то время как у пастушковых эта вырезка практически не выражена и смещена сильно проксимально за счет выпуклой формы processus flexorius.

Таким образом, я отношу *Miorallus major* к семейству Anatidae. Это была мелкая утка, по размеру соответствующая *Mioquerquedula* sp. 1 или *Anas velox*. Однако крайне слабая диагностичность изолированного дистального эпифиза плечевой кости у утиных не позволяет установить, какому из двух присутствующих в Сансане таксонов (*Mioquerquedula* sp. 1 или *Anas velox*; см. выше) соответствует *Miorallus major*, поэтому этот вид нужно считать *nomen dubium*.

«*Anas*» *eppelsheimensis* Lambrecht, 1933

Anas eppelsheimensis: Lambrecht, 1933, S. 362, fig. 124; Mlíkovský, 2002, p. 124.

Г о л о т и п. Фрагментарный правый коракоид (место хранения неизвестно); местонахождение Эппельсхейм, Германия; низы верхнего миоцена (MN 9).

З а м е ч а н и я. Мелкая утка *A. eppelsheimensis* Lambrecht, 1933 из низов верхнего миоцена Германии (MN 9) может представлять *Mioquerquedula* sp. 1 или *Anas velox*, но описана по неполному коракоиду без диагностичных краниальных и стернальных концов; приведенное описание не позволяет удостовериться, что этот коракоид действительно принадлежит *Mioquerquedula*. Кроме того, местонахождение типового материала *A. eppelsheimensis* остается неизвестным (Mlíkovský, 2002). По всем этим соображениям *A. eppelsheimensis* Lambrecht, 1933 рассматривается здесь как *nomen dubium*. Ранее Мликовский (Mlíkovský, 2002) уже отмечал, что родовая принадлежность этой утки, по-видимому, не может быть установлена.

ГЛАВА 6

ЭВОЛЮЦИЯ КУРООБРАЗНЫХ

6-1. Вопросы происхождения и древнейшие этапы эволюции. Фундаментом для понимания основ эволюции курообразных служит ныне общепринятая концепция сестринских отношений между Galliformes и Anseriformes. Уже Гексли (Huxley, 1867) в предложенной им общей системе птиц, основанной на типах строения костного неба, указывал на возможную близость примитивных курообразных краксов и примитивных гусеобразных паламедей, хотя он все же относил эти две группы к различным крупным группировкам Schizognathae и Desmognathae. Близкое родство современных Galliformes и Anseriformes предполагалось также Беддардом (Beddard, 1898), но впервые было постулировано, по-видимому, Симонеттой (Simonetta, 1963; цит. по: Olson, Feduccia, 1980) и позже было развито Боком (Bock, 1969) и Держинским (1982) на основании функционального анализа челюстного аппарата. Позже Крэкрафт (Cracraft, 1988) выделил ряд формальных черепных синапоморфий для этой группы, а в дальнейшем эти представления нашли поддержку в молекулярных исследованиях (обзор: Зеленков, 2013в; Bravo et al., 2021).

Ключевым таксоном для понимания близкого родства Galliformes и Anseriformes явились паламедеи (Anhimidae). Эта группа довольно длинноногих южноамериканских птиц имеет некоторые продвинутые черты гусеобразных, но общей организацией (в том числе, деталями строения челюстного аппарата: Держинский, 1982) они отчасти сходны с курообразными и поэтому считаются наиболее примитивными из Anseriformes. Базальное положение паламедей по отношению к другим гусеобразным (Worthy et al., 2017) наряду с отсутствием у этих птиц выраженных специализаций к околоводному образу жизни предполагает, что общий предок Galloanseres был не водоплавающей птицей, и мог в значительной степени быть сходен с курообразными. Из этого следует, что общий морфологический тип современных курообразных может считаться плезиоморфным для Galloanseres, близким к предковому. При этом современные семейства курообразных – эволюционно молодые линии, возникшие, по-видимому, не ранее рубежа эоцена и олигоцена (Maуr, 2009, 2017; Зеленков, 2014). Они, таким образом, могут оказаться слишком специализированными для реконструкции ранних этапов эволюции Galliformes.

На роль древнейших родственников современных Galliformes претендует недавно описанный из позднемиоценовых (позднемаастрихтских) отложений Бельгии *Asteriornis maastrichtensis* – некрупная птица, известная по довольно хорошо сохранившемуся черепу и очень фрагментарным посткраниальным остаткам (Field et al., 2020). Общей формой ростральной части черепа *Asteriornis* напоминает некоторых современных курообразных, в

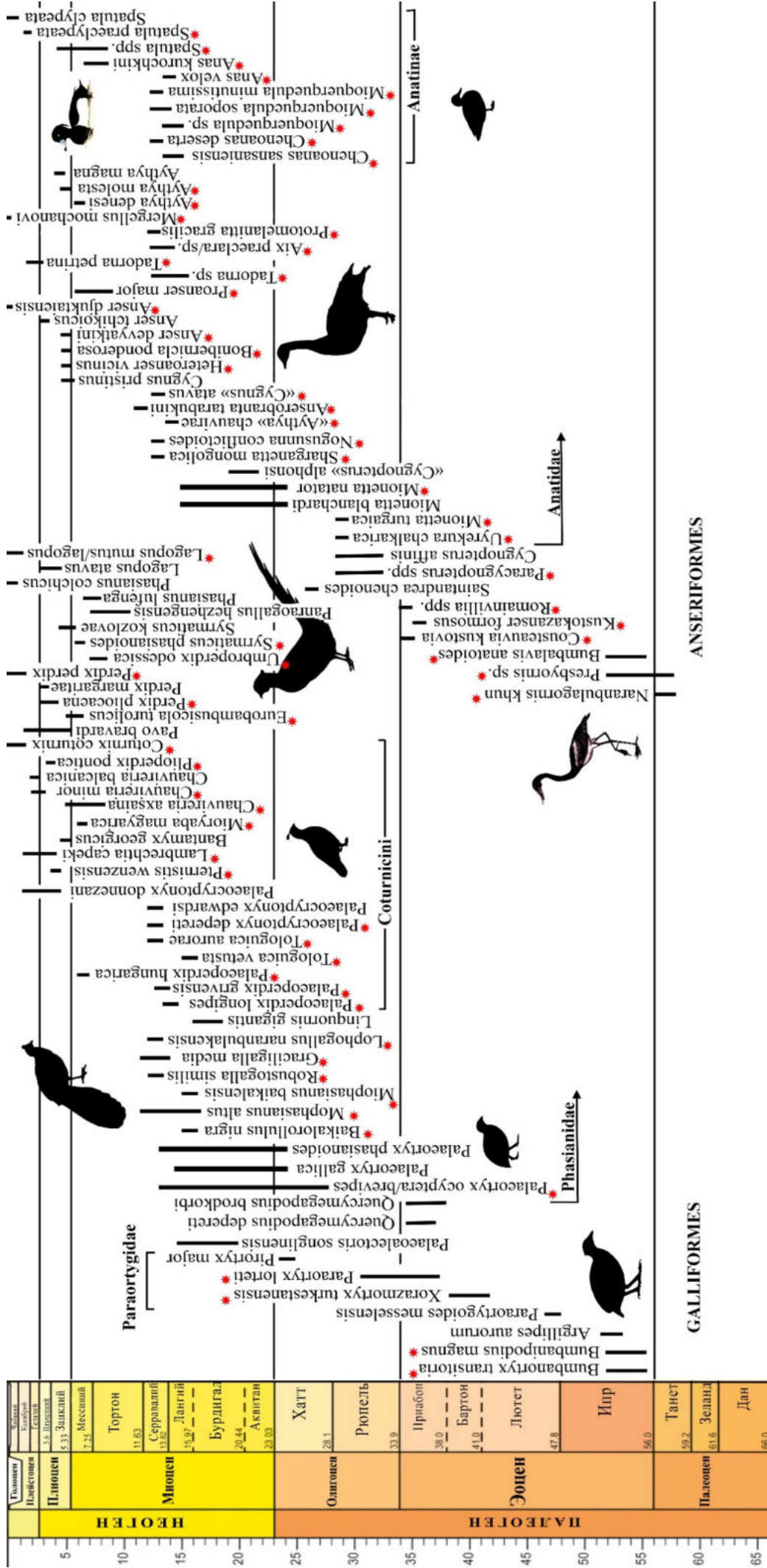


Рис. 6-1. Стратиграфическое распределение ископаемых Galliformes и Anseriformes кайнозоя Евразии. Звездочками отмечены таксоны, впервые описанные или ревизованные автором.

особенности относительно длинноклювые формы (таких как *Meleagris*), в то время как очертания крыши черепа и морфология заглазничной области скорее сближают эту позднемеловую форму с некоторыми гусеобразными и особенно – с *Presbyornithidae*. Квадратная кость *Asteriornis* практически идентична таковой *Presbyornis* и современных примитивных курообразных *Megapodiidae* (Field et al., 2020). Таким образом, очевидно, что череп предков ран-Galliformes не был в полной мере «куриным» (в современном понимании), но по характеру кинетизма, несомненно, все же был близок современным Galliformes и, в частности, их примитивным представителям (таким как *Megapodiidae*). При этом тип устройства небного аппарата, присущий современным Galliformes, может оказаться отчасти плезиоморфным для всех современных птиц в целом (*Neornithes*), поскольку сходную конструкцию птеригоида демонстрируют уже позднемеловые ихтиорнисообразные (Benito et al., 2022).

К сожалению, кости посткраниального скелета *Asteriornis* практически не сохранились, и поэтому пока невозможно однозначно судить о локомоторной специализации этой формы. Тем не менее, весьма примечательно, что дистальная суставная часть бедренной кости у *Asteriornis* сходна с таковой у *Presbyornis* (Field et al., 2020), хотя само бедро было несомненно длиннее, чем у пресбиорнитид. Также необычно удлинено и утонщено тарсометатарсус – как у наземных птиц (Field et al., 2020). Таким образом, для *Asteriornis* не приходится предполагать специализированного водного или околоводного образа жизни (по крайней мере, в сравнении с *Presbyornis*, характеризующихся укороченным бедром), однако из сходства дистального суставного отдела бедренной кости у примитивных стволовых куро- и гусеобразных понятно, что первоначальная специализация Galloanseres происходила на отчасти сходной конструктивной основе задней конечности.

Нужно отметить, что морфология дистальной части бедренной кости у *Asteriornis* довольно значительно отличается от таковой экземпляров из кампана Северной Америки, относимых к *Palintropus* (Longrich, 2009) – таксону, который иногда включают в Galliformes (Hore, 2002). Таким образом, если посткраниальная морфология *Asteriornis* действительно характеризует позднемеловых стволовых Galliformes (а возможно и стволовых Galloanseres, учитывая сходство *Asteriornis* с пресбиорнитидами), то *Palintropus* может оказаться еще более примитивным таксоном, не принадлежащим к кладе *Neornithes*, что уже ранее предполагалось Лонгричем (Longrich, 2009).

Геологически более молодые, но все же морфологически очень примитивные несомненные Galliformes представлены в палеонтологической летописи семейством *Gallinuloididae*, известным, в том числе, по нескольким полным скелетам родов *Paraortygoides* и *Gallinuloides* из раннего эоцена Северной Америки и Европы (Ksepka,

2009; Mayr, 2009, 2017; Рис. 6-1). Gallinuloididae демонстрируют мозаику признаков, характеризующих современных представителей отрядов Galliformes и Anseriformes, при этом из курообразных они более всего схожи с современными сорными курами (Megapodiidae) и ископаемым семейством Quercumegapodiidae. Продвинутых «курообразных» черт у Gallinuloididae не так много: это морфология клюва (указывает на отчасти сходную пищевую специализацию), наличие спинной кости, хорошо развитый апофиз ключицы (гипоклейдиум), характерное строение стопы. Во всем остальном строение скелета Gallinuloididae либо сходно с таковым гусеобразных, либо, в некоторых случаях, представляется промежуточным по морфологии (см. подробнее: Mayr, 2000, 2006, 2009; Dyke, Gulas, 2002; Mayr, Weidig, 2004). Примечательны сходства с гусеобразными в строении черепа (присутствие эктэтмоидеума), плечевого пояса и свободной передней конечности (робустные ветви вилочки, удлиненная лопатка с дорсальной расположенным мускульным бугром, вогнутый *cotyla scapularis* коракоида, строение биципитального гребня плечевой кости, удлиненный карпометакарпус с узким *spatium intermetacarpale*, морфология лучевой кости запястья). Некоторые из указанных признаков характеризуют не только гусеобразных, но и других примитивных курообразных: например, хорошо развитый эктэтмоидеум присутствует у Megapodiidae; вогнутый *cotyla scapularis* характерен для стволовых курообразных (в частности, семейств Quercumegapodiidae и Paraortygidae). Другие черты, общие у Gallinuloididae с гусеобразными, также присутствуют у более примитивных мезозойских птиц (например, удлиненный карпометакарпус с узким *spatium intermetacarpale*). Лишь в очень небольшом числе случаев галлинулоидиды демонстрируют морфологию, действительно промежуточную между современными курообразными и гусеобразными (например, в строении передней части грудины). По некоторым признакам Gallinuloididae оказываются не похожи ни на каких современных Galloanseres (например, отсутствие *spina interna* грудины), по другим – сходны только с вымершими представителями этой группы (наличие глубоких выемок на грудных позвонках; этот признак также встречается у мезозойских Neornithes).

Gallinuloididae и Quercumegapodiidae – не единственные морфологически примитивные эоценовые курообразные. В раннем эоцене группа также представлена рядом форм неясного систематического положения, такими как *Argillipes aurorum* и близкой к нему неназванной формой из раннего эоцена Англии и Бельгии (Harrison, Walker, 1977; Mayr, Smith, 2019), а также в общих чертах сходными с ними родами *Bumbanortyx* и *Bumbanipodius* из раннего эоцена Монголии (Зеленков, 2021б). Примечательно строение коракоида *Bumbanortyx*, в котором совмещаются структурные особенности Gallinuloididae и Quercumegapodiidae – это, по-видимому, свидетельствует об историческом формировании морфотипа коракоида одной группы на базе такового другой (Зеленков, 2021б). При этом

Gallinuloididae появляются в палеонтологической летописи уже в раннем эоцене, в то время как типичные *Quercymegapodiidae* известны только начиная с позднего эоцена. Таким образом, черты, свойственные коракоиду *Gallinuloididae* (присутствие прокоракоидного отростка и характерной вырезки на стержне в основании акроракоидного отростка) могут считаться плезиоморфными для раннепалеогеновых курообразных (они имеются и у *Bumbanortyx*).

Устройство аппарата воздушной локомоции по «гусеобразному» типу у ранних *Galliformes* указывает на их несомненную способность к продолжительному полету, что косвенно подтверждается и географией палеонтологических находок. Так, присутствие в лютетское–бартонское время морфологически сходных представителей примитивного семейства *Paraortygidae* (роды *Scopelortyx* в Намибии и *Xorazmortyx* – в Узбекистане) на обеих сторонах широкого (более 1000 км) Месопотамского бассейна, разделявшего в эоцене Аравийскую плиту и юго-западную часть азиатского континента (Туркестан), подтверждает способность к дисперсии у стволовых курообразных, что отчетливо контрастирует с крайне ограниченными способностями к преодолению крупных водных преград у подавляющего большинства современных *Galliformes*. К длительным перелетам способны только мелкие представители сорных кур (*Megapodius*) и перепела (*Coturnix s.l.*), но у последних, в частности, строение летательного аппарата сильно преобразовано по сравнению с типичным для курообразных состоянием (Сыч, 1985).

Очевидно, что способность к продолжительному устойчивому полету ограничивается у большинства курообразных комплексом адаптаций к характерному взрывному вертикальному взлету – основной летной специализации представителей этого отряда (Штегман, 1950, 1953; Сыч, 1985; Askew, Marsh, 2002). Для вертикального полета необходимо преобразование плечевого сустава – таким образом, чтобы позволить ротацию (пронацию или супинацию) аддукцированной (прижатой к телу) плечевой кости, что практически невозможно у большинства ныне живущих птиц за исключением колибри, курообразных и отчасти тинаму (Штегман, 1950, 1953, Карху, 2001). Все упомянутые птицы, очевидно, обладают крайне ограниченными способностями к дальним дисперсиям. Таким образом, строение плечевого сустава может служить своего рода индикатором дисперсионных способностей у вымерших курообразных.

Главные морфологические особенности, обеспечивающие ротацию приведенной плечевой кости у колибри и курообразных – это развитие каудального выроста головки плечевой кости (*eminentia capitis humeri*) и наличие в целом мелкой гленоидной впадины, образованной сочленовными поверхностями коракоида и лопатки (Stolpe, Zimmer, 1939; Карху, 2001). Помимо этого, Майр (Mayr, 2017) отмечает, что с характерным типом полета *Phasianoidea* коррелирует наличие робустной плечевой кости, а Карху (2001) также

указывает на наличие сильно выпуклой вентральной части головки плечевой кости у этих птиц (благодаря этой выпуклости головка становится асимметричной). Выпуклая вентральная часть головки обеспечивает контакт между гленоидной впадиной и плечевой костью в ее приведенном положении (Карху, 2001). Стволовые курообразные (в особенности Gallinuloididae; Mayr, 2000, 2006) имели пропорционально более длинную плечевую кость и переднюю конечность в целом, и, таким образом, несомненно, были способны к более продолжительному активному полету, чем современные Phasianoidea. Важно, что другие стволовые курообразные, Paraortygidae, не имеют выраженной *eminentia capitis humeri* («ridge connecting the humeral head with the internal tuberosity»; Mourer-Chauviré, 1992), а для *Scopelortyx* также характерна менее выпуклая вентральная часть головки плечевой кости, чем у современных фазановых. Плечевые кости Paraortygidae заметно менее робустные, чем у Phasianidae (Mourer-Chauviré, 1992, figs. 2, 5; Mourer-Chauviré et al., 2017, fig. 4), а лопатка *Scopelortyx* морфологически сходна с таковой гусеобразных. Гленоидная поверхность коракоида дорсовентрально расширена и выпуклая у *Xorasmortyx* и *Paraortyx brancoi*, что указывает на менее открытую гленоидную впадину – как у способных к дальней дисперсии современных Megapodiidae (наши данные). Все эти наблюдения в комплексе свидетельствуют в пользу того, что кинематика плечевой кости у ранних Paraortygidae (*Xorasmortyx* и *Scopelortyx*) отличалась от таковой Phasianidae, и, таким образом, эти птицы, очевидно, были способны к длительному перелету через крупные водные преграды (Zelenkov, Panteleyev, 2019). Это, по-видимому, и объясняет присутствие мелких курообразных *Xorasmortyx* на островах в Туранском море в эоцене.

Таким образом, древнейшие несомненные раннепалеогеновые курообразные оказываются по части посткраниальной морфологии отчасти схожи с гусеобразными, при этом наблюдаемые у примитивных курообразных семейства Gallinuloididae сходства с Anseriformes являются плезиоморфиями либо для клады Galloanseres, либо даже для более высокого таксона птиц (см. Mayr, 2009, 2017). Это указывает на то, что строение летательного аппарата примитивных Galloanseres было ближе к гусеобразному типу (см. также Зеленков, 2015б), а морфология летательного аппарата современных (кроновых) Galliformes, таким образом, представляет собой более позднее эволюционное приобретение. Преобразования в строении плечевого сустава при формировании кроновых курообразных (истоньшение вилочки, исчезновение вогнутой суставной поверхности для сочленения с лопаткой – *cotyla scapularis* и замещение его плоским суставом, каудальное смещение киля грудины), связывается рядом авторов с формированием крупного зоба и необходимостью его каудального смещения – ближе к центру тяжести (Штегман, 1950; Stegmann, 1964; Mayr, 2021). При этом экологические предпосылки таких морфологических преобразований специально не обсуждались. Представляется несомненным, что появление крупного зоба в

эволюции курообразных указывает на развитие адаптации к питанию неравномерно представленными в окружающей среде пищевыми ресурсами и может быть связано с общим похолоданием климата в конце палеогена. Способность запасать корм в зобе очевидно компенсирует кроновым курообразным редукцию к длительным перелетам, которыми их предки могли пользоваться для поиска пропитания в условиях более стабильных экосистем раннего палеогена.

Майр (Maуr, 2021) показал неоднократность формирования продвинутого плоского сочленения между коракоидом и лопаткой во многих отрядах современных птиц, при этом считается, что в эволюционной истории курообразных подобное преобразование коракоидно-лопаточного сочленения произошло лишь однажды. По этой причине всех раннепалеогеновых курообразных с плезиоморфным строением коракоидно-лопаточного сочленения (то есть с глубоковыемчатой *cotyla scapularis*) относят к стволовым Galliformes, а олигоцен-неогеновых представителей к плоским суставам – к кроновой группе (Mourer-Chauviré, 1992; Ksepka, 2009; Maуr, 2009, 2017, 2022). Подобная трактовка выглядит упрощенным видением эволюции курообразных – отнесение к стволовым группам в данном случае происходит на основании единственного признака. В то же время некоторые стволовые курообразные (такие как *Quercymegapodiidae*) по общему устройству скелета очень близки современным сорным курам *Megapodiidae*, в то время как другие предполагаемые стволовые формы (с вогнутым *cotyla*) *Paraortygidae* общей морфологией очень сходны с *Phasianidae* (в частности, представители рода *Paraortyx*). Нет сомнений, что продвинутые *Paraortygidae* представляют собой предков или ближайших родственников *Phasianoidea*, от которых они слабо отличаются морфологически (Zelenkov, Panteleyev, 2019), что подтверждается и проведенным в этой работе филогенетическим анализом. Подобная трактовка родственных отношений внутри курообразных предполагает неоднократное формирование плоского коракоидно-лопаточного сочленения в этой группе, что в целом отвечает реализуемой тенденции в группе Neornithes (Maуr, 2021).

6-2. Морфология и систематическое положение *Palaeortyx* – предполагаемых древнейших *Phasianidae*. Ископаемый род *Palaeortyx* включает несколько видов мелких (с современного перепела или меньше) и среднего размера (крупнее серой куропатки) курообразных птиц, известных из нижнего олигоцена – верхнего миоцена Европы, Северной Азии и Африки (Mourer-Chauviré, 1992; Mlíkovský, 2002; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005; Göhlich, Pavia, 2008; Maуr, 2009). Наряду с родом *Schaubortyx*, *Palaeortyx* традиционно считается древнейшим несомненным представителем современного семейства *Phasianidae sensu lato* (Mourer-Chauviré, 1992; Maуr, 2009, 2017) – единственного семейства курообразных, в настоящее время населяющих Евразию. Богатое видовое разнообразие *Palaeortyx* в олигоцене–миоцене (для этого временного интервала предполагается радиация

многих современных линий Phasianidae: Stein et al., 2015) делают представителей *Palaeortyx* хорошими кандидатами на роль предков или ближайших родственников всех или отдельных эволюционных линий современных фазановых (см. Потапов, 1999). В то же время, устоявшихся представлениях о родственных связях и систематическом положении *Palaeortyx* до последнего времени не было.

Род *Palaeortyx* был первоначально (Milne-Edwards, 1869) отнесен к зубчатоклювым куропаткам («Odontophorinae») – в первую очередь, из-за наличия глубокой дорсальной fossa pneumotricipitalis плечевой кости (см. ниже). Систематическое положение зубчатоклювых куропаток среди Galliformes долгое время оставалось крайне дискуссионным (см. обзор в: Cox et al., 2007); чаще всего их считали подсемейством в составе семейства Phasianidae s.l. (которое также включало цесарок, Numidinae), но иногда придавали ранг отдельного семейства. В настоящее время их выделяют в отдельное семейство Odontophoridae, сестринское по отношению к Phasianidae s.s. (Kimball et al., 2021a). При этом примечательно, что современные представления о филогенетическом положении Odontophoridae не были предположены ни одним из систематиков XIX – XX столетий (см. обзор в: Crowe, 1988; Sibley, Ahlquist, 1990).

Позднее систематическое положение *Palaeortyx* было детально рассмотрено П. Бальманом (Ballmann, 1969b). Он посчитал отнесение *Palaeortyx* к Odontophorinae ошибочным, сославшись на то, что глубокая дорсальная ямка плечевой кости независимо развилась у Odontophorinae и некоторых Phasianinae (она отсутствует у двух родов Odontophoridae, считавшихся примитивными, но при этом присутствует у *Ammoperdix* и *Coturnix* из Phasianidae; см. Holman, 1961; Mayr et al., 2006). Таким образом, Бальман не посчитал наличие ямки существенным признаком для установления родства этих птиц, при этом отметил сходство между *Palaeortyx* и современными лесными куропатками *Arborophila* в строении тарсометатарсуса. Родственные отношения фазановых в то время были очень плохо понятны, и близкими родственниками *Arborophila* представлялись несколько родов, среди которых *Ptilopachus* (ныне относят к Odontophoridae). Бальман отметил, что ни один из этих родов не имеет настолько специализированной плечевой кости, как у *Palaeortyx*, ввиду чего он посчитал, что у этого ископаемого рода нет близких родственников в современной фауне. Тем не менее, *Palaeortyx* был использован для калибровки филогении Galliformes как представитель кроновых Odontophoridae (van Tuinen, Dyke, 2004).

Со времен публикации Бальмана долгое время не было попыток предпринять ревизию систематического положения рода. Только Г. Майр (Mayr et al., 2006) предположил, что *Palaeortyx*, по-видимому, является базальной формой по отношению к современным фазановым, от которых он отличается плезиоморфными пропорциями

конечностей (плечевая кость по длине примерно равна бедренной, как у палеогеновых курообразных). Он также отметил, что глубокая дорсальная ямка плечевой кости имеется у некоторых примитивных курообразных (см. Mourer-Chauviré, 1992) и поэтому является плезиоморфией Galliformes.

В последнее время филогения фазановых была существенно пересмотрена на основании молекулярных данных. Недавно было обнаружено, что два вида африканских курообразных, традиционно помещаемых в фазановых, в действительности представляют зубчатоклювых куропаток (Cohen et al., 2012). Эта неожиданная находка расширила ареал семейства Odontophoridae, которое до этого было представлено только американскими формами. Расхождение Odontophoridae и Phasianidae датируется концом эоцена – олигоценом (Hosner et al., 2015; Stein et al., 2015; Kuhl et al., 2020), при этом предполагается, что африканские зубчатоклювые куропатки *Ptilopachus* представляют собой результат олигоценовой дисперсии Odontophoridae через Берингию (Hosner et al., 2015). Современный разорванный ареал зубчатоклювых куропаток, действительно, позволяет ожидать их ископаемых находок в олигоцене или неогене Евразии и ставит вопрос переоценки систематического положения некоторых неогеновых родов фазановых, таких как *Palaeortyx*.

Предпринятые попытки реконструировать филогению фазановых кладистическими методами (напр., Dyke et al., 2003) на основе морфологических признаков пока нельзя назвать удачными (см. Зеленков, 2009). Улучшенный филогенетический анализ курообразных на основании морфологических признаков (Ksepka, 2009) так же не позволил надежно реконструировать филогенетические отношения среди представителей Phasianoidea и не показал какого-либо значительного соответствия современным молекулярным представлениям о филогении группы (Kimball et al., 2021). Высокий уровень гомопластичного сходства между отдельными родами Phasianidae (при общем морфологическом однообразии группы) оставляют фактически единственный подход – анализировать морфологические признаки, опираясь на молекулярные гипотезы о родственных отношениях. Ранее подобный подход уже был предпринят нами для корakoида фазановых (Zelenkov, Panteleyev, 2015).

Ниже приведен обзор наиболее характерных остеологических признаков представителей рода *Palaeortyx* по отдельным элементам скелета и их сравнение с состоянием у основных представителей отряда Galliformes (Зеленков, 2019a).

Корakoид. Традиционно корakoид считался довольно однообразно устроенным у курообразных птиц (Holman, 1964) и по этой причине почти никогда не учитывался в диагнозах ископаемых таксонов (за исключением нескольких ископаемых семейств; см. Mourer-Chauviré, 1992). Яркая отличительная черта примитивных курообразных – наличие



Рис. 6-2. Коракоиды *Palaeortyx* и некоторых современных Phasianidae с вентральной стороны: *a* – *Callipepla gambelii* (Gambel, 1843), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 48-7-1, современный; *б* – *Ptilopachus petrosus* (Gmelin, 1789) (Odontophoridae), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-100-1, современный; *в* – *Palaeortyx prisca* (Milne-Edwards, 1869), экз. BSP, № 18103; местонахождение Винтерсхоф-Вест, Бавария; нижний миоцен; *г* – *Rollulus rouloul* (Scopoli, 1786) (Phasianidae; Rollulinae), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-99-2, современный; *д* – *Pternistis erckelii* (Rüppel, 1835), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-26-2, современный; *е* – *Coturnix japonica* Temminck et Schlegel, 1848, экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-67-1, современный. Обозначения: ip – impressio bicipitalis; pa – processus acrocoracoideus. Длина масштабной линейки 1 см.

выемчатой *cotyla scapularis*; это несомненно плезиоморфный признак, сближающий Galliformes с их сестринской группой Anseriformes (Maуr, 2021). У всех современных семейств Galliformes *cotyla scapularis* плоский, что также справедливо и для *Palaeortyx* и указывает на их эволюционную продвинутость. Плоский *cotyla* также позволяет отличать *Palaeortyx* от ископаемого семейства Paraortygidae, которые схожи с современными Phasianidae и могут представлять их предков (Zelenkov, Panteleyev, 2019).

Palaeortyx отличается от современных Numididae морфологией *processus procoracoideus*. У *Numida* и *Acryllinum* этот отросток имеет очень широкое каудальное основание с выпуклой кромкой. Дорсальная поверхность отростка у всех Numididae формирует плоскую поверхность, расположенную каудомедиальнее *cotyla scapularis*. У *Palaeortyx* дорсальная поверхность скошена и вышеупомянутой площадки нет, как у Odontophoridae и Phasianidae.

Зеленков и Пантелеев (Zelenkov, Panteleyev, 2015) показали, что строение коракоида довольно вариабельно среди фазановых, при этом оказывается возможным сопоставить эволюцию этого элемента с молекулярной филогенией семейства. Наиболее примитивные из современных фазановых Rollulinae характеризуются довольно однотипным строением коракоида, в котором стержень кости начинает плавно, но равномерно отклоняться медиально (хорошо видно с дорсальной стороны), начиная примерно с уровня *cotyla scapularis* (рис. 6-2, *г*). Такую же морфологию имеют древнейшие ископаемые

представители подсемейства из раннего миоцена Прибайкалья (см. выше) и позднего миоцена Венгрии (Zelenkov, 2017). При этом *impressio bicipitalis* у Rollulinae совсем или практически не выступает медиально относительно медиальной кромки стержня (Рис. 6-2, з). *Palaeortyx* отличается от Rollulinae более прямым стержнем, очень слабо отклоняющимся медиально в своей краниальной части, при этом *impressio bicipitalis* всегда заметно выступает медиально относительно медиальной кромки стержня. При виде с вентральной стороны коракоид *Palaeortyx* не демонстрирует схожести с какими-то из современных Phasianidae. В то же время, общие контуры кости у крупных видов *Palaeortyx* схожи с таковыми Rollulinae при виде с дорсальной стороны.

У Odontophoridae (включая *Ptilopachus*) коракоид также не в полной мере схож с таковым *Palaeortyx* (рис. 6-2, а, б). Processus acrocoracoideus также обычно отклоняется медиально, хотя при этом стержень может быть относительно ровным. Таким образом, по морфологии коракоида не удастся установить родство *Palaeortyx*, который может оказаться или базальными Phasianidae, или примитивным Odontophoridae.

Глубокая дорсальная fossa pneumotricipitalis (fossa tricipitalis sensu Ballmann, 1969) плечевой кости. Присутствие этой ямки, расположенной дорсальнее crus dorsale fossa, характерно для очень небольшого числа птиц (она есть только у некоторых довольно продвинутых групп среди Charadriiformes и Passeriformes). Она отсутствует у стволовых (Presbyornithidae) и современных представителей Anseriformes – сестринского отряда для Galliformes, но при этом хорошо развита уже у древнейших палеогеновых курообразных из семейств Gallinuloididae и Paraortygidae, в скелете которых еще отмечается сходство с гусеобразными (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2000, 2006). Это позволяет считать наличие глубокой дорсальной ямки в проксимальной части плечевой кости апоморфией отряда Galliformes. В то же время, эта ямка отсутствует или очень плохо выражена у некоторых примитивных современных семейств (Cracidae, Megapodiidae, Numididae) и ископаемых Quercymegapodiidae. Все эти семейства считаются более продвинутыми по сравнению с Gallinuloididae и Paraortygidae (см. Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2009), поэтому исчезновение этой ямки у них может быть вторичным. В пользу вторичности исчезновения fossa tricipitalis у Quercymegapodiidae, Cracidae, Megapodiidae и Numididae говорит тот факт, что поверхность, занятая этой ямкой у более примитивных форм, у данных семейств плоская или даже слегка вогнутая. У птиц, вовсе не имеющих данной ямки, эта поверхность выпуклая, а зачастую в этой позиции даже имеется умеренно или хорошо выраженный каудальный гребень стержня.

Нельзя установить точно, произошло ли исчезновение ямки одновременно в эволюции курообразных, или же независимо в четырех указанных выше семействах – оба

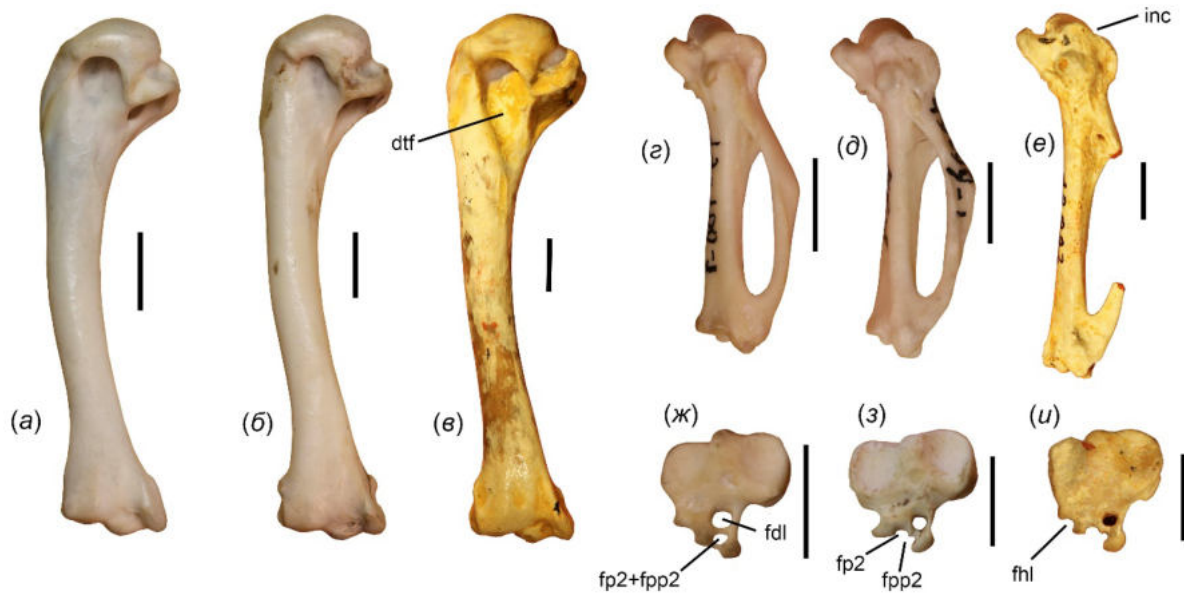


Рис. 6-3. Избранные кости *Palaeortyx* и некоторых современных Phasianidae: *a, z, ж* – *Ptilopachus petrosus* (Odontophoridae), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-100-1, современный; *б, д, з* – *Rollulus rouloul* (Phasianidae; Rollulinae), экз. остеологической коллекции ПИН РАН 49-99-2, современный; *в, е, и* – *Palaeortyx prisca*, экз. BSP, № 18046; местонахождение Винтерсхоф-Вест, Бавария; нижний миоцен. *а–в* – плечевые кости с каудальной стороны; *г–е* – карпометакарпусы с вентральной стороны; *ж–и* – тарсометатарсусы с проксимальной стороны (показан гипотарсус). Обозначения: *dtf* – fossa pneumaticotricipitalis dorsalis; *inc* – вырезка в вентральном крае trochlea carpalis; *fdl* – канал *m. flexor digitorum longus*; *fhl* – борозда *m. flexor hallucis longus*; *fp2* – борозда (канал) *m. flexor perforans digiti II*; *fpp2* – борозда (канал) *flexor perforatus et perforans digiti II*. Длина масштабной линейки 0.5 см.

варианта представляются равновероятными. Однако эта ямка вновь «появляется» (и при этом очень хорошо развита) у более продвинутого семейства Odontophoridae, при этом она отсутствует даже у некоторых представителей и этой группы (роды *Dendrortyx* и *Odontophorus*; Holman, 1964). Бальман (Ballmann, 1969b) считал эти роды примитивными, и на этом основании посчитал этот признак (наличие глубокой дорсальной ямки) возникшим вторично в эволюции Odontophoridae. В то же время, современные кладистические исследования не подтверждают примитивность родов *Dendrortyx* и *Odontophorus* (Hosner et al., 2015; Stein et al., 2015; Kimball et al., 2021). Кроме того, у недавно «открытых» современных африканских Odontophoridae (род *Ptilopachus*; Cohen et al., 2012) также имеется очень хорошо выраженная глубокая fossa tricripitalis (наши данные, рис. 6-2). *Ptilopachus* представляется сестринским родом по отношению к остальным Odontophoridae (Hosner et al., 2015; Kimball et al., 2021); таким образом, наличие глубокой хорошо выраженной ямки можно считать исходным состоянием для Odontophoridae. Но чтобы ответить на вопрос, является ли этот признак синапоморфией Odontophoridae, или же он представляет собой плезиоморфное состояние, унаследованное от общего предка Odontophoridae+Phasianidae, нужно рассмотреть строение плечевой кости у Phasianidae, которые представляют сестринскую группу для Odontophoridae.

Самые примитивные из современных Phasianidae – представители подсемейства Rollulinae, объединяющего мелких лесных фазановых, встречающихся в тропиках Старого Света. Для Rollulinae характерна хорошо выраженная дорсальная fossa tricipitalis, заходящая под carut humeri – однако при этом она остается довольно мелкой (ее глубина, измеренная на уровне каудальной границы carut humeri, как минимум в три раза уступает ширине ямки на этом же уровне). Среди фазановых из второго подсемейства, Phasianinae, мелкая и умеренно выраженная ямка встречается у представителей разных линий, в частности, у относительно примитивных (Kimball et al., 2021a) родов *Lophophorus*, *Ithaginus* и *Polyplectron*. Довольно сильно эта ямка развита у *Pucrasia*, где она, правда, не заходит под carut humeri. Широкое распространение умеренно выраженной fossa tricipitalis у разных фазановых говорит о том, что исходное состояние для Phasianinae могло быть сравнимо с таковым у Rollulinae (хорошо выраженная, но неглубокая ямка). При этом состояние у современных Phasianinae представляется более продвинутым, поскольку последовательные сестринские группы Odontophoridae и Rollulinae имеют более глубокую fossa tricipitalis. Немаловажно заметить, что предок современных Phasianidae мог все же иметь глубокую ямку, как у сестринских Odontophoridae.

Глубокая fossa tricipitalis среди Phasianinae имеется только у трибы Coturnicini, при этом у *Tetraogallus* и *Pternistis*, считающихся наиболее примитивными родами в этой группе (Kimball et al., 2021), эта ямка еще не заходит под carut humeri; у более продвинутого *Alectoris carut humeri* уже нависает над ямкой (при этом глубина этой ямки заметно варьирует у представителей рода). У *Ammoperdix* и *Coturnix* (sensu lato) fossa tricipitalis особенно глубока (несомненно, вторично) и сравнима с таковой у примитивных Galliformes и современных Odontophoridae.

Таким образом, само по себе наличие или отсутствие глубокой fossa tricipitalis не является достаточным критерием для отнесения той или иной ископаемой формы к определенному семейству курообразных, однако у фазановых эта ямка возникает только у одной группы в трибе Coturnicini, которая легко идентифицируется и по другим элементам скелета (в частности, по коракоиду; Zelenkov, Panteleyev, 2015). Поэтому, судя только по наличию глубокой fossa tricipitalis, *Palaeortyx* может оказаться как представителем Odontophoridae, так и представителем стволовых Phasianidae, а также членом неназванной клады (внутри трибы Coturnicini), включающей современных *Alectoris*, *Ammoperdix* и *Coturnix sensu lato* (но это положение не поддерживается другими признаками – см. ниже).

Отсутствие пневматизации fossa pneumotricipitalis плечевой кости. Диагностичной особенностью рода *Palaeortyx* является отсутствие пневматизации fossa pneumotricipitalis (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Этот признак однозначно указывает на примитивность рода, поскольку у современных Phasianidae и Odontophoridae эта фосса всегда

пневматизирована. Несколько хуже пневматизация выражена у Cracidae и Numididae, но полностью отсутствует, как и у *Palaeortyx*, у примитивного ископаемого семейства Paraortygidae (Mourer-Chauviré, 1992). Таким образом, по данному признаку *Palaeortyx* выглядит даже более примитивным, чем Numididae и сближается с ископаемыми Paraortygidae.

Карпометакарпус. Современные фазановые и родственные им курообразные имеют в общем довольно однообразно устроенный карпометакарпус. Характерной особенностью продвинутых Galliformes (Odontophoridae+Phasianidae) является наличие хорошо развитого processus intermetacarpalis, который имеется и у *Palaeortyx*. У Numididae также вентральная часть trochlea carpalis не разделена на 2 полублока вырезкой, которая обычно хорошо развита у Phasianidae и имеется у *Palaeortyx*. У Odontophoridae эта вырезка развита слабее, чем у Phasianidae и *Palaeortyx*, и каудальная часть trochlea carpalis у них не сильно сдвинута дистально (рис. 6-3). По этим признакам *Palaeortyx* более продвинул, чем Numididae и Odontophoridae.

Современные представители Odontophoridae+Phasianidae различаются, в основном, степенью изогнутости metacarpalia minor, а также тем, насколько она выступает дистально относительно metacarpalia major. Среди опубликованных или изученных нами материалов по *Palaeortyx* не оказалось ни одного с полностью сохранившейся metacarpalia minor, однако о степени ее изогнутости у *Palaeortyx* можно судить по очертаниям ее каудального края в области дистального симфиза. По морфологии этой области *Palaeortyx* схож как с Odontophoridae, так и с некоторыми фазановыми, например, Rollulinae. В целом, для Odontophoridae и Rollulinae характерна более выгнутая каудально metacarpalia minor, однако сходное состояние (по-видимому, плезиоморфное) иногда встречается и у других фазановых, например у *Polyplectron* или *Pternistis*.

Бедренная кость у *Palaeortyx* довольно выпрямленная, особенно дорсовентрально, что хорошо заметно при виде с латеральной стороны. Кривизна бедренной кости варьирует у современных Phasianidae, но у Phasianinae стержень бедренной кости обычно заметно изогнут каудально в своей дистальной трети. Прямая бедренная кость, как у *Palaeortyx*, характеризует современных Rollulinae и Numididae. У Odontophoridae, включая *Ptilopachus*, она более изогнута. Таким образом, по этому признаку *Palaeortyx* может оказаться Rollulinae, стволовым Phasianinae или стволовым Phasianidae.

Тарсометатарсус современных Phasianidae характеризуется наличием хорошо развитого медиального плантарного гребня (crista plantaris medialis), который в некоторых случаях может нести шпору и обычно тянется в проксимальном направлении, соединяясь с медиальным гребнем гипотарсуса. Медиальный плантарный гребень отсутствует у Odontophoridae и Numididae, но есть у примитивных фазановых (Rollulinae) и у

большинства Phasianinae, поэтому может считаться синапоморфией Phasianidae. Опять-таки, исчезновение этого гребня среди Phasianidae характерно для *Ammoperdix*, *Coturnix* (sensu lato) и *Tetraogallus* (то есть у Coturnicini), а также родственным им *Gallus* и *Bambusicola*. У *Alectoris* присутствие этого гребня варьирует. Несомненное отсутствие этого гребня у *Palaeortyx* (см. Ballmann, 1969b) указывает на возможность отнесения этого рода либо к Coturnicini, либо к Odontophoridae. Это также может рассматриваться как примитивное состояние для Galliformes, поскольку гребень практически не выражен у Numididae и отсутствует у более примитивных семейств (современные Megapodiidae и Cracidae, ископаемые Quercymegapodiidae, Paraortygidae). И хотя строение проксимального эпифиза тарсометатарсуса позволяет различать различные роды фазановых (см. также Ballmann, 1969b), практически не удастся выявить признаки, которые бы однозначно отличали Odontophoridae от Coturnicini. Возможно, диагностичным можно считать развитие у *Palaeortyx* глубоких fossa parahypotarsales (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Эти отпечатки сильно выражены у исследованных Odontophoridae и, в частности, у *Ptilopachus*. Если медиальная ямка бывает хорошо развита у фазановых (например, у *Rollulus*, *Galloperdix*), то латеральная почти всегда мелкая или совсем не выражена, в то время как у Odontophoridae она обычно лучше развита. Однако хорошо развитые отпечатки имеются и у примитивных фазановых Rollulinae, а также у Numididae, Cracidae и Megapodiidae. Таким образом, обе диагностичные черты *Palaeortyx*, отсутствие сильно выраженного медиального плантарного гребня и наличие хорошо развитых fossa parahypotarsales, могут рассматриваться как особенности продвинутых курообразных в целом (Numididae+Odontophoridae+Phasianidae).

Строение гипотарсуса зачастую очень диагностично у птиц (см. Mayr, 2016). В основном, именно по строению гипотарсуса Бальман (Ballmann, 1969b) сближал *Palaeortyx* с *Arborophila*. Odontophoridae имеют особенное строение гипотарсуса: у них он высок дорсоплантарно, сухожилия fr 2 и fpp2 проходят обычно в замкнутом канале (см. Mayr, 2016), который при этом располагается плантарнее канала fdl (рис. 6-3). Высокий гипотарсус с замкнутым каналом fr 2 и fpp2, как у Odontophoridae – несомненно продвинутое состояние среди курообразных, поскольку у всех примитивных семейств (в том числе, у *Palaeortyx*) он низкий, а вместо канала fr 2 и fpp2 присутствуют одна или две незамкнутые борозды (рис. 6-3). Продвинутое состояние гипотарсуса, характеризующее Odontophoridae, возникает и у некоторых фазановых (напр., у *Bambusicola* и *Francolinus*), однако нет сомнений, что примитивное состояние для Phasianidae было иное – низкий гипотарсус с двумя более или менее разделенными бороздами fr 2 и fpp2 (без формирования замкнутого канала), при этом борозда fr 2 смещена в большей или меньшей степени дорсальнее (располагается глубже) относительно борозды fpp2, и обычно несколько погружается в тело гипотарсуса, а в некоторых случаях (Mayr, 2016) даже может

замыкаться. Такое строение гипотарсуса характерно для Numididae и наиболее примитивных фазановых Rollulinae, и именно таким образом устроен гипотарсус у *Palaeortyx* (по этой структуре ископаемый род, действительно, ближе всего Rollulinae). Относительное положение борозд fp 2 и fpp2 сохраняется у многих фазановых (например, *Crossoptilon*, *Syrmaticus*, *Tetraogallus*) при изменении пропорций тела гипотарсуса. В частности, у представителей трибы Coturnicini (за исключением *Tetraogallus*) гипотарсус становится дорсоплантарно выше (как у Odontophoridae), а борозды fp 2 и fpp2 сливаются в одну, расположенную плантарнее канала fdl.

Еще одна диагностическая черта строения гипотарсуса – положение борозды fh1. Майр (Mayr, 2016) отмечает, что у курообразных она ориентирована латерально, за исключением некоторых таксонов (напр., *Alectoris*), у которых она ориентирована плантарно. Исходным для Galliformes состоянием, по-видимому, следует считать косую (плантолатеральную) ориентацию этой борозды, как у Megapodiidae, Cracidae и Numididae. У некоторых Phasianidae (*Pavo*, *Tetraogallus*) эта борозда также ориентирована больше плантарно, чем латерально. У исследованных нами экземпляров *Alectoris* она ориентирована или латерально, или плантолатерально. Однако у большинства Phasianidae (в том числе у примитивных Rollulinae) и Odontophoridae она ориентирована строго латерально и обычно огорожена с плантарной стороны хорошо развитым гребнем. У *Palaeortyx* эта борозда примитивным образом ориентирована плантолатерально, а гребень, обрамляющий ее с плантарной стороны, выражен слабо.

Таким образом, строение гипотарсуса не позволяет отнести *Palaeortyx* ни к семейству Odontophoridae, ни к продвинутым Phasianidae из трибы Coturnicini, с которыми этот род сближается по строению плечевой кости. Характерно сходство с Rollulinae в строении гипотарсуса, однако оно тоже не полное, и ориентация борозды fh1 указывает на примитивность по отношению к современным Rollulinae или фазановым в целом. Однако тот факт, что примитивное устройство гипотарсуса наблюдается также у Numididae, может указывать на базальное положение *Palaeortyx* по отношению к кладе Phasianidae+Odontophoridae.

Пропорции конечностей. Ранее отмечалось (Mayr et al., 2006), что для *Palaeortyx* характерны особые пропорции конечностей: длина бедренной кости примерно равна длине плечевой, в то время как у подавляющего большинства Phasianidae и Odontophoridae бедренная кость заметно (иногда существенно) длиннее плечевой. Сходные с *Palaeortyx* пропорции все же встречаются у Tetraonini, а также у отдельных Odontophoridae (*Cyrtonyx*) и Phasianinae (*Ammoperdix*). Примечательно, что у *Ptilopachus* бедренная кость длинная, так же, как и у *Coturnix* (видимо, этот эффект обусловлен вторичным удлинением плечевой кости у этого рода) и примитивных Rollulinae. В то же время, бедренная кость короткая у

примитивных курообразных, а также у современных Numididae (Mayr et al., 2006), поэтому можно предположить, что у *Palaeortyx* сохранилось примитивное состояние. Это не исключает трактовки рода как стволового представителя Odontophoridae, Phasianidae или даже до расхождения этих семейств.

Резюме. Приведенный выше анализ морфологических признаков подтверждает отнесение *Palaeortyx* к надсемейству Phasianoidea (ранее в ранге семейства Phasianidae; Ballmann, 1969b; Mourer-Chauviré, 1992; Mayr et al., 2006). При этом ряд признаков *Palaeortyx* соответствует эволюционному уровню Numididae или даже ископаемых Paraortygidae, то есть указывает на примитивность рода по отношению к Phasianidae. Однако *Palaeortyx* все же эволюционно более продвинул, чем Numididae и Paraortygidae, что следует из строения карпометакарпуса (наличие processus intermetacarpalis и строение trochlea carpalis), а также коракоида – быстро эволюционирующего у курообразных элемента скелета. Сходство *Palaeortyx* с Odontophoridae и, в частности, с базальным родом *Ptilopachus*, незначительно (за исключением дорсальной fossa tricipitalis плечевой кости). Расхождение *Ptilopachus* и Odontophoridae Нового Света датируется, по молекулярным данным, поздним эоценом-олигоценом (Hosner et al., 2015), что соответствует нахождению каких-то мелких курообразных (возможно Odontophoridae; но см. Mayr, 2009, Mayr et al., 2022a) в палеонтологической летописи Северной Америки уже в раннем олигоцене (Olson, 1985). Тот факт, что *Ptilopachus* схож с современными Odontophoridae по основным обсуждаемым в этой работе признакам, говорит о том, что морфологический тип семейства Odontophoridae (включающий продвинутое строение гипотарсуса), по-видимому, уже сложился к олигоцену. С учетом этого, слабое сходство олигоцен-миоценовых *Palaeortyx* с Odontophoridae указывает на то, что *Palaeortyx* – все же более продвинутая форма, чем Odontophoridae, и определенное наблюдаемое сходство с этим семейством по некоторым признакам (например, глубокая дорсальная ямка плечевой кости), скорее всего, плезиоморфно. *Palaeortyx* выглядит более продвинутым по сравнению с Odontophoridae по строению trochlea carpalis карпометакарпуса.

Наибольшее сходство *Palaeortyx* проявляет с примитивными современными фазановыми Rollulinae, однако при этом, несомненно, выглядит заметно более примитивным, чем современные Rollulinae. У фазановых очень диагностично строение коракоида, который у *Palaeortyx* отличается от такового Rollulinae. Положение канала fdl в гипотарсусе *Palaeortyx* также указывает на примитивность рода по отношению к современным Rollulinae. Примитивна и очень глубокая дорсальная ямка плечевой кости, а также отсутствие пневматизации вентральной ямки. Эти примитивные черты, при отсутствии каких-либо продвинутых признаков Rollulinae, указывают на базальное положение *Palaeortyx* по отношению ко всем современным Phasianidae (Зеленков, 2019a).

Таким образом, наиболее вероятно, что *Palaeortyx* представляет стволовых фазановых, то есть, еще до разделения на Rollulinae и Phasianinae (рис. 6-4).

Эволюционная история Palaeortyx. К концу олигоцена *Palaeortyx* уже представлен в Западной Европе несколькими видами (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2009). В раннем миоцене *Palaeortyx* имели наибольший ареал и найдены, помимо Европы, в Намибии (Mourer-Chauviré, 2008), а также в Прибайкалье (Тесаков и др., 2014; наши данные). Их широкое распространение может быть связано с миоценовым климатическим оптимумом на рубеже раннего и среднего миоцена (Zachos et al., 2001), однако уже в конце среднего миоцена (около 15 млн. л. н.) начинаются заметные колебания климата, после которых наступает эпоха похолодания, сопровождающаяся возникновением аридного пояса в Центральной Азии (Flower, Kennett, 1994). В этой связи следует отметить, что в конце среднего миоцена в Монголии *Palaeortyx* нет, но зато здесь присутствует котурницин *Tologuica* (Зеленков, Курочкин, 2009а). *Tologuica* похожа на *Palaeortyx* строением плечевой кости, медленно эволюционирующей у фазановых, но при этом надежно отличается, в частности, морфологией карпометакарпуса и коракоида, который, как отмечалось выше, довольно вариабелен у фазановых и может служить маркером относительно быстротечных эволюционных изменений в этой группе птиц. В одновозрастных местонахождениях конца среднего миоцена Центральной Европы, относящихся к зонам MN 7+8, представители *Palaeortyx* еще присутствуют.

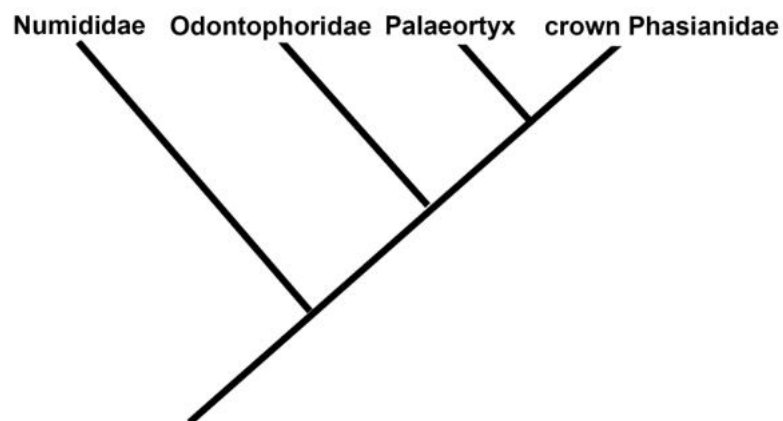


Рис. 6-4. Предполагаемое положение *Palaeortyx* на филогенетическом дереве продвинутых Galliformes.

В позднем миоцене *Palaeortyx* практически не известен в палеонтологической летописи и, по-видимому, мог сохраниться только в отдельных рефугиумах, таких как острова на месте современного Апеннинского полуострова – здесь мелкие палеортиксы (*P. volans*) просуществовали до самого конца туролия (Ballmann, 1976; Göhlich, Pavia, 2008). Позднемиоценовые находки *Palaeortyx* в местонахождениях Венгрии не подтвердились (Зеленков, 2016б), при этом важно, что *Palaeortyx* нет уже в валлезийском местонахождении Рудобанья, датированном началом позднего миоцена (Zelenkov, 2017), хотя

в целом фауны как птиц, так и млекопитающих этого местонахождения выглядят архаично и схожи со среднемиоценовыми (см. Зеленков и др., 2022). Таким образом, на значительной части евроазиатского ареала представители *Palaeortyx*, по-видимому, вымирают в среднем миоцене (Центральная Азия) или вблизи рубежа среднего-позднего миоцена (Европа). В отдельных лесных рефугиумах эти мелкие лесные птицы могли существовать и позднее, но едва ли пережили границу миоцена и плиоцена.

6-3. Происхождение и ранняя эволюция Phasianidae. Новейшие молекулярные датировки дивергенции Phasianidae относительно сестринских Odontophoridae довольно сильно различаются: от середины-конца эоцена (Hosner et al., 2017; Cai et al., 2018; Kuhl et al., 2020; Chen et al., 2021) до середины олигоцена (Prum et al., 2015). В то же время присутствие стволовых фазановых *Palaeortyx* в палеонтологической летописи уже в раннем олигоцене указывает на то, что дивергенция Phasianidae, действительно, могла иметь место еще в эоцене. Майр (Mayr, 2009, 2017) предположил, что *Palaeortyx* могут быть потомками каких-то примитивных Phasianidae – мигрантов из Азии, проникших в Европу при закрытии Тургайского пролива. Однако пока эта гипотеза не подтверждается палеонтологической летописью – древнейшие Азиатские курообразные (*Bumbanortyx* и *Bumbanipodius* из раннего эоцена Монголии) сближаются со стволовыми семействами Gallinuloididae и Quercymegapodiidae, не демонстрируют сходства с Phasianidae и едва ли могут претендовать на роль предков этого современного семейства. *Telecrex grangeri*, похожий на современных Numididae и отнесенный к этой группе Олсоном (Olson, 1974), может на самом деле оказаться представителем одного из стволовых семейств курообразных (Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2009). Раннеолигоценые таксоны *Palaeorallus aliensis* и *Gobihierax edax* из Центральной Монголии, недавно отнесенные к Galliformes, известны по очень фрагментарным и слабо диагностичным остаткам и не определены до уровня семейства (Зеленков, Курочкин, 2015).

Биогеографический анализ современного таксономического разнообразия фазановых показал, что семейство Phasianidae могло возникнуть в Африке (Cai et al., 2018); согласно этим данным, базальные этапы дивергенции внутри Phasianidae также должны были иметь место на этом континенте. Однако этот сценарий эволюционного возникновения Phasianidae, учитывающий только современные биогеографические данные, не соответствует палеонтологической летописи. Все известные на сегодняшний день эоценовые курообразные Африки (роды *Namortyx*, *Chambiortyx* и *Scopelortyx*) не проявляют значительного сходства с Phasianidae (как и близкий им южноазиатский *Xorazmortyx*) и морфологически отстают заметно дальше от Phasianidae, чем некоторые эоценовые европейские стволовые курообразные. По нашим представлениям, на роль непосредственных предков Phasianidae (или же наиболее близких этим предкам форм)

больше всего подходит род *Paraortyx*, известный из Западной Европы (Франция) уже начиная с приабонского века позднего эоцена (~38 млн. л.; MP 17; Mourer-Chauviré, 1992). Других ископаемых курообразных, которые могли бы претендовать на роль предков фазановых, пока не известно. Формально *Paraortyx* относился к стволовым Galliformes, поскольку имеет выемчатую *cotyla scapularis* – действительно, отличительный признак примитивных семейств курообразных, не встречающийся ни у каких современных представителей отряда. Однако за исключением этой особенности, общая морфология коракоида *Paraortyx* (а так же плечевой кости) практически идентичны таковой древнейших фазановых *Palaeortyx* (Zelenkov, Panteleyev, 2019), которые появляются в летописи в этом же регионе (Франция) несколько позже – в самом конце раннего олигоцена (около 29 млн л.), при этом они сменяют *Paraortyx* (сосуществования этих двух групп не отмечено: Mourer-Chauviré, 1992). Филогенетический анализ (глава 4) подтвердил продвинутое положение *Paraortyx* и их включение в кроновую группу курообразных. Таким образом, происхождение фазановых, по-видимому, имело место в олигоценное время на архипелаге Западной или Центральной Европы, откуда они затем (в олигоцене) могли распространиться в Африку через цепь островов, располагавшиеся к югу от Иберии (Porov et al., 2004). К сожалению, пока нельзя оценить таксономический состав и эволюционный уровень олигоценных фаун курообразных Азии (см выше).

По молекулярным данным базальная дивергенция Phasianidae, то есть расхождение Rollulinae и Phasianinae, датируется поздним эоценом (Hosner et al., 2017), границей эоцена и олигоцена (Cai et al., 2018), олигоценом (Chen et al., 2021) или ранним миоценом (Prum et al., 2015). Олигоценовая датировка выглядят более правдоподобно, с учетом того, что из олигоценных отложений пока не известны какие-либо несомненные представители обоих подсемейств: древнейший представитель Rollulinae, характеризующийся вполне современной морфологией коракоида, известен только из верхов нижнего – среднего миоцена Прибайкалья (*Baikalorollulus*), а древнейшими представителями Phasianinae могут оказаться представители трибы Tetraonini из раннего миоцена Северной Америки (Olson, 1985) – пока, впрочем, остающиеся недостаточно изученными. В Евразии древнейшими несомненными Phasianinae являются роды *Palaeocryptonyx*, *Tologuica*, *Miogallus* и *Lophogallus*, известные только начиная с конца раннего – среднего миоцена (см. Mlíkovský, 2002; Зеленков, Курочкин, 2009а, 2010; наши данные). Одновременные древнейшие находки таких филогенетически удаленных представителей фазановых, как Rollulinae и Coturnicini (род *Tologuica*), а также крупных фазанов неясного систематического положения в верхах раннего миоцена Прибайкалья указывают на то, что ранняя диверсификация группы могла иметь место где-то на территории азиатского континента (см. также Зеленков и др., 2018) в олигоцене – самом начале миоцена. Богатое таксономическое разнообразие

курообразных, характерное для олигоцен-раннемиоценовых местонахождений (в том числе, на местонахождении Тагай), сопоставимо только с современным разнообразием в тропических экосистемах Юго-Восточной Азии (Zelenkov, 2017). Это свидетельствует в пользу того, что ранняя эволюция Phasianidae могла быть приурочена именно к субтропическим и тропическим лесным ландшафтам.

Палеогеографические реконструкции на основании молекулярных данных (Cai et al., 2018) предполагают, что подсемейство джунглевых куропаток Rollulinae, в настоящее время наиболее разнообразное в юго-восточной Азии и известное в палеонтологической летописи также исключительно с территории Евразии, в действительности возникло в Африке. Существование реликтового представителя группы *Xenoperdix* в Восточной Африке, действительно, подтверждает существование некогда единого афроазиатского ареала подсемейства, однако направление дисперсии в эволюции группы и время ее появления на Зеленом Континенте требует обсуждения. Предложенная в упомянутой работе схема подразумевает викариационное происхождение азиатских Rollulinae с последующей интенсивной диверсификации этой группы в ориентальном регионе (Cai et al., 2018). Расхождение *Xenoperdix* и азиатских представителей датируется, по молекулярным данным, олигоценом (Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Если эта дата верна, то она могла бы соответствовать предполагаемому эпизоду распада единого панафриканского биома дождевых лесов в олигоцене (Couvreur et al., 2021). Однако такая палеогеографическая гипотеза пока не подтверждается палеонтологической летописью (см. выше). С учетом лесного образа жизни и ограниченных способностей к дисперсии у Rollulinae формирование единого афроазиатского ареала подсемейства может быть датировано не ранее чем поздним олигоценом. Именно на границе олигодена и миоцена в восточной Африке задокументировано первое появление азиатских групп млекопитающих и масштабная реорганизация лесных фаун (Leakey et al., 2011). Проникновение в Африку азиатских птиц должно было произойти несколько раньше, чем млекопитающих и, таким образом, может датироваться поздним олигоценом. Важно, что в позднем олигоцене – раннем миоцене в Восточной Африке частично восстанавливается биом дождевых тропических лесов, значительно сократившийся на границе эоцена и олигодена (Couvreur et al., 2021). Если бы предки современных Rollulinae существовали в Африке в эоцене до распада панафриканского тропического леса, то следовало бы ожидать сохранения хотя бы части их разнообразия в экваториальной Африке. Реликтовое распространение *Xenoperdix* в Восточной Африке, напротив, лучше соответствует гипотезе более позднего вселения группы на континент из Азии в свете представлений о том, что эоценовый панафриканский



Рис. 6-5. Структура фаунистических сообществ курообразных: А-В – ископаемых, происходящих из местонахождений: А – Сен-Жеран-ле-Пюи (Франция, ранний миоцен); Б – Тагай (Прибайкалье, ранний-средний миоцен); В – Сансан (Франция, средний миоцен); Г, Д – современных, на примере: Г – тропических лесов Малайского полуострова (Малайзия); Д – саванн и парков Индостана (Индия). Обозначения таксономических/экологических групп: 1 – ствольные курообразные, 2 – джунглевые куропатки и другие сходные группы; 3 – фазаны; 4 – павлиновые; 5 – перепелиные; 6 – куриные; 7 – павлиньефазановые, моналовые.

тропический лес уже не восстанавливался после олигоценовой редукции, а распространение биома дождевых лесов в Восточной Африке в раннем миоцене носило спорадический характер (Couvreur et al., 2021). Таким образом, даже если олигоценовый возраст *Xenoperdix*, предполагаемый молекулярными исследователями, верен, то он может соответствовать времени дивергенции этой африканской линии относительно нынешних азиатских Rollulinae, близких к основному стволу Phasianidae.

6-4. Фауны курообразных Евразии во время миоценового климатического оптимума (ранний – средний миоцен). Репрезентативная палеонтологическая летопись курообразных Западной и отчасти Центральной Европы указывает на значительную преемственность фаун курообразных раннего миоцена региона по сравнению с позднеолигоценовыми. В частности, представители рода *Palaeortyx* (в том числе, олигоценовые виды) доминируют в фауне курообразных Сен-Жеран-ле-Пюи во Франции,

где также присутствует и поздний представитель архаичного семейства Quercymegapodiidae – *Ameripodius alexis* (Mourer-Chauviré, 2000; Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005). Экологический облик этого сообщества не имеет аналогов как в современных фаунах, так и в среднемиоценовых (рис. 6-5). Таксономическое разнообразие *Palaeortyx* во Франции и в южной Германии сохраняется, в целом, до конца среднего миоцена (см. Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005), однако на границе раннего и среднего миоцена фауна курообразных региона обогащается крупными формами (экологическая форма «фазана»; роды *Miogallus*, *Graciligalla* и *Robustogalla*), а также первыми представителями клады перепелиных Coturnicini – родами *Palaeocryptonyx* и *Palaeoperdix* (о систематическом положении обоих таксонов – см. главу 5-1). Крупные фазаны появляются в Европе, по-видимому, несколько раньше котурницин – они несомненно известны из местонахождений конца раннего – начала среднего миоцена (зона млекопитающих MN 5), а, возможно, и раньше (см. главу 5-1), в то время как несомненные остатки *Palaeocryptonyx* и *Palaeoperdix* датированы серединой среднего миоцена (биозона MN 6; местонахождение Сансан во Франции) и из более древних отложений не известны. Появление крупных фазанов в Европе может быть связано с их миграцией из Азии, где они известны начиная с раннего миоцена. Этот палеобиогеографический сценарий соответствует выявленному ранее сценарию появления в Европе азиатских по происхождению утиных (Zelenkov et al., 2018). Происхождение же среднемиоценовых европейских котурницин остается неясным – в раннем–среднем миоцене Центральной Азии и Прибайкалья группа представлена отдельным и морфологически продвинутым родом *Tologuica*, не годящимся на роль предков *Palaeocryptonyx* (но, возможно, родственной *Palaeoperdix*). Общая плезиоморфная морфология *Palaeocryptonyx*, сходная с таковой *Palaeortyx* по всем известным элементам скелета, не исключает того, что какие-то примитивные Phasianidae, родственные *Palaeortyx*, все же могли быть непосредственными предками *Palaeocryptonyx*. Данный сценарий, в свою очередь, не исключает автохтонного западноевропейского происхождения рода.

В южной части Восточной Сибири на границе раннего и среднего миоцена (судя по материалам из местонахождения Тагай на Байкале) существовало богатое сообщество фазановых птиц, включающее несколько мелких форм – архаичных *Palaeortyx* наряду с древнейшими представителями клад Rollulinae (*Baikalorollulus*) и Coturnicini (*Tologuica*), а также как минимум две формы крупных фазановых (Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Zelenkov, Martynovich, 2013; Зеленков и др., 2018). Структура сообщества фазановых Тагай (рис. 6-5) заметно отличается от такового раннемиоценовых местонахождений Западной Европы (таких как Сен-Жеран-ле-Пюи) и, в общем, сходна со структурой сообщества фазановых среднемиоценового местонахождения Сансан во Франции, при этом отсутствие среднеразмерных котурницин и сопоставимых с ними крупных *Palaeortyx* в сибирской

фауне может отчасти объясняться небольшим числом костей курообразных, найденных на сегодняшний день в тагайском местонахождении (здесь с большим отрывом доминируют остатки околородных птиц). Примечательно и некоторое таксономическое единство фаун Сансана и Тагая: их объединяют два общих рода крупных фазанов и палеортикс (а также утиные и змеи; Rage, Danilov, 2003; Zelenkov et al., 2018; Zelenkov, 2014, 2016, 2018; Зеленков, 2019б).

Что касается структуры сообщества курообразных тагайского местонахождения, то полноценное сравнение с современными фаунами затруднено. Относительное обилие мелких форм в сочетании с присутствием нескольких крупных фазанов позволяет отчасти сопоставлять тагайскую фауну с нынешними сообществами тропических лесов Юго-Восточной Азии (например, Малайского полуострова, рис. 6-5), которые все же отличаются заметно более выраженным разнообразием крупных форм при полном отсутствии перепелиных (*Coturnicini*). В то же время обилие котурницин при умеренном разнообразии крупных фазанов также присуще современным сообществам курообразных полуоткрытых местообитаний Индостана, но последние фауны все же характеризуются полным отсутствием джунглевых курообразных роллюлинов или каких-либо других базальных представителей группы, характерных для ранне- и среднемиоценовых фаун Евразии. Таким образом, фауны курообразных среднего миоцена Южной Сибири и Западной Европы (на примере Тагая и Сансана), близкие друг к другу по структуре и эволюционному уровню составляющих их таксонов, по-видимому, не имеют аналогов ни в современной фауне, ни в предыдущих (раннемиоценовых) фаунах Европы; на этой основе они могут считаться переходными между ними. Эти сообщества (как и составляющие их таксоны) могут уходить корнями в ранний миоцен или даже поздний олигоцен Азии, однако пока для подтверждения этого нет палеонтологических данных.

Из более молодых (конец среднего миоцена) отложений Монголии известны только довольно мелкие котурницины *Tologuica* и фазаны *Lophogallus* (Зеленков, Курочкин, 2009а; 2010; Зеленков, 2019в, г) – такая структура сближает эти сообщества с современными фаунами полуоткрытых местообитаний современного умеренного пояса Евразии и отчетливо подчеркивает их эндемичный характер. Сходные по возрасту ассоциации конца среднего миоцена Европы (например, таковая из местонахождения Ла-Грив во Франции и Штайнхайм в Германии), напротив, имеют в целом архаичный облик и характеризуются присутствием древних таксонов, общих с фаунами раннего-начала среднего миоцена (таких как *Palaeortyx* из мелких фазановых и *Graciligalla* – из крупных). Однако налицо и некоторая таксономическая дифференциация по сравнению с более ранними среднемиоценовыми фаунами региона, выражающаяся в присутствии эндемичных видов

Palaeortyx (например, *P. grivensis*; Göhlich, Pavia, 2008) и отдельного рода крупных фазановых *Robustogalla*.

6-5. Становление современных фаунистических сообществ Phasianidae Евразии (поздний миоцен – плейстоцен). Древнейшие позднемиоценовые (валлезийские; зоны MN 9–10) фауны курообразных Евразии остаются практически не изученными, и известны только из местонахождения Рудабанья в Венгрии, а также (по единичным разрозненным остаткам) из серии местонахождений на Иберийском полуострове (Sanchez Marco, 2021). Предыдущие авторы относили некрупных фазановых Рудабаньи к олигоцен-миоценовому роду *Palaeortyx*, но проведенная нами ревизия (Zelenkov, 2017) показала их выраженную морфологическую дистинктивность: по нашим данным, всего в фауне Рудабаньи присутствует четыре таксона, включая одного несомненного представителя Rollulinae (возможно, родственного *Baikalorollulus*) и три формы неясного систематического положения. Более крупные фазановые в Рудабанье представлены формой, близкой к среднемиоценовому *Graciligalla media*. Очень сходный комплекс (два вида *Palaeortyx* и «*Miophasianus*» (*Gracilligalla*) *medius*) указан из валлезийских местонахождений Испании (Sanchez Marco, 2021), однако имеющиеся материалы представляются явно недостаточно диагностичными и, таким образом, родовая принадлежность иберийских форм (в первую очередь, предполагаемых представителей *Palaeortyx*) требует подтверждения. В целом, данные по Рудабанье показывают, что валлезийские фауны фазановых Центральной Европы существенно отличались от ранне- и среднемиоценовых европейских сообществ таксономически (единственный общий таксон – *Gracilligalla*), но при этом их экологический облик (определяемый разнообразием мелких форм при наличии представителей Rollulinae) мог быть в общих чертах сходным.

Фазановые Евразии второй половины позднего миоцена (средний–поздний туроллий; биозоны MN 12–13) изучены значительно лучше, чем валлезийские. Данные по Юго-Восточной Европе (южная Украина, Юг Европейской части России) свидетельствуют о заметном падении таксономического разнообразия: в это время здесь известны только мелкие перепела *Chauvireria* и крупные фазаны («*Phasianus*» *archiaci*); в середине туролия (MN 12) в регионе также появляются древнейшие серые куропатки, по-видимому, близкие к роду *Perdix*. Структура сообществ, в целом сходная с восточноевропейской, прослеживается и в позднеуролийских–русцинийских фаунах Центральной Азии: в местонахождении Хиргис-Нур 2 в западной Монголии также присутствует мелкая перепелиная птица (эндемичный род *Bantamux*) и фазан *Syrmaticus kozlovae* (Зеленков, Курочкин, 2011; Zelenkov, 2013, 2014, 2016a, 2018; Volkova, Zelenkov, 2014; Зеленков, 2019b).

Для туролия Центральной Европы присуща иная фауна фазановых, по-видимому, характеризующая более лесные обстановки по сравнению с восточно-европейскими (см. Зеленков и др., 2022). Так, для местонахождения Польшарди в Венгрии характерен своеобразный комплекс курообразных (Зеленков, 2016б; Zelenkov, 2016b): здесь присутствует крупный фазан *Syrmaticus phasianoides*, ископаемая бамбуковая куропатка *Eurobambusicola* (древнейший представитель филогенетической линии Gallini) и две перепелиных птицы: эндемичный род *Mioryaba* (вероятно, близкий современным *Perdicula*) и поздний представитель ископаемого рода *Palaeoperdix*, характерного для среднего миоцена Западной Европы. Сочетание бамбуковых куропаток, фазанов *Syrmaticus* и неспециализированных котурницин (менее сходных с *Coturnix*, чем восточноевропейские *Chauvireria*) позволяет сближать комплекс фазановых из Польшарди с современными фаунами равнинных или холмистых ландшафтов южного Китая (в частности, региона Гуаньси) и, вероятно, свидетельствует о сходной экологической структуре двух сравниваемых сообществ.

В плиоцене – раннем плейстоцене происходило дальнейшее преобразование фаун фазановых птиц современного умеренного пояса Евразии, сопровождавшееся, судя по палеонтологическим данным, заметным ростом таксономического разнообразия. В Восточной Европе (Украина, южная Польша) на смену перепелиным птицам *Chauvireria* приходят другие представители группы – *Plioperdix pontica* (известны из биозон MN 15–16a), общей морфологией сходные с современными *Coturnix*, но обладавшие более длинной кистью и, следовательно, более адаптированные к длительным перелетам. При этом *Chauvireria* не оказываются полностью вытесненными *Plioperdix*; они известны из самых верхов плиоцена южной Польши (MN 16b) и в это время даже распространяются в Центральную Азию (южное Забайкалье и северная Монголия; ранее эти формы были определены как *Plioperdix pontica*; Зеленков, 2015г; Зеленков, Горобец, 2020). Заметно более крупные котурницины *Lambrechia capeki*, характеризующиеся мозаичной морфологией (продвинутая стопа и примитивная кисть), известны из позднего плиоцена – раннего плейстоцена Центральной Европы; их происхождение остается неясным, но они могут представлять собой продвинутых потомков *Palaeocryptonux*. Собственно, перепела (современный род *Coturnix*) в Европе указаны только начиная с раннего плейстоцена, однако следует иметь в виду, что разделение *Coturnix* и *Chauvireria* по фрагментарным остаткам не всегда бывает возможным. В раннем плиоцене южной Украины еще сохраняются бамбуковые куропатки *Eurobambusicola turolicus* (Зеленков, Горобец, 2020), а в раннем плиоцене южной Польши присутствует форма, очень сходная с современными *Pternistis* (первоначально описанная как «*Francolinus*» *capeki wenzensis*), в настоящее время населяющих Африку преимущественно к югу от Сахары. Еще один новый компонент

раннеплиоценовых фаун фазановых Евразии – необычно крупные серые куропатки *Megaperdix inferna*, появляющиеся в конце раннего плиоцена в Молдове и также известные из позднего плиоцена Центральной Азии, где они сосуществуют с более мелким *Perdix margaritae*. В плиоцене – раннем плейстоцене Западной Европы продвинутые перепела из родов *Chauvireria* и *Plioperdix* отсутствуют, но доминируют мелкие примитивные котурничины *Palaeocryptonux*; представители рода *Perdix* появляются здесь только в раннем плейстоцене (Mourer-Chauviré, 1975; Mlíkovský, 2002; Sanchez Marco, 2009; Pavia, Bedetti, 2013; Bedetti, Pavia, 2013).

Примечательно, что раннеплиоценовые авифауны Европы также характеризуются появлением настоящих павлинов из рода *Pavo* (ископаемый вид *Pavo bravardi*), остатки которых известны с территории южной Франции, Греции, Болгарии, Молдовы и южной Украины (см. главу 5-1). Во Франции павлины доживают до нижнего бихария, но для позднего плиоцена – плейстоцена Восточной Европы они пока не известны.

Несомненные среднеразмерные фазаны (крупнее серых куропаток, но мельче павлинов) отсутствуют в плиоцене – раннем плиоцене Восточной Европы. Описанный из плиоцена Молдавии *Phasianus etuliensis* в действительности представляет крупную серую куропатку *Megaperdix* (Зеленков, Курочкин, 2015; глава 5-1); не изображенная находка *Phasianus* sp. в раннем плейстоцене Болгарии (Воев, 2002с) может относиться к этому же таксону. В то же время в раннем плиоцене Восточной Европы (южная Польша, Болгария) появляются тетеревиные птицы – ископаемые виды в составе родов *Lyrurus* и *Paralagopus* (ранее *Lagopus*; Воев, 2002b; Mlíkovský, 2002). Возможно, тетеревиные каким-то образом замещают фазанов в регионе в этом временном интервале. Примечательно безаналоговое сосуществование тетеревиных (характерных компонентов современных бореальных фаун) и павлинов (в современности – обитателей лесных и парковых ландшафтов Южной и Юго-Восточной Азии) в раннем плиоцене Балкан (Воев, 2001). При этом морфология дистального тарсометатарсуса указывает на, несомненно, отличный экологический облик плио-плейстоценовых *Paralagopus* по сравнению с современными белыми куропатками, приуроченными в своем распространении главным образом к субарктическим ландшафтам.

Другой пример безаналоговой фаунистической ассоциации – сосуществование тетеревиных птиц (родственников белых куропаток и тетеревов) и страусов в раннем плейстоцене Крыма (Zelenkov et al., 2019). При этом ассоциация *Lyrurus* и *Perdix*, присущая для фауны курообразных пещеры Тавриды в Крыму, в настоящее время характерна для открытых пространств преимущественного лесного пояса умеренной зоны Евразии, в то время как фауна пещеры Тавриды имеет выраженный саванноподобный экологический облик (Лопатин, 2019б). В раннем плейстоцене Болгарии сходный фаунистический комплекс тетеревиных (белые куропатки, тетерева) и фазановых (серые куропатки,

перепела *Chauvireria*) также существовал в условиях лесистых саванн – наряду с такими типичными обитателями открытых ландшафтов, как дрофы и рогатые жаворонки (Воев, 2016). Это позволило высказать гипотезу, что или белые куропатки (Воев, 1995) или же вся группа тетеревиных в целом (Воев, 2016) может иметь степное или саванное происхождение – это полностью противоречит классическим представлениям о формировании этой группы в условиях бореальных лесов (Потапов, 1985), однако имеет определенный смысл в связи с приуроченностью к открытым ландшафтам ближайших родственников тетеревиных – индейковых. Возможно, что именно через открытые ландшафты предки тетеревиных и начали осваивать «холодные» биотопы (вероятно – в горных условиях). При этом стоит отметить, что плио-плейстоценовые лесостепи и лесистые саванны Евразии, даже если они были населены древними родственниками современных белых куропаток и тетеревов, все же не обязательно являлись тем биотопом, где происходило становление группы тетеревиных в целом. Эти ландшафты могли заселялись формами, представляющими собой боковые ответвления уже сформировавшейся трибы Tetraonini (наподобие североамериканских *Tympanuchus*) – выходцами из бореального пояса, к которому все же могла быть приурочена длительная эволюция этой группы на определенном этапе ее становления (Потапов, 1985).

Территории Западной Европы (Иберийский полуостров, Франция) представители тетеревиных достигают, по-видимому, только в конце раннего плейстоцена (Mourer-Chauviré, 1975; Sanchez Marco, 2009). Костные остатки Tetraonini (в частности, *Lagopus*) обычны в отложениях конца среднего и позднего плейстоцена по всей Европе и Северной Азии (Барышников, Потапова, 1988; Цвельх, 2016; Горобец, 2018; Mourer-Chauviré, 1975; Stewart, 1999; Baryshnikov, Potapova, 1992; Potapov et al., 2003; Zelenkov et al., 2008; Vocheňski et al., 2012 и др.). Примечательно, что в Азии древнейшие представители Tetraonini найдены только в верхах раннего плейстоцена Западной Сибири (наши данные) и в среднем плейстоцене Алтая (Пантелеев, 2002) – это резко контрастирует с южным плиоценовым распространением группы в Восточной Европе.

Плиоцен-раннеплейстоценовые фауны курообразных Азии изучены очень поверхностно. В раннем плиоцене Котловины Больших Озер в Монголии присутствуют *Syrnaticus kozlovae* и неопределимая куропатка (Зеленков, Курочкин, 2011; Zelenkov, 2013; Зеленков, 2015в; 2019в, г). В позднем плиоцене в северной Монголии появляются явные мигранты из Восточной Европы: представители рода *Chauvireria* (ранее определявшиеся как *Plioperdix pontica*) и крупные серые куропатки *Megaperdix pliocaena*. Кроме того, в это время здесь существуют и мелкие и, по-видимому, эндемичные центральноазиатские серые куропатки *P. margaritae*, которые могут быть предками современных видов рода. Сочетание крупных родственников *Perdix* и мелких серых куропаток, близких *P.*

margaritae, характеризует и раннеплейстоценовую фауну Прибайкалья (Сизов и др., 2017). В более южных регионах Внутренней Азии разнообразие фазановых в раннем плейстоцене было значительно выше: так, из Чжоукоудяня в окрестностях Пекина указано несколько форм мелких и среднеразмерных фазановых, отнесенных к родам *Perdix*, *Alectoris*, *Coturnix*, *Crossoptilon* и *Phasianus* (Hou, 1993).

ГЛАВА 7

АДАПТАЦИИ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА PRESBYORNITHIDAE И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВЫХ СПЕЦИАЛИЗАЦИЙ ГУСЕОБРАЗНЫХ

7-1. Вводные замечания. *Presbyornithidae* – древнейшие несомненные гусеобразные, палеонтологическая летопись которых может потенциально простирается в позднемеловое время (маастрихтский век; глава 1). Морфология пресбиорнитид крайне мозаична (May, 2009, 2017, 2022; Зеленков, 2011a, г, д; 2015b), однако примечательно, что следы их морфологической организации еще прослеживаются у наиболее примитивных и древнейших уток *Romainvilliidae* (May, 2008), что позволяет считать пресбиорнитид или непосредственными предками утиных (см. главу 8), или близкими родственниками еще не найденных их предков (Зеленков, 2018a, 2022a). Таким образом, понимание экологических специализации и адаптаций пресбиорнитид необходимо для реконструкции ранней эволюции *Anseriformes*.

Открытие богатых скелетных захоронений пресбиорнитид в США (Feduccia, 1978) показало, что у этих птиц был утиный клюв, внешне похожий на клюв современных примитивных уток из рода *Stictonetta* (Olson, Feduccia, 1980). На основании этого факта С. Олсон и Э. Федучья (Olson, Feduccia, 1980) предположили наличие у *Presbyornis* фильтрационного питания, и это заключение с тех пор серьезно не оспаривалось. На внутренней поверхности клюва пресбиорнисов были найдены следы прикрепления пластинок («ламелл»; Ericson, 2000; Stidham, 2001), имеющих и у современных гусеобразных. Т. Сидэм (Stidham, 2001) отметил, что пропорции клюва у *Presbyornis* соответствуют таковым у современных фильтрующих гусеобразных, но отличаются от таковых у тех видов, для которых фильтрационное питание нехарактерно или не является основным. Сходное, но более детальное исследование зависимости формы клюва у современных гусеобразных от характера потребляемой ими пищи показало, что диета пресбиорниса могла быть составлена главным образом из семян и беспозвоночных (Olson, 2017). Этот автор принимает фильтрационное питание в качестве основной пищевой адаптации пресбиорнисов, при этом полностью игнорируется размер пищи: ведь как семена, так и беспозвоночные, могут потребляться либо путем фильтрации (если пищевые объекты малы), так и путем склевывания/собирания (если они крупные). Поэтому реконструкция диеты в данном случае, даже если она выполнена корректно, не может говорить что-либо о конкретном способе потребления пищевых объектов. Еще одно морфометрическое исследование (Li, Clarke, 2016) показало, что пресбиорнисы могут быть сопоставимы одновременно с современными лебедями *Cygnus olor*, имеющими смешанное питание, специализированными фильтраторами *Stictonetta* и ловцами подводных жертв *Polysticta*. Это позволило авторам заключить, что *Presbyornis* мог как фильтровать пищу,

так и потреблять подводную растительность по примеру современных лебедей, с которым он схож длинной шеей. Однако следует отметить, что это исследование учитывало всего три (!) измерения черепа, еще три измерения заднего (ретроартикулярного отростка) нижней челюсти, плюс несколько измерений подъязычного аппарата (который только частично описан для *Presbyornis*). Очевидно, что такой ограниченный набор морфометрических данных не может учесть всю возможную специфику функционирования челюстного аппарата у разных групп птиц.

Таким образом, предыдущие исследователи в основном пытались сблизить ископаемых пресбиорнитид с теми или иными современными гусеобразными по части экологии питания. При этом функциональный анализ строения челюстного аппарата пресбиорнитид (даже поверхностный) не проводился. Только однажды было отмечено (Zweers, Vanden Berge, 1996), что заглазничный отросток черепа и задний отросток нижней челюсти у *Presbyornis* сходны с таковыми современных уток, что авторы опять же связали (без объяснений) с возможной адаптацией к высокочастотной фильтрации, как у современной кряквы (Zweers, 1974). Также Цвирс и Ванден Бердж отметили, что продвинутая морфология *paraglossum* (Olson, Feduccia, 1980) подтверждает возможность пистоннообразных движений языка пресбиорнитисов – как у современных уток.

Отмечено, что квадратная кость *Presbyornis* существенно отличается от таковой всех остальных гусеобразных (как современных, так и ископаемых – в том числе aberrantных форм типа *Dromornithidae*) и имеет плезиоморфное сходство с квадратной костью курообразных (Elzanowski, Stidham, 2010; Elzanowski, 2014). Квадратная кость – мобильный элемент в черепе птиц, связывающий черепную коробку со скуловой дугой, небным аппаратом и нижней челюстью и, таким образом, играющий ключевую роль в кинетических цепях (Bock, 1964; Держинский, 1972). Необычная морфология квадратной кости у *Presbyornis*, которая у этого таксона ассоциирована с продвинутым расширенным клювом утиного типа, требует функциональной интерпретации. В приведенном ниже функциональном анализе приведена попытка ответить на вопросы, как в строении челюстного аппарата птицы может сочетаться клюв утиного типа с плезиоморфной («куриной») квадратной костью, и какое это необычное для современных птиц сочетание имеет значение для вероятного фильтрационного питания *Presbyornis*? Для ответа на эти вопросы проанализированы адаптации к фильтрационному питанию у современных уток и предпринята попытка проследить их наличие у пресбиорнитид.

Были изучены изолированные трехмерные квадратные кости раннеэоценовых пресбиорнитид из пачки бумбан в Монголии (Kurochkin, Dyke, 2010; Elzanowski, 2014), а также трехмерная цифровая модель черепа пресбиорнитиса, предоставленная Л. Уитмером. В качестве опорных представлений в функциональном анализе использовались механические

и описательные модели кинетики челюстного аппарата уток, исчерпывающе разработанные Цвирсом (1974; Zweers et al., 1977) и Ф.Я. Держинским (1972, 1982, 1993). Одни из важнейших заключений данных моделей (такие как параметры движения квадратной кости; разобщенное движение верхней и нижней челюстей) были недавно подтверждены радиографическим анализом (Dawson et al., 2011).

7-2. Основные структурные адаптации челюстного аппарата современных уток к фильтрационному питанию. Современные утиные не в равной степени приспособлены к фильтрационному питанию. Некоторые представители (такие как *Malacorhynchus* и *Stictonetta*) – высокоспециализированные фильтраторы, другие (например, *Mareca penelope* и гуси) – больше адаптированы к щипанию травы; часть видов (например, *Mergus*) приспособлены к ловле добычи вод водой и вторично утратили способность к фильтрации. Между этими типами есть множество промежуточных подтипов. Адаптации к разнообразному типу питания требуют различной специализации в анатомическом строении челюстного аппарата, что подтверждается высокой вариабельностью последнего у утиных в целом (Goodman, Fisher, 1962; Crome, 1985; Kooloos et al., 1989; Lagerquist et al., 1989; van der Leeuw et al., 2003; Бианки et al., 2009, 2013). Ниже анатомические основы фильтрационного питания будут проанализированы на крякве, с учетом отдельных особенностей у других форм. Кряква – далеко не самый специализированный фильтратор среди утиных, но все же этот вид способен к высокочастотной фильтрации (до 17 циклов в сек.; Zweers, 1974; Zweers et al., 1977), несомненно, требующей особой «настройки» челюстного аппарата. Морфологические черты, описанные ниже, по-видимому, довольно универсальны для утиных в целом, поскольку они присутствуют не только у кряквы, но, за редким исключением, у всех (или практически всех, см. ниже) видов. В то же время отдельные адаптации могут быть в различной степени выражены у разных представителей семейства в зависимости от конкретной пищевой специализации. Нами в первую очередь проанализированы черты, связанные с остеологическими особенностями, которые могут быть прослежены на ископаемом материале.

Квадратная кость – ключевой элемент в кинетике челюстного аппарата птиц (Vock, 1964; Держинский, 1966, 1972). У утиных квадратная кость морфологически преобразована по сравнению с состоянием у Galliformes и большинства других птиц (Elzanowski, Stidham, 2010). Для настоящего анализа представляются наиболее существенными следующие преобразования, характерные для Anatidae (рис. 7-1): головки ушного отростка (*capitulum oticum* и *capitulum squamosum*; Elzanowski, Stidham, 2010) сближены, мышцелок для сочленения с квадратно-челюстной костью смещен каудально относительно мышцелков для сочленения с нижней челюстью. Кроме того, мышцелки для сочленения с нижней челюсти вытянуты медиолатерально так, что их продольные оси

ориентированы косо (ростромедиально – латерокаудально). При типичном для птиц строении квадратной кости (как, в частности, у курообразных) головки ушного отростка разнесены (т.н. «двухголовчатый ушной отросток»), продольные оси мыщелков для сочленения с нижней челюсти ориентированы в значительной степени медиолатерально, и сочленение с квадратно-скуловой костью располагается на одной оси с этими мыщелками.

Характерная для утиных косая ориентация продольных осей мыщелков для нижней челюсти приводит к тому, что они располагаются субпараллельно длинной оси крыловидной кости (рис. 7-2). Каудальное смещение квадратно-челюстного сочленения выносит и этот сустав на ту же ось. В результате такого строения каудальная часть небного аппарата, нормально представленная у птиц двумя звеньями (косо ориентированные птеригоиды и более поперечно ориентированная квадратная кость) у утиных включает только одно косо ориентированное звено (рис. 7-2). Весь небный аппарат, таким образом, включает у уток только три звена: скуловую дугу, небные кости и упомянутое выше единое звено, составленное птеригоидом и квадратной костью (Держинский, 1972, 1993).

Сближенные головки ушного отростка квадратной кости уток приводят к формированию функционально одноголовчатого ушного отростка. У кряквы ушные мыщелки настолько сближены, что формируют единую полусферическую сочленовную поверхность с вырезкой (рис. 7-1). У других утиных мыщелки не обязательно образуют единую поверхность, но все же они всегда сближены. На основании черепа уток (чешуйчатая и предушная кости) имеется субсферическая впадина, содержащая две сближенных сочленовных поверхности для ушных отростков квадратной кости. Такое устройство квадратно-черепного сустава позволяет производить не только типичное для птиц рострокаудальное качание квадратной кости, но вдобавок и ее частичную ротацию вокруг длинной дорсовентральной оси. Эта способность к ротации была постулирована Цвирсом и Держинским (Zweers, 1974; Держинский, 1982, 1993) на основании функционального анализа анатомии, но позднее была показана *in vivo* радиографически (Dawson et al., 2011). Подобная ротация для птиц в целом не характерна, поскольку в типичном для птиц случае головки ушного отростка квадратной кости широко расставлены, что делает ушной отросток двухголовчатым и позволяет только рострокаудальное качание квадрата, как, например, у курообразных (Bock, 1964; Держинский, 1972, 1980).

Еще одна морфологическая особенность устройства челюстного аппарата утиных, связанная с ротационной подвижностью их квадратной кости – это отсутствие дополнительного сочленения между птеригоидом и глазничным отростком квадрата (Держинский, 1982, 1993; Elzanowski, Stidham, 2010). У современных гусеобразных птеригоид сочленяется только с телом квадратной кости посредством дискретного сустава (т.н. крыловидный мыщелок квадратной кости); дополнительное сочленение между

глазничным отростком и птеригоидом, характерное для курообразных, отсутствует. Отсутствие этого дополнительного сочленения позволяет квадратной кости вращаться, не создавая дополнительные деформации в небном аппарате. Манипуляции со спиртовыми препаратами *Anseranas* и *Anhima* показали, что некоторая ротация квадратной кости возможна и у этих примитивных представителей отряда.

Отмеченная выше трехзвенность небного аппарата в сочетании со способностью к ротации квадратной кости связаны (по: Дзержинский, 1993) с тем фактом, что рostrально у уток небные кости и скуловая дуга прикрепляются к подвижной верхней челюсти необычным для птиц образом – в одной точке (рис. 7-2). Такое устройство небного аппарата Дзержинский (1993) считал адаптацией к высокочастотным протракционно-ретракционным движениям (до 17 циклов в сек. у кряквы; Zweers et al., 1977) подвижной верхней челюсти при фильтрационном кормлении у уток. Отмеченное строение упрощает кинематический аппарат верхней челюсти, снижая возможные внутренние деформации и моменты инерции при высокочастотной фильтрации (Дзержинский, 1993).

Сопряженное прикрепление небных костей и скуловой дуги к верхней челюсти имеет еще одно биомеханическое следствие. Скуловая дуга и небный аппарат (небная кость + птеригоид) имеют разную абсолютную длину и ориентированы в черепе не параллельно друг другу. Вследствие этого при протракции (открывании, или приподнимании) верхней челюсти, которая инициируется рostrальным качанием квадратной кости, длины скуловой дуги и небного аппарата будут изменяться неравнозначно – поскольку расположение их относительно срединной линии черепа различно. У большинства птиц этот эффект как раз и нивелируется различным прикреплением этих двух звеньев кинетического аппарата к подвижной верхней челюсти. Но в том случае, когда обе дуги прикрепляются в одной точке (как у уток), их неравномерное изменение длин при протракции верхней челюсти может быть компенсировано только вращением квадратной кости (Дзержинский, 1993).

Примечательно, что ранее Бок (Bock, 1964) отрицал возможность вращения квадратной кости у птиц именно по той причине, что подобное вращение одновременно бы растягивало одну из дуг (небный аппарат) и сжимало другую (скуловую). Поскольку обе дуги прикреплены к верхней челюсти, ротация без наружного выгибания скуловой дуги кажется невероятной, но все же возможной в комбинации с рostrальным качанием квадратной кости. Действительно, недавнее исследование (Dawson et al. 2011) показало, что глазной отросток квадратной кости (использовался как маркер вращения) двигается рostrомедиально при начальной фазе протракции верхней челюсти, но затем поворачивается наружу (латерально) и смещается рostrолатерально. Величина угла вращения квадратной кости может достигать 20 градусов (Dawson et al. 2011).

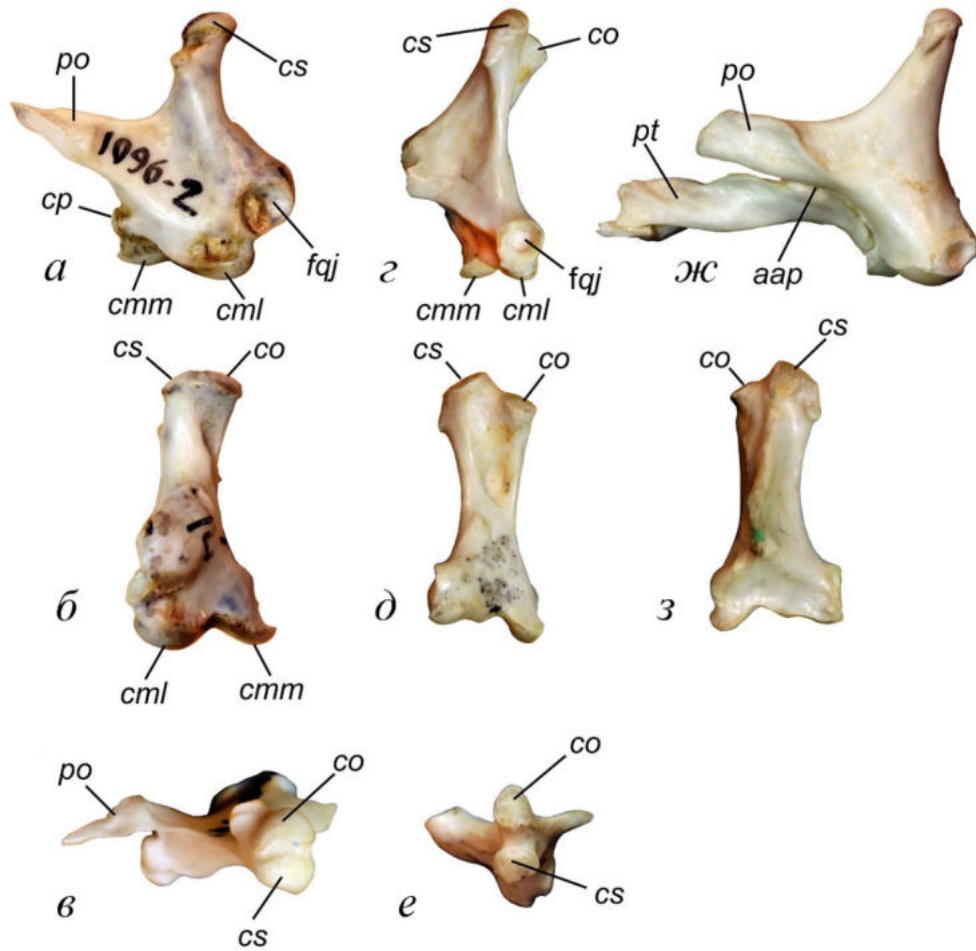


Рис. 7-1. Квадратные кости *Presbyornis* и избранных современных Galloanseres: а–в – *Anas poecilorhyncha* (Anatidae; Anseriformes), современный, экз. ПИН, № 40-34-1; г–е, ж – *Presbyornis* sp. (*Presbyornithidae*; Anseriformes), экз. ПИН, № 3104/208, нижний эоцен Монголии, отражен; ж – *Crax rubra* L., 1758 (*Cracidae*; Galliformes), современный; экз. ПИН, № 45-38-1 (сочленен с крыловидной костью). а, г, ж – с латеральной стороны; б, д – с каудальной стороны; з – с роstralной стороны; в, е – с дорсальной стороны. Обозначения: *aap* – добавочное сочленение между глазничным отростком квадратной кости и птеригоидом; *cmm* – condylus mandibularis medialis; *cml* – condylus mandibularis lateralis; *co* – capitulum oticum; *cp* – condylus pterygoideus; *cs* – capitulum squamosum; *fqi* – fovea quadratojugalis; *po* – processus orbitalis; *pt* – pterygoid. Вне масштаба.

Частичная компенсация неравнозначного изменения длины дуг также может быть достигнута путем некоторого сгибания скуловой дуги. У уток скуловая дуга необычно тонкая и довольно гибкая; самая гибкая зона располагается на месте слияния скуловой и квадратно-скуловой костей. Из-за этой гибкости протракционная сила, передаваемая на подвижную верхнюю челюсть через скуловую дугу, не может быть велика. Манипуляции с черепами уток показывают, что скуловая дуга выгибается латерально при протракции квадратной кости, тем самым компенсируя вышеупомянутое неравнозначное изменение длин дуг. По-видимому, совместное прикрепление скуловой дуги и небного аппарата к верхней челюсти и послужило причиной эволюционной редукции скуловой дуги – обе дуги передают силу на одну точку, но при этом небная дуга изначально более робустна и поэтому действует более эффективно. Истонченность скуловой дуги, расположенной

дальше от центральной линии черепа, выгодна тем, что уменьшает момент инерции при протракционном движении, но при этом скуловая дуга все же достаточно прочна, чтобы приложить дополнительную ретракционную силу при закрытии клюва – и это может быть более важно при других типах питания, чем при фильтрации.

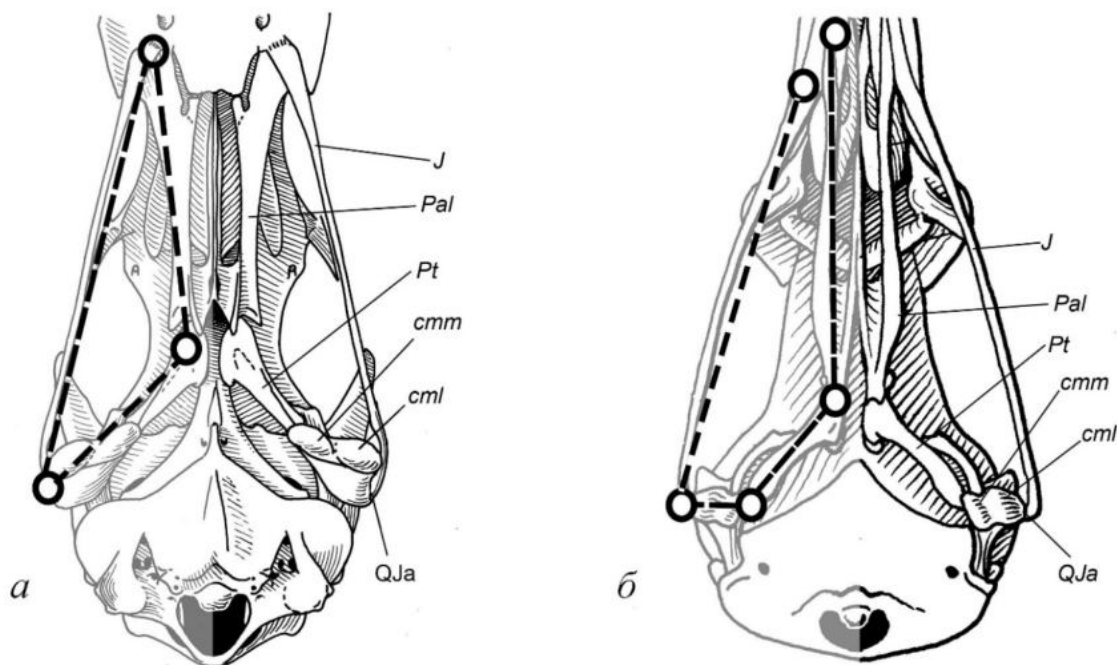


Рис. 7-2. Череп современных Galloanseres с вентральной стороны, иллюстрирующий базовую схему устройства небного аппарата (по Держинский, 1993, с изменениями). *a* – трехзвенный небный аппарат современной кряквы (*Anas platyrhynchos*); *б* – четырехзвенный небный аппарат *Cracidae* (*Penelope* sp.). Пунктирные линии указывают на основные структурные отличия. Обозначения: *J* – скуловая дуга; *Pal* – небная кость; *Pt* – крыловидная кость; *QJa* – квадратно-скуловое сочленение; *Ql* – латеральный мышцелок квадратной кости для сочленения с нижней челюстью; *Qm* – медиальный мышцелок квадратной кости для сочленения с нижней челюстью. Вне масштаба.

Другая предполагаемая предпосылка (см. Zweers, Vanden Berge, 1996) для осуществления высокочастотной фильтрации у уток (а также фламинго) – сильное развитие мускулов, которые поднимают и опускают нижнюю челюсть (*m. adductor mandibulae externus* и *m. depressor mandibulae*). Цвирс и Ванден Бердж сопоставляют значительное развитие этих мускулов с двумя остеологическими особенностями: роstralно выступающим заглазничным отростком (*processus postorbitalis*) и каудально выступающим задним (ретроартикулярным) отростком (*processus retroarticularis*) нижней челюсти (Zweers, Vanden Berge, 1996). В то же время задний отросток нижней челюсти относительно крупный и каудально выдающийся у не способных к фильтрационному питанию пелагидей (*Anhimidae*), что Держинский (1982) объясняет необходимостью с усилием открывать рот под водой – действие, требующее преодоления сопротивления воды. Плезоморфно крупный задний отросток у стволовых гусеобразных (в том числе, гигантских *Dromornithidae*; Murray, Vickers-Rich, 2004) указывает на возможное отсутствие связи

между его появлением и специализацией к питанию в водной среде. Крупный задний отросток присутствует, например, у крохалей – несмотря на неспособность этих птиц к фильтрационному питанию.

Краниально выступающий заглазничный отросток у гусеобразных в действительности представляет собой результат слияния в раннем онтогенезе *processus postorbitalis*, *processus zygomaticus* и дополнительно еще одного сесамоида и поэтому называется Держинским (1982) *processus sphenotemporalis*. Держинский (1974, 1993) отмечает, что краниальное выступание этого отростка характерно также для курообразных, и объясняет это механическим выигрышем, связанным с разобщенным типом кинетизма, характерным для обеих этих групп. Крупные *processus sphenotemporalis* также характерны для ископаемых *Dromornithidae* и объясняются серией адаптаций к захватыванию и удержанию пищевых объектов на кончике клюва (Murray, Vickers-Rich, 2004). Таким образом, однозначно связывать эти остеологические структуры со специализацией именно к фильтрационному питанию у гусеобразных не приходится.

Еще одна характерная черта челюстного аппарата гусеобразных птиц (по-видимому, более важная в обсуждаемом контексте) – это наличие уникальной слезно-нижнечелюстной связки (отсутствует у рыбадных *Mergus*; Goodman, Fischer, 1962), тянущейся косо от вентрокаудального отростка слезной кости к нижней челюсти (рис. 7-3). Благодаря косой ориентации эта связка главным образом препятствует каудальному смещению нижней челюсти – по-видимому, эффективнее всего в фазу выталкивания воды из ротовой полости (Держинский, 1982, 1993). В эту фазу нижняя челюсть и надклювье одновременно опускаются; при этом активны мускулы протракторы языка (Zweers, 1974; Zweers et al. 1977; см. также Держинский, 1982, 1974). При этом связка не может удерживать квадратную кость относительно продольного (краниокаудального) смещения, как это предполагалось Гудмэном и Фишером (1962), поскольку *quadratum* у гусеобразных остается подвижным относительно закрепленных нижней челюсти и слезной кости (см. также Держинский, 1982; Bout, Zweers, 2001).

Слезно-нижнечелюстная связка передает усилие на череп через слезную кость, к которой она крепится, и поэтому форма вентрокаудального отростка этой кости ожидаемо варьирует в зависимости от степени специализации к фильтрационному питанию. У *Anseranas*, не использующего фильтрацию мелких пищевых объектов, вентрокаудальный отросток слезной кости развит слабо, а выраженная связка отсутствует (в то же время имеется широкая поверхностная соединительнотканная фасция, из которой могла дифференцироваться данная связка в эволюции гусеобразных; наши данные, см. также Держинский, Гринцевичене, 2002). У крохалей, также не использующих фильтрационное питание, вентрокаудальный отросток очень тонкий и ориентирован главным образом

вентрально (не вентро-каудально), что соответствует отсутствию обсуждаемой связки у этого рода. Гуси, сохраняющие способность к фильтрационному питанию (van der Leeuw et al., 2003; Kurk, 2008), имеют заметно более крупный вентрокаудальный отросток слезной кости, однако он еще ориентирован в значительной степени вентрально. У кряквы и других речных уток, для которых фильтрационное питание является одним из основных типов добывания пищи, этот отросток крупный и ориентирован более каудально.

Слезные кости утиных в дефинитивном состоянии полностью срастаются с лобными, в отличие от Galliformes (а также *Genyornis* из Dromornithidae; Murray, Vickers-Rich, 2004), у которых слезные кости с лобными не сращены. Современные *Anseranas* и их предполагаемые ископаемые родственники *Anatalavis oxford* также имеют не приросшие слезные кости (Olson, 1999; Держинский, Гринцевичене, 2002). Слияние слезных костей с лобными у утиных, по-видимому, связано с появлением в эволюции значительного усилия, передающегося на слезную кость через слезно-нижнечелюстную связку; это слияние позволяет напрямую передавать это усилие на череп. При этом у гусеобразных прослеживается эволюционная тенденция к ростокаудальному удлинению слезной кости (короткая у примитивных таксонов, в том числе гусей, но самая длинная у речных уток *Anas* sp.). Гудмэн и Фишер (Goodman, Fisher, 1962) также связывают удлинение слезной кости у речных уток с их способностью к фильтрационному питанию, но объясняют это иначе; по мнению этих авторов, ростокаудально удлиненная слезная кость приводит к каудальному сдвигу глаза относительно рта, что представляется выгодным в том случае, когда птица помещает свой клюв в субстрат (несомненно, что в этом случае речь идет об удлинении слезной кости как части удлинения всего соответствующего отдела черепа). Однако нам представляется более важным, что удлинение слезной кости само по себе позволяет дополнительно укрепить ее опору: длинная кость позволяет увеличить площадь контакта с черепом, в результате чего передаваемая со связки сила, прилагаемая к лобным костям в отдельно взятой точке контакта, будет меньше, чем в случае с короткой слезной костью (Zelenkov, Stidham, 2018). Важная роль слезной кости в фильтрационном питании также иллюстрируется морфологией этой кости у высокоспециализированного фильтрата *Stictonetta*. Для этих утиных характерен особенный тип фильтрационного питания (Crome, 1985), и слезная кость у них беспрецедентно крупная и морфологически преобразованная.

Слияние слезных костей с лобными (то есть, их прочная фиксация) позволяет использовать первые в качестве дополнительной опоры для верхней челюсти, подвижность которой играет важную роль в фильтрационном питании. У уток передний край слезных костей формирует уступ, на который опирается подвижная верхняя челюсть (Fisher, 1955; Держинский, 1982, 2015). Фишер (Fisher, 1955) предполагал, что эта структура служит для ограничения чрезмерной ретракции (то есть, опускания) надклювья. Однако этот

ограничитель присутствует не у всех гусеобразных (см. Fisher, 1955) и таким образом может быть каким-то образом связан с пищевой специализацией. По мнению Держинского (2015), указанная структура является адаптацией к силовой обработке пищи в основании клюва, так как она противодействует возникающей в этом случае опасной вертикально ориентированной силе, воздействие которой может привести к повреждению гибкой зоны между подвижной верхней челюстью и остальным черепом (Fisher, 1955; Держинский, 2015). Следует заметить, что использование слезной кости в качестве подпорки возможно только в том случае, когда эта кость прочно прикреплена к черепу (как у уток), и поэтому данная адаптация к силовой обработке пищи в основании черепа (механически выгодная благодаря короткому плечу приложения силы) представляется вторичной и могла возникнуть уже после формирования комплекса морфологических признаков, связанных с фильтрационным питанием.

Еще одна черта, требующая обсуждения в данном контексте – ориентация затылочно-нижнечелюстной связки («neurocranio-mandibular ligament»: Goodman, Fisher 1962). У уток эта связка ориентирована субгоризонтально (вдоль длинной оси черепа и нижней челюсти) благодаря тому, что начинается на значительно выдающихся вентрально параокципитальных отростках черепа (рис. 7-3). При таком расположении связка эффективно противодействует ростральному смещению нижней челюсти (см. также Держинский, 1972; Dzerzhinsky, 1995; Bout, Zweers, 2001) в фазе набора воды в ротовую полость, когда активны ретракторы языка (Держинский, 1993). Примечательно, что у подводных охотников *Mergus*, не способных к фильтрации, вентрально выдвинутые параокципитальные отростки отсутствуют.

Описанная выше система фиксации нижней челюсти относительно черепа при помощи двух мощных связок (слезно-нижнечелюстной и затылочно-нижнечелюстной) представляется критичным компонентом, обуславливающим способность к фильтрационному питанию у утиных. Связки препятствуют ростральному и каудальному смещению нижней челюсти во время забора или выброса воды из ротовой полости (о фильтрационном цикле см. подробнее: Zweers, 1974; Zweers et al., 1977). Закрепленная практически неподвижно (с точки зрения рострокаудальных сдвигов) нижняя челюсть обеспечивает надежную опору для мощных мышц языка (Держинский, 1972, 1982; 1993), и именно язык, работая как поршень, обеспечивает движение воды в ротовой полости уток при фильтрации (Zweers, 1974, Zweers et al., 1977). В этой связи нужно отметить, что морфология языка отчетливо отражает пищевые специализации утиных (van der Leeuw et al., 2003; Kurk, 2008). Поршнеобразные движения языка, участвующие в фильтрационном питании (Zweers et al., 1977), были бы невозможны без фиксации нижней челюсти.

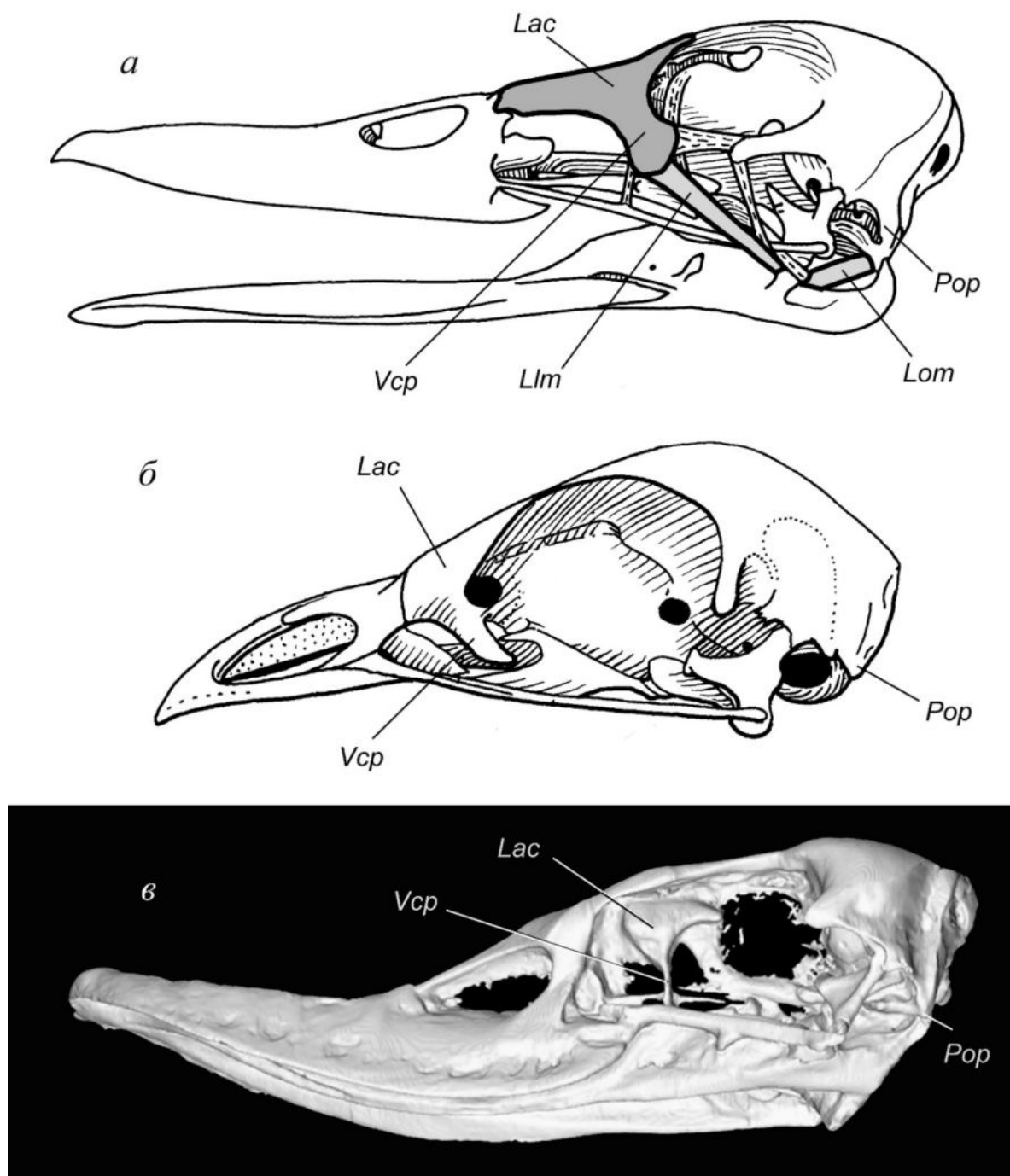


Рис. 7-3. Череп современных Galloanseres и *Presbyornis* с латеральной стороны, иллюстрирующий наличие (а) или отсутствие (б, в) черт, связанных с сухожильным аппаратом фиксации нижней челюсти: а – кряква (*Anas platyrhynchos*); б – кракс (*Penelope sp.*); в – *Presbyornis pervetus*. Обозначения: Lac – слезная кость; Llm – ligamentum lacrimo-mandibulare; Lom – ligamentum occipito-mandibulare; Pop – processus paraoccipitalis; Vcp – вентрокаудальный отросток слезной кости. а, б – по: Держинский, 1993, с изменениями; в – скриншот 3D-модели, предоставленной Л. Уитмером. Вне масштаба.

7-3. Анализ адаптаций челюстного аппарата *Presbyornis*. Анатомия квадратной кости пресбиорнитид подробно описана в ряде специальных публикаций (Elzanowski, Stidham, 2010; Elzanowski, 2014), поэтому здесь будет обращено внимание только на структурные особенности, имеющие значение в контексте обсуждаемых выше адаптаций к фильтрационному питанию у утиных. Как уже отмечалось Эльжановски и Стидэмом

(Elzanowski, Stidham, 2010), квадратная кость *Presbyornis* заметно отличается морфологически от таковой современных гусеобразных, в частности утиных (рис. 7-1). Важно, что мышцелок для сочленения со скуловой дугой у пресбиорнисов не сдвинут каудально и располагается на медиолатерально ориентированной оси, проходящей через латеральный мышцелок для нижней челюсти. Ушной отросток квадратной кости двухголовчатый и имеет две полностью разделенных сочленовных поверхности, как у подавляющего большинства неогнат. Эти поверхности разделены желобком и ориентированы в различных направлениях: мышцелок для сочленения с чешуйчатой костью располагается дорсальнее и его суставные поверхности ориентированы дорсально и краниально, в то время как мышцелок для сочленения с проотикумом расположен вентральнее, и его сочленовная поверхность ориентирована дорсально и несколько наклонена медиально. Подобная ориентация суставных поверхностей исключает возможность ротации квадратной кости вокруг ее длинной (дорсовентральной) оси, но позволяет ее плезиоморфное ростокаудальное качание, как у Galliformes. Также на квадратной кости пресбиорнисов имеется отпечаток сочленения между глазничным отростком и птеригоидом.

Небный аппарат пресбиорниса явственно состоит из четырех звеньев, как у курообразных. Два каудальных звена сформированы птеригоидом и квадратной костью (что следует из не сдвинутого каудально сочленения с квадратно-скуловой костью). Ротрально скуловая дуга и небные кости прикрепляются к подвижной верхней челюсти независимо, и точки их прикрепления разнесены, как у курообразных (плезиоморфное состояние). Скуловая дуга гораздо толще, чем у утиных, и сравнима с таковой курообразных. В совокупности все отмеченные особенности указывают на тип черепного кинетизма, более близкий таковому курообразных, чем утиных; протракция верхней челюсти по типу современных уток (как описано выше) у *Presbyornis* не могла осуществляться.

Особенно важно отметить, что для пресбиорнисов не удастся проследить наличие следов присутствия связочного аппарата, фиксирующего нижнюю челюсть относительно возможных сдвигов в краниальном и каудальном направлениях посредством активности мощных ретракторов и протракторов языка. Нисходящий (вентрокаудальный) отросток слезной кости очень тонкий (рис. 7-3) и ориентирован преимущественно вентрально. Подобная морфология и ориентация отростка свидетельствуют о том, что он главным образом поддерживал слезно-скуловую связку, но не каудально ориентированную слезно-нижнечелюстную связку, характерную для утиных. Таким образом, наличие хорошо развитой слезно-нижнечелюстной связки у пресбиорнисов не может быть подтверждено, хотя слабо развитая связка все же могла присутствовать. Крупная функциональная связка

едва ли могла присутствовать, так как слезная кость у пресбиорниса маленькая, краниокаудально короткая, не срастается с лобными костями и не имеет должным образом ориентированного нисходящего отростка. Ступенька, обеспечивающая опору подвижной верхней челюсти на слезную кость, у пресбиорнисов также отсутствует. Параокципитальные отростки не выступают заметно вентрально и, следовательно, затылочно-нижнечелюстная связка должна была ориентирована более косо (как у нефилтрующих уток, например *Mergellus*; Бианки и др., 2013) и поэтому не могла эффективно препятствовать ростральному смещению нижней челюсти (как это имеет место у современных фильтрующих уток).

7-4. Фильтрационное питание у *Presbyornis*. Отмеченные выше особенности строения черепа *Presbyornis* указывают на то, что в целом кинематика верхней челюсти у этих птиц была сходна с таковой курообразных (Zelenkov, Stidham, 2018) – что также соответствует отмеченной ранее плезиоморфной морфологией квадратной кости (Elzanowski, Stidham, 2010; Elzanowski, 2014). Характер устройства квадратно-нижнечелюстного сочленения у *Presbyornis* позволяет осуществлять продольные рострокаудальные движения нижней челюсти относительно квадратной кости, как у всех Galloanseres (Держинский, 1972, 1980, 1993, 1995), но у современных уток продольные движения нижней челюсти существенным образом ограничены слезно-нижнечелюстной и затылочно-нижнечелюстной связками. Поэтому в действительности у уток продольные движения относительно фиксированной нижней челюсти осуществляет квадратная кость вместе с небным аппаратом (Держинский, 1972; Bout, Zweers, 2001), что недавно было подтверждено радиографическим исследованием *in vivo* (Dawson et al., 2011). Хорошо развитая связочная система фиксации нижней челюсти относительно рострокаудального смещения, по-видимому, не была развита у *Presbyornis* – эластичные связки требуют прочной костной опоры, следов которой в черепе *Presbyornis* не выявлено (см. выше). В отсутствии системы фиксации нижней челюсти *Presbyornis* не мог осуществлять эффективную фильтрацию мелких пищевых объектов посредством поршнеобразных движений языка по типу современных уток. У современной кряквы эффективная фильтрация мелких объектов осуществляется за счет высокой частоты движений челюстного аппарата (Zweers, 1974; Zweers et al., 1977). И хотя способность отдельных видов уток к фильтрации различна, общее строение челюстного аппарата у *Presbyornis* позволяет скорее сопоставлять этот ископаемый таксон с не-фильтрующими полулапчатыми гусями *Anseranas*, чем с более продвинутыми утиными. Отсутствие специальных адаптаций (за исключением расширенного клюва; см. ниже) уверенно свидетельствует о том, что *Presbyornis* не мог быть специализированным фильтратором, как многие современные утки. Таким образом, эффективная фильтрация очень мелких

пищевых объектов была невозможна, хотя *Presbyornis* все же могли фильтровать детрит (см. Ericson, 2000) вместе с более крупными пищевыми объектами – но за счет более медленных движений (а следовательно, менее эффективно).

Важно отметить, что несколько эоценовых (см. Scott, Smith, 2015) следовых дорожек были отнесены к *Presbyornis* (Feduccia, 1978; Yang et al., 1995; Ericson, 2000). По-видимому, эти дорожки были оставлены птицами, занимавшимися поиском пищи посредством боковых движений головы с частым зондированием субстрата. Как отмечает Эриксон (Ericson, 2000), эти следы не ассоциированы с фильтрационным питанием, поэтому пищевыми объектами, скорее всего, являлись мелкие ракообразные, населяющие верхние слои субстрата. Будучи встревоженными, эти беспозвоночные покидают субстрат и могут быть легко пойманы (Ericson, 2000). Подобное пищевое поведение, предполагаемое для *Presbyornis*, выглядит правдоподобным с учетом устройства челюстного аппарата этих птиц (см. выше). На вершине клюва у *Presbyornis* имеется крючок – наподобие того, что есть у современных *Anseranas*, которые используют его для подцепления пищевых объектов (в частности, клубней и луковиц растений; Frith, Davies, 1961). Некоторым образом сходный характер использования крючка также можно предполагать и для *Presbyornis*.

С учетом вышесказанного выглядит несколько интригующим присутствие у *Presbyornis* специализированных утиных признаков: удлиненного лопатовидного клюва, крупного заднего отростка нижней челюсти, а также крупного, удлиненного и расширенного параглоссум подъязычного аппарата (см. Olson, Feduccia, 1980). Лопатообразный клюв может использоваться для захватывания плавающих объектов даже в том случае, когда кинематический аппарат высокочастотной фильтрации отсутствует. Широкий клюв (как у пеликанов, *Balaeniceps*, многие утиные) позволяет захват большого объема воды вместе с находящимися в нем пищевыми объектами (см Корзун, 1975). *Presbyornis* могли использовать данную стратегию для ловли плавающих объектов, которые затем могли отфильтровываться при помощи ламелл – возможно, в комбинации с папиллами на языке. Присутствие утиного параглоссум указывает на сходный характер движений языка (Zweers, Vanden Berdge, 1996), что подразумевает сходную гидродинамику (направление потока), но само по себе еще не свидетельствует о наличии специализированного высокочастотного фильтрационного питания. Крупный задний отросток нижней челюсти имеется и у других Galloanseres, не способных к фильтрационному питанию – например, Anhimidae (Дзержинский, 1982) и Dromornithidae (Murray, Vickers-Rich, 2004).

7-5. Пищевая экология *Presbyornis* и ранняя эволюция гусеобразных. *Presbyornis* практически всеми авторами считался способным к фильтрационному питанию, что

позволяло считать эту пищевую специализацию плезиоморфной для гусеобразных (альтернативная модель была предложена van der Leeuw et al., 2003, см. ниже). Предполагаемый древний представитель семейства Anseranatidae, *Anatalavis oxfordi*, также указывает на то, что общий предок Anatoidea уже имел расширенный клюв утиного типа (Olson, 1999; Mayr, 2009, 2017), и следовательно, мог быть фильтратором. Было даже высказано предположение (Olson, Feduccia, 1980), что современные Anhimidae происходят от каких-то фильтраторов, поскольку имеют рудиментарные кератиновые гребни в ротовой полости (возможные рудименты ламелл). Все эти гипотезы основаны на представлениях о том, что *Presbyornis* – одни из наиболее базальных гусеобразных, однако положение этой группы в системе отряда остается не до конца понятным. Более ранние кладистические работы считали *Presbyornis* сестринским таксоном к Anatidae (Ericson, 1996; Livezey 1996), но современные работы помещают его в более базальную часть филогенетического дерева – или в качестве сестринского таксона к Anatoidea, или родственника Anseranatidae (Agnolín et al., 2017; Worthy et al., 2017; наши данные), или даже в стволовую позицию относительно всех гусеобразных (Tambussi et al., 2019). Базальное положение *Presbyornis* соответствует общей плезиоморфной морфологии этих вымерших птиц (see Mayr, 2009; Elzanowski, Stidham, 2010; Elzanowski, 2014). Наш морфофункциональный анализ указывает на сохранение у пресбиорнисов плезиоморфной кинематики челюстного аппарата, что также указывает на примитивность этого таксона – но только по отношению к семейству Anatidae, а не отряду в целом.

В рамках обсуждения ранней эволюции гусеобразных и их пищевых специализаций важно отметить, что общая способность к фильтрации относительно крупных пищевых объектов посредством расширенного клюва (как у *Presbyornis*) – не то же самое, что эффективная фильтрация очень мелких пищевых объектов (как у некоторых современных уток). Первое требует незначительного преобразования челюстного аппарата; второе – более существенных и сложных адаптаций.

Anhimidae – один из ключевых таксонов для понимания становления пищевых адаптаций гусеобразных ввиду их базального филогенетического положения (Agnolín et al., 2017; Worthy et al., 2017) – полностью лишены расширенного утиного клюва и каких-либо иных адаптаций к фильтрационному питанию (Держинский, 1982), хотя и имеют рудиментарные ламеллы (Olson, Feduccia, 1980). Последнее обстоятельство иногда считается доказательством их происхождения от фильтраторов – предполагаемых предков всех гусеобразных (Olson, Feduccia, 1980). Это заключение основано на представлении о том, что ламеллы играют ключевую роль в фильтрационном питании современных утиных. Однако присутствие ламелл у Anhimidae не обязательно является следствием редукции сложно устроенного фильтрационного аппарата их предков, поскольку комплекс

современных данных позволяет существенным образом пересмотреть роль ламелл в фильтрационном питании современных гусеобразных.

Традиционно считалось, что расстояние между ламеллами определяет размер потребляемых пищевых частиц и этим обеспечивает фильтрацию. Действительно, утки различаются по межламеллярному расстоянию (e.g. Crome, 1985; Kooloos et al., 1989; Lagerquist et al., 1989), и некоторым исследователям удалось показать, что размер потребляемых частиц может объясняться различиями в морфологии клюва (Nudds, Bowlby, 1984; Nudds et al., 1994). Однако другие работы не смогли подтвердить этих результатов (Pöysä, 1983a, b; Pöysä et al., 1994, 1996; Nummi, Väänänen, 2001; Osnas, Ankney, 2003). Крайне неожиданным оказалось открытие того, что утки могут выборочно как потреблять, так и изгонять из ротовой полости частицы одинакового размера, которые при этом могут быть как крупнее, так и меньше, чем межламеллярное расстояние (Gurd, 2006). Эти наблюдения, по сути, означают, что расстояние между ламеллами не определяет строго размер потребляемых объектов. При этом важно, что размер ламелл и их густота не коррелируют с размером *эффективно* потребляемого корма у современных утиных (Crome, 1985), хотя виды с близко посаженными ламеллами все же более эффективно фильтруют мелкие частицы (Kooloos et al., 1989; объяснение феномена см. в: Gurd, 2007). Было также показано, что удаление ламелл не ухудшает фильтрационные способности у кряквы (Kooloos et al., 1989; см. также дискуссию в: Gurd, 2007). Как показал Гурд (Gurd, 2007), морфологические параметры ламелл объясняют не способность уток потреблять пищевые объекты определенного размера, как считалось ранее, но способность различных видов эффективно изгонять из ротовой полости детрит разного размера. Таким образом, ламеллярный аппарат уток, по-видимому, служит для инфильтрации детрита, а аккумуляция пищевых частиц при фильтрационном питании главным образом осуществляется папиллами на языке – как это, в частности, показано для домашней утки (Skieresz-Szewczyk, Jackowiak, 2016). Накопленные на языке пищевые объекты затем перемещаются в пищевод при участии нескольких других структур этого же органа (Skieresz-Szewczyk, Jackowiak, 2016).

Van der Leeuw et al. (2003) и Kurk (2008) разработали гипотезу, согласно которой эволюционное формирование ламелл у гусеобразных может быть не связано с фильтрационным питанием. Эта гипотеза согласуется с рядом наблюдений – преимущественно на неспециализированных фильтаторах. Так, у гусей ламеллы имеются, но эти птицы при фильтрационном питании используют для удержания пищевых объектов не их, а шипики на небной поверхности ротовой полости (Kurk, 2008). Фильтрационное питание у гусей существенно отличается от утинового и, по-видимому, возникло на другой структурной основе (Zweers, Vanden Berge, 1996), хотя ламеллы несомненно были

унаследованы от общего предка с утками, поскольку имеются у всех Anatidae и внешних групп. Van der Leeuw et al. (2003) и Kurk (2008) также отмечают, что у гусей (*Anser*) развитие ламелл в онтогенезе предшествует появлению фильтрационного питания. Кроме того, лебеди имеют ламеллы, сходные по структуре с утиными, но используют их с другой целью: для отрезания водной растительности (see Van der Leeuw et al. 2003). У домашней утки вентральные ламеллы клюва формируют некоторое подобие ножниц с крупными коническими папиллами языка – эти ножницы птица использует при пастьбе (Skieresz-Szewczyk, Jackowiak, 2016).

Приведенные выше данные в совокупности поддерживают идею, что эволюционное формирование ламелл не было напрямую связано с фильтрационным питанием – первоначально ламеллы могли использоваться (и в настоящее время используются многими гусеобразными) для фиксации и отрывания закрепленного растительного материала (van der Leeuw et al., 2003; Murray and Vickers-Rich, 2004). Эта идея косвенно подтверждается и механическим анализом челюстного аппарата *Presbyornis*, показывающим, что эффективная фильтрация мелких пищевых объектов возникла позднее эволюционного уровня *Presbyornis* и могла быть в действительности связана с формированием Anatidae (в узком или широком смысле, то есть, включая или исключая Dendrocygninae; see Sun et al., 2017). В то же время черепной материал по наиболее примитивным ископаемым утиным Romainvilliidae пока не известен, поэтому реконструкция предковых пищевых адаптаций Anatidae s.l. выглядит проблематичной. Van der Leeuw et al. (2003) отмечают, что механика питания *Dendrocygna* остается неизвестной, и в этой связи важно отметить, что у этих уток вентрокаудальный отросток слезной кости полностью сросен с заглазничным отростком, формируя подглазничную костную дугу. Подобная необычная морфология позволяет предполагать, что механика питания *Dendrocygna* отличается от таковой более продвинутых утиных. Специализированная фильтрация, по-видимому, характерна только для Anatidae s.s. и может хотя бы отчасти объяснять их эволюционный успех по сравнению с базальными формами.

Учитывая все вышесказанное, не удается считать фильтрационное питание базовой плезиоморфной адаптацией гусеобразных (Zelenkov, Stidham, 2018). Наиболее примитивные современные представители отряда Anhimidae имеют клюв куриного типа; Держинский (1982, 1992, 1993) отмечает ряд особенностей устройства их челюстного аппарата, указывающих на изначальную адаптацию Galloanseres к питанию закрепленными пищевыми объектами. Вымершие Dromornithidae, считающиеся ближайшими родственниками Anseriformes (Murray, Vickers-Rich, 2004; Worthy et al., 2017), обладали мощным манипуляторным клювом, который они использовали для различного рода обработки растительной пищи (в том числе, вырывание, состригание, обдирание и др.;

Murray, Vickers-Rich, 2004). Zweers и Vanden Berge (1996) предположили, что фильтрационное питание эволюционировало из подводной пастьбы. В соответствии с представлениями Держинского, Van der Leeuw et al. (2003) отмечают наличие функционального конфликта между адаптациями к фильтрации и пастьбе у гусеобразных (см. также Kurk, 2008). Они предполагают, что питание подводной растительностью могло служить триггером для эволюционного формирования у предков гусеобразных гребнеобразных структур в клюве, скользящего нижнечелюстного сустава, а также для появления у них способности к изгнанию воды из ротовой полости при питании и к использованию движения воды в ротовой полости и глотке для транспортировки пищевых объектов. С этим можно согласиться за исключением скользящего челюстного сустава, которой не является уникальной чертой гусеобразных, но имеется у всех Galloanseres (Держинский, 1982, 1992). Скользящий нижнечелюстной сустав обеспечивает ростокаудальный сдвиг нижней челюсти относительно квадратной кости (Держинский, 1972, 1980, 1982, 1993; Zweers, 1974), но у утиных нижняя челюсть эффективно закреплена относительно квадратной кости (contra Zweers, 1974; Van der Leeuw et al., 2003) посредством отмеченной выше системы связок (см. также Держинский, 1972, 1982, 1993; Bout, Zweers, 2001). При закрепленной нижней челюсти ростокаудальный сдвиг может осуществлять относительно нее квадратная кость. Движения квадратной кости, связанной с кинематическим аппаратом верхней челюсти (Bock, 1964), позволяют независимое поднятие или опускание надклювья (Держинский, 1993; Dzerzhinsky, 1995; подтверждено Dawson et al., 2011), что само по себе представляется одним из ключевых адаптаций к питанию закрепленными пищевыми объектами (Держинский, 1980, 1982, 1993, 1995).

По нашим представлениям *Presbyornis* иллюстрирует важный этап в эволюции Anseriformes, когда гусеобразные птицы переключились с питания прикрепленными водными растениями на потребление плавающих объектов (Zelenkov, Stidham, 2018). Поначалу они могли фильтровать только относительно крупные пищевые объекты, захватывая увеличенный объем воды вместе с кормом, как и предполагает теория возникновения фильтрационного питания (Zweers, Vanden Berge, 1996). Кинематический аппарат, позволяющий эффективную высокочастотную фильтрацию мелких пищевых объектов, по-видимому, возник позже в эволюции гусеобразных; его эволюционное формирование может рассматриваться как постепенный процесс. поэтапное приобретение различных особенностей должно было способствовать постепенному улучшению кинематического аппарата и могло обеспечивать постепенное освоение все более мелких пищевых объектов путем их фильтрации. В этой связи следует отметить, что современные утки демонстрируют заметное разнообразие устройства челюстного аппарата (Kooloos et al., 1989; Kooloos, Zweers, 1991) и существенно различаются по своей способности к

эффективной фильтрации (Crome, 1985). Заявлено даже о наличии фенотипической пластичности в строении челюстного аппарата у крякв (Kooloos, Zweers, 1991). И хотя последнее утверждение не было надежно задокументировано, наличие фенотипической пластичности устройства челюстного аппарата у уток представляется крайне вероятным, поскольку недавно было отмечено изменение формы клюва и частоты ламелл у европейских крякв (Champagnon et al., 2010; Söderquist et al., 2014).

Устройство челюстного аппарата и его эволюция в той или иной мере несомненно связаны с общей посткраниальной анатомией птицы – ввиду того, что именно локомоция обеспечивает первичный доступ к пищевому ресурсу. Одно из ключевых различий между пресбиорнитидами и современными утиными заключается в наличии у первых удлинённых задних конечностей ходульного типа, что должно отражать различие в стратегиях кормодобывания. Как и современные кулики, пресбиорнитиды, несомненно, использовали свои задние конечности для доступа к пище, связанной с субстратом: в этом случае, чем длиннее конечности, тем больший диапазон глубин может использоваться птицей (можно собирать пищу как на открытых участках литорали, так и на некоторой глубине). Однако после приобретения фильтрационного аппарата, позволяющего питание очень мелкими объектами, птицы более не привязаны к зоне мелкой воды и могут эксплуатировать большие объёмы водной поверхности, потребляя мелкие водоросли и другие планктонные организмы, взвешенные в верхних частях толщи воды. Подобный сценарий предполагает дальнейшую эволюцию плавательных способностей, что и наблюдается у гусеобразных в целом. Ранее Федучья (Feduccia, 1999) предполагал, что эволюция плавательных адаптаций у гусеобразных может быть обусловлена узостью береговой зоны.

Аналог предложенной нами гипотезы возникновения морфотипа плавающих и фильтрующих утиных в сравнении с примитивными пресбиорнитидами может быть прослежен среди современных куликов Scolopacidae. Подавляющее большинство представителей Scolopacidae имеют в той или иной степени удлинённые задние конечности и добывают пищу из субстрата, но плавунчики (Phalaropinae) освоили особую технику питания, позволяющую им эффективно потреблять мелкие планктонные организмы (Rubega, Obst, 1993) и имеют относительно короткие плавательные задние конечности. Примечательно, что эволюционное формирование фильтраторов (уток, фламинго) и питающихся планктоном плавунчиков имело место на базе длинноногих предков. Эти наблюдения подтверждают высказанную ранее идею (Zweers 1991; Zweers et al., 1995; Zweers, Vanden Berge, 1996), что морфологические специализации к зондированию пищи могут представлять преадаптацию к формированию специализированного фильтрационного питания.

ГЛАВА 8

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ANATIDAE И ЭВОЛЮЦИЯ ФАУН УТИНЫХ ЕВРАЗИИ В КАЙНОЗОЕ

8-1. Происхождение и причины эволюционного успеха утиных. Утиные – единственная таксономически разнообразная группа среди современных Anseriformes. Недавно было предложено выделить филогенетически базальных свистящих уток в отдельное семейство Dendrocygnidae (Sun et al., 2017), но даже с учетом исключенных 8 видов рода *Dendrocygna* разнообразие утиных (более 150 видов) отчетливо контрастирует с низким разнообразием остальных семейств гусеобразных, включающих или только один (Anseranatidae), или 3 вида (Anhimidae). Подобный эволюционный успех утиных до настоящего времени не находил объяснения (Mayr, 2008). Иногда предполагается (Olson, Feduccia, 1980), что ключевой адаптацией гусеобразных, определивших их диверсификацию, может быть принципиальная способность к фильтрационному питанию (см. главу 7), однако это не объясняет успех утиных по сравнению с полулапчатым гусем *Anseranas semipalmata*, челюстной аппарат которого, хоть и не специализированный, но в целом также устроенный по типу утиного (Держинский, Гринцевичене, 2002).

Способность к фильтрационному питанию обычно предполагается уже для древнейших мел-эоценовых гусеобразных Presbyornithidae и *Anatalavis oxfordi* (см. обзор: Zelenkov, Stidham, 2018). Однако мы попытались показать выше (глава 7; Zelenkov, Stidham, 2018), что Presbyornithidae были способны фильтровать только довольно крупные объекты и, в отличие от многих современных утиных¹, не обладали костно-связочным аппаратом (см. Держинский, 1982; 1993), обеспечивающим эффективную *высокочастотную* фильтрацию (Zweers et al., 1977) мельчайших пищевых объектов. Благодаря расширенному клюву с пластинками-ламеллами (зачастую называемых цедильным аппаратом, но см. Zelenkov, Stidham, 2018) пресбиорнитиды могли захватывать относительно крупные плавающие объекты и затем фильтровать их, подобно тому, как современные полулапчатые гуси *Anseranas semipalmata* фильтруют зерна риса (Frith, Davies, 1961). Крючок на кончике клюва, по всей видимости, использовался для извлечения пищевых объектов из субстрата – скорее всего, бентосных ракообразных (Ericson, 2000). Такой же крючок имеет *Anseranas semipalmata* и использует его для вырывания клубней растений (Frith, Davies, 1961).

Древнейшие известные Anatidae s. l. – позднеэоценовые *Romainvillia* (см. Mayr, 2009, 2017, 2022; Зеленков, 2018a), сохраняющие в своем скелете черты пресбиорнитид и по этой причине справедливо рассматриваемые как переходное звено между ними и современными

¹ Способность к фильтрации по-разному выражена у различных утиных – некоторые полностью вторично отказались от этого типа питания. См. ссылки в работе Зеленкова и Сидэма (Zelenkov, Stidham, 2018).

утиными (Maug, 2008). Это позволяет считать пресбиорнитид вероятными предками Anatidae s.l. или, что более вероятно, предками всех Anseres (Anseranatidae+Anatidae s.l.), поскольку в современных филогенетических анализах пресбиорнитиды чаще всего фигурируют в качестве сестринской группы ко всем Anatoidea (Agnolín et al., 2017; Worthy et al., 2017). Если верно последнее (Presbyornithidae – предки современных Anseres), то Anseranatidae можно рассматривать как довольно рано отклонившуюся от общего ствола Anatidae и, возможно, морфологически аберрантную ветвь. Недавний новый филогенетический анализ гусеобразных показал базальное положение Presbyornithidae по отношению ко всем современным гусеобразным, включая пеламедей (Tambussi et al., 2019) – таким образом, аберрантная морфология Anhimidae также может оказаться вторичной для гусеобразных. В связи с этим интересно недавнее открытие новой крупной (с лебедя) палеоценовой птицы *Nananbulagornis khun*, для которой характерна не задокументированная ранее смесь признаков Anhimidae и более продвинутых гусеобразных (Zelenkov, 2019).

Нами ранее отмечалось, что мозаичность, характерная для строения стволых (зачастую «инадаптивных») и в целом рано дивергировавших представителей крупных таксонов птиц (в том числе, гусеобразных), отражает принципиальную невозможность эволюционного формирования комплексных адаптаций в один этап (Зеленков, 2015б). При этом сама по себе мозаичная организация отражает неравномерность темпа эволюции отдельных конструктивных модулей. Модули, эволюционирующие первыми, обеспечивают первоначальную специализацию таксона, что, в свою очередь, может определить направление его дальнейшей эволюции. Отмечено, что формирование новых клад позвоночных во многих случаях начиналось с преобразования их посткраниальной анатомии – это связывается с дивергенцией по местообитаниям и типу локомоции (Steelman, Danley, 2003). В упомянутом исследовании отмечалось, что дивергенция по строению челюстного аппарата, связанная с трофической специализацией таксона, обычно происходила уже после приобретения таксоном его первоначальной локомоторной специализации (Steelman, Danley, 2003). Однако случай с пресбиорнитидами показывает, что драйвером макроэволюционных изменений может служить не только локомоторный аппарат, но и строение челюстного аппарата. Пресбиорнитиды характеризуются крайне плезиоморфной посткраниальной морфологией, напоминающей такие в целом примитивные в этом отношении группы птиц, как ржанкообразные или фламингообразные, однако при этом имеют специализированный челюстной аппарат, обеспечивающий особый тип питания. Именно развитие пищевых адаптаций, как было показано выше (см. также Zelenkov, Stidham, 2018) и обеспечило дальнейшее преобразование посткраниальной морфологии у продвинутых гусеобразных.

Пресбиорнитиды имели широкое распространение в палеоцене – раннем эоцене и населяли, в том числе, Центральную Азию, где сосуществовали несколько таксонов

различного эволюционного уровня (роды *Presbyornis*, *Bumbalavis*; Зеленков, 2021a). Более продвинутые утиные *Romainvillia*, проявляющие сходство с пресбиорнитидами, до недавнего времени были известны только из Франции (Mayr, 2008), но теперь также найдены в позднем эоцене Восточного Казахстана (*Romainvillia kazakhstanensis*; Зеленков, 2018a; см. также Stidham, Ni, 2014). Находка *Romainvilliidae* в позднем эоцене Центральной Азии позволила выдвинуть гипотезу (Зеленков, 2018a) о том, что Anatidae s.l. могли произойти именно на территории Азии от пресбиорнитид или, более вероятно, от их позднеэоценовых потомков. Ранее С. Олсон (Olson, 1989), напротив, предполагал, что утиные должны были возникнуть на южных континентах, поскольку именно там сейчас представлено все разнообразие архаичных и aberrantных форм в этой группе птиц.

Становление эволюционно продвинутых гусеобразных Anatidae s.l. могло быть связано (Зеленков, 2018a) с глобальным падением уровня моря в позднем эоцене – наиболее резким в кайнозойской истории Земли (Miller et al., 2020), приведшим к обмелению эпиконтинентальных морских бассейнов в Азиатской части Евразии и появлению обширных мелководий. Большая площадь мелководий, в частности, была характерна для Ферганского залива (Фергано-Таджикского Бассейна) эоценового Туранского моря (Невесская, 1999), доходившего в середине эоцена до Таримской впадины на Западе Китая (Попов и др., 2009). В позднем эоцене отмечается несколько эпизодов регрессии Ферганского залива (Попов и др., 2009; Vosboom et al., 2017), причем в приабонский век (~38–34 млн. л.) также отмечается резкое падение температур донных вод, что классифицируется как быстрое катастрофическое климатическое событие (Изменение климата..., 1999). Появляющиеся в палеонтологической летописи именно в конце эоцена *Romainvillia* могут представлять собой потомков *Presbyornithidae*, освоивших питание мелкими объектами на временных или постоянных мелководьях (Зеленков, 2018a), где при обедненном таксономическом составе водных организмов имели место вспышки численности отдельных форм (см. Невесская, 1999; Попов и др., 2009). Важность центральноазиатского региона для ранней эволюции гусеобразных подтверждается и другими находками в позднем эоцене Казахстана – специализированной ныряющей *Cousteauvia* и более продвинутыми *Petropluvialis* (форма, промежуточная между *Romainvilliidae* и Anatidae s.s.) и *Kustokazanser* (“гусь”, возможно близкий к *Paranyrocidae*). На южных континентах находок стволовых Anatidae, близких к современной радиации, из эоценовых отложений пока не известно.

Высказанная гипотеза происхождения утиных косвенно предполагает, что *Romainvillia* или близкие формы уже были способны фильтровать мелкие пищевые объекты – так же, как современные утиные (хотя, возможно, менее эффективно) и в отличие от пресбиорнитид. В связи с этим стоит отметить, что, как и у современных утиных, у *Romainvillia* были укороченные задние конечности: известен, по крайней мере, короткий

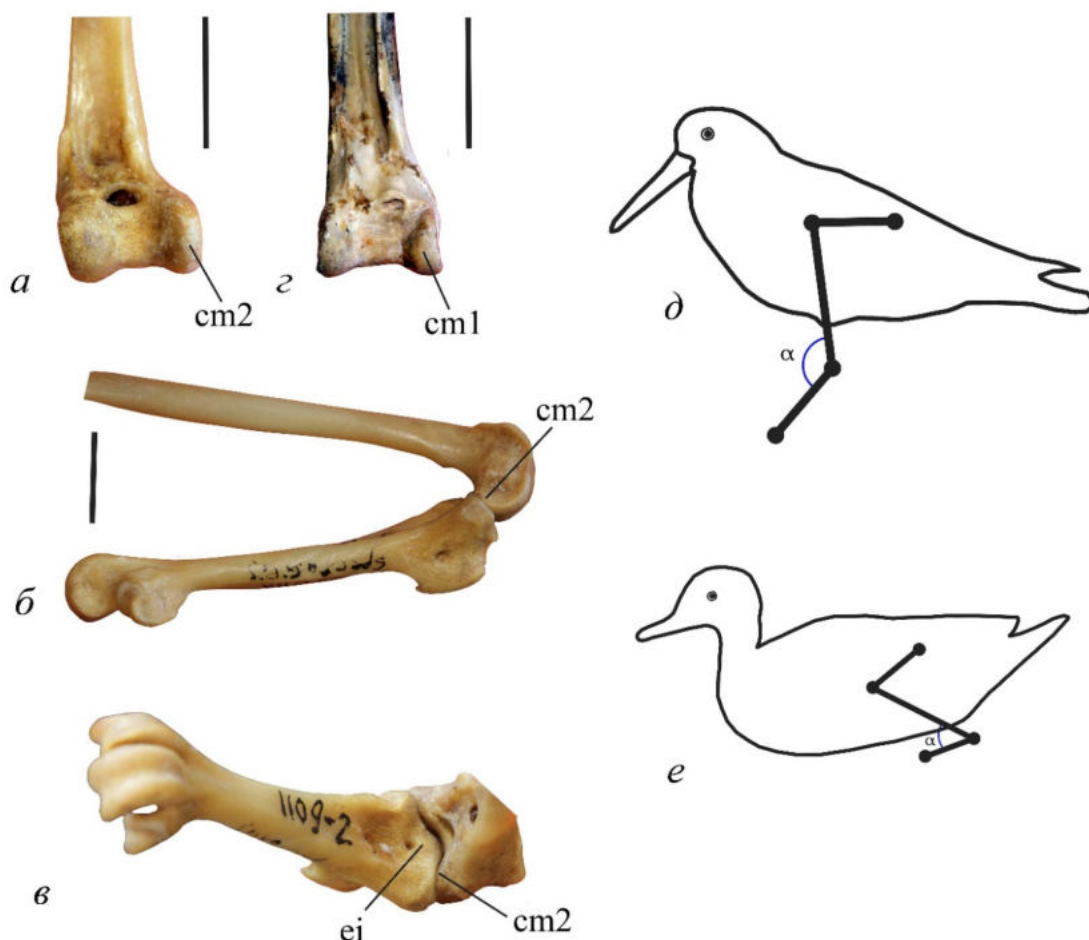


Рис. 8-1. Строение интартарсального сустава у Anatidae (на примере *Somateria spectabilis*, современный, экз. ПИН, № 41-2-2; А) в связи со специализацией к плавающей локомоции. *a, z* – Два базовых типа устройства дистальной части тибиотарсуса, иллюстрирующих различие в форме condylus medialis (cm1, cm2) у водоплавающих утиных (*a*) и птиц-бродильщиков (*z*). *б* – анатомически максимально возможное дорсальное сгибание («переразгибание») тарсометатарсуса у Anatidae; вид с медиальной стороны. *в* – то же, но с иллюстрацией полного контакта между condylus medialis (cm2) и суставной поверхностью тарсометатарсуса; вид с краниомедиальной стороны. *д, е* – положение тарсометатарсуса относительно тибиотарсуса в начале пропульсивной фазы шага у кулика (*д*) и гребка у утки (*е*); во втором случае обращает внимание сильно дорсально согнутый («переразогнутый») тарсометатарсус (по: Provini et al., 2012; Killbourne et al., 2016, с изменениями). Обозначения: cm1, cm2 – condylus medialis в суставах типа 1 и 2; ei – eminentia intercotylaris. Длина масштабной линейки 1 см.

тарсометатарсус (Maug, 2008). У Presbyornithidae, напротив, были удлиненные задние конечности ходульного типа, как у современных бродильщиков куликов. Мы предполагаем, что укорочение задней конечности у уток может быть связано именно с освоением эффективной фильтрации мелкими объектами. Пресбиортиниды очевидно использовали свои удлиненные ноги для добычи корма, связанного с субстратом: в этом случае, чем длиннее конечность, тем больший диапазон глубин доступен птице (см. выше; Zelenkov, Stidham, 2018). При освоении фильтрационного питания очень мелкими пищевыми объектами птица может перейти к потреблению планктона или плейстона; она более не зависит от субстрата, а способность к плаванию позволяет эксплуатировать практически

безграничные площади водной поверхности. Это стимулирует переход от бродильной к плавательной локомоции и выработку соответствующих адаптаций.

8-2. Специализация к нырянию у ранних гусеобразных. Еще одним направлением эволюции, возможность которого открылась перед гусеобразными после освоения ими плавательной локомоции, является переход к нырянию для сбора подводного или донного корма. Комплекс адаптаций к нырянию независимо развился в нескольких группах Anatidae, эволюционная история которых прослеживалась до позднего олигоцена (McCracken et al. 1999; Worthy and Lee 2008; Worthy, 2009; De Mendoza, 2019; De Mendoza, Gómez, 2022). Однако древнейшая известная нам попытка освоить гусеобразными эту экологическую нишу представлена позднеэоценовой *Cousteauvia* из восточного Казахстана, характеризующейся необычной комбинацией признаков, указывающей на примитивность этой формы по отношению к современным Anatidae и ископаемым Romainvilliidae. Это единственная находка, подтверждающая формирование специализированного ныряющего образа жизни у стволовых гусеобразных и свидетельствующая о том, что значимая экологическая диверсификация группы имела место уже в эоцене (Zelenkov, 2020).

Тарсометатарсус *Cousteauvia* схож с таковым современных морских уток Mergini общими пропорциями (включая общую медиолатеральную уплощенность, способствующую уменьшению сопротивления; Lovvorn, 1991), но все же характеризуется рядом существенных морфологических отличий, явно свидетельствующих об особенной морфофункциональной специализации. В частности, проксимально расположенный отпечаток крепления конечного сухожилия *m. tibialis cranialis* указывает на то, что скорость дорсального сгибания (анатомически – «гиперэкстензии») цевки имела для *Cousteauvia* более важное значение, чем прилагаемая мускулом сила. Положение отпечатка конечного сухожилия этого мускула (основного дорсального сгибателя стопы) относительно интертарсального сустава варьирует у разных групп птиц в зависимости от их экологической специализации и характера использования задней конечности (Zeffner, Norberg 2003). Было подсчитано (Norberg, 1979), что даже незначительное увеличение плеча (1–2 мм) за счет дистального сдвига места крепления конечного сухожилия мускула на цевке приводит к существенному возрастанию результирующей силы. Среди водных птиц удается выделить быстро- и медленно плавающие формы: для быстрых пловцов, преследующих добычу под водой, более важное значение имеет скорость сокращения, определяющая возможность совершать гребки с более высокой частотой (Zeffner, Norberg 2003). В результате у быстрых пловцов *m. tibialis cranialis* прикрепляется проксимальнее на цевке, чем у медленных пловцов, имеющих более длинное плечо (Zeffner, Norberg 2003). Сходные механические требования могут объяснять проксимальное прикрепление основного разгибателя стопы и у *Cousteauvia*.

Для тарсометатарсуса наиболее специализированных к нырянию современных уток *Oxyura* и *Biziura* характерен дорсоплантарно расширенный («высокий») гипотарсус и, в особенности, его медиальный гребень, служащий местом крепления конечного сухожилия мускула *m. gastrocnemius* – основного сгибателя стопы, играющего важнейшую роль при совершении гребка. Наблюдаемое у специализированных ныряльщиков увеличение медиального гребня дает механическое преимущество мускулу, поскольку увеличивает длину рычага приложения его силы (Raikow, 1970). Сходное устройство гипотарсуса характеризует и других ныряющих птиц (Mayr, 2016; Clifton et al., 2018). *Cousteauvia* имеет умеренно развитый медиальный гребень гипотарсуса, сравнимый с таковым у неспециализированных к нырянию речных уток, но при этом характеризуется наличием медиального плантарного гребня тарсометатарсуса, представляющего собой окостеневающее продолжение ахиллова сухожилия *m. gastrocnemius*, что все же позволяет предполагать усиленную механическую роль этого мускула. Также для *Cousteauvia* характерно присутствие хорошо заметного желоба для конечного сухожилия *m. flexor digitorum longus*, что указывает на мощное развитие и, следовательно, увеличенную роль и этого мускула. У современных ныряющих птиц проксимальные сгибатели пальцев (к которым относится и *m. flexor digitorum longus*) в целом увеличены (Clifton et al. 2018), что связывается с тем, что во время пропульсивной фазы за счет усилия этих мускулов контролируется невыгодная гиперэкстензия пальцев (Raikow, 1970).

Дорсальная фация тарсометатарсуса (*sulcus extensorius*) служит местом отхождения волокон *m. extensor brevis digiti IV*, короткого разгибателя наружного (IV) пальца стопы, относительно хорошо развитого и имеющего длинное брюшко у современных уток (Raikow, 1970). У *Cousteauvia* соответствующий желоб на дорсальной поверхности тарсометатарсуса особенно хорошо выражен, что, по-видимому, свидетельствует о лучшем развитии этого мускула – это, в свою очередь, указывает на повышенную роль IV пальца в локомоции. Биологическое значение этой адаптации, которая среди современных гусеобразных также, по-видимому, выражена у полулапчатого гуся, требует исследования.

Необычная морфология тарсометатарсуса *Cousteauvia* по всей видимости связана со специализацией этой формы к нырянию, что отчетливо демонстрируется наличием заметно утолщенной стенки кости (в поперечном сечении). При этом примечательно, что для современных ныряющих утиных характерно конвергентное развитие сходного набора адаптивных морфологических черт (McCracken et al., 1999; Worthy, Lee, 2008). Иной комплекс адаптаций, наблюдаемых у *Cousteauvia*, может быть связан с тем, что специализация к нырянию у этого вымершего таксона была достигнута на отличной морфологической основе, то есть на более плезиоморфном типе устройства задней конечности. Действительно, для *Cousteauvia* характерно остеологическое сходство (глава 5-

2) с современными примитивными гусеобразными Anseranatidae и ископаемыми Presbyornithidae, отличающимися от современных утиных удлиненным тарсометатарсусом. Учитывая это, можно предположить, что тарсометатарсус *Cousteauvia* также мог быть длиннее, чем у современных утиных; эта разница в пропорциях может быть одним из факторов, объясняющих общий характер структурных модификаций задней конечности у этого таксона.

Еще одним важным фактором является различная кинематика в интертарсальном суставе у продвинутых и примитивных гусеобразных, следующая, в частности, из характера устройства суставных поверхностей тибиотарсуса и тарсометатарсуса. Для *Cousteauvia* характерна крупная выпуклая и округлая eminentia intercotylaris тарсометатарсуса, в то время как у современных утиных этот межсуставной выступ некрупный, асимметричный и с заостренной вершиной. Кроме того, у утиных медиальная стенка eminentia intercotylaris представляет собой продолжение медиальной суставной поверхности тарсометатарсуса и, таким образом, сочленяется с латеральной поверхностью медиального мыщелка тибиотарсуса (рис. 8-1). При этом eminentia intercotylaris у утиных не ограничивает дорсифлексию тарсометатарсуса, оставаясь в контакте с тибиотарсусом при всех допустимых углах дорсального сгибания в суставе (рис. 8-1). У *Cousteauvia* медиальная стенка eminentia intercotylaris лишена суставной поверхности, что указывает на отсутствие сочленения этой структуры с мыщелком тибиотарсуса; при этом расширенная вершина и сильное проксимальное выступание eminentia intercotylaris у *Cousteauvia* свидетельствуют о том, что она должна была ограничивать дорсифлексию тарсометатарсуса. В то же время основная функция увеличенной eminentia intercotylaris, очевидно, заключается в ограничении ротации тарсометатарсуса, что хорошо иллюстрируется полной редукцией этой структуры у попугаев, тарсометатарсус которых способен к существенной ротации вокруг длинной оси кости (Zelenkov, Dyke, 2008). Ротация тарсометатарсуса относительно длинной оси также характерна и для современных утиных (например, Provini et al., 2012), что коррелирует с присутствием маленькой и асимметричной eminentia intercotylaris у этих птиц. У *Cousteauvia*, таким образом, ротация тарсометатарсуса должна была быть сильно ограничена.

Среди современных гусеобразных сильно выдающаяся проксимально и утолщенная eminentia intercotylaris, отчасти сходная с таковой у *Cousteauvia*, присутствует у пеламеней (Ahhimidae), где она сочетается с зауживающимся проксимально (т. е., субтреугольным при виде с краниальной стороны) медиальным мыщелком тибиотарсуса (рис. 8-1). У современных утиных медиальный мыщелок тибиотарсуса имеет иное строение и характеризуется равномерной шириной по всей своей длине. Проксимальное сужение суставной поверхности медиального мыщелка тибиотарсуса у примитивных гусеобразных приводит к тому, что площадь контакта между мыщелком и тарсометатарсусом постепенно

уменьшается по мере того, как тарсометатарсус сгибается дорсально (приближается к тиюиотарсусу). В результате плотный контакт двух суставных поверхностей (медиального мыщелка тибииотарсуса и тарсометатарсуса) при наибольших углах дорсифлексии оказывается практически или вовсе невозможным. Это, в свою очередь, означает, что рабочий диапазон интертарсального сустава подобного типа (с как у пеламеней; далее ТИП 1) охватывает меньшую амплитуду углов дорсифлексии по сравнению с интертарсальным суставом у птиц с равномерным по ширине медиальным мыщелком тибииотарсуса (как у утиных; далее ТИП 2), в котором сохраняется равномерный контакт между тибииотарсусом и тарсометатарсусом по мере дорсифлексии последнего (рис. 8-1).

Интертарсальный сустав типа 1, характерный для длинноногих пеламеней и пресбиорнитид среди гусеобразных, но также имеющийся у куликов и фламинго, по-видимому, представляет собой адаптацию к бродильной локомоции. В целом сходное строение сустава наблюдается также и у других наземных птиц, таких как дрофообразные, журавлеобразные и ряд других. Благодаря описанному выше строению *eminentia intercotylaris* и медиального мыщелка тибииотарсуса сустав типа 1 препятствует значительной ротации (а также медиолатеральному отклонению) тарсометатарсуса относительно тибииотарсуса и таким образом обеспечивает дополнительную стабильность во время фазы опоры, когда на дистальные элементы конечности приходится наибольшая нагрузка. В то же время устройство суставных поверхностей типа 1 препятствует эффективной нагрузке в суставе при значительных углах дорсифлексии тарсометатарсуса (при прижатой к голени цевке). Напротив, интертарсальный сустав типа 2, как у продвинутых гусеобразных (*Anatidae s.l.*) и других специализированных плавающих птиц, может рассматриваться как адаптация к передаче усилия от стопы на голень при значительных углах дорсифлексии тарсометатарсуса, когда этот тип сустава обеспечивает полный контакт между тибииотарсусом и тарсометатарсусом.

Отмеченная функциональная разница в строении суставов у плавающих птиц и бродильщиков подтверждается литературными данными по кинематике задней конечности. Максимальный угол дорсифлексии в интертарсальном суставе у длинноногих куликов-улитов (*Tringa; Scolopacidae*) составляет около 90 градусов (e.g. Reichert et al., 2017). Сходный показатель дорсифлексии (70–90 градусов) отмечен для ходьбы или бега у куликов *Vanellus* и *Recurvirostra*, хотя у *Haematopus* этот угол может достигать 50 градусов – то есть, цевка довольно сильно приближается к голени (Kilbourne et al., 2016). В любом случае, при ходьбе максимальная дорсифлексия в интертарсальном суставе у птиц приходится на середину фазы переноса (Reichert et al., 2017), то есть, задолго до контакта конечности с субстратом. При этом нагрузка в суставе значительно возрастает позднее – в начале фазы опоры, когда интертарсальный сустав разогнут (рис. 8-1). Однако при плавании у уток

пропульсивная фаза гребка начинается при максимальной дорсифлексии тарсометатарсуса – то есть, в его максимально протрагированном положении (Provini et al., 2012). Таким образом, максимальная дорсифлексия интертарсального сустава у плавающих птиц приходится на момент активного взаимодействия между конечностью и субстратом (рис. 8-1), когда нагрузка на сустав несопоставимо выше, чем в середине фазы переноса у куликов.

Наличие крупной *eminentia intercotylaris* без суставной поверхности на ее медиальной стенке указывает на наличие сустава типа 1 у *Cousteauvia*, что может свидетельствовать об относительном «несовершенстве» плавательных адаптаций у этого таксона по сравнению с современными утиными. Однако это кажущееся несовершенство, несомненно, отражает в общем отличный экологический облик этих ископаемых птиц, который может быть реконструирован только с находками других элементов скелета.

8-3. Становление кроновой группы Anatidae (олигоцен-ранний миоцен). Все молекулярно-филогенетические исследования подтверждают базальное положение свистящих уток *Dendrocygna* на филогенетическом дереве Anatidae (Gonzalez et al., 2009; Prum et al., 2015; Sun et al., 2017), однако оценки времени дивергенции *Dendrocygna* относительно остальных утиных разнятся в зависимости от анализа и выбора калибровочных точек, от эоцена–середины олигоцена (Sun et al., 2017) до позднего олигоцена (Prum et al., 2015). Время базальной дивергенции внутри Anatidae представляет собой минимальную оценку древности кроновой группы Anatidae: при этом оценка в примерно 24 млн. л. (поздний олигоцен; Prum et al., 2015) представляется довольно правдоподобной.

Олигоценовая палеонтологическая летопись утиных подтверждает возможное происхождение кроновых Anatidae s.l. именно в эту эпоху. Среди утиных первой половины олигоцена (~34–28 млн. л.) удастся надежно определить только мелких (с чирка) представителей Romainvilliidae (Mayr, 2009, 2017). Кроме того, из раннего олигоцена Бельгии описан крупный *Cygnopterus affinis*, родственные связи которого остаются неясными (Louchart et al., 2005; Mayr, 2009, 2022; Mayr, Smith, 2017) – в любом случае, необычная морфология этой птицы позволяет предполагать, что она, так же как и Romainvilliidae, не относится к кроновой группе Anatidae. В позднем олигоцене Европы стволые утиные продолжают существовать и представлены, в частности, крупными (с гуся) представителями Romainvilliidae (Mayr, De Pietri, 2013). Однако во второй половине позднего олигоцена (~26–24 млн. л.) в палеонтологической летописи также появляются представители кроновой группы утиных: в Австралии это стволые представители савковых (Oxyurinae) – род *Pinpanetta* с тремя описанными видами и предполагаемая древнейшая пеганковая птица *Australotadorna* (Worthy, 2009). Из позднего олигоцена Южной Америки описаны роды *Teleornis* и *Aminornis*, схожие с Tadorninae (Agnolín, 2004). В терминальном олигоцене Франции (около 24 млн л.) появляются не-нырковые утки *Mionetta* (Mourer-Chauviré et al,

2004), которые ранее сближались с Охуринае (Worthy, Lee, 2008; Worthy, 2009), но морфологически заметно отличаются от более продвинутых представителей этой клады (Зеленков, Курочкин, 2015) и теперь реконструируются как стволовые Anatidae s.s., более продвинутые, чем Dendrocygnidae (Worthy et al., 2022). Представления о систематическом положении олигоценовых форм (в частности, *Australotadorna* и *Mionetta*) могут в дальнейшем измениться, однако их принадлежность к кроновой группе Anatidae s.l. выглядит несомненной.

Значительный интерес представляет изученная в этой работе переходная олигоценовая фауна гусеобразных из Центрального Казахстана. В отложениях челкарнуринской свиты, датируемой второй половиной раннего олигоцена, присутствуют как стволовые гусеобразные (*Paranyrocyidae*, *Romainvilliidae*), так и более продвинутые формы, характерные для позднеолигоценовых фаун других регионов (древнейшие *Mionetta*, сходная с савковыми нырковая утка *Uyrekura*). Это подтверждает важность центральноазиатского региона для олигоценовой диверсификации утиных. Значительное падение уровня мирового океана, фиксируемое на границе раннего и позднего олигоцена, и связанные с этим гидрологические изменения, по-видимому, могут объяснять морфологические трансформации, сопровождавшие эволюционное формирование продвинутых групп утиных. Таким образом, палеонтологическая летопись (как олигоценовая, так и позднеэоценовая; см. выше) пока не поддерживает гипотезу С. Олсона (Olson, 1989) о происхождении утиных в Южном полушарии.

Представители рода *Mionetta* хорошо представлены в серии олигоцен–раннемиоценовых местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи на юге Франции, откуда описано три различающихся по размерам вида (Cheneval, 1987; Mlíkovský, 2002; Зеленков, 2012a). Эти утки известны по многим тысячам экземпляров, в том числе черепам и фрагментарным скелетам, по которым, однако, не удается выявить какой-либо экологической специализации для этого таксона. Понятно только, что это не были специализированные ныряльщики – скорее всего, они кормились на поверхности, как современные речные утки (Worthy, Lee, 2008). В раннем миоцене *Mionetta*, по всей видимости, широко расселились за пределы Европы: они указаны из Намибии (Mourer-Chauviré, 2008), близкий род *Dendrochen* обитал в Северной Америке (Livezey, Martin, 1988). В Азии эта группа представлена раннемиоценовой уткой «*Anas*» *oligocaena* из Приаралья (Тугаринов, 1940; Mlíkovský, Švec, 1986), которая может оказаться младшим синонимом европейского вида *Anas consorbina* (наши данные; contra Зеленков, Курочкин, 2015). Крупные утиные позднего олигоцена–раннего миоцена Евразии представлены двумя возможно близкородственными формами, описанными из Сен-Жеран-ле-Пюи: *Cygnopterus alphonsi* и *Paranyroca* sp. (Cheneval, 1984; Mayr, Smith, 2017). Строение тарсометатарсуса обоих таксонов не позволяет относить этих птиц к кроновой

группе Anatidae (Mayr, Smith, 2017). Род *Paranyroca* был первоначально описан из Северной Америки – его находка в Европе подтверждает сходство фаун утиных Северной Америки и Европы в раннем миоцене (Mayr, Smith, 2017).

8-4. Утиные миоценового климатического оптимума (ранний-средний миоцен).

Подробности эволюции фаун утиных во второй половине раннего миоцена остаются очень слабо изученными (Зеленков, 2013а, 2015в, 2019б, 2022а; Zelenkov, 2016а). Из отложений, близких к границе раннего и среднего миоцена (~16 млн. л.) южной Германии (местонахождение Зандельцхаузен) известен представитель рода *Mionetta*, морфологически явно отличающийся от видов из Сен-Жеран-ле-Пюи (Göhlich, 2002). Эволюция утиных Западной Европы в это время может быть связана с глобальными климатическими изменениями – исторический интервал с 17 по 14 млн. л. известен как миоценовый климатический оптимум неогена, характеризовавшийся наивысшими абсолютными температурами на Земле за последние 20 млн. лет (Hilgen et al., 2012). Этому интервалу в Евразии соответствуют две репрезентативные фауны птиц, содержащие остатки утиных: хорошо изученный комплекс из местонахождения Сансан в южной Франции (средний миоцен, ~14 млн. л.) и только начинающее изучаться несколько более древнее сообщество из местонахождения Тагай на Байкале (конец раннего миоцена или начало среднего миоцена; ~15 млн. л.). Примечательно, что фауна птиц Тагайского местонахождения обитала в условиях очень теплого, близкого к субтропическому, климата: отсюда известен попугай и ряд форм, общих с субтропическими фаунами западной и центральной Европой (Зеленков, Мартынович, 2013; Тесаков и др., 2014; Зеленков, 2015в, г; Zelenkov, 2016а; Volkova, 2019).

В Тагайском местонахождении представлено богатое разнообразие утиных (Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Zelenkov, Martynovich, 2013; Zelenkov, 2014, 2016а, 2018), включающее 9 таксонов мелких, средних и довольно крупных (с гуся) представителей – для всех из них это древнейшее появление в палеонтологической летописи. Несколько видов мелких уток – размером с чирка или даже меньше – относятся к вымершему роду *Mioquerquedula*; систематическое положение этих утиных пока неясно, но примечательно остеологическое сходство с современными тропическими *Nettapus* (Зеленков, Курочкин, 2012). Довольно крупные неныряющие утки представлены вымершим родом *Chenoanas*, занимающим базальное положение на филогенетическом дереве Anatinae (Zelenkov et al., 2018). Кроме того, в Тагае присутствует средних размеров нырковая утка, похожая на *Clangula*, а также ископаемый вид рода *Aix* и пеганковые, сходные с современными видами рода *Tadorna*. Систематическое положение крупных утиных Тагайя пока остается неясным – они могут представлять либо крупноразмерных *Tadornini*, либо каких-то гусиных (Зеленков, Мартынович, 2013).

Тагайское фаунистическое сообщество утиных примечательно тем, что в нем впервые смешаны вымершие формы (такие как *Chenoanas*) и представители современных родов (например, *Aix*). Биогеографические корни этой фауны пока остаются неясными – не исключено, что она может представлять результат автохтонной эволюции утиных на территории Центральной Азии в раннем миоцене, поскольку в это время в Казахстане и прилегающих регионах сформировался пояс крупных и мелких озер (Величко, 1999). Значительное таксономическое разнообразие утиных Тагая позволяет сравнивать это фаунистическое сообщество с раннемиоценовой (19–16 млн. л.) фауной формации Ст. Батанс в Новой Зеландии, откуда известно также не менее 9 таксонов утиных (Worthy et al., 2007, 2008, 2022). Однако в раннем миоцене Новой Зеландии современные роды утиных еще отсутствуют, и, в целом, фауна выглядит более архаичной. Таким образом, формирование современных фаун утиных (на родовом уровне), также как и более древних, можно в той или иной степени связать с азиатским континентом.

Фауны утиных, впервые известные по Тагаю, прослеживаются на протяжении всего среднего миоцена и, по-видимому, получили самое широкое распространение (рис. 3) на территории современного умеренного пояса Евразии (Zelenkov, 2014, 2016a, 2017, 2018; Zelenkov et al., 2018). В вышеупомянутом французском местонахождении Сансан, удаленном от Байкала на 7000 км, присутствуют те же виды утиных, что и на Тагае: *Chenoanas sansaniensis* и, по-видимому, *Mioquerquedula* sp. (Zelenkov, 2016a; Zelenkov et al., 2018).

Что касается направления дисперсии утиных в среднем миоцене, то более вероятным выглядит миграция в Европу из Азии. По комплексу биохронологических данных фаунистический комплекс Тагайского местонахождения соответствует верхам нижнего миоцена (не позднее MN 5, то есть 14.2 млн. л.; Sotnikova et al., 2019 и др.) и, таким образом, представляется несколько более древним, чем местонахождение Сансан – типовое для зоны MN 6 начала среднего миоцена и датированное около 13.9 млн. л. (см. главу 2). Примечательно, что в фауне млекопитающих Сансана в целом прослеживается значительное влияние азиатских («тунгурских») элементов (Mirzaie Attabadi et al., 2013). Волна проникновения в Европу азиатских фаунистических ассоциаций датируется примерно этим временем – 13.8 млн. л. (Prieto, Rummel, 2016). Таким образом, появление азиатских утиных в Европе на рубеже лангия и сerratвалия можно связать с их проникновением из Азии (для зоны MN 5 Европы еще известны последние *Mionetta*; Göhlich, 2002), что соответствует отмеченному выше глобальному палеобиогеографическому тренду (Zelenkov et al., 2018).

Рубеж лангия и сerratвалия (между 13.8 и 14.7 млн л.) характеризуется значительными климатическими колебаниями, маркирующими завершение миоценового климатического оптимума (Holbourn et al., 2014). После этого наступает эпоха резкого похолодания, сопровождавшаяся ростом климатического градиента и возникновением аридного пояса в

Центральной Азии (Flower, Kennett, 1994). Это событие отчетливо прослеживается на фаунах млекопитающих Центральной и Передней Азии, показывающих нарастающую специализацию к жизни в аридных обстановках (Mirzaie Attaabadi et al., 2013). Фаунистические сообщества утиных Центральной Азии отреагировали на эти климатические перестановки довольно умеренными перестройками – об этом можно судить по богатой фауне птиц из среднемиоценового (~13–11 млн л.) местонахождения Шарга в Западной Монголии (обзор см.: Зеленков, Курочкин, 2011; Zelenkov, 2012, 2014, 2016a, 2018). Здесь присутствуют все те же роды утиных (Зеленков, 2011e, 2012a, 2019b, г, 2022a; Зеленков, Курочкин, 2011, 2012), что и в Тагае: *Mioquerquedula*, *Chenoanas*, *Aix*, *Tadorna*, хотя видовой состав меняется (из несомненных общих видов присутствует только *M. minutissima*). В то же время в Шарге становятся обычны и разнообразны нырковые утки, представленные вымершими родами *Sharganetta*, *Protomelanitta* и *Nogusunna* – их систематическое положение остается неясным, но *Protomelanitta* может оказаться членом *Mergini* (Зеленков, 2011b), как и утка из Тагая, похожая на *Clangula*. Обилие остатков нырковых уток, и, в частности, *Mergini*, в континентальных отложениях Евразии и Северной Америки при их отсутствии в морских отложениях – по-видимому, характерная черта авифаун второй половины среднего миоцена (см. подробнее: Зеленков, 2012a).

Некоторые представленные в местонахождении Шарга таксоны утиных имели широкое распространение в конце среднего миоцена Евразии и даже за ее пределами. Так, *Nogusunna conflictoides* присутствует в одновозрастном с Шаргой местонахождении Штайнхайм в Германии (Zelenkov, 2016a); *Chenoanas asiatica* известна из сходных по возрасту отложений Северного Китая (Zelenkov et al., 2018), а из верхов среднего миоцена Северного Кавказа по фрагментарному черепу недавно был описан предполагаемый представитель *Mioquerquedula* (Зеленков, 2017a). Прямое сравнение кавказской находки с типовыми материалами по *Mioquerquedula* невозможно, однако, как и *M. minutissima*, это была очень мелкая утка (меньше современного *A. crecca*), имеющая морфологическое сходство с *Nettapus*. Предполагалось, что мелкая утка *Anas velox* из Сансана может быть старшим синонимом *Anas saporata* из Шарги (Зеленков, Курочкин, 2015; Зеленков, 2019b), однако теперь удалось подтвердить таксономический статус *Anas saporata* и его отнесение к *Mioquerquedula* (глава 5-1). В то же время среди материалов по мелким утиным из Сансана, действительно, присутствуют остатки *M. saporata*, практически идентичные монгольским по морфологии. Примечательна также находка рода *Protomelanitta* в одновозрастных отложениях Северной Америки (Stidham, Zelenkov, 2017).

Средний и начало позднего миоцена могут характеризоваться как эпоха возникновения большинства современных филогенетических линий (родов) утиных. Интервалом 10–15 млн. л. по молекулярным данным датируется дивергенция *Oxyura*, *Cygnus*

s.l., *Branta*, *Anser*, *Tadorna* (s.l.), практически всех *Mergini* и представителей парафилетической группы «*Cairinini*», а также *Anatini* (Sun et al., 2017). Эти представления в целом находят подтверждение и в палеонтологической летописи: на рубеже среднего миоцена появляются *Tadorna*, *Aix*, формы, схожие с современными *Mergini* и *Anatini*.

8-5. Фауны современного типа (поздний миоцен – современность). В позднем миоцене (11.6–5.3 млн л.) на всей территории Евразии отмечается прогрессивное похолодание, постепенно нарастает аридизация климата (Hilgen et al., 2012). Именно в это время в Евразии происходит смена архаичных среднемиоценовых фаун околородных птиц на фауны современного типа (Zelenkov, 2016a; Зеленков, 2019б). Начиная с позднего миоцена (туролия) в фаунистических сообществах птиц полностью преобладают современные роды, а вымершие составляют абсолютное меньшинство (в качестве исключения сохраняются представители ископаемых семейств). По-видимому, именно в этом временном интервале начинается формирование многих современных клад внутри семейств или родов различных групп птиц (см. подробнее: Зеленков, 2014).

К сожалению, древнейшие этапы эволюции фаун утиных позднего миоцена остаются практически не изученными, что связано с плохой представленностью птиц в местонахождениях начала позднего миоцена (11–9 млн л.). К этому интервалу относятся только несколько изолированных находок в Центральной и Восточной Европе. Из низов верхнего миоцена Молдовы (Курочкин, Ганя, 1972) известны *Anserobranta tarabukini* (Беличенко, Зеленков, 2022а, б), а также некрупная утка, похожая на *Aix* или *Chenonetta*, неопределенный гусь и более крупная форма, изначально отнесенная к *Mergini* (Курочкин, Ганя, 1972). Переизучение этого материала показывает, что предполагаемый представитель *Mergini*, в действительности, сходен с *Chenoanas*. В сходном по возрасту (11–10 млн л.) местонахождении Рудабанья в Венгрии присутствуют два предполагаемых вида *Mioquerquedula* и возможный представитель *Chenoanas* (см. Zelenkov, 2017). *Chenoanas* sp. описан из низов биозоны MN 9 в Австрии (Göhlich, 2009; Глава 5-1), а остатки *Mioquerquedula* sp. недавно были указаны из самых верхов биозоны MN 8 (самое начало позднего миоцена; местонахождение Хаммершмейде) в Германии (Maug et al., 2022). Прimitивный гусь, похожий на неописанного гуся из среднемиоценового местонахождения Штайнхайм в Германии, известен из местонахождения Фортепьянка на Северном Кавказе (Тарасенко и др., 2014). Все эти отрывистые сведения указывают на то, что в начале позднего миоцена (валлезий; биозоны MN 9–10) фауны утиных (по крайней мере, в указанном регионе) принципиально не изменились по сравнению со среднемиоценовыми.

Существенная реорганизация фаун утиных умеренных широт Евразии происходит во второй половине позднего миоцена (по-видимому, на рубеже валлезия и туролия). В это время в континентальных водоемах на смену предыдущим доминантам – нырковым уткам из

трибы Mergini – приходят Aythyini, примитивные утиные *Chenoanas* и *Mioquerquedula* заменяются утками из рода *Anas* s. l., исчезают из летописи или становятся очень редкими Tadornini; место крупных утиных занимают представители родов *Anas* и *Branta*, а также их вымершие родственники; появляются настоящие лебеди (род *Cygnus*). Эти представления основаны на богатых фаунах утиных позднего миоцена и раннего плиоцена Западной Монголии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2011; Зеленков, 2012б, 2019б, в; Zelenkov, 2013), а также отдельных (пока немногочисленных) находках утиных в позднем миоцене Центральной и Восточной Европы (например, Jánossy, 1991; Mlíkovský, 2002; Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016; Zelenkov, 2016; Ковальчук и др., 2017). В результате отмеченной реорганизации фауны утиных обретают, по сути, современный таксономический состав и экологический облик, отличаясь, главным образом, на видовом уровне (Zelenkov, 2016а; Зеленков, 2019б). Молекулярные данные (Sun et al., 2017) также датируют дивергенцию большинства современных родов гусеобразных концом среднего – первой половиной позднего миоцена, но в указанной работе использовались только внешние калибровочные точки (например, дивергенция гусеобразных и курообразных), что вызывает вопросы относительно точности реконструированных внутренних дат дивергенций.

Следует отметить, что таксономический состав фаунистических сообществ утиных в позднем миоцене Монголии и Центральной/Восточной Европы (двух относительно хорошо изученных регионов Евразии) различается – пока для двух областей общих видов не найдено (Зеленков, Курочкин, 2012, 2015; Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016а; Ковальчук и др., 2017), что резко контрастирует по сравнению с ситуацией как в предшествующей эпохе среднего миоцена (см. выше), так и в плейстоцене–современности. Эти данные пока не находят однозначного объяснения и могут отчасти объясняться неполнотой палеонтологической летописи (для позднего миоцена Европы пока указано всего несколько диагностируемых таксонов: *Anas kurochkini*, *Aythya denesi*, *Proanser major* и *Anas* sp. из Шкодовой Горы). С другой стороны, сообщество утиных из свиты хиргис-нур в Монголии может в значительной степени представлять ассоциацию зимующих или кочующих североазиатских видов (это следует из необычного разнообразия представленных здесь гусей: см. ниже).

Примечательно, что становление современного таксономического состава утиных во времени в значительной степени совпадает с формированием современной фауны диатомовых водорослей в континентальных водоемах, которая впервые формируется на рубеже среднего и позднего миоцена и затем диверсифицируется в течение позднего миоцена (Hayashi et al., 18). Отмеченное соответствие указывает на прочную связь эволюции утиных с эволюцией населяемых ими околородных биогеоценозов и, в частности, отражает устойчивую экологическую связь этой группы с потребляемым ей планктоном (что не

удивительно с учетом пищевой специализации многих представителей группы – см. выше о происхождении утиных). Освоение Mergini морских местообитаний в позднем миоцене может быть связано с общим повышением продуктивности мирового океана в это время (в том числе, за счет задокументированной интенсификации сноса с континентов благодаря формированию муссонов; Filipelli, 1997; Molnar et al., 2010) одновременно с падением продуктивности внутренних водоемов в аридной зоне (Зеленков, 2012a).

Заслуживает внимания таксономическое разнообразие гусей (Anserini) в терминальном миоцене Котловины Больших Озер в Монголии (Волкова, Зеленков, 2020). Материалы по Anserini из местонахождения Хиргис-Нур 2 указывают на несомненное присутствие двух форм гусей средних размеров. Один из них – примитивный гусь *Anser devjatkini*, в то время как два коракоида представляют отдельный неназванный род, к которому, по всей видимости, также относится и американский вид «*Branta*» *woolfendeni*. Еще один несомненный таксон в составе авифауны Хиргис-Нур 2 – это заметно более крупный *Heteroanser vicinus*, к которому могут также относиться материалы из этого местонахождения, первоначально определенные как *Anser liskunae*. Кроме того, неясен таксономический статус и систематическое положение еще одной формы – *Bonibernicla ponderosa*, которая может оказаться как гусем, так и представителем Tadorninae. Таким образом, общее таксономическое разнообразие Anserini местонахождения Хиргис-Нур 2 составляет не менее 3-4 видов, что не характерно для других миоцен-плиоценовых местонахождений. Такое видовое богатство может отчасти объясняться зимовкой гусей на крупных водоемах Центральной Азии. Именно в позднем миоцене сформировались условия для формирования тундровых ассоциаций на Арктическом шельфе (Velichko, 2005), которые на границе миоцена и плиоцена уже могли быть заселены гусями.

Особенности строения тарсометатарсуса позднемиоценового монгольского гуся *A. devjatkini* свидетельствуют в пользу близости этого вида современным серым гусям в узком смысле, а отмеченное ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2012b) сходство с белыми гусями может трактоваться как плезиоморфное (Волкова, Зеленков, 2020). Мозаичная морфология *A. devjatkini*, характерная в целом для всех переходных таксонов птиц (Зеленков, 2015b), иллюстрирует то, как мог осуществляться эволюционный переход от белых к серым гусям. Более продвинутое строение тарсометатарсуса *A. devjatkini* при сохранении плезиоморфного строения плечевой кости, по-видимому, свидетельствует о том, что в эволюционном становлении морфотипа серых гусей (*Anser s.s.*) как более продвинутой группы важную роль играла локомоторная специализация, связанная с функцией задних конечностей. Строение лап гусей, исходя из их образа жизни, должно представлять собой некоторый адаптивный компромисс между ходьбой и плаванием, при этом разные виды могут быть лучше приспособлены к тому или иному виду локомоции. К очень быстрому бегу по суше

способны как серые, так и белые гуси, в результате чего отмечается, что даже неспособных к полету линных птиц человеку не удастся догнать (Дементьев, Гладков, 1952; Портенко, 1972). Тем не менее, быстрый бег у гусей с разными пропорциями цевки, несомненно, связан с различными локомоторными затратами.

Опережающая эволюция стопы по сравнению с передней конечностью у миоценовых гусей может объясняться тем, что диверсификация кроновой группы Anserini в целом связана с освоением ими новых для утиных ландшафтов. Поздний миоцен – время не только массового появления гусят в палеонтологической летописи, но и экспансии открытых травянистых биомов во многих регионах Евразии (и других континентов; Зеленков, 2017б). На суше в условиях открытых биотопов гуси более уязвимы, чем в околородной среде, поэтому естественный отбор будет способствовать преобразованиям задней конечности, облегчающим быстрый бег.

Плиоцен–плейстоценовая эволюция фаун утиных Евразии все еще остается довольно плохо изученной. В раннем плиоцене Котловины Больших Озер продолжала существовать автохтонная позднемиоценовая ассоциация утиных; различия на видовом уровне не выявлены (Зеленков, Курочкин, 2012, 2015; Zelenkov, 2013). При этом в раннем плиоцене юга Западной Сибири отмечены другие таксоны гусеобразных (форма, близкая к современному красноголовому нырку и некрупный лебедь; см. главу 5-1) – это может свидетельствовать о некоторой регионализации фаун Азии в этом временном интервале. Раннеплиоценовые утиные Европы практически не известны, а немногие описанные находки явно недостаточно диагностичны. Климатические колебания, начавшиеся в позднем плиоцене, несомненно, оказывали существенное влияние на таксономический состав и, вероятно, диверсификацию утиных, а также на распространение отдельных таксонов, однако диагностичные находки для интервала 3.5–0.02 млн. л. в Евразии пока единичны. Примечательна находка необычного очень мелкого ископаемого вида *Sibirionetta* в раннем плейстоцене Прибайкалья. При этом отдельные ископаемые виды утиных известны из Азии вплоть до позднего плейстоцена (Зеленков, 2005, 2008; Зеленков, Курочкин, 2014б 2015; Зеленков, Боесков, 2021; Zelenkov et al., 2008).

Важное палеобиогеографическое значение имеют остатки утиных (широконоски и огаря), обнаруженные в пещере Таврида – одного из немногих местонахождений гелазия в Евразии с репрезентативной фауной птиц (Зеленков, 2022в). Для широконосок (клада, включающая голарктический вид *Spatula clypeata*) это древнейшая находка в палеонтологической летописи глобально, а для огарей из группы *T. ferruginea* – древнейшая находка в Европе. Более древние позднемиоценовые находки “*Anas*” *clypeata* из Венгрии и Украины (Соболев, 2004; Kessler, 2009а) были недавно отнесены к ископаемому виду *Anas kurochkini* Zelenkov et Panteleyev, 2015, метрически сходному с широконоской, но

морфологически – отчасти с современными *A. platyrhynchos* (Zelenkov, Panteleyev, 2015) и, таким образом, представляющему отдельную филогенетическую линию речных уток. Отличия *A. kurochkini* от современных речных уток и широконосок, в частности, отмеченные в первоописании (Zelenkov, Panteleyev, 2015), могут также быть дополнены укороченным стержнем. Форма, близкая к *A. kurochkini*, также была указана из позднего миоцена местонахождения Шкодова гора под Одессой (Ковальчук и др., 2017).

Согласно молекулярным оценкам, группа специализированных фильтраторов широконосок, включающая, помимо *S. clypeata*, также южноамериканскую широконоску *S. platalea*, австралийскую широконоску *S. rhynchotis* и капскую широконоску *S. smithii*, дивергировала только в раннем плейстоцене, около 2.6 млн. л. (Fulton et al., 2012), 2.2 млн. л. н. (Sun et al., 2017) или даже позднее, около 1.7 млн. л. (Mitchell et al., 2014). В палеонтологической летописи широконоски появляются в калабрии Европы. Древнейшие ранее известные находки были указаны из местонахождений Пьетрафитта (~1.6 млн. л.; Masini, Sala, 2011) и Пирро Норд («Пирро-дэль-Эрба»; ~1.35 млн. л.; Masini, Sala, 2011) в Италии (Tyrberg, 2008; Bedetti, Pavia, 2013), Хрустальной пещеры Беременд в Венгрии (первоначально называвшегося «Беременд 16»; Janossy, 1992), датированной 1.5–1.2 млн. л. (Pazonyi et al., 2019), местонахождения Бетфия-9 в Румынии, датированного около 1.2 млн. л. (Kessler, 2013; см. Terzea, 1996), а также несколько более древнего (1.3 млн. л.) местонахождения Бетфия-2 (Tyrberg, 2008; Kessler, 2013). Древнейшая находка широконоски в Западной Европе относится к местонахождению Хуескар-1 (Huescar-1) на юге Испании, датированному 0.9 млн. л. (Sanchez Marco, 1989; см. Gibert et al., 2007). Примерно этому возрасту (0.9–0.7 млн. л.; Тесаков, 2004) соответствует и единственная ранее известная раннеплейстоценовая находка вида в Причерноморье, происходящая из Морозовки-1 («Черевичное-1») в окрестностях Одессы (Воинственский, 1967). В центральной Турции широконоска известна из местонахождения Дурсунлу, также датированного 1.0–0.9 млн. л. (Louchart et al., 1998).

Южноамериканский вид *S. platalea* – наиболее базальная форма в кладе широконосок, поведенчески и морфологически близкая к внешней группе и, в частности, голубокрылым чиркам *S. cyanoptera* (Johnsgard, 2010); филогенетическое положение *S. platalea* в составе клады широконосок реконструируется с затруднениями (Nelson et al., 2017). При этом географическое распространение *S. platalea* и сестринской для широконосок группы чирков *S. discors* и *S. cyanoptera* уверенно указывает на то, что клада широконосок имеет американское (возможно – неотропическое) происхождение (Johnsgard, 2010). *Spatula praeclypeata* представляет собой древнейшую находку группы в палеонтологической летописи и, по всей видимости, относится к первой волне расселения широконосок в Старом Свете. Реликтом раннечетвертичных широконосок в Старом Свете может оказаться

морфологически примитивная (см. Livezey, 1991) и поведенчески наиболее близкая к *S. platalea* (Johnsgard, 2010) южноафриканская широконоскок *S. smithii*, часто реконструируемая как таксон, сестринский к кладе *S. rhynchotis*+*S. clypeata* (Fulton et al., 2012; Mitchell et al., 2014).

Было показано, что широконоски, обладающие высокоспециализированным фильтрационным челюстным аппаратом (Kooloos et al., 1989), более эффективно фильтруют мелкие пищевые частицы (диаметром до 1.5 мм) только в присутствии непотребляемого детрита (Gurd, 2007). В том случае, если детрит отсутствует, эффективность работы их челюстного аппарата оказывается такой же, как у менее специализированной кряквы (там же). Таким образом, пищевая специализация широконосок, заключающаяся в способности крайне эффективно извлекать мелкие пищевые частицы из детритной смеси, указывает на становление группы в условиях водоёмов, обедненных макроорганикой. Предки этих птиц, по-видимому, были вынуждены находить пищу в условиях, где фильтрация обычным (плезиоморфным) типом челюстного аппарата оказывалась неэффективной. В связи с этим появление широконосок в палеонтологической летописи в раннем плейстоцене позволяет предполагать, что их эволюционное формирование могло быть связано с нарастающей аридизацией климата и падением уровня Мирового океана в гелазии (Miller et al., 2020). Примечательно, что широконоски становятся очень обычными в палеонтологической летописи по всей Европе в среднем плейстоцене (Tyrberg, 1998, 2008) – в условиях общего похолодания климата их способность к эффективному питанию в относительно олиготрофных водоемах могла оказаться существенной и в конечном счете определить их последующий эволюционный успех и широкое распространение в «холодных» фаунах позднего плейстоцена (см., в том числе, Zelenkov et al., 2021; Шнайдер и др., 2021) и современности.

Как и широконоскок, огарь *T. ferruginea* также обычен в среднем плейстоцене Европы (Tyrberg, 2008), но более древние раннеплейстоценовые находки этого или близких видов единичны и ограничиваются материалами из местонахождений Пирро Норд в Италии (~1.35 млн. л.; Bedetti, Pavia, 2013) и Дурсунлу (1.0–0.9 млн. л.) в центральной Турции (Louchart et al., 1998). *Tadorna* sp. также указана из раннего плейстоцена Тибета (Stidham et al., 2015), но эта находка также может представлять и пеганку (*T. tadorna*) – более древнюю и более обычную в палеонтологической летописи, известную уже из пограничных плиоцен-плейстоценовых отложений Европы и Северной Африки (Mourer-Chauviré, 1993; Mourer-Chauviré, Geraads, 2010). Группа огарей (*T. ferruginea* и близкие виды), согласно молекулярным оценкам, дивергировала относительно других Tadornini на рубеже миоцена и плиоцена или в плиоцене, а расхождение старосветских видов *T. ferruginea* и *T. cana* оценивается концом раннего – средним плейстоценом (1.0 или 0.6 млн. л.; Fulton et al., 2012;

Sun et al., 2017). Таким образом, позднеплиоцен–раннеплейстоценовый *T. petrina*, скорее всего, является по меньшей мере предком современных *T. ferruginea* и *T. cana*. Однако если представления о времени дивергенции *T. ferruginea* и *T. cana* Старого Света относительно австралийского *T. tadornoides* верны и составляют 1.8–1.4 млн. л. (Fulton et al., 2012; Sun et al., 2017), то *T. petrina*, как наиболее древний известный представитель этой филогенетической линии, может также оказаться предковой формой и для более инклюзивной клады, включающей *T. ferruginea*, *T. cana*, *T. tadornoides* и новозеландского *T. variegata*. Лопатка из раннего-среднего плиоцена Австралии была предварительно отнесена к *T. tadornoides* (как единственному представителю рода в Австралии) на основании исключительно размеров (Worthy, 2008) – это единственное возможное указание на присутствие этой группы в Австралийском регионе в плиоцене. Однако не только видовая, но также и родовая принадлежность этого экземпляра едва ли может быть подтверждена ввиду низкой диагностичности лопатки у утиных. Поскольку других находок *Tadorna* в позднем миоцене – раннего плейстоцене Австралии не известно (см. Vickers-Rich et al., 1991; Boles, 2006; Worthy, Nguyen, 2020), можно предположить, что ранняя эволюция обсуждаемой филогенетической линии *Tadornini* могла иметь место в Евразии, где похожие на современных представители трибы известны уже с конца раннего миоцена (Зеленков, 2019). Проникновение огарей, родственных *T. ferruginea* и населяющих исключительно открытые степные и луговые местообитания, из Центральной Азии в Австралию и Новую Зеландию может объясняться формированием коридора из открытых саванных ландшафтов в юго-восточной Азии (в частности, на островах Зондского архипелага) в раннем-среднем плейстоцене (Meijer et al., 2015; Louys, Roberts, 2020).

Совместное присутствие огаря *T. ferruginea* и широконоски *Spatula clypeata* характеризует многие среднеплейстоценовые местонахождения с территории Европы (Tyrberg, 1998, 2008), но для раннего плейстоцена эта ассоциация была выявлена только в несколько более молодом местонахождении Пирро Норд («Пирро-дэль-Эрба») в Центральной Италии, откуда реконструируется репрезентативная фауна птиц, включающая значительное число обитателей открытых луговых или степных ландшафтов (Bedetti, Pavia, 2013). Преобладание открытых саванноподобных ландшафтов также характерно и для окрестностей пещеры Таврида (Лопатин, 2019; Zelenkov et al., 2019), где обнаружены формы, близкие к вышеуказанным современным видам. При этом если широконоска в настоящее время населяет разнообразные местообитания в умеренном поясе Евразии (в том числе, степные), то огари в естественных условиях – обитатели исключительно аридных луговых и степных стадий. Более древнее появление обозначенной авифаунистической ассоциации в юго-восточной Европе свидетельствует о том, что она, очевидно, имеет восточное происхождение.

8-6. Эволюция сообществ нырковых уток в миоцене Евразии. Примечательна палеонтологическая летопись нырковых уток. В раннем миоцене одной из доминирующих группой утиных были *Oxyurinae* s.l. Древнейшие ныряющие утки, принадлежащие этой кладе, найдены в нижнем миоцене Новой Зеландии (род *Manuherikia*; Worthy, Lee, 2008; Worthy et al., 2022) и Аргентины (нелетающая *Cayaoa bruneti* Tonni, 1979; De Mendoza, 2019). К этой группе, по-видимому, может относиться и олигоценовая *Uyrekura* из Казахстана (глава 5-1), сходная морфологически с *Biziura*. Древнейшая находка нырковых уток современного типа происходит из верхнего олигоцена Казахстана и представлена дистальным фрагментом локтевой кости, отнесенным к современному роду *Somateria* (Курочкин, 1968). Переизучение данного образца показало его несомненную близость к нырковым уткам из трибы *Mergini* и роду *Somateria*, в частности, однако фрагментарность находки не позволяет с полной уверенностью относить ее к современному роду.

Из континентальных отложений среднего миоцена Центральной Азии и США известен ископаемый род нырковых уток *Protomelanitta*, близкий к современным *Mergini*, однако еще не достигший эволюционного уровня современных представителей трибы. По строению тарсометатарсуса *Protomelanitta* удивительно схож с современными *Mergini*, однако строение плечевой кости указывает на его базальное положение (Зеленков, 2011б). Предполагаемые *Mergini* найдены также в среднем-верхнем миоцене Северной Америки («*Mergus*» *miscellus*, *Ocyplonessa* («*Histrionicus*») *shotwelli*: Brodkorb, 1961; Alvarez, Olson, 1978) Центральной и Восточной Европы («*Clangula*», «*Mergus*»: Gál et al., 1998-1999; Heizmann, Hesse, 1995). В верхах нижнего миоцена Прибайкалья известны остатки уток, также похожих на *Mergini* (Зеленков, Мартынович, 2013). Интересно, что в морских отложениях среднего миоцена нырковые утки подобного морфологического типа отсутствуют – в частности, они не найдены в богатой остатками околородных птиц формации Пунго местонахождения Ли Крик Майн (Olson, Rasmussen, 2001).

Кардинальным образом меняется палеонтологическая летопись нырковых уток в верхнем миоцене – нижнем плиоцене. В отложениях нижнего плиоцена указанной выше приморской фауны птиц Ли Крик Майн нырковые утки из трибы *Mergini* представлены очень богато (Olson, Rasmussen, 2001). В этом же интервале (верхний миоцен–нижний плиоцен) в континентальных отложениях Монголии и Китая появляются настоящие нырки из рода *Aythya* (не известные до верхнего миоцена; Stidham, 2015; Зеленков, 2012б, 2019б, в), а *Mergini* полностью исчезают.

Можно предложить следующее объяснение наблюдаемому распределению нырковых уток: в конце раннего-среднего миоцена, когда климат в Евразии был достаточно гумидным, богатые животной пищей континентальные водоемы Евразии и Северной Америки были населены нырковыми утками типа *Protomelanitta* и *Ocyplonessa*. По молекулярным данным

дивергенция *Mergini* датируется около 15 млн. л. (Sun et al., 2017), что примерно соответствует массовому появлению этой группы в летописи в среднем миоцене. С нарастанием аридности в конце миоцена какие-то из этих утиных были вынуждены осваивать более кормные морские местообитания. Важную роль в данном процессе могло сыграть предполагаемое увеличение продуктивности Мирового океана, вызванное установлением около 8 млн. л. н. в Азии муссонного режима и, как следствие, глобальным увеличением сноса в океан некоторых элементов, в первую очередь, фосфора (Filippelli, 1997). Именно с этим историческим эпизодом может быть связано формирование более продвинутых современных *Mergini*. В соответствии с этим предположением, по молекулярным данным родовая дивергенция *Mergini*, имевшая место в среднем и начале позднего миоцена, завершается примерно к 8 млн. л. (Sun et al., 2017). Ранее С. Олсон (Olson, 1984), отметив возможную связь роста разнообразия морских птиц в целом с увеличением продуктивности океана в позднем миоцене, предположил, что в это время ареалы ряда северных видов могли значительно сдвинуться на юг.

О возможности непосредственного родства среднемиоценовых нырковых уток и современных *Mergini* говорит их сходная морфология. После исчезновения во внутренних водоемах Азии примитивных нырковых уток здесь в конце миоцена появляются представители рода *Aythya*. Когда произошла эта смена фаун, пока не известно, поскольку местонахождения низов миоцена единичны, и нырковых уток из них пока не описано. При этом нырки (*Aythya* и *Netta*) не близкородственны *Mergini* и таким образом не могут считаться их прямыми потомками (Sun et al., 2017; contra Зеленков, 2012б). По молекулярным данным дивергенция нырков из рода *Aythya* датируется плиоценом (менее 4 млн л), что не соответствует палеонтологическим данным, поскольку уже вполне современная *Aythya molesta* известна из более древних (около 5 млн. л.) отложений Монголии (Зеленков, 2012б). Несколько более древняя *Aythya shihuibas* из позднего миоцена Китая обладает все же более примитивной морфологией по сравнению с современными представителями рода (Stidham, 2015), что может свидетельствовать о становлении этой группы в более ранние эпохи позднего миоцена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Систематическое изучение значительного объема палеонтологических материалов по ископаемому разнообразию курообразных и гусеобразных птиц (парвкласс Galloanseres) позволяет реконструировать основные этапы эволюции этих двух групп (в том числе, формирование фаун современного типа) в кайнозое Евразии – с позднего палеоцена и раннего эоцена по плейстоцен. Древнейшие кайнозойские Galliformes и Anseriformes представлены стволовыми группами в позднем палеоцене – раннем эоцене; первые кроновые представители обоих отрядов (в качестве ископаемых семейств современной радиации) сменяют стволовые группы в позднем эоцене (бартон–приабон) и прослеживаются в фаунах вплоть до середины раннего миоцена. Представители современных семейств Phasianidae и Anatidae впервые появляются уже в позднем олигоцене и к раннему миоцену начинают доминировать в фаунах Galloanseres современного умеренного пояса Евразии.

Курообразные Paraortygidae, характерные для позднего эоцена – олигоцена Евразии, впервые реконструированы как члены кроновой радиации отряда и сестринская группа к Phasianoidea. Они рассматриваются как наиболее вероятные предки современного семейства фазановых. Древнейшие Phasianidae представлены мелкими лесными формами, морфологически и, по-видимому, экологически сходными с современными джунглевыми куропатками Rollulinae – последние появляются в летописи на рубеже раннего и среднего миоцена вместе с крупными фазанами нескольких ископаемых родов. Для ранне- и среднемиоценовых авифаун Евразии характерно повышенное таксономическое разнообразие Galliformes, вполне сравнимое (с учетом неполноты летописи) с таковым современности Юго-Восточной Азии. В Центральной Европе такое разнообразие сохраняется до позднего миоцена. В среднем миоцене – раннем плиоцене Евразии крупную радиацию претерпевают перепелиные Coturnicini, экологически связанные с более открытыми местообитаниями. Ископаемые роды *Palaeocryptonyx*, *Chauvireria*, *Tologuica* и *Plioperdix* реконструируются как все более прогрессивные представители этой трибы, близкие к современным *Coturnix*. Таксономическое разнообразие Galliformes минимально в позднем миоцене (2–3 формы в локальных фаунах) и вновь несколько увеличивается в плиоцене. В плиоцене Европы также документируется уникальное сосуществование Tetraonini и Pavonini. Современные роды Phasianidae появляются в раннем–позднем плиоцене, современные виды – в раннем–среднем плейстоцене (калбрии–чибании). Ископаемые виды курообразных не известны позднее начала среднего плейстоцена.

Древнейшие Anseriformes представлены палеоцен–раннеэоценовыми бродильщиками Presbyornithidae и крупными, отчасти похожими на пеламедей *Naranbulagornis*; в позднем

эоцене они сменяются ныряющими *Cousteauvia* и первыми «утками» *Romainvilliidae* – близкими родственниками *Anatidae* и предполагаемыми потомками пресбиорнисов. Происхождение *Anatidae* связывается с освоением потомками пресбиорнисов способности к фильтрации мелких пищевых объектов и, таким образом, с переключением на питание, не привязанное строго к субстрату (берега и дно водоемов). Это спровоцировало эволюционный переход от бродильных к укороченным плавательным конечностям и открыло возможности для дальнейшей специализации и диверсификации утиных. *Anatidae* доминируют в фаунах гусеобразных начиная с середины олигоцена и характеризуются заметным таксономическим и экологическим разнообразием на протяжении всего миоцена. В среднем миоцене в континентальных водоемах обычны представители трибы *Mergini*, которые в позднем миоцене заменяются *Aythiini*. До второй половины позднего миоцена в летописи преобладают стволовые представители современных линий, такие как *Anserobranta* (стволовые *Anserinae*) и *Chenoanas* (стволовые *Anatinae*). Некоторые современные роды утиных (например, *Tadorna*) появляются уже в среднем миоцене, но в целом фауны *Anatidae* обретают современный облик (на уровне рода) только во второй половине позднего миоцена. Древнейшие находки современных видов относятся к концу раннего плейстоцена. При этом отдельные ископаемые виды утиных прослеживаются в фаунах Евразии вплоть до позднего плейстоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеева Н.В.* Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2000. 142 с.
2. *Бадамгарав Д., Решетов В.Ю.* Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 25)
3. *Барышников Г.Ф., Потапова О.Р.* Птицы среднего палеолита Крыма // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 182. С. 30–63.
4. *Белик В.П.* Состояние популяций серой утки на юге России // Казарка. 2014. Вып. 17. С. 118–124.
5. *Беличенко Е.С., Зеленков Н.В.* Древнейшие Anserinae (Aves: Anatidae) Северного Полушария // ПАЛЕОСТРАТ-2022. Тез. докл. Москва: ПИН РАН, 2022. С. 10.
6. *Беличенко Е.С., Зеленков Н.В.* Древнейшие гуси и лебеди из среднего и позднего миоцена Европы // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. XLVIII сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2022. С. 192–193.
7. *Бианки В.В., Дзержинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И.* Некоторые морфологические особенности гоголя (*Viscerphala clangula*) как источник его адаптивных свойств // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 8. С. 968–974.
8. *Бианки В.В., Дзержинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И.* Морфофункциональные особенности ротового аппарата лутка (*Mergellus albellus*), связанные с его трофическими адаптациями // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 5. С. 577–587.
9. *Богданович И.А.* Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоол. 1997. С. 1–152.
10. *Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С.* Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллофранка // Стратигр. Геол. коррел. 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.
11. *Величко А.А.* Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена). Москва: ГЕОС, 1999.
12. *Вислобокова И.А.* О парнопалых из нижнего миоцена бухты Тагай о. Ольхон (Байкал) // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 134–138.
13. *Вислобокова И.А., Ербаева М.А., Сотникова М.В.* Ранневиллофранкский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратигр. Геол. коррел. 1993. Т. 1. С. 87–96.
14. *Воинственский М.А.* Ископаемая орнитофауна Украины / Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3. Киев: Наукова думка, 1967. С. 3–76.
15. *Волкова Н.В.* Элементы тропической биоты в фауне лесных птиц раннего миоцена Восточной Сибири // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Матер. Всерос. конф., посв. 120-л. Г.П. Дементьева. Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2018. С. 90–93.
16. *Волкова Н.В.* Лесные птицы дочетвертичного кайнозоя Азии – ключ к пониманию эволюции и расселения воробьеобразных (Passeriformes) // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сесс. Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 227–228.
17. *Волкова Н.В.* Лесные птицы Восточной Сибири и Европы в период миоценового климатического оптимума. Биогеографическое значение сходств и различий орнитокомплексов // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сесс. Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 201–202.

18. Волкова Н.В. Зеленков Н.В. Филогенетическое положение ископаемых гусей из неогена Западной Монголии // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 10 всерос. науч. шк. мол. уч.-палеонтол. М.: ПИН РАН, 2013. С. 13–14.
19. Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Когтелазающая воробьиная птица (Passeriformes, Certhioidea) из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 53–60.
20. Волкова, Зеленков Н.В. К разнообразию и морфологии Anserini (Aves: Anatidae) позднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 70–77.
21. Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Часть I: региональная геология верхнего эоцена и нижнего олигоцена. М.: ГЕОС, 1996, 314 с. (Труды ГИН, вып. 489).
22. Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Часть II: геологические и биотические события. М.: ГЕОС, 1998, 250 с. (Труды ГИН, вып. 507).
23. Горобец Л.В. Останки миоценовых птиц с острова Ольхон в фондах Национального научно-природоведческого музея НАН Украины // Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение. Матер. междунар. конф. М.: КМК, 2013. С. 68–73.
24. Горобец Л. Птахи як індикатори палеоєкологічних змін екосистем півдня східної Європи (на прикладі еоцен-голоценових авіфаун). Дисс... д.б.н. Киев: Київ. нац. унів. ім. Т. Шевченка, 2018. 406 с.
25. Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б. Подкласс Testudinata // А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков (ред.). Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 М.: ГЕОС, 2017. С. 27–375.
26. Девяткин Е.В. Кайнозой внутренней Азии (стратиграфия, геохронология, корреляция). Москва: Наука, 1981. 196 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. геол. экспед. Вып. 27)
27. Девяткин Е.В. Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратигр. геол. коррел. 1994. Т. 2. № 2. С. 35–45.
28. Девяткин Е.В., Жегалло В.И. Новые данные о местонахождениях неогеновых фаун северо-западной Монголии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 330–356.
29. Девяткин Е.В., Зажигин В.С. Эоплейстоценовые отложения и новые местонахождения фауны млекопитающих Северной Монголии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С. 357–363.
30. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.) Птицы Советского Союза. Т. IV. М.: Советская наука, 1952. 640 с.
31. Дзержинский Ф.Я. Некоторые вопросы биомеханики челюстного аппарата птиц // Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 9. С. 1436–1446.
32. Дзержинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М, 1972. 154 с.
33. Дзержинский Ф.Я. К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 54–67.
34. Дзержинский Ф.Я. Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции куриных // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980. С. 148–158.
35. Дзержинский Ф.Я. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 7. С. 1030–1041.
36. Дзержинский Ф.Я. Адаптация челюстного аппарата птиц в приложении к вопросам филогенетики класса. Дисс... д. б. н. Москва: МГУ, 1993. 533 с.
37. Дзержинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И. О возможных филогенетических связях гусеобразных птиц // Казарка. 2002. Вып. 8. С. 19–39.

38. *Ербаева М.А., Карасев В.В., Алексеева Н.В.* Новые данные по стратиграфии плиоцен-плейстоценовых отложений Забайкалья // Геол. геофиз. 2005. Т. 46. С. 414–423.
39. *Воинственский М.А.* Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3 / Ред. И.Г. Пидопличко. Киев: Наук. думка, 1967. С. 3–76.
40. *Зажигин В.С., Лопатин А.В.* История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 1. *Heterosminthus* (Lophocricetinae) // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 90–102.
41. *Зажигин В.С., Лопатин А.В.* История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 61–75.
42. *Зажигин В.С., Лопатин А.В., Покатилов А.Г.* История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 5. *Lophocricetus* (Lophocricetinae) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 62–75.
43. *Зеленков Н.В.* Четвертичные гусеобразные Дюктайской пещеры (Юго-Восточная Якутия) // Гусеобразные птицы Северной Евразии: Тез. докл. Санкт-Петербург, 2005. С. 124–125.
44. *Зеленков Н.В.* Фазановые (Aves: Phasianidae) неогена Центральной Азии / Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. четвертой всерос. науч. шк. мол. уч.-палеонтол. Москва, ПИН РАН, 2007. С. 17–18.
45. *Зеленков Н.В.* Четвертичные гусеобразные Дюктайской пещеры (Юго-Восточная Якутия) // Казарка. 2008. Вып. 11(1). С. 13–21.
46. *Зеленков Н.В.* Филогенетический анализ некоторых неогеновых родов фазановых (Aves: Phasianidae) // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 77–82.
47. *Зеленков Н.В.* Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц) // Зоологический журнал. 2011а. Т. 90. № 7. С. 883–890.
48. *Зеленков Н.В.* Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011б. № 2. С. 70–77.
49. *Зеленков Н.В.* *Ardea sytchevskaya* – новый вид цапли (Aves: Ardeidae) из среднего миоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2011в. № 5. С. 94–101.
50. *Зеленков Н.В.* Ранняя эволюция гусеобразных (Aves: Anseriformes) / Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Матер. II Всерос. конф. СПб.: ЗИН РАН, 2011г. С. 161–164.
51. *Зеленков Н.В.* Ранняя эволюция гусеобразных: гемиплазии и филогенетическое положение пресбиорнитид / Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями. Тез. докл. межд. конф. Элиста, 2011д. С. 34–35.
52. *Зеленков Н.В.* Нырковые утки в миоцене Монголии / Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями. Тез. докл. Элиста, 2011е. С. 34.
53. *Зеленков Н.В.* Птицы неогена Центральной Азии. Дисс... к.б.н. Москва, ПИН РАН, 2011ж.
54. *Зеленков Н.В.* Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене // Палеонтол. журн. 2012а. № 5. С. 74–85.
55. *Зеленков Н.В.* Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 2012б. № 6. С. 59–71.
56. *Зеленков Н.В.* Кладистический анализ, эволюция и палеонтология // Современная палеонтология: классические и новейшие методы - 2012. М.: ПИН РАН, 2012в. С. 9–25.
57. *Зеленков Н.В.* История уток Евразии в миоцене // Казарка. 2013а. Вып. 16. С. 13–36.
58. *Зеленков Н.В.* Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013б. Т. 92. № 9. С. 10771087. –

59. *Зеленков Н.В.* Система птиц (*Aves: Neornithes*) в начале XXI века // Современные проблемы биологической систематики. (Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 2.) / Ред. Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. СПб., 2013в. С. 174–190.
60. *Зеленков Н.В.* Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.
61. *Зеленков Н.В.* Номенклатура скелета птиц // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. М.: ГЕОС, 2015а. С. 61–83.
62. *Зеленков Н.В.* Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц // Журн. общ. биол. 2015б. Т. 76. № 4. С. 266–279.
63. *Зеленков Н.В.* Авифауны Азии в мезозое и кайнозое (история становления современных сообществ птиц) // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады. / Ред. А.Ф. Ковшарь. Алматы: Мензбир. орнитол. об-во. 2015в. С. 37–74.
64. *Зеленков Н.В.* Птицы и биохронология неогена Евразии // Современные проблемы палеонтологии. Матер. LXI сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2015г. С. 150–152.
65. *Зеленков Н.В.* Примитивная поганка (*Aves, Podicipedidae*) в миоцене Восточной Сибири (озеро Байкал, остров Ольхон) // Палеонтол. журн. 2015д. Вып. 5. С. 69–77
66. *Зеленков Н.В.* Методы филогенетики и эволюционной биологии: достижения и ограничения // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады. / Ред. А.Ф. Ковшарь. Алматы: Мензбир. орнитол. об-во. 2015д. С. 138–165
67. *Зеленков Н.В.* Ревизия неворобьиных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 1. *Anseriformes* // Палеонтол. журн. 2016а. № 5. С. 83–86.
68. *Зеленков Н.В.* Ревизия неворобьиных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 2. *Galliformes* // Палеонтол. журн. 2016б. № 6. С. 79–91.
69. *Зеленков Н.В.* Авифауна Полгарди (верхний миоцен Венгрии): значение для реконструкции эволюции птиц Евразии в миоцене / 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Матер. LXII сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016в. С. 237–239.
70. *Зеленков Н.В.* Находки фрагментов скелетов птиц в среднем миоцене Северного Кавказа // Доклады Акад. Наук. 2017а. Т. 477. № 3. С. 372–374.
71. *Зеленков Н.В.* К истории авифаун аридного пояса Азии // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2017б. Т. 3. С. 9–28.
72. *Зеленков Н.В.* Эволюция сообществ утиных (*Aves, Anseriformes*) Евразии в Кайнозое // Совр. пробл. биол. эволюции: матер. III междунар. конф. М., ГДМ, 2017в. С. 421–423.
73. *Зеленков Н.В.* Древнейшая утка (*Anseriformes, Romainvillia*) в Азии и происхождение *Anatidae* // Докл. Акад. Наук. 2018а. Т. 483. С. 228–230.
74. *Зеленков Н.В.* Изменчивость посткраниального скелета у речных уток (*Anatidae: Anas s. l.*) // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Матер. Всерос. конф. М.: КМК, 2018б. С. 155–156.
75. *Зеленков Н.В.* Систематическое положение *Palaeortyx* (*Aves, ?Phasianidae*) и замечания по эволюции *Phasianidae* // Палеонтол. журн. 2019а. № 2. С. 84–93.
76. *Зеленков Н.В.* Эволюция утиных (*Aves: Anatidae s.l.*) Евразии в Кайнозое // Журн. общ. биол. 2019б. Т. 80. С. 323–333.
77. *Зеленков Н.В.* Ископаемые птицы Монголии: история изучения и эволюция фаунистических комплексов // Палеонтология, палеобиогеография и биостратиграфия Монголии / Ред. А.В. Лопатин. М.: ПИН РАН, 2019в. С. 76–103.

78. Зеленков Н.В. Успехи изучения ископаемых птиц Монголии // 50 лет Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции. Итоги / Ред. С.В. Рожнов. М.: РАН. 2019г. С. 121–135.
79. Зеленков Н.В. Ревизия палеоцен-эоценовых монгольских *Presbyornithidae* (Aves: Anseriformes) // Палеонтол. журн. 2021а. № 3. С. 83–91.
80. Зеленков Н.В. Новые таксоны птиц (Aves: Galliformes, Gruiformes) из нижнего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2021б. № 4. С. 84–93.
81. Зеленков Н.В. Разнообразие и эволюция ископаемых гусеобразных (Aves: Anseriformes) Евразии / Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Матер. II Всерос. конф. и школ. для мол. уч. памяти Ф.Я. Дзержинского. М., КМК, 2022а. С. 106–114.
82. Зеленков Н.В. Изменчивость посткраниального скелета речных уток (*Anas* s.l.): выявление узлов приложения естественного отбора / Современные проблемы биологической эволюции: матер. IV междунар. конф. М.: ГДМ, 2022б. С. 308–310.
83. Зеленков Н.В. Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula graeslureata* sp. nov.) – древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма // Палеонтол. журн. 2022в. № 6. С. 92–104.
84. Зеленков Н.В., Беличенко Е.С. Динамика авифауны Западной Кубы в позднечетвертичное время (по материалам из пещеры Эль-Аброн) // Докл. РАН. Науки о жизни. 2022. Т. 502. С. 9–12.
85. Зеленков Н.В., Боескоров Г.Г. Дюктайский гусь (*Anser djuktaiensis*) и черный журавль (*Grus monacha*) в плейстоцене центральной Якутии // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021. Т. 499. С. 304–308.
86. Зеленков Н.В., Горобец Л.В. Ревизия *Plioperdix* (Aves: Phasianidae) из плио-плейстоцена Украины // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 90–101.
87. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 1. Род *Tologuica* gen. nov. // Палеонтол. журн. 2009а. № 2. С. 86–92.
88. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* // Палеонтол. журн. 2009б. № 3. С. 79–86.
89. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrmaticus* // Палеонтол. Журн. 2010. № 3. С. 79–87.
90. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Современное состояние изученности птиц неогена Центральной Азии / Аркадию Яковлевичу Тугаринову посвящается... Сборник научных статей. / Ред. Н.В. Мартынович. Красноярск: КККМ, 2011. С. 44–70.
91. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Речные утки (Aves: Anatidae) из среднего миоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 88–95.
92. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Два новых вида гусеобразных (Aves: Anseriformes) из верхнего плейстоцена Якутии - первые вымершие виды четвертичных птиц с территории России // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 70–79.
93. Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
94. Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. Древнейшая фауна птиц Байкала // Байкал. зоол. журн. 2012. № 3 (11). С. 12–17.
95. Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2013. Т. 2. С. 73–93.
96. Зеленков Н.В., Мартынович Н.В., Волкова Н.В., и др. Древнейший байкальский петух // Байкал. зоол. журн. 2018. № 2 (23). С. 5–10.

97. *Зеленков Н.В., Сыромятникова Е.В., Тарасенко К.К., и др.* Юго-восточная Европа как арена эволюции позвоночных в позднем миоцене // Палеонтол. журн. 2022. № 2. С. 93–108.
98. *Зиновьев А.В.* Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: КМК, 2010. 285 с.
99. *Карху А.А.* Конвергенция в строении плечевого сустава колибри, курообразных и тинаму // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков / Ред. Курочкин Е.Н., Рахимов И.И. Казань: Магариф, 2001. С. 118–132.
100. *Коблик Е.Н., Зеленков Н.В.* Что происходит с макросистематикой птиц? Четверть века после системы Сибли // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады. / Ред. А.Ф. Ковшарь. Алматы: Мензбир. орнитол. об-во., 2015. С. 74–103.
101. *Коблик Е.А., Редькин Я.А.* Горячие точки таксономии гусеобразных фауны России и сопредельных регионов // Казарка. 2004. Вып. 10. С. 47–65.
102. *Ковальчук А.Н., Горобец Л.В., Сыромятникова Е.В., и др.* Позвоночные из понтических отложений Шкодовой Горы (северо-западное Причерноморье, верхний миоцен) // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 78–92.
103. *Корзун Л.П.* Некоторые аспекты приспособления птиц к схватыванию добычи под водой // Вестник МГУ. 1975. Вып. 3. С. 9–15.
104. *Короткевич Е.Л.* История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы. Киев: Наук. думка, 1988. 164 с.
105. *Кузьмина М.А.* Тетеревиные и фазановые СССР: эколого-морфологическая характеристика. Алма-Ата: Наука, 1977. 295 с.
106. *Курочкин Е.Н.* Ископаемые остатки олигоценых птиц из Монголии // Орнитология. 1968а. Вып. 9. С. 323–330.
107. *Курочкин Е.Н.* Новые олигоценые птицы Казахстана // Палеонтол. журн. 1968б. № 1. С. 92–101.
108. *Курочкин Е.Н.* К авифауне плиоцена Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. научн.-исслед. геол. экспедиц. 1971а. Т. 3. С. 58–67.
109. *Курочкин Е.Н.* Состояние и задачи палеорнитологии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971б. Вып. 130. С. 347–355.
110. *Курочкин Е.Н.* Обзор палеогеновых птиц Азии // Орнитология. 1973. Вып. 11. С. 317–328.
111. *Курочкин Е.Н.* Новые данные о птицах плиоцена Западной Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. научн.-исслед. геол. экспедиц. 1976. Вып. 3. С. 51–67.
112. *Курочкин Е.Н.* Методы изучения ископаемых птиц // Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 152–163.
113. *Курочкин Е.Н.* Новые птицы из среднего плиоцена Монголии // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 150–154.
114. *Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.
115. *Курочкин Е.Н.* Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. М.: Наука, 1988. С. 33–42.
116. *Курочкин Е.Н., Ганя И.М.* Птицы среднего сармата Молдавии // Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. С. 45–70.

117. Курочкин Е.Н., Дайк Г.Дж. Первые ископаемые совы (Aves: Strigiformes) из палеогена Азии и обзор палеонтологической летописи отряда совообразных // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 85–97.
118. Лискун И.Г., Бадамгарав Д. Литология кайнозоя Монголии. М., Наука, 1977. 159 с.
119. Логачев Н.А., Ломоносова Т.К., Климанова В.М. Кайнозойские отложения иркутского амфитеатра. М.: Наука, 1964. 194 с.
120. Лопатин А.В. Обзор ископаемых млекопитающих Монголии // Палеонтология, палеобиогеография и биостратиграфия Монголии. М., ПИН РАН, 2019а. С. 22–75.
121. Лопатин А.В. Затерянный мир Тавриды: древнейшая ископаемая пещерная фауна в Крыму // Природа. 2019б. № 6 (1246). С. 53–61.
122. Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В., и др. Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. Наук. 2019. Т. 485. С. 381–385.
123. Мац В.Д., Уфимцев М.М., Мандельбаум А.М., и др. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: строение и геологическая история. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 252 с.
124. Международный кодекс зоологической номенклатуры. М.: КМК, 2004. 223 с.
125. Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 503 с.
126. Несин В.А. Неогеновые Murinae (Rodentia, Muridae) Украины. Сумы: Унив. кн., 2013. 176 с.
127. Оксиненко П.В., Лавров А.В. История формирования пещеры Таврида – памятника фауны позвоночных позднего виллафранка и ее палеонтологическое значение // Вестн. Моск. унив. Сер. Геогр. 2021. № 1. С. 27С42.
128. Паластрова Е.С. Птицы востока Южной Сибири на рубеже плиоцена и плейстоцена Автореф. дисс.. к.б.н. М., ПИН РАН, 2022. 228 с.
129. Паластрова Е.С., Зеленков Н.В. Ископаемый вид *Eremophila* и другие жаворонки (Aves, Alaudidae) из верхнего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Палеонтол. журн. 2020а. № 2. С. 94–110.
130. Паластрова Е.С., Зеленков Н.В. Ископаемая овсянка *Emberiza shaamarica* (Aves, Emberizidae) из верхнего плиоцена Центральной Азии // Палеонтол. журн. 2020б. № 6. С. 96–104.
131. Пантелеев А.В. Костные остатки птиц из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры // Пр. археол. этногр. антропол. Сибири и сопр. терр. 2002. Вып. 8. С. 173–178.
132. Пантелеев А.В. Изучение миоценовых птиц юга Европейской России // Пр. палеонтол. и археол. юга России и сопред. терр. Ростов-на-Дону, 2005. С. 73–74.
133. Певзнер М.А., Вангенгейм Е.А., Жегалло В.И. и др. Корреляция отложений позднего неогена Центральной Азии и Европы по палеомагнитным и биостратиграфическим данным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1982. № 6. С. 5–15.
134. Попов С.В., Воронина А.А., Гончарова И.А. Стратиграфия и двустворчатые моллюски из олигоцена – нижнего миоцена Восточного Паратетиса / Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1993. Т. 256. 207 с.
135. Попов С.В., Ахметьев М.А., Лопатин А.В., и др., Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Часть I. Поздний эоцен-ранний миоцен. М.: Науч. мир, 2009. 194 с.
136. Поповкина А.Б., Поярко Н.Д. История исследования филогенетических отношений и построения систем гусеобразных // Казарка. 2002. Вып. 8. С. 41–77.
137. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Часть 1. Л.: Наука, 1972. 424 с.

138. *Потапов Р.Л.* Отряд курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с.
139. *Потапов Р.Л.* Происхождение и эволюция фауны курообразных птиц (Galliformes) Эфиопской области // Зоол. журн. 1999. Т. 78. С. 301–302.
140. *Потапова О.Р.* Белые куропатки (род *Lagopus*) в плейстоцене Северного Урала // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 147. С. 46–58.
141. *Потапова О.Р., Барышников Г.Ф.* Птицы из ашельской стоянки в пещере Треугольной на Северном Кавказе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1993. Т. 249. С. 48–65.
142. *Рековец Л.И., Пашков А.В.* Новые местонахождения микротериофауны позднего неогена Украины // Викопа фауна і флора України: палеоекологічний та стратиграфічний аспекти / Ред. Гожик П.Ф. Київ: Інст. Геол. наук НАН України, 2009. С. 354–360.
143. *Северцов А.С.* Направленность эволюции. М.: МГУ, 1990. 272 с.
144. *Серебровский П.В.* Новые виды птиц из бинагадинских отложений // Докл. АН СССР. Новая серия. 1940а. Т. 27. № 7. С. 766–768.
145. *Серебровский П.В.* О птицах бинагадинских кировых пластов // Изв. Азерб. фил. АН СССР. 1940б. № 3. С. 71–75.
146. *Серебровский П.В.* Птицы из плиоценовых отложений Одессы // Докл. АН СССР. 1941. Т. 33. С. 476–479.
147. *Серебровский П.В.* Птицы бинагадинских кировых отложений // Тр. Естеств.-истор. музея АН АзССР. 1948. Т. 1–2. С. 21–68.
148. *Сизов А.В., Клементьев А.М.* Геологическое строение и тафономия тагайского местонахождения раннемиоценовой фауны позвоночных // Евразия в кайнозой. Стратиграфия, палеоэкология, культуры. 2015. Вып. 4. С. 206–218.
149. *Сизов А.В., Клементьев А.М., Фролов П.Д., и др.* Новости изучения биоты ангинской аллювиальной толщи Прибайкалья (ранний плейстоцен, бассейн Верхней Лены) // Фундаментальные проблемы квартара: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Матер. X Всерос. сов. М.: ГЕОС, 2017. С. 383–384.
150. *Синица М.В.* Микротериофауна мезотических отложений местонахождения Егоровка // Биостратиграфические основы построения стратиграфических схем фанерозоя Украины. Киев: ИГН НАН, 2008. С. 285–289.
151. *Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В.* Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
152. *Соболев Д.В.* Водоплавающие птицы позднего неогена Украины // Природничі науки на межі століть. Ніжин, 2004. С. 83–84.
153. *Сыч В.Ф.* Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц. Киев: Наук. думка, 1985. 172 с.
154. *Сыч В.Ф.* Морфология локомоторного аппарата птиц. СПб.–Ульяновск: Изд-во Средневолжского науч. центра, 1999. 520 с.
155. *Тарасенко К.К., Лопатин А.В., Зеленков Н.В., и др.* Новые местонахождения наземных и морских позвоночных позднего миоцена в Адыгее (Россия, Северный Кавказ) // Докл. Акад. наук. 2014. Т. 459. № 6. С. 726–729.
156. *Тарчевская В.А.* Определение пола у уток на ранних стадиях развития // Орнитология. 1972. Вып. 10. С. 390–391.
157. *Тесаков А.С.* Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука, 2004. 247 с.

158. Тесаков А.С. Эволюция фаун мелких млекопитающих и континентальная биостратиграфия позднего кайнозоя юга Восточной Европы и Западной Азии. Дисс... д. г.-м. наук. М.: ГИН РАН, 2021. 167 с.
159. Тесаков А.С., Лопатин А.В. 2015. Первая находка грызунов семейства Mylagaulidae (Rodentia, Mammalia) в миоцене Восточной Сибири (остров Ольхон, озеро Байкал, Иркутская область) // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 460. С. 118–121.
160. Тесаков А.С., Сыромятникова Е.В., Данилов И.Г., и др. Успехи изучения миоценовых позвоночных местонахождения Тагай (остров Ольхон, озеро Байкал) // Палеонтология Центральной Азии и сопредельных регионов. Междунар. конф. к 45-лет. СРМПЭ. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2014. С. 75–77.
161. Тесаков А.С., Титов В.В., Швырева А.К., и др. Солнечнодольск - новое местонахождение позднемиоценовых позвоночных на Северном Кавказе // Эволюция органического мира и биотические кризисы: Матер. LVI сесс. палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2010. С. 137.
162. Тесаков А.С., Титов В.В., Сотникова М.В. Позднемиоценовые (турулийские) фауны млекопитающих юга Европейской России // Сб. науч. тр. Института геологических наук НАН Украины. 2013. Т. 6. Вып.1 С. 164–176.
163. Титов В.В., Тесаков А.С., Данилов И.Г., и др. Первая представительная фауна позвоночных позднего миоцена на юге европейской России // Докл. Акад. наук. 2006. Т. 411. С. 715–717.
164. Глеубердина П.А. Местонахождения ископаемых позвоночных Казахстана. Алматы, 2017. 300 с.
165. Тугаринов А.И. Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы // Докл. АН СССР. 1940. Т. 26. С. 311–313.
166. Тугаринов А.Я. Пластинчатоклювые. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1941. 382 с.
167. Уманская А.С. Миоценовые птицы западного Причерноморья УССР. Сообщение I // Вестн. зоол. 1979. Вып. 4. С. 17–21.
168. Филиппов А.Г., Ербаева М.А., Сычевская Е.К. Миоценовые отложения в пещере Ая на Байкале // Геол. геофиз. 2000. Т. 41. № 5. С. 755–764.
169. Хозацкий Л.И., Чхиквадзе В.М. Новые данные о миоценовых черепахах рода *Baicaletmys* // Сообщ. АН Грузии. 1993. Т. 148. № 3. С. 155–160.
170. Цвелых А.Н. Ревизия позднеплейстоценовой и голоценовой фауны Galliformes горного Крыма // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 11. С. 1354–1361.
171. Шнайдер С.В., Зеленков Н.В., Федорченко А.Ю., и др. Человек на «Крыше мира»: результаты изучения памятников каменного века Восточного Памира и Алайской долины в 2017-2021 годах. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2021. 92 с.
172. Штегман Б.К. Исследования о полете птиц // Памяти академика Петра Петровича Сушкина / Москва, Ленинград: Изд-во Академии наук СССР, 1950. С. 237–265.
173. Штегман Б.К. Особенности летных качеств серой и каменной куропаток // Зоол. журн. 1953. Т. 32. С. 677–683.
174. Agnolín F.L., Egli F.B., Chatterjee S., et al. Vegaviidae, a new clade of southern diving birds that survived the K/T boundary // Sci. Nat. 2017. V. 104: 87. DOI: 10.1007/s00114-017-1508-y
175. Akhmetiev M.A., Dodonov A.E., Sotnikova M.V., et al. Kazakhstan and Central Asia (Plains and Foothills) // Geol. Soc. America Spec. Pap. 2005. V. 382. P. 139–161.
176. Alvarenga H.M. Um primitive membro de ordem Galliformes (Aves) do Terciário médio de Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil // An. Acad. Bras. Ciênc. 1995. V. 67. P. 33–44.

177. *Alvarez R., Olson S.L.* A new merganser from the Miocene of Virginia (Aves: Anatidae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1978. V. 91. № 2. P. 522–532.
178. *Ammon L. von.* Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jungmiozäne Vogelwelt. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereines in Regensburg. 1918. Bd. 12. S. 1–70.
179. *Andrews P., Cameron D.* Rudabánya: Taphonomic analysis of a fossil hominid site from Hungary // Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 2010. V. 297. № 2. P. 311–329.
180. *Askew G.N., Marsh R.L.* Muscle designed for maximum short-term power output: quail flight muscle // J. exp. Biol. 2002. V. 205. P. 2153–2160.
181. *Bacher A.* Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Schwäne und Gänse. Unpubl. PhD. München: Universität München. 1967. 148 S.
182. *Baier D.B., Gatesy S.M., Jenkins F.A., Jr.* A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight // Nature. 2007. V. 445. P. 307–310.
183. *Ballmann P.* Les oiseaux de la Grive-Saint-Alban (Isere) // Geobios. 1969a. V. 2. P. 157–204.
184. *Ballmann P.* Die Vögel aus der althurgidalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern // Zitteliana. 1969b. Bd. 1. S. 5–60.
185. *Ballmann P.* Fossil birds from the Neogene of Gargano Peninsula (Italy), part two // Scripta Geol. 1976. V. 38. P. 1–59.
186. *Bao X.-k., Liu N.-f., Qu J.-y., et al.* The phylogenetic position and speciation dynamics of the genus *Perdix* (Phasianidae, Galliformes) // Mol. Phyl. Evol. 2010. V. 56. № 2. P. 840–847.
187. *Baryshnikov G., Potapova O.* Paleolithic birds of the Crimean Peninsula, USSR // Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Ser. 1992. № 36. P. 293–305.
188. *Baryshnikov G.F., Potapova O.R.* Pleistocene birds from the Acheulean site of the Treugolnaya Cave in the northern Caucasus // Cour. Forschungsinst. Senckenb. 1995. Bd. 181. S. 241–248.
189. *Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E., et al.* Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club, 1993. 779 p.
190. *Becker J.J.* Neogene avian localities of North America. Washington D.C., London: Smithsonian Inst. Press, 1987. 171 p.
191. *Beddard F.E.* The structure and classification of birds. London, New York and Bombay: Longmans, Green, and Co., 1898. 548 p.
192. *Bedetti C., Pavia M.* Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // Palaeontographica Abt. A. 2013. V. 298. P. 31–53.
193. *Benito J., Kuo P.-C., Widrig K.E., et al.* Cretaceous ornithurine supports a neognathous crown bird ancestor // Nature. 2022. V. 612. № 7938. P. 100–105.
194. *Bernor R.L., Fahlbusch V., Andrews P., et al.* The evolution of Western Eurasian Neogene mammal faunas: a chronologic, systematic, biogeographic, and paleoenvironmental synthesis // The evolution of Western Eurasian Neogene mammal faunas / Eds. Bernor R.L., Fahlbusch V., Mittmann H.-W. New York: Columbia Univ. Press, 1996. P. 419–470.
195. *Bernor R.L., Göhlich U.B., Harzhauser M., Semprebon G.M.* The Pannonian C hipparions from the Vienna Basin // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 2017. V. 476. P. 28–41.
196. *Bernor R.L., Kordos L., Rook L., et al.* Recent advances on multidisciplinary research at Rudabánya, Late Miocene (MN9), Hungary: a compendium // Palaeontol. Ital. 2002. V. 89. P. 3–36.

197. *Bickart K.J.* The birds of the late Miocene – early Pliocene Big Sandy Formation, Mohave County, Arizona // *Ornithol. Monogr.* 1990. V. 44. P. 1–72.
198. *Bocheński Z.* Middle Pleistocene remains of birds from Kozi Grzbiet in the Świętokrzyskie Mts. (Holy Cross Mts. — Central Poland) // *Acta Zool. Cracov.* 1984. V. 27. P. 177–186.
199. *Bocheński Z.* List of European fossil bird species // *Acta Zool. Cracov.* 1997. V. 40. P. 293–333.
200. *Bochenski Z.* Pliocene grouse of the genus *Lagopus* from Poland // *Acta Zool. Cracov.* 1991. V. 34. P. 563–577.
201. *Bocheński Z., Bocheński Zb., Tomek T.* A History of Polish Birds. Kraków: Inst. Syst. Evol. Anim. Pol. Acad. Sci., 2012. 226 p.
202. *Bocheński Zb., Kurochkin E.N.* New data on Pliocene phasianids (Aves: Phasianidae) of Moldavia and S. Ukraine // *Acta Zool. Cracov.* 1987. V. 30. P. 81–96.
203. *Bochenski Zb.M.* The comparative osteology of grebes (Aves: Podicipediformes) and its systematic implications // *Acta Zool. Cracovi.* 1994. V. 37. P. 191–346.
204. *Bocheński Zb.M., Campbell K.E.* The extinct California turkey, *Meleagris californica*, from Rancho La Brea: Comparative Osteology and Systematics // *Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles. Co.* 2006. № 509. P. 1–92.
205. *Bochenski Zb.M., Wertz K., Tomek T., Gorobets L.* A new species of the late Miocene charadriiform bird (Aves: Charadriiformes), with a summary of all Paleogene and Miocene Charadrii remains // *Zootaxa.* 2019. V. 4624. P. 41–58.
206. *Bock W.J.* Kinetics of the avian skull // *J. Morphol.* 1964. V. 114. P. 1–41.
207. *Bock W.J.* The origin and radiation of birds // *Ann. N.-Y. Acad. Sci.* 1969. V. 167. P. 147–155.
208. *Bock W.J.* History and nomenclature of avian family-group names // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1994. V. 222. P. 1–281.
209. *Boeuf O., Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux des gisements d'âge pliocène supérieur de Chilhac, Haute-Loire, France // *C.R. Acad. Sci. Paris.* 1992. V. 314. str II. P. 1091–1096.
210. *Boev Z.* Middle Villafranchian birds from Varshets (Western Balkan Range – Bulgaria) // *Cour. Forschungsinst. Senckenb.* 1995. Bd. 181. S. 259–269.
211. *Boev Z.* *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae — Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // *Geol. Balcan.* 1997. V. 27. P. 69–78.
212. *Boev Z.N.* Fossil birds of Dorkovo – an Early Pliocene site in the Rhodope Mts. (Southern Bulgaria) // *Geol. Balcan.* 1998. V. 28. P. 53–60.
213. *Boev Z.N.* On the presence of *Tetrao partium* (Kretzoi, 1962) (Aves: Tetraonidae) in the Late Pliocene of Bulgaria // *Hist. Natur. Bulgar.* 1999. V. 10. P. 85–96.
214. *Boev Z.* Fossil record and disappearance of peafowl (*Pavo* Linnaeus) from the Balkan Peninsula and Europe (Aves: Phasianidae) // *Histor. Natur. Bulgar.* 2002a. V. 14. P. 109–115.
215. *Boev Z.N.* Tetraonidae VIGORS, 1825 (Galliformes – Aves) from the Neogene-Quaternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // *Acta Zool. Cracov.* 2002b. V. 45. Spec. iss. P. 263–282.
216. *Boev Z.N.* Neogene Avifauna of Bulgaria // *Proc. 5th symp. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Zhou Z., Zhang F.* Beijing: Science Press, 2002c. P. 29–40.
217. *Boev Z.* Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora // *Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park. Zoonotes. Suppl. 3 / Eds. Bechev D., Georgiev D.* Plovdiv: Plovdiv Univ. Press, 2016. P. 299–323.

218. *Boev Z.* First European Neogene record of true pheasants from Gorna Sushitsa (SW Bulgaria) // *Hist. Natur. Bulgar.* 2020. V. 41. P. 33–39.
219. *Boev Z.N., Koufos G.D.* The late Miocene vertebrate locality of Perivolaki, Thessaly, Greece. 2. Aves // *Palaeontogr. Abt. A.* 2006. Bd 276. S. 11–22.
220. *Boles W.E.* The avian fossil record of Australia: an overview // *Evolution and biogeography of australasian vertebrates.* Sidney: Australian Scientific Publ., 2006. P. 387–411.
221. *Boles W.E.* Systematics of the fossil Australian giant megapodes *Progura* (Aves: Megapodiidae) // *Oryctos.* 2008. V. 7. P. 195–215.
222. *Boles W.E., Ivison T.J.* A new genus of dwarf megapode (Galliformes: Megapodiidae) from the Late Oligocene of Central Australia // *Smith. Contr. Paleobiol.* 1999. № 89. P. 199–206.
223. *Boles W.E., Mackness B.* Birds from the Bluff downs local fauna, Allingham Formation, Queensland // *Rec. S. Aust. Mus.* 1994. V. 27. № 2. P. 139–149.
224. *Bosboom R., Mandic O., Dupont-Nivet G., et al.* Late Eocene palaeogeography of the proto-Paratethys sea in Central Asia (NW China, southern Kyrgyzstan and SW Tajikistan) // *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* 2017. V. 427. P. 565–588.
225. *Bourdon E.* Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes) // *Naturwissenschaften.* 2005. V. 92. P. 586–591.
226. *Bout R.G., Zweers G.A.* The role of cranial kinesis in birds // *Compar. Biochem. Physiol. A.* 2001. V. 131. P. 197–205.
227. *Bravo G.A., Schmitt C.J., Edwards S.V.* What Have We Learned from the First 500 Avian Genomes? // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2021. V. 52. P. 611–639.
228. *Brodkorb P.* Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon // *Quart. J. Florida Acad. Sci.* 1961. V. 24. № 3. P. 169–184.
229. *Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1964. V. 8. P. 195–335.
230. *Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 4 (Columbiformes through Piciformes) // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1971. V. 15. P. 163–266.
231. *Buchner E., Sach V.J., Schmieder M.* New discovery of two seismite horizons challenges the Ries–Steinheim double-impact theory // *Sci. Rep.* 2020. V. 10: 22143.
232. *Buckner J.C., Ellingson R., Gold D.A., et al.* Mitogenomics supports an unexpected taxonomic relationship for the extinct diving duck *Chendytes lawi* and definitively places the extinct Labrador Duck // *Mol. Phyl. Evol.* 2018. V. 122. P. 102–109.
233. *Bulgarella M., Sorenson M.D., Peters J.L. et al.* Phylogenetic relationships of *Amazonetta*, *Speculanas*, *Lophonetta*, and *Tachyeres*: four morphologically divergent duck genera endemic to South America // *J. Avian Biol.* 2010. V. 41. P. 186–199.
234. *Burchak-Abramovich N.I., Meladze G.K.* *Rustaviornis georgicus* gen. et sp. n., a new fossil bird from the Hipparion fauna of Georgia // *Acta Zool. Cracov.* 1972. V. 17. P. 373–387.
235. *Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L.* Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix // *Mol. Phyl. Evol.* 2015. V. 84. P. 53–63.
236. *Cai T., Fjeldså J., Wu Y., et al.* What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? // *J. Biogeogr.* 2018. V. 45. № 3. P. 640–651.
237. *Casanovas-Vilar I., Garces M., van Dam J., et al.* An updated biostratigraphy for the late Aragonian and Vallesian of the Vallès-Penedès Basin (Catalonia) // *Geol. Acta.* 2016. V. 14. P. 195–217.

238. *Case G.R., Udovichenko N.I., Nesson L.A., et al.* A middle Eocene selachian fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum desert, Uzbekistan, C.I.S. // *Palaeontogr. A.* 1996. V. 242. № 4–6. P. 99–126.
239. *Cenizo M.M., Agnolín F.L.* The southernmost records of Anhingidae and a new basal species of Anatidae (Aves) from the lower-middle Miocene of Patagonia, Argentina // *Alcheringa.* 2010. V. 34. № 4. P. 493–514.
240. *Černaňský A., Syromyatnikova E.V., Kovalenko E.S., et al.* The key to understanding the European Miocene chalcides (Squamata, Scincidae) comes from Asia: the lizards of the East Siberian Tagay locality (Baikal Lake) in Russia // *Anat. Rec.* 2020. V. 303. P. 1901–1934.
241. *Champagnon J., Guillemain M., Elmberg J., et al.* Changes in Mallard *Anas platyrhynchos* bill morphology after 30 years of supplemental stocking // *Bird Study.* 2010. V. 57. № 3. P. 344–351.
242. *Chen D., Hosner P.A., Dittmann D.L., et al.* Divergence time estimation of Galliformes based on the best gene shopping scheme of ultraconserved elements // *BMC Ecol. Evol.* 2021. V. 21: 209.
243. *Cheneval J.* Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) // *Act. sympos. paléontol. G. Cuvier / Eds. Buffeteaut E., Mazin J.M., Salmon E.* Montbéliard: Ville de Montbéliard, 1983. P. 85–98.
244. *Cheneval J.* Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes a Anseriformes) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France): Révision systématique // *Palaeovertebrata.* 1984. V. 14. № 2. P. 33–115.
245. *Cheneval J.* Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocène de France. Révision systématique et évolution // *Docum. Lab. Géol. Lyon.* 1987. V. 99. P. 137–156.
246. *Cheneval J.* Fossil bird study, and paleoecological and paleoenvironmental consequences: example from the Saint-Gérard-Le-Puy deposits (Lower Miocene, Allier, France) // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 1989. V. 73. № 4. P. 295–309.
247. *Cheneval J.* L'avifaune de Sansan // *Mém. Mus. Nation. Hist. Natur.* 2000. V. 138. P. 321–388.
248. *Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C., Ratanasthien B.* The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand: systematics and paleoecology // *J. Southeast Asian Earth Sci.* 1991. V. 6. № 2. P. 117–126.
249. *Claramunt S., Cracraft J.* A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds // *Sci. Adv.* 2015. V. 1. № 11: e1501005.
250. *Clarke J.A.* Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis* (Avialae: Ornithurae) // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 2004. V. 286. P. 1–179.
251. *Clarke J.A., Norell M.A.,* 2004. New avialan remains and a review of the known avifauna from the Late Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* № 3447. P. 1–12.
252. *Clarke J.A., Chatterjee S., Li Z., et al.* Fossil evidence of the avian vocal organ from the Mesozoic // *Nature.* 2016. V. 538. № 7626. P. 502–505.
253. *Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I., et al.* Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous // *Nature.* 2005. V. 433. P. 305–308.
254. *Clifton, G.T., Carr, J.A., Biewener, A.A.* Comparative hindlimb myology of foot-propelled swimming birds // *J. Anat.* 2018. V. 232. P. 105–123.
255. *Cohen C., Wakeling J.L., Mandiwana-Neudani T.G., et al.* Phylogenetic affinities of evolutionarily enigmatic African galliforms: the Stone Partridge *Ptilopachus petrosus* and Nahan's Francolin *Francolinus nahani*, and support for their sister relationship with New World quails // *Ibis.* 2012. V. 154. № 4. P. 768–780.

256. *Costeur L., Legendre S., Aguilar J.-P., Lecuyer C.* Marine and continental synchronous climatic records: towards a revision of the European mid-Miocene mammalian biochronological framework // *Geobios*. 2007. V. 40. P. 775–784.
257. *Costeur L., Guérin C., Maridet O.* Paléocéologie et paléoenvironnement du site miocène de Sansan // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur.* 2012. V. 203. P. 661–693.
258. *Couvreux T.L.P., Dauby G., Blach-Overgaard A., et al.* Tectonics, climate and the diversification of the tropical African terrestrial flora and fauna // *Biol. Rev.* 2021. V. 96. P. 16–51.
259. *Cox W.A., Kimball R.T., Braun E.L.* Phylogenetic position of the new world quail (Odontophoridae): eight nuclear loci and three mitochondrial regions contradict morphology and the Sibley-Ahlquist tapestry // *Auk*. 2007. V. 124. P. 71–84.
260. *Cracraft J.* The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia* // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1971. V. 144. № 3. P. 171–268.
261. *Cracraft J.* Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1973. V. 151. № 1. P. 1–128.
262. *Cracraft J.* The major clades of birds // *The phylogeny and classification of tetrapods: systematics association special volume* / Ed. Benton M.J. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 339–361.
263. *Crome F.H.J.*, 1985. An experimental investigation of filter-feeding on zooplankton by some specialized waterfowl // *Austral. J. Zool.* V. 33. № 6. P. 849–862.
264. *Crowe T.M.* Molecules vs morphology in phylogenetics: a non-controversy // *Trans. R. Soc. South Africa*. 1988. V. 46. № 4. P. 317–334.
265. *Crowe T.M., Bowie R.C.K., Bloomer P., et al.* Phylogenetics, biogeography and classification of, and character evolution in, gamebirds (Aves: Galliformes): effects of character inclusion, data partitioning and missing data // *Cladistics*. 2006. V. 22. P. 495–532.
266. *Daams R., Alcalá L., de los Angeles Alvarez Sierra M., et al.* A stratigraphical framework for Miocene (MN4-MN13) continental sediments of Central Spain // *C. R. Acad. Sci. Earth Planet. Sci.* 1998. V. 327. № 9. P. 625–631.
267. *Daams R., Van der Meulen A.J., Alvarez Sierra M.A., et al.* Aragonian stratigraphy reconsidered, and a re-evaluation of the middle Miocene mammal biochronology in Europe // *Earth Planet. Sci. Lett.* 1999. V. 165. P. 287–294.
268. *Dashzeveg D., Hartenberger J.-L., Martin T., Legendre S.* A peculiar minute Glires (Mammalia) from the early Eocene of Mongolia // *Bull. Carn. Mus. Natur. Hist.* 1998. V. 34. P. 194–209.
269. *Daxner-Höck G.* Early and late Miocene correlation (Central Paratethys) // *Ber. Inst. Geol. Palaeontol.* 2001. V. 4. P. 28–33.
270. *Daxner-Höck G., Böhme M., Kossler A.* New data on Miocene biostratigraphy and paleoclimatology of Olkhon Island (Lake Baikal, Siberia) // *Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology* / Eds. Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. New-York: Columbia Univ. Press, 2013. P. 508–517.
271. *Daxner-Höck G., Mörs T., Filinov I., et al.* Geology and lithology of the Tagay-1 section at Olkhon Island (Lake Baikal, Eastern Siberia), and description of Aplodontidae, Mylagaulidae and Sciuridae (Rodentia, Mammalia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022b. V. 102. P. 843–857.

272. *Daxner-Höck G., Mörs T., Filinov I., et al.* Gliridae and Eomyidae (Rodentia) of the Miocene Tagay fauna (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022c. V. 102. P. 859–871.
273. *Daxner-Höck G., Mörs T., Kazansky A.Yu., et al.* A synthesis of fauna, palaeoenvironments and stratigraphy of the Miocene Tagay locality (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022e. V. 102. P. 969–983.
274. *Daxner-Höck G., Mörs T., López-Guerrero P., Erbajeva M.A.* Cricetodontinae (Rodentia, Mammalia) of the Miocene Tagay fauna (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022d. V. 102. P. 885–895.
275. *Daxner-Höck G., Shchetnikov A.A.* The Miocene Tagay locality of Olkhon Island (Lake Baikal, Eastern Siberia) – a multidisciplinary approach // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022a. V. 102. P. 831–841.
276. *Dawson M.M., Metzger K.A., Baier D.B., Brainerd E.L.,* 2011. Kinematics of the quadrate bone during feeding in mallard ducks // *J. Exper. Biol.* V. 214. № 12. P. 2036–2046.
277. *Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. Eds.* Handbook of the birds of the World. Vol. 2. Barcelona: Lynx Eds., 1994. 638 p.
278. *De Mendoza R.S.* Phylogenetic relationships of the Early Miocene diving and flightless duck *Cayaoa bruneti* (Aves, Anatidae) from Patagonia: homology or convergence? // *Pap. Palaeontol.* 2019. V. 5. № 4. P. 743–751.
279. *De Mendoza R.S., Gómez R.O.* Ecomorphology of the tarsometatarsus of waterfowl (Anseriformes) based on geometric morphometrics and its application to fossils // *Anat. Rec.* 2022. V. 305. P. 3243–3253.
280. *De Pietri V.L., Mayr G.* An assessment of the diversity of early Miocene Scolopaci (Aves, Charadriiformes) from Saint-Gérard-le-Puy (France) // *Palaeontol.* 2012. V. 55. P. 1177–1197.
281. *De Pietri V.L., Costeur L., Güntert M., Mayr G.* A revision of Lari (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérard-le-Puy // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 4. P. 812–828.
282. *De Pietri V.L., Scofield R.P., Zelenkov N., et al.* The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae // *R. Soc. Open Sci.* 2016. V. 3: 150635.
283. *Depéret C.* Recherches sur la succession des faunes des vertébrés miocènes de la vallée du Rhône // *Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon.* 1887. V. 4. P. 45–319.
284. *Depéret C.* Les animaux pliocènes du Roussillon // *Mém. Soc. Géol. France. Paléontol.* 1890. № 3. 198 p.
285. *Depéret C.* Sur la faune d'Oiseaux pliocènes du Roussillon // *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.* 1892. V. 114. P. 690–692.
286. *Depéret Ch.* Les animaux pliocènes du Roussillon // *Mém. Soc. Géol. France. Paléontol.* 1897. № 3. P. 127–139.
287. *Dial T.R., Carrier D.R.* Precocial hindlimbs and altricial forelimbs: partitioning ontogenetic strategies in mallards (*Anas platyrhynchos*) // *J. Exp. Biol.* 2012. V. 215. № 21. P. 3703–3710.
288. *Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr. (Eds.)*. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, Vol. 1: Non-Passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.
289. *Dinesen L., Lehmborg T., Svendsen T.O., et al.* A new genus and species of perdicine bird (Phasianidae, Percicini) from Tanzania; a relict form with Indo-Malayan affinities // *Ibis.* 1994. V. 136. № 1. P. 3–11.

290. Domingo L., Koch P.L., Grimes S.T., et al. Isotopic paleoecology of mammals and the Middle Miocene Cooling event in the Madrid Basin (Spain) // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 2012. V. 339–341. P. 98–113.
291. Donne-Gousse C., Laudet V., Hanni C. A molecular phylogeny of anseriformes based on mitochondrial DNA analysis // *Mol. Phyl. Evol.* 2002. V. 23. P. 339–356.
292. Dozo M.T., Bouza P., Monti A., et al. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina) // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 2010. V. 297. № 1. P. 100–109.
293. Drovetski S.V. Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily // *J. Biogeogr.* 2003. V. 30. P. 1173–1181.
294. Dyke G.J., 2001. The fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) from the Eocene of England // *Amer. Mus. Novit.* № 3354. P. 1–15.
295. Dyke G.J., Gulas B.E. The fossil galliform bird *Paraortygoides* from the lower Eocene of the United Kingdom // *Amer. Mus. Novit.* 2002. № 3360. P. 1–14.
296. Dyke G.J., Gulas B.E., Crowe T.M. Suprageneric relationships of galliform birds (Aves, Galliformes): a cladistic analysis of morphological characters // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003. V. 137. P. 227–244.
297. Dzerzhinsky F.Y., 1995. Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes // *Cour. Forschungsinst. Senckenb. Bd. 181. S. 325–336.*
298. Ebersdobler K. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel. München, 1968.
299. Elzanowski A. More evidence for plesiomorphy of the quadrate in the Eocene anseriform avian genus *Presbyornis* // *Acta Palaeontol. Polon.* 2014. V. 59. P. 821–825.
300. Elzanowski A., Stidham T.A. Morphology of the quadrate in the Eocene anseriform *Presbyornis* and extant galloanserine birds // *J. Morphol.* 2010. V. 271. № 3. P. 305–323.
301. Elzanowski A., Stidham T.A. A galloanserine quadrate from the late Cretaceous Lance formation of Wyoming // *Auk.* 2011. V. 128. № 1. P. 138–145.
302. Elzanowski A., Bieńkowska-Wasiluk M., Chodyń R., Bogdanowicz W. Anatomy of the coracoid and diversity of the Procellariiformes (Aves) in the Oligocene of Europe // *Palaeontol.* 2012. V. 55. P. 1199–1221.
303. Elzanowski A., Zelenkov N.V. A primitive heron (Aves: Ardeidae) from the Miocene of Central Asia // *J. Ornithol.* 2015. V. 156. № 3. P. 837–846.
304. Emry R.J., Lucas S.G., Tyutkova L., Wang B. The Ergilian-Shandgolian (Eocene-Oligocene) transition in the Zaysan Basin, Kazakhstan // *Bull. Carn. Mus. Nat. Hist.* 1998. V. 34. P. 298–312.
305. Emslie S.D. Two new late blanchan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the plio-pleistocene // *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser.* 1992. V. № 36. P. 249–269.
306. Ennouchi E. Contribution à l'étude de la faune du Tortonien de La Grive-Saint-Alban (Isère). Paris: Presses Modernes, 1930. 135 p.
307. Eo S.H., Bininda-Emonds O.R.P., Carroll J.P. A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves) // *Zool. Scr.* 2009. V. 38. № 5. P. 465–481.
308. Erbajeva M., Alexeeva N. Late Cenozoic Mammal Faunas of the Baikalian Region: Composition, Biochronology, Dispersal, and Correlation with Central Asia // *Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology.* N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 495–507.

309. *Erbajeva M.A., Daxner-Höck G., Mörs T. Amphilagus plicadentis* (Lagomorpha, Mammalia) from the Tagay locality (Olkhon Island, Baikal region, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenvir.* 2022. V. 102. P. 915–920.
310. *Erbajeva M.A., Filippov A.G.* Miocene Small Mammals of the Baikal Region // *Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et domaines reliés. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier E.P.H.E.* 1997. № 21. P. 249–259.
311. *Ericson P.G.P.* Osteology of the eider *Somateria mollissima* (L). A study of sexual, geographic and temporal morphometric variation in the eider skeleton. Stockholm: Statens Historiska Museum, 1987. 142 p.
312. *Ericson P.G.P.* Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997. V. 121. № 4. P. 429–483.
313. *Ericson P.G.P.* New Material of *Juncitarsus* (Phoenicopteriformes), with a guide for differentiating that genus from the Presbyornithidae (Anseriformes) // *Smith. Contrib. Paleobiol.* 1999. V. 89. P. 245–251.
314. *Ericson P.G.P.*, 1997. Systematic relationships of the Palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 121. № 4. P. 429–483.
315. *Ericson P.G.P.* Systematic revision, skeletal anatomy, and paleoecology of the New World early Tertiary Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // *PaleoBios.* 2000. V. 20. P. 1–23.
316. *Feduccia A.*, 1976. Osteological evidence for shorebird affinities of the flamingos // *Auk.* V. 93. № 3. P. 587–601.
317. *Feduccia A.*, 1978. *Presbyornis* and the evolution of ducks and flamingos // *Amer. Scientist.* V. 66. № 3. P. 298–304.
318. *Feduccia A.* The origin and evolution of birds. New Heaven, London: Yale Univ. Press, 1999. 466 p.
319. *Field D.J., Benito J., Chen A., et al.* Late Cretaceous neornithine from Europe illuminates the origins of crown birds // *Nature.* 2020. V. 579. № 7799. P. 397–401.
320. *Filippelli G.M.* Intensification of the Asian monsoon and a chemical weathering event in the late Miocene–early Pliocene: Implications for late Neogene climate change // *Geology.* 1997. V. 25. № 1. P. 27–30.
321. *Fisher H.I.* Some aspects of the kinetics in the jaws of birds // *Wilson Bull.* 1955. V. 33. P. 175–188.
322. *Flower B.P., Kennett J.P.* The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 1994. V. 108. P. 537–555.
323. *Fraas O.* Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens // *Jahr. Ver. Vaterländ. Natur. Württemberg.* 1870. Bd. 26. S. 145–306.
324. *Frolov P.D., Danukalova G.A., Osipova E.M.* Late Miocene molluscs of the Morskaya 2 site (Azov Sea region, Russia) // *Palaeontol. Electron.* 2020. V. 23: a20. DOI: 10.26879/26936.
325. *Frith H.J., Davies S.J.J.F.*, 1961. Ecology of the Magpie Goose, *Anseranas semipalmata* Latham (Anatidae) // *CSIRO Wildlife Res.* V. 6. № 2. P. 91–141.
326. *Fulton T.L., Letts B., Shapiro B.* Multiple losses of flight and recent speciation in steamer ducks // *Proc. R. Soc. B.* 2012. V. 279. № 1737. P. 2339–2346.
327. *Gaillard C.* Les oiseaux des Phosphorites du Quercy // *Ann. Univ. Lyon. Nouv. Ser.* 1908. V. 23. P. 1–178.
328. *Gaillard Ch.* Contributions à l'étude des oiseaux fossiles // *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon.* 1939. V. 15. № 2. P. 1–100.

329. *Gál E., Hír J., Kessler E., et al.* Middle Miocene fossils from the sections at the Rákóczi chapel at Mátraszőlös // *Fol. Hist. Natur. Mus. Matraen.* 1998–1999. V. 23. P. 33–78.
330. *Gatesy S.M.* Guineafowl Hind Limb Function. I: Cineradiographic Analysis and Speed Effects // *J. Morphol.* 1999. V. 240. P. 115–125.
331. *Gervais P.M.* Oiseaux et reptiles fossils de France // *Acad. Sci. Let. Montpellier. Mém. Sect. Sci.* 1849. V. 1. P. 220–222.
332. *Gibert L., Scott G., Martin R., Gibert J.* The Early to Middle Pleistocene boundary in the Baza Basin (Spain) // *Quatern. Sci. Rev.* 2007. V. 26. № 17. P. 2067–2089.
333. *Göhlich U.B.* The avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germania) // *Zitteliana.* 2002. V. 22. P. 169–190.
334. *Göhlich U.B.* The early Vallesian vertebrates of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria) 5. Aves // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 2009. V. 111A. P. 509–514.
335. *Göhlich U.B., Gross M.* The Sarmatian (late Middle Miocene) avian fauna from Gratkorn, Austria // *Palaeobiod. Palaeoenviron.* 2014. V. 94. P. 41–48.
336. *Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C.* Revision of the phasianids (Aves: Galliformes) from the Lower Miocene of Saint-Gerand-Le-Puy (Allier, France) // *Palaeontol.* 2005. V. 48. № 6. P. 1331–1350.
337. *Göhlich U.B., Pavia M.* A new species of *Palaeortyx* (Aves: Galliformes: Phasianidae) from the Neogene of Gargano, Italy // *Oryctos.* 2008. V. 7. P. 95–108.
338. *Gómez Cano A.R., Hernández Fernández M., Álvarez-Sierra M.Á.* Biogeographic provincialism in rodent faunas from the Iberocitanian Region (southwestern Europe) generates severe diachrony within the Mammalian Neogene (MN) biochronologic scale during the Late Miocene // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 2011. V. 307. № 1. P. 193–204.
339. *Gonzalez J., Düttmann H., Wink M.* Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae // *J. Zool.* 2009. V. 279. P. 310–318.
340. *Goodman D.C., Fisher H.I.* Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl (Aves: Anatidae). Carbondale: Southern Illinois University Press, 1962. 208 p.
341. *Gori K., Suchan T., Alvarez N., et al.* Clustering genes of common evolutionary history // *Mol. Biol. Evol.* 2016. V. 33. P. 1590–1605.
342. *Gaudry A.* Note sur les débris d'oiseaux et de reptiles trouvé à Pikermi (Grèce), suivie de quelques remarques de paléontologie Générale // *Bull. Soc. Géol. Fr.* 1862. V. 19. P. 629–640.
343. *Gaudry A.* Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855-56 et en 1860 sous les auspices de l'Académie des Sciences: Atlas. Paris: F. Savy, 1862-1867. 7 p.+76 pls.
344. *Greenwood P.J., Harvey P.H.* The natal and breeding dispersal of birds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1982. V. 13. P. 1–21.
345. *Gurd D.B., 2006.* Filter-feeding dabbling ducks (*Anas* spp.) can actively select particles by size // *Zoology.* V. 109. № 2. P. 120–126.
346. *Gurd D.B.* Predicting resource partitioning and community organization of filter-feeding dabbling ducks from functional morphology // *Amer. Natur.* 2007. V. 169. P. 334–343.
347. *Harrison C.J.O., Walker C.A.* Birds of the British Lower Eocene // *Tert. Res. Spec. Pap.* 1977. № 3. P. 1–52.
348. *Harrison C.J.O., Walker C.A.* Birds of the British lower Oligocene // *Tert. Res. Spec. Pap.* 1979. № 5. P. 29–43.

349. *Heizmann E.P.J., Hesse A.* Die mittelmiozänen Vogel- und Säugetierrauen des Nördlinger Ries (MN6) und des Steinheimer Beckens (MN7) – ein Vergleich // *Cour. Forschungsinst. Senckenb.* 1995. Bd. 181. S. 171–185.
350. *Hilgen F.J., Lourens L.J., Van Dam J.A., et al.* The Neogene Period // *The Geologic Time Scale* / Eds. Gradstein F.M., Ogg M.D., Schmitz J.G., et al. Boston: Elsevier, 2012. P. 923–978.
351. *van den Hoek Ostende L.W., Furió M., Madern A., Prieto J.* Enters the shrew, some considerations on the Miocene palaeobiogeography of Iberian insectivores // *C. R. Palevol.* 2016. V. 15. P. 813–823.
352. *Holman J.A.* Osteology of living and fossil New World quails (Aves, Galliformes) // *Bull. Florida St. Mus.* 1961. V. 6. № 2. P. 131–233.
353. *Holman J.A.* Osteology of gallinaceous birds // *Quart. J. Flor. Acad. Sci.* 1964. V. 27. P. 230–252.
354. *Hood S.C., Torres C.R., Norell M.A., Clarke J.A.* New fossil birds from the Earliest Eocene of Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2019. V. 2019. № 3934. P. 1–24.
355. *Hope S.* The Mesozoic radiation of Neornithes // *Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs* / Eds. Chiappe L.M., Witmer L.M. Berkeley: University of California Press, 2002. P. 339–388.
356. *Hosner P.A., Braun E.L., Kimball R.T.* Land connectivity changes and global cooling shaped the colonization history and diversification of New World quail (Aves: Galliformes: Odontophoridae) // *J. Biogeogr.* 2015. V. 42. № 10. P. 1883–1895.
357. *Hosner P.A., Tobias J.A., Braun E.L., Kimball R.T.* How do seemingly non-vagile clades accomplish trans-marine dispersal? Trait and dispersal evolution in the landfowl (Aves: Galliformes) // *Proc. Roy. Soc. B.* 2017. V. 284: 20170210.
358. *Hou L.H.* Upper Miocene birds from Lufeng, Yunnan // *Acta Anthropol. Sin.* 1985. V. 4. № 2. P. 118–126.
359. *Hou L.* The aragonian vertebrate fauna of Xiaocaowan, Jiangsu - 6. Aves // *Vertebr. Palasiat.* 1987. V. 25. № 1. P. 57–68.
360. *Hou L.* Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin.* 1993. V. 19. P. 165–297.
361. *Houde P.W.* Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere // *Publ. Nuttall Ornithol. Cl.* 1988. № 22. P. 1–148.
362. *Howard H.* A new wading bird from the Eocene of Patagonia // *Amer. Mus. Novit.* 1955. № 1710. P. 1–25.
363. *Howard H.* Fossil Anseriformes // *Waterfowl of the World* / Ed. Delacour J. London: Country Life, 1964. P. 233–326.
364. *Hugueney M., Berthet D., Escuillié F., Rival J.* Eomyids (Rodentia, Mammalia) in the St-Gérand-le-Puy Area (Allier, France; MN2a) // *Beitr. Paläont.* 2006. V. 30. P. 205–221.
365. *Huxley T.H.* On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class // *Proc. Zool Soc. London*, 1867. P. 415–472.
366. *Hwang S., H., Mayr G., Bolortsetseg M.* The earliest record of a galliform bird in Asia, from the late Paleocene-early Eocene of the Gobi Desert, Mongolia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 30. P. 1642–1644.
367. *Jánossy D.* Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teil II // *Ber. Deut. Gesell. Geol. Wiss. A.* 1969. V. 14. P. 573–643.

368. *Jánossy D.* Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland // *Acta Zool. Cracov.* 1974. V. 19. P. 531–566.
369. *Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin I. Galliformes. 1. Tetraonidae // *Aquila.* 1976a. V. 82. P. 13–36.
370. *Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin II. Galliformes 2. Phasianidae // *Aquila.* 1976b. V. 83. P. 29–42.
371. *Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes // *Aquila.* 1979. V. 85. P. 11–39.
372. *Jánossy D.* The extinct ancestor of *Anser anser* in Europe // *Aquila.* 1982. V. 89. P. 21–22.
373. *Jánossy D.* Late Miocene birds remains from Polgárdi (W-Hungary) // *Aquila.* 1991. V. 98. P. 13–55.
374. *Jánossy D.* Lower Pleistocene bird remains from Beremend (S-Hungary, loc. 15 and 16) // *Aquila.* 1992. V. 99. P. 9–25.
375. *Jánossy D.* Bird remains from the Upper Miocene (MN 9) of Rudabanya (N-Hungary) // *Aquila.* 1993. V. 100. P. 53–70.
376. *Jenkins F.A.* The evolution of the avian shoulder joint // *Amer. J. Sci.* 1993. V. 293A. P. 253–267.
377. *Johnsgard P.A.* The pheasants of the World. Oxford: Oxford Univ. Press, 1986. 280 p.
378. *Johnsgard P.A.* Ducks, geese, and swans of the World. Lincoln (Nebraska): Univ. Nebraska–Lincoln Libr., 2010. 404 p.
379. *Johnson K.P., Sorenson M.D.* Comparing Molecular Evolution in Two Mitochondrial Protein Coding Genes (Cytochrome *b* and ND2) in the Dabbling Ducks (Tribe: Anatini) // *Mol. Phyl. Evol.* 1998. V. 10. № 1. P. 82–94.
380. *Johnson K.P., Sorenson M.D.* Phylogeny and biogeography of dabbling ducks (Genus: *Anas*): a comparison of molecular and morphological evidence // *Auk.* 1999. V. 116. № 3. P. 792–805.
381. *Kälin D., Kempf O.* High-resolution stratigraphy from the continental record of the Middle Miocene Northern Alpine Foreland Basin of Switzerland // *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 2009. V. 254. № 1–2. P. 177–235.
382. *Kazansky A.Yu., Shchetnikov A.A., Matasova G.G., et al.* Palaeomagnetic data from the late Cenozoic Tagay section (Olkhon Island, Baikal region, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenvir.* 2022. V. 102. P. 943–967.
383. *Kessler E.* Noi contributii privind studiul avifaunelor din Paratethys // *Crisia.* 1984. V. XIV. P. 521–532.
384. *Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin, Part I // *Földt. Közl.* 2009a. V. 139. P. 445–468.
385. *Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin. Part II // *Földt. Közl.* 2009b. V. 139. № 3. P. 251–271.
386. *Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin, Part III. // *Földt. Közl.* 2010. V. 140. № 1. P. 53–72.
387. *Kessler E.* A Kárpát-medence madárvilágának őslénytani kézikönyv. Könyvműhel: Miskolc, 2013. 506 p.

388. Kessler E., Horváth I. Presentation of so far undetermined bird remains from the Pliocene of Beremend 26 and Csarnóta 2 and 4 (Baranya County, South Hungary) // Orn. Hungar. 2022. V. 30. № 1. P. 47–68.
389. Kessler E., Hir J. The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part I // Földt. Közl. 2012a. V. 142. № 1. P. 67–78.
390. Kessler E., Hir J. The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part II // Földt. Közl. 2012b. V. 142. № 2. P. 149–168.
391. Kessler E., Venczel M. Bird remains from the Middle Miocene of Subpiatră (W-Romania) // Nymphaea // Fol. Natur. Bihariae. 2009. V. 36. P. 27–36.
392. Kilbourne B.M., Andrada E., Fischer M.S., Nyakatura J.A. Morphology and motion: hindlimb proportions and swing phase kinematics in terrestrially locomoting charadriiform birds // J. Exp. Biol. 2016. V. 219. P. 1405–1416.
393. Kimball R.T., Braun E.L. A multigene phylogeny of Galliformes supports a single origin of erectile ability in non-feathered facial traits // J. Avian Biol. 2008. V. 39. № 4. P. 438–445.
394. Kimball R.T., Braun E.L. Does more sequence data improve estimates of galliform phylogeny? Analyses of a rapid radiation using a complete data matrix // Peer J. 2014. V. 2: e361.
395. Kimball R.T., Oliveros C.H., Wang N., et al. A Phylogenomic supertree of birds // Diversity. 2019. V. 11: 109.
396. Kimball R.T., Hosner P.A., Braun E.L. A phylogenomic supermatrix of Galliformes (Landfowl) reveals biased branch lengths // Mol. Phyl. Evol. 2021a. V. 158: 107091.
397. Kimball R.T., Guido M., Hosner P.A., Braun E.L. When good mitochondria go bad: Cytonuclear discordance in landfowl (Aves: Galliformes) // Gene. 2021b. V. 801: 145841.
398. Klementiev AM, Sizov AV. New record of anchithere (*Anchitherium aurelianense*) in the Miocene of Eastern Siberia, Russia // Russ. J. Theriol. 2015. V. 14. P. 133–143.
399. Kooloos J.G. M., Zweers G.A., 1991. Integration of pecking, filter feeding and drinking mechanisms in waterfowl // Acta Biotheor. V. 39. P. 107–140.
400. Kooloos J.G.M., Kraaijeveld A.R., Langenbach G.E.J., Zweers G.A. Comparative mechanics of filter feeding in *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata* and *Aythya fuligula* (Aves, Anseriformes) // Zoomorphology. 1989. V. 108. P. 269–290.
401. Kordikova E.G. Oligocene vertebrate assemblages in central Kazakhstan: Faunas, biogeography and paleoecology // Histor. Biol. 1994. V. 8. P. 191–208.
402. Kowalski K. Stratigraphy of Neogene mammals of Poland // European Mammals Chronology / Ed. Lindsay E.H. New York: Plenum Press, 1990. P. 119–130.
403. Kraft E. Vergleichend morphologische untersuchungen an einzelknochen nord- und mitteleuropäischer kleinerer huhnervogel. Munchen, 1972. 194 p.
404. Kretzoi M. *Pliogallus* Gaillard, 1939 es *Pliogallus* Tugarinov, 1940 // Aquila. 1955. V. 59/62. P. 367.
405. Kretzoi M. Madár-maradványok a betfiai alsópleisztocén faunából // Aquila. 1962. V. 67–68. P. 167–174.
406. Ksepka D.T. Broken gears in the avian molecular clock: new phylogenetic analyses support stem galliform status for *Gallinuloides wyomingensis* and rallid affinities for *Amitabha urbsinterdictensis* // Cladistics. 2009. V. 25. P. 173–197.
407. Ksepka, D.T.; Early, C.M.; Dzikiewicz, K.; Balanoff, A.M. Osteology and neuroanatomy of a phasianid (Aves: Galliformes) from the Miocene of Nebraska // J. Paleontol. 2022: DOI:10.1017/jpa.2022.80.

408. *Ksepka D.T., Phillips M.J.* Avian diversification patterns across the K-Pg Boundary: influence of calibrations, datasets, and model misspecification // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2015. V. 100. № 4. P. 300–328.
409. *Kuhl H., Frankl-Vilches C., Bakker A., et al.* An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life // *Mol. Biol. Evol.* 2021. V. 38. № 1. P. 108–127.
410. *Kulikova I.V., Drovetski S.V., Gibson D.D., et al.* Phylogeography of the mallard (*Anas platyrhynchos*): hybridization, dispersal, and lineage sorting contribute to complex geographic structure // *Auk.* 2005. V. 122. № 3. P. 949–965.
411. *Kurk C.D.* The bill of evolution. Trophic adaptations in anseriform birds. Unpubl. PhD diss. Leiden University, 2008. 170 p.
412. *Kurochkin E.N.* Middle Pliocene rails from Western Mongolia // *Contrib. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.* 1980. № 330. P. 69–73.
413. *Kurochkin E.N.* Mesozoic birds of Mongolia and the former USSR // *The Age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. P. 533–559.
414. *Kurochkin E.N., Dyke G.J.* A large collection of *Presbyornis* (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // *Geol. J.* 2010. V. 45. P. 375–387.
415. *Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A.* A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia // *Amer. Mus. Novit.* 2002. № 3386. P. 1–11.
416. *Kuzmin Y.V., Orlova L.A.* Radiocarbon chronology of the Siberian Paleolithic // *J. World Prehist.* 1998. P. 1–53.
417. *Lagerquist B.A., Ankney C.D.* Interspecific differences in bill and tongue morphology among diving ducks (*Aythya* spp., *Oxyura jamaicensis*) // *Can. J. Zool.* 1989. V. 67. № 11. P. 2694–2699.
418. *Langeveld B.W., Streutker J., Prummel W.* Laat-pleistocene en holocene vogels (Aves) van de Delflandse Kust (Eurogeulgebied), met een inventarisatie van vogelresten van andere Nederlandse stranden en de aangrenzende Noordzee // *Cranium.* 2017. V. 34. P. 74–91.
419. *Lambrecht K.* Cygnopterus and Cygnavus, Zwei fossile Schwaene aus dem Tertiaer Europas // *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belgique.* 1931. V. 7. № 31. P. 1–6.
420. *Lambrecht K.* Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Borntraeger, 1933. 1029 S.
421. *Latimer H.B., Wager H.P.* Weights and linear dimensions of the skull and of some of the long bones of the Mallard duck (*Anas platyrhynchos platyrhynchos*) // *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1941. V. 27. P. 5–18.
422. *Leakey M., Grossman A., Gutiérrez M., Fleagle J.G.* Faunal change in the Turkana Basin during the Late Oligocene and Miocene // *Evol. Anthropol.* 2011. V. 20. № 6. P. 238–253.
423. *Legendre S., Mourer-Chauviré C., Hugueney M., et al.* Dynamique de la diversité des mammifères et des oiseaux paléogènes du Massif Central (Quercy et Limagnes, France) // *Strata.* 2006. V. 13. P. 275–282.
424. *Legendre S., Sigé B., Astruc J.G., et al.* Les phosphorites du Quercy: 30 ans de recherche. Bilan et perspectives // *Geobios.* 1997. V. 20. P. 331–345.
425. *Leeuw A. van der, Kurk K., Snelderwaard P.C., et al.* Conflicting demands on the trophic system of Anseriformes and their evolutionary implications // *Anim. Biol.* 2003. V. 53. P. 259–301.

426. Li Z., Clarke J. A. The craniolingual morphology of waterfowl (Aves, Anseriformes) and its relationship with feeding mode revealed through contrast-enhanced x-ray computed tomography and 2D morphometrics // *Evol. Biol.* 2016. V. 43. P. 12–25.
427. Li Z., Clarke J.A., Eliason C.M., et al. Vocal specialization through tracheal elongation in an extinct Miocene pheasant from China // *Sci. Rep.* 2018. V. 8: 8099.
428. Liu G., Zhou L., Li B., Zhang L. The complete mitochondrial genome of *Aix galericulata* and *Tadorna ferruginea*: bearings on their phylogenetic position in the Anseriformes // *PLoS One.* 2014. V. 9: e109701.
429. Livezey B.C. A phylogenetic analysis of recent anseriform genera using morphological characters // *Auk.* 1986. V. 103. № 4. P. 737–754.
430. Livezey B.C. Morphometric patterns in Recent and fossil penguins (Aves, Sphenisciformes) // *J. Zool.* 1989. V. 219. № 2. P. 269–307.
431. Livezey B.C. A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (tribe Anatini) based on comparative morphology // *Auk.* 1991. V. 108. P. 471–507.
432. Livezey B.C. Comparative morphometrics of *Anas* ducks, with particular reference to the Hawaiian Duck *Anas wyvilliana*, Laysan Duck *A. laysanensis*, and Eaton's Pintail *A. eatoni* // *Wildfowl.* 1993. V. 44. P. 75–100.
433. Livezey B.C. Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (Anatidae: Mergini) // *Condor.* 1995a. V. 97. № 1. P. 233–255.
434. Livezey B.C. Phylogeny and comparative ecology of stiff-tailed ducks (Anatidae: Oxyurini) // *Wils. Bull.* 1995b. V. 107. № 2. P. 214–234.
435. Livezey B.C. A phylogenetic analysis of geese and swans (Anseriformes: Anserinae), including selected fossil species // *Syst. Biol.* 1996a. V. 45. № 4. P. 415–450.
436. Livezey B.C. A phylogenetic analysis of modern pochards (Anatidae: Aythyini) // *Auk.* 1996b. V. 113. P. 74–93.
437. Livezey B.C. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997a. V. 121. P. 361–428.
438. Livezey B.C. A phylogenetic analysis of modern sheldgeese and shelducks (Anatidae, Tadornini) // *Ibis.* 1997b. V. 139. P. 51–66.
439. Livezey B.C., Martin L.D. The systematic position of the Miocene anatid *Anas*[?] *blanchardi* Milne-Edwards // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 8. P. 196–211.
440. Livezey B.C., Zusi R.L. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I // *Bull. Carn. Mus. Natur. Hist.* 2006. № 37. P. 1–544.
441. Longrich N.R. An ornithurine-dominated avifauna from the Belly River Group (Campanian, Upper Cretaceous) of Alberta, Canada // *Cret. Res.* 2009. V. 30. № 1. P. 161–177.
442. Longrich N.R., Tokaryk T., Field D.J. Mass extinction of birds at the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) boundary // *Proc. Natl Acad. Sci.* 2011. V. 108. № 37. P. 15253–15257.
443. Lopatin A.V. New Early Miocene Zapodidae (Rodentia, Mammalia) from the Aral Formation of the Altynshokysu Locality (North Aral Region) // *Paleontol. J.* 1999. V. 33. P. 429–438
444. Lopatin A.V. Early Miocene small mammals from the North Aral Region (Kazakhstan) with special reference to their biostratigraphic significance // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. Suppl. 3. P. S217-S323.
445. Lopatin A.V. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. P. S205–S405.

446. *Louchart A.* Aves // *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna / Ed. Harrison T. Springer, 2011. P. 505–533.*
447. *Louchart A., Mourer-Chauviré C., Guleç E., et al.* The avifauna of Dursunlu, Turkey, Lower Pleistocene: climate, environment and biogeography // *C. R. Acad. Sci. Ser. Earth Planet. Sci.* 1998. V. 327. № 5. P. 341–346.
448. *Louchart A., Vignaud P., Likius A., et al.* A new swan (Aves: Anatidae) in Africa, from the latest Miocene of Chad and Libya // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. V. 25. № 2. P. 384–392.
449. *Louys J., Roberts P.* Environmental drivers of megafauna and hominin extinction in Southeast Asia // *Nature.* 2020. V. 586. № 7829. P. 402–406.
450. *Lovvorn J.R.* Mechanics of underwater swimming in foot-propelled diving birds // *Proc. Intern. Ornithol. Congr.* 1991. V. 20. P. 1868–1874.
451. *Lydekker R.* Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History) London: Taylor and Francis, 1891. XXVII+368 p.
452. *Lydekker R.* On some bird-bones from the Miocene of Grive-St.-Alban, Department of Isere, France // *Proc. Zool. Soc. London.* 1893. V. 35. P. 517–522.
453. *Macarovici N., Oescu C.* VOL. Quelques vertébrés fossiles trouvés dans les calcaires recifales de Chişinău // *An. Acad. Rôm. Sect. Ştiinţ.* 1941. V. 3. № 17. P. 351–379.
454. *Malyshkina T.P., Ward D.J.* The Turanian basin in the Eocene: the new data on the fossil sharks and rays from the Kyzylkum desert (Uzbekistan) // *Proc. Zool. Inst. RAS.* 2016. V. 320. P. 50–65.
455. *Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C.* Miocene Songbirds and the Composition of the European Passeriform Avifauna // *Auk.* 2004. V. 121. № 4. P. 1155–1160.
456. *Masini F., Sala B.* Considerations on an integrated biochronological scale of Italian Quaternary continental mammals // *Ital. J. Quatern. Sci.* 2011. V. 24. № 2. P. 193–198.
457. *Mayr E., Amadon D.* A classification of recent birds // *Amer. Mus. Novit.* 1951. № 1496. P. 1–42.
458. *Mayr G.* A new basal galliform bird from the middle Eocene of Messel (Hessen, Germany) // *Senckenb. Leth.* 2000. V. 80. № 1. P. 45–57.
459. *Mayr G.* New specimens of the early Eocene stem group galliform *Paraortygoides* (Gallinuloididae), with comments on the evolution of a crop in the stem lineage of Galliformes // *J. Ornithol.* 2006. V. 147. № 1. P. 31–37.
460. *Mayr G.* The fossil record of galliform birds: comments on Crowe et al. (2006) // *Cladistics.* 2008. V. 24. P. 74–76.
461. *Mayr G.* Paleogene fossil birds. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. 262 p.
462. *Mayr G.* Cenozoic mystery birds - on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae) // *Zool. Scr.* 2011. V. 40. № 5. P. 448–467.
463. *Mayr G.* Comparative morphology of the radial carpal bone of neornithine birds and the phylogenetic significance of character variation // *Zoomorphol.* 2014a. V. 133. P. 425–434.
464. *Mayr G.* The Eocene *Juncitarsus* – its phylogenetic position and significance for the evolution and higher-level affinities of flamingos and grebes // *C. R. Palevol.* 2014b. V. 13. P. 9–18.
465. *Mayr G.* Variations in the hypotarsus morphology of birds and their evolutionary significance // *Acta Zool.* 2016. V. 97. № 2. P. 196–210.

466. Mayr G. Avian evolution. The fossil record of birds and its paleobiological significance. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
467. Mayr G. The coracoscapular joint of neornithine birds—extensive homoplasy in a widely neglected articular surface of the avian pectoral girdle and its possible functional correlates // *Zoomorphol* 2021. V. 140. № 2. P. 217–228.
468. Mayr G. Paleogene fossil birds. Second ed. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag 2022. 239 p.
469. Mayr G. Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird *Romainvillia stehlini* Lebedinsky, 1927 // *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 2008. V. 248. P. 365–380.
470. Mayr G., De Pietri V.L. A goose-sized anseriform bird from the late Oligocene of France: the youngest record and largest species of Romainvilliinae // *Pal. Z.* 2013. V. 87. № 3. P. 423–430.
471. Mayr G., Goedert J.L., Rabenstein R. Cranium of an Eocene/Oligocene pheasant-sized galliform bird from western North America, with the description of a vascular autapomorphy of the Galliformes // *J. Ornithol.* 2022a. V. 163. № 1. P. 315–326.
472. Mayr G., Lechner T., Böhme M. Nearly complete leg of an unusual, shelduck-sized anseriform bird from the earliest late Miocene hominid locality Hammerschmiede (Germany) // *Histor. Biol.* 2022b. P. 1–10.
473. Mayr G., Pavia M. On the true affinities of *Chenornis graculoides* Portis, 1884, and *Anas lignitifila* Portis, 1884 – an albatross and an unusual duck from the Miocene of Italy // *J. Vertebr. Paleontol.* 2014. V. 34. № 4. P. 914–923.
474. Mayr G., Smith R. Ducks, rails, and limicoline waders (Aves: Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes) from the lowermost Oligocene of Belgium // *Geobios.* 2001. V. 34. P. 547–561.
475. Mayr G., Smith T. First Old World record of the poorly known, swan-sized anseriform bird *Paranyroca* from the late Oligocene/early Miocene of France // *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 2017. Bd. 286. № 3. S. 349–354.
476. Mayr G., Smith T. A diverse bird assemblage from the Ypresian of Belgium furthers knowledge of early Eocene avifaunas of the North Sea Basin // *N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* 2019. Bd 291. S. 253–281.
477. Mayr G., Weidig I. The Early Eocene bird *Gallinuloides wyomingensis* – a stem group representative of Galliformes // *Acta Palaeontol. Polon.* 2004. V. 49. P. 211–217.
478. Mayr G., De Pietri V.L., Scofield R.P., Worthy T.H. On the taxonomic composition and phylogenetic affinities of the recently proposed clade Vegaviidae Agnolín et al., 2017 – neornithine birds from the Upper Cretaceous of the Southern Hemisphere // *Cret. Res.* 2018. V. 86. P. 178–185.
479. Mayr G., Poschman M., Wuttke M. A nearly complete skeleton of the fossil galliform bird *Palaeortyx* from the late Oligocene of Germany // *Acta Ornithol.* 2006. V. 41. № 2. P. 129–135.
480. McCracken K.G., Harshman J., McClellan D.A., Afton A.D. Data set incongruence and correlated character evolution: an example of functional convergence in the hind-limbs of stiff-tail diving ducks // *Syst. Biol.* 1999. V. 48. № 4. P. 683–714.
481. Meijer H.J.M., Kurniawan I., Setiabudi E., et al. Avian remains from the Early/Middle Pleistocene of the So'a Basin, central Flores, Indonesia, and their palaeoenvironmental significance // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 2015. V. 440. P. 161–171.
482. Mein P. Updating of MN zones // *European Neogene mammal chronology* / Eds. Lindsay E.H., Fahlbusch V., Mein P. New-York: Springer, 1989. P. 73–90.

483. *Mein P., Ginsburg L.* Sur l'âge relatif des différents dépôts karstiques miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) // Cah. Scient. Mus. Hist. Natur. Lyon. 2002. № 2. P. 7–47.
484. *Mertz D.F., Renne P.R.* A numerical age for the Messel fossil deposit (UNESCO World Heritage Site) derived from $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating on a basaltic rock fragment // Cour. Forschungs. Senckenb. 2005. V. 255. P. 7–75.
485. *Methner K., Campani M., Fiebig J., et al.* Middle Miocene long-term continental temperature change in and out of pace with marine climate records // Sci. Rep. 2020. V. 10: P. 7989.
486. *Miller K.G., Browning J.V., Schmelz W.J., et al.* Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records // Sci. Adv. 2020. V. 6: eaaz1346.
487. *Milne-Edwards A.* Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. P.: G. Masson, 1869–1871.
488. *Mirzaie Ataabadi M., Liu L., Eronen J., et al.* Continental-scale patterns in Neogene mammal community evolution and biogeography: a Europe-Asia perspective // Fossil mammals of Asia. Neogene biostratigraphy and chronology. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 629–655.
489. *Missiaen P.* An updated mammalian biochronology and biogeography for the early paleogene of Asia // Vertebr. Palasiat. 2011. V. 49. P. 29–52.
490. *Mitchell K.J., Wood J.R., Scofield R.P., et al.* Ancient mitochondrial genome reveals unsuspected taxonomic affinity of the extinct Chatham duck (*Pachyanas chathamica*) and resolves divergence times for New Zealand and sub-Antarctic brown teals // Mol. Phyl. Evol. 2014. V. 70. P. 420–428.
491. *Mlíkovský J.* Notes on the brains of the middle Miocene birds (Aves) of Hanhenberg (F.R.G.) // Čas. Mineral. Geol. 1988. V. 33. P. 53–61.
492. *Mlíkovský J.* Late Miocene birds of Götzendorf/Leitha, Austria // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1991. V. 92. P. 97–100.
493. *Mlíkovský J.* Early Pleistocene birds of Stránská skála: 1. Musil's talus cone // Anthropos. 1995. V. 26. P. 111–126.
494. *Mlíkovský J.* Early Miocene birds of Skyřice, Czech Republic // Čas. Nár. Muz. Řada Přírod. 2000. V. 169. P. 97–100.
495. *Mlíkovský J.* Early Miocene quails (Aves: Phasianidae) from Saint-Gérard -le-Puy, France // Čas. Nár. Muz. Řada Přírod. 2000b. V. 169. P. 91–96.
496. *Mlíkovský J.* Cenozoic birds of the world. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
497. *Mlíkovský J., Švec P.* Review of the Tertiary waterfowl (Aves: Anseridae) of Asia // Věst. Čs. Společ. Zool. 1986. V. 50. P. 249–272.
498. *Molnar P., Boos W.R., Battisti D.S.* Orographic controls on climate and paleoclimate of Asia: thermal and mechanical roles for the Tibetan plateau // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 2010. V. 38. P. 77–102.
499. *Mongiardino Koch N., Garwood R.J., Parry L.A.* Fossils improve phylogenetic analyses of morphological characters // Proc. R. Soc. B. 2021. V. 288: 20210044.
500. *Mörs T., Hägglund S., Erbajeva M.A., et al.* The northernmost Eurasian Miocene beavers: *Euroxenomys* (Castoridae, Mammalia) from Olkhon Island, Lake Baikal (Eastern Siberia) // Palaeobiodiv. Palaeoenviron. 2022. V. 102. P. 873–883.
501. *Moser M., Rossner G.E., Göhlich U.B., et al.* The fossil lagerstätte Sandelzhausen (Miocene; Germany): history of investigation, geology, fauna, and age // Pal. Z. 2009. V. 83. P. 7–23.
502. *Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France // Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon. 1975. V. 64. P. 1–624.

503. *Mourer-Chauviré C.* A peafowl from the Pliocene of Perpignan, France // *Palaeontology*. 1989. V. 32. P. 439–446.
504. *Mourer-Chauviré C.* Les paons du pliocène et du pleistocène inférieur d'Europe. Biostratigraphie et palaeoécologie // *Docum. Lab. Géol. Lyon, H.S.* 1990. V. 9. P. 77–91.
505. *Mourer-Chauviré C.* The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France): systematics and biostratigraphy // *Natur. Hist. Mus. L. Ang. Co. Sci. Ser.* 1992. № 36. P. 67–95.
506. *Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // *Archaeofauna*. 1993. V. 2. P. 53–66.
507. *Mourer-Chauviré C.* A new species of *Ameripodius* (Aves: Galliformes: Quercymegapodiidae) from the lower Miocene of France // *Palaeontology*. 2000. V. 43. № 3. P. 481–493.
508. *Mourer-Chauviré C.* [Review of] Cenozoic Birds of the World, Part 1: Europe. J. Mlíkovský. 2002 // *Auk*. 2004. V. 121. № 2. P. 623–627.
509. *Mourer-Chauviré C.* The avifauna of the Eocene and Oligocene phosphorites du Quercy (France): an updated list // *Strata*. 2006. V. 13. P. 135–149.
510. *Mourer-Chauviré C.* Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia // *Mem. Geol. Surv. Namibia*. 2008. V. 20. P. 147–167.
511. *Mourer-Chauviré C., Balouet J.C.* Description of the skull of the genus *Sylviornis* Poplin, 1980 (Aves, Galliformes, Sylviornithidae new family), a giant extinct bird from the Holocene of New Caledonia // *Monogr. Soc. Hist. Nat. Balears*. 2005. V. 12. P. 205–218.
512. *Mourer-Chauviré C., Geraads D.* The upper Pliocene avifauna of Ahl al Oughlam, Morocco. Systematics and Biogeography // *Rec. Austral. Mus.* 2010. V. 62. P. 157–184.
513. *Mourer-Chauviré C., Peyrouse J.-B., Hugueney M.* A new roller (Aves: Coraciiformes s. s.: Coraciidae) from the Early Miocene of the Saint-Gérard-le-Puy area, Allier, France // *Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol.* / Eds. Göhlich U.B., Kroh A. Wien: Verlag Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 81–92.
514. *Mourer-Chauviré C., Pickford M., Senut B.* Stem group galliform and stem group psittaciform birds (Aves, Galliformes, Paraortygidae, and Psittaciformes, family incertae sedis) from the Middle Eocene of Namibia // *J. Ornithol.* 2015. V. 156. P. 275–286.
515. *Mourer-Chauviré C., Pickford M., Senut B.* New data on stem group Galliformes, Charadriiformes, and Psittaciformes from the middle Eocene of Namibia // *Paleontologia y evolución de las Aves*. Buenos-Aires: Mus. Arg. Ciencias Nat., 2017. P. 99–131.
516. *Mourer-Chauviré C., Tabuce R., Essid E.M., et al.* A new taxon of stem group Galliformes and the earliest record for stem group Cuculidae from the Eocene of Djebel Chambi, Tunisia // *Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol.* / Eds. Göhlich U.B., Kroh A. Wien: Verlag Naturhistor. Mus. Wien, 2013. P. 1–15.
517. *Meulen A.J. van der, García-Paredes I., Álvarez-Sierra M.Á., et al.* Biostratigraphy or biochronology? Lessons from the Early and Middle Miocene small Mammal Events in Europe // *Geobios*. 2011. V. 44. № 2–3. P. 309–321.
518. *Meulen A.J. van der, García-Paredes I., Álvarez Sierra M.A., et al.* Updated Aragonian biostratigraphy: Small Mammal distribution and its implications for the Miocene European Chronology // *Geol. Acta*. 2012. V. 10. № 2. P. 159–179.
519. *Murray P.F., Vickers-Rich P.* Magnificent Mihirungs: the colossal flightless birds of the Australian dreamtime. Bloomington, Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2004. 410 p.
520. *Naidina O.D., Richards K.* Pollen evidence for Late Pliocene – Early Pleistocene vegetation and climate change in the North Caucasus, North-Western Caspian Region // *Quatern. Intern.* 2016. V. 409. P. 50–60.

521. *Nelson J.T., Wilson R.E., McCracken K.G., et al.* Divergence and gene flow in the globally distributed blue-winged ducks // *J. Avian Biol.* 2017. V. 48. P. 640–649.
522. *Nesin V.A., Nadachowski A.* Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // *Acta Zool. Cracov.* 2001. V. 44. P. 107–135.
523. *Norberg U.M.L.* Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection // *Phil. Trans. R. Soc. London B.* 1979. V. 287. P. 131–165.
524. *Noriega J.I., Tambussi C.P., Cozzuol M.A.* New material of *Cayaoa bruneti* Tonni, an early Miocene anseriform (Aves) from Patagonia, Argentina // *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.* 2008. V. 249. № 3. P. 271–280.
525. *Nudds R.L., Dyke G.J., Rayner J.M.V.* Forelimb proportions and the evolutionary radiation of Neornithes // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2004. V. 271. Suppl. P. S324–S327.
526. *Nudds T.D., Bowlby J.N.* Predator-prey size relationships among North American dabbling ducks // *Can. J. Zool.* 1984. V. 62. № 10. P. 2002–2008.
527. *Nudds T.D., Sjöberg K., Lundberg P.,* 1994. Ecomorphological relationships among Palearctic dabbling ducks and a comparison with the Nearctic // *Oikos.* V. 69. № 2. P. 295–303.
528. *Nummi P., Väänänen V.* High overlap in diets of sympatric dabbling ducks — an effect of food abundance? // *Ann. Zool. Fenn.* 2001. V. 38. № 2. P. 123–130.
529. *Olsen A.M.* Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl // *Funct. Ecol.* 2017. V. 31. № 10. P. 1985–1995.
530. *Olson S.L.* *Telecrex* restudied: a small Eocene guineafowl // *Wils. Bull.* 1974. V. 86. P. 246–250.
531. *Olson S.L.* A synopsis of the fossil Rallidae // *Rails of the World. A monograph of the family Rallidae* / Ed. Ripley S.D. Boston, Massachusetts: David R. Godine, 1977. P. 339–373.
532. *Olson S.L.* The significance of the distribution of the Megapodiidae // *Emu.* 1980. V. 80. P. 21–24.
533. *Olson S.L.* The fossil record of birds // *Avian Biology. Vol. 8* / Eds. Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. N.-Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
534. *Olson S.L.* Aspects of global avifaunal dynamics during the Cenozoic // *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici.* Ottawa: Univ. Ottawa Press, 1989. P. 2023–2029.
535. *Olson S.L.* The anseriform affinities of *Anatalavis* Olson and Parris (Anseranatidae), with a new species from the Lower Eocene London Clay // *Smith. Contr. Paleobiol.* 1999. V. 89. P. 231–243.
536. *Olson S.L., Feduccia A.* *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // *Smith. Contrib. Zool.* 1980. V. 323. P. 1–24.
537. *Olson S.L., James H.F.* Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. non-passeriformes // *Ornithol. Monogr.* 1991. V. 45. P. 1–88.
538. *Olson S.L., Parris D.C.* The Cretaceous birds of New Jersey // *Smith. Contrib. Paleobiol.* 1987. V. 63. P. 1–22.
539. *Olson S.L., Rasmussen P.C.* Miocene and Pliocene Birds from the Lee Creek Mine, North Carolina // *Smith. Contrib. Paleobiol.* 2001. V. 90. P. 233–365.
540. *Osnas E.E., Ankney C.D.* Null models of North American prairie duck communities: local habitat conditions and temporal scale influence community patterns // *Evol. Ecol. Res.* 2003. V. 5. P. 913–932.
541. *Ottenburghs J., Megens H.J., Kraus R.H.S., et al.* A tree of geese: A phylogenomic perspective on the evolutionary history of True Geese // *Mol. Phyl. Evol.* 2016. V. 101. P. 303–313.

542. *Palcu D.V., Golovina L.A., Vernyhorova Y.V., et al.* Middle Miocene paleoenvironmental crises in Central Eurasia caused by changes in marine gateway configuration // *Glob. Planet. Change.* 2017. V. 158. P. 57–71.
543. *Paris P.* Oiseaux fossiles de France // *Rev. Fran. Ornithol.* 1912. V. 37. P. 283–298.
544. *Pavia M.* The parrots (Aves: Psittaciformes) from the Middle Miocene of Sansan (Gers, Southern France) // *Pal. Z.* 2014. V. 88. № 3. P. 353–359.
545. *Pavia M., Bedetti C.* The presence of Harlequin duck *Histrionicus histrionicus* (Linnaeus 1758) in the Middle Pleistocene of Italy // *J. Ornithol.* 2013. V. 154. № 3. P. 875–878.
546. *Pavia M., Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C.* Description of the type-series of *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892 (Aves: Phasianidae) with the selection of a lectotype // *C. R. Palevol.* 2012. V. 11. P. 257–263.
547. *Pavia M., Mourer-Chauviré C.* Redescription of *Tyto sanctialbani* Lydekker, 1893 (Aves, Strigiformes), from its type locality of La Grive-Saint-Alban (Middle Miocene, France) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 5. P. 1093–1101.
548. *Pazonyi P., Trembeczki M., Meszaros L., Szentesi Z.* Preliminary report on the Early Pleistocene vertebrate sites of Beremend Crystal Cave (Beremend 16, South Hungary) and on their palaeoecological importance // *Fragm. Palaeontol. Hungar.* 2019. V. 36. P. 115–140.
549. *Persons N.W., Hosner P.A., Meiklejohn K.A., et al.* Sorting out relationships among the grouse and ptarmigan using intron, mitochondrial, and ultra-conserved element sequences // *Mol. Phyl. Evol.* 2016. V. 98. P. 123–132.
550. *Peters J.L., Winker K., Millam K.C., et al.* Mito-nuclear discord in six congeneric lineages of Holarctic ducks (genus *Anas*) // *Mol. Ecol.* 2014. V. 23. № 12. P. 2961–2974.
551. *Pickford M., Sawada Y., Tayama R., et al.* Refinement of the age of the Middle Miocene Fort Ternan Beds, Western Kenya, and its implications for Old World biochronology // *C. R. Geosci.* 2006. V. 338. № 8. P. 545–555.
552. *Poland J.G.* A methodological approach to the identification of duck and goose remains from archaeological sites with an application to Roman Britain. Unpubl. Ph.D diss.. Sheffield: Univ. Sheffield, 2018. 323 p.
553. *Poplin F., Mourer-Chauviré C.* *Sylviornis neocaledoniae* (Aves, Galliformes, Megapodiidae), oiseau géant éteint de l'île des Pins (Nouvelle-Calédonie) // *Geobios.* 1985. V. 18. № 1. P. 73–97.
554. *Popov S.V., Akhmetiev M.A., Bugrova E.M., et al.* Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene Part 2. Early Oligocene // *Paleontol. J.* 2002. V. 36. Suppl 3. P. S185–S259.
555. *Potapov R.L., Potapova O.R., Pavlova E.A.* The genus *Lagopus* Brisson, 1760: taxonomy, paleontological dates, and evolution // *Proc. Zool. Inst. Rus. Acad. Sci.* 2003. V. 299. P. 101–120.
556. *Potapova O.R.* The Pleistocene records of "wild junglefowl" in the Caucasus and Transcaucasia: "Gallus" remains revision // *Vertebr. Palasiat.* 2000. V. 38. Suppl. P. 25.
557. *Potts G.R.* Partridges: countryside barometers. London: Collins, 2012. 480 p.
558. *Pöysä H.* Morphology-mediated niche organization in a guild of dabbling ducks // *Ornis Scand.* 1983a. V. 14. № 4. P. 317–326.
559. *Pöysä H.* Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community // *Oikos.* 1983b. V. 40. № 2. P. 295–307.

560. Pöysä H., Elmberg J., Nummi P., Sjöberg K. Species composition of dabbling duck assemblages: ecomorphological patterns compared with null models // *Oecologia*. 1994. V. 98. № 2. P. 193–200.
561. Pöysä H., Elmberg J., Nummi P., Sjöberg K. Are ecomorphological associations among dabbling ducks consistent at different spatial scales? // *Oikos*. 1996. V. 76. № 3. P. 608–612.
562. Prieto J., Rummel M. Some considerations on small mammal evolution in Southern Germany, with emphasis on Late Burdigalian–Earliest Tortonian (Miocene) cricetid rodents // *C. R. Palevol*. 2016. V. 15. № 7. P. 837–854.
563. Provini P., Goupil P., Hugel V., Abourachid A. Walking, Paddling, Waddling: 3D Kinematics Anatidae Locomotion (*Callonetta leucophrys*) // *J. Exp. Zool*. 2012. V. 317. P. 275–282.
564. Prum R.O., Berv J.S., Dornburg A. et al. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing // *Nature*. 2015. V. 526. № 7574. P. 569–573.
565. Rage J.-C., Danilov I.G. A new Miocene fauna of snakes from eastern Siberia, Russia. Was the snake fauna largely homogenous in Eurasia during the Miocene? // *C. R. Palevol*. 2008. V. 7. P. 383–390.
566. Raikow R.J. Evolution of diving adaptations in the stiff-tail ducks // *Univ. Calif. Publ. Zool*. 1970. V. 94. P. 1–52.
567. Raikow R.J. Locomotor mechanisms in North American ducks // *Wilson Bull*. 1973. V. 85. № 3. P. 295–307.
568. Raikow R.J. Old birds and new ideas: progress and controversy in paleornithology // *Wilson Bull*. 1981. V. 93. № 3. P. 407–412.
569. Reichert J., Mayr G., Wilke T., Peters W.S. Waders (Scolopacidae) surviving despite malaligned leg fractures in the wild: kinematics of bipedal locomotion // *Avian Res*. 2017. V. 8: 23.
570. Riamon S., Balouet J.C., Rolland-Guillard J. et al. The endocast of the insular and extinct *Sylviornis neocaledoniae* (Aves, Galliformes), reveals insights into its sensory specializations and its twilight ecology // *Sci. Rep*. 2022. V. 12: 21185.
571. Rich P.V., Hou L.H., Ono K., Baird R.F. A review of the fossil birds of China, Japan and Southeast Asia // *Geobios*. 1986. № 19. Fasc. 6. P. 755–772.
572. Robertson B.C., Goldstein S.J. Phylogenetic affinities of the New Zealand blue duck (*Hymenolaimus malacorhynchos*) // *Notornis*. 2012. V. 59. P. 49–59.
573. Rocholl A., Bohme M., Gilg H.A., et al. Comment on Schmieder et al. // *Geochem. Cosmochim. Acta*. 2018. V. 238. P. 599–601.
574. Rössner G.E., Mörs T. A new record of the enigmatic Eurasian Miocene ruminant artiodactyl *Orygotherium* // *J. Vertebr. Paleontol*. 2001. V.21. № 3. P. 591–595.
575. Rubega M.A., Obst B.S. Surface-tension feeding in phalaropes: discovery of a novel feeding mechanism // *Auk*. 1993. V. 110. № 2. P. 169–178.
576. Russel D.E., Zhai R.J. The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. C*. 1987. V. 52. P. 1–488.
577. Rzebik-Kowalska B., Rekovets L.I. New data on Eulipotyphla (Insectivora, Mammalia) from the Late Miocene to the Middle Pleistocene of Ukraine // *Palaeontol. Electron*. 2016. V. 19.11.19A: 11-31.
578. Sackton T.B., Grayson P., Cloutier A., et al. Convergent regulatory evolution and loss of flight in paleognathous birds // *Science*. 2019. V. 364. № 6435. P. 74–78.

579. *Sánchez Marco A.* Huéscar-1 (Granada, España): Avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía // Geología y paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario. 1989. V. 11. P. 175–182.
580. *Sánchez-Marco A.* Aves del Plioceno superior de la Meseta sur Ibérica: una asociación ornítica aparentemente cuaternaria // Rev. Espan. Paleontol. 2005. V. 20. P. 143–157.
581. *Sánchez Marco A.* Miophasianus and Palaeoperdix (Galliformes, Aves) from three Miocene localities in Spain // Estud. Geol. 2006. V. 62. № 1. P. 249–256.
582. *Sánchez Marco A.* New Iberian Galliformes and reappraisal of some Pliocene and Pleistocene Eurasian taxa // J. Vertebr. Paleontol. 2009. V. 29. № 4. P. 1148–1161.
583. *Sánchez-Marco A.* Old and new fossil birds from the Spanish Miocene // J. Iber. Geol. 2021. V. 47. № 4. P. 697–712.
584. *Schlosser M.* Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Mathem. Naturwiss. Klasse. 1916. V. 28. № 6. P. 1–78.
585. *Schmieder M., Kennedy T., Jourdan F., et al.* A high-precision $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age for the Nördlinger Ries impact crater, Germany, and implications for the accurate dating of terrestrial impact events // Geochim. Cosmochim. Acta. 2018. V. 220. P. 46–157.
586. *Sen S., Ginsburg L.* Le magnétostratigraphie du site de Sansan // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. 2000. V. 183. P. 69–81.
587. *Scott J.J., Smith M.E.* Trace fossils of the Eocene Green River Lake Basins, Wyoming, Utah, and Colorado // Stratigraphy and Paleolimnology of the Green River Formation, Western USA. Dordrecht, Heidelberg: Springer, 2015. P. 313–350.
588. *Serrano F.J., Palmqvist P., Chiappe L.M., Sanz J.L.* Inferring flight parameters of Mesozoic avians through multivariate analyses of forelimb elements in their living relatives // Paleobiology. 2017. V. 43. № 1. P. 144–169.
589. *Shevenell A.E., Kennett J.P., Lea D.W.* Middle Miocene Southern Ocean cooling and Antarctic cryosphere expansion // Science. 2004. V. 305. P. 1766–1700.
590. *Short L.L.* A new anseriform genus and species from the Nebraska Pliocene // Auk. 1970. V. 87. № 3. P. 537–543.
591. *Sibley C.G., Ahlquist J.E.* Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Heaven, L.: Yale Univ. Press, 1990. 976 p.
592. *Sibley C.G., Monroe B.L.* Distribution and taxonomy of birds of the World. New Heaven, L.: Yale Univ. Press, 1900. 1111 p.
593. *Simonetta A.M.* Cinesi e morfologia del cranio negli uccelli non passeriformi: Studio su varie tendenze evolutive, parte 1 // Archiv. Zool. Ital. 1963. V. 48. P. 53–135.
594. *Sinitsa M.V., Nesin V.A.* Systematics and phylogeny of *Vasseuromys* (Mammalia, Rodentia, Gliridae) with a description of a new species from the late Miocene of eastern Europe // Palaeontology. 2018. V. 61. № 5. P. 679–701.
595. *Skieresz-Szewczyk K., Jackowiak H.* Morphofunctional study of the tongue in the domestic duck (*Anas platyrhynchos* f. *domestica*, Anatidae): LM and SEM study // Zoomorphology. 2016. V. 135. № 2. P. 255–268.
596. *Smith K.T., Schaal S.F.K., Habersetzer J.* (Eds.). Messel – an ancient greenhouse ecosystem. Frankfurt-Am-Main: Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, 2018. 355 p.
597. *Söderquist P., Norrström J., ElMBERG J., et al.* Wild Mallards have more “goose-like” bills than their ancestors: a case of anthropogenic influence? // PLOS ONE. 2014. V. 9: e115143.

598. *Sotnikova M.V., Klementiev A.M., Sizov A.V., Tesakov A.S.* New species of *Ballusia* Ginsburg and Morales, 1998 (Ursidae, Carnivora) from Miocene of Eastern Siberia, Russia // *Histor. Biol.* 2021. V. 33. P. 486–497.
599. *Spassov N.* Varshets and Slivnitsa - new localities of Villafranchian vertebrate fauna from Bulgaria (taxonomic composition, biostratigraphy and climatochronology) // *Geol. Balcan.* 1997. V. 27. P. 83–90.
600. *Spassov N.* The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // *Rev. Paléobiol.* 2003. V. 22. P. 197–229.
601. *Sraml M., Christidis L., Eastal S., et al.* Molecular relationships within Australasian waterfowl (Anseriformes) // *Austral. J. Zool.* 1996. V. 44. P. 47–58.
602. *Steadman D.W.* *Extinction and Biogeography of Tropical Pacific Birds.* Chicago: Univ. Chicago Press, 2006. 480 p.
603. *Steelman J.T., Danley P.* The stages in vertebrate evolutionary radiation // *Tr. Ecol. Evol.* 2003. V.18. P. 126–131.
604. *Stegmann B.* Die funktionelle Bedeutung des Schlüsselbeines bei den Vögeln // *J. Ornithol.* 1964. Bd. 105. № 4. S. 450–463.
605. *Stein R.W., Brown J.W., Mooers A.Ø.* A molecular genetic time scale demonstrates Cretaceous origins and multiple diversification rate shifts within the order Galliformes (Aves) // *Mol. Phyl. Evol.* 2015. V. 92. P. 155–164.
606. *Steininger F.F.* Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene “European Land Mammal Mega-Zones” (ELMMZ) and the Miocene “Mammal-zones” (MN-Zones) // *The Land Mammals of Europe / Eds. Rössner G., Heissig H. München: Verl. Dr F. Pfeil, 1999. P. 9–24.*
607. *Steininger F.F., Berggren W.A., Kent D.V., et al.* Circum-Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental chronological correlations of European mammal units // *The evolution of Western Eurasian Neogene mammal faunas / Eds. Bernor R.L., Fahlbusch V. Mittmann H.W. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1996. P. 7–46.*
608. *Stewart J.R.* Intraspecific variation in modern and Quaternary European *Lagopus* // *Smith. Contrib. Paleobiol.* 1999. № 89. P. 159–168.
609. *Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeologically significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic // *BAR Intern. Ser.* 2007. № 1653. P. 1–272.
610. *Stidham T.A.* The origin and ecological diversification of modern birds: evidence from the extinct wading ducks, Presbyornithidae (Neornithes: Anseriformes). Unpubl. PhD. diss. Berkeley: Univ. California, 2001. 257 p.
611. *Stidham T.A.* Re-description and phylogenetic assessment of the Late Miocene ducks *Aythya shihuibas* and *Anas* sp. (Aves: Anseriformes) from Lufeng, Yunnan, China // *Vertebr. PalAsiat.* 2015. V. 53. № 4. P. 335–349.
612. *Stidham T.A., Eberle J.J.* The palaeobiology of high latitude birds from the early Eocene greenhouse of Ellesmere Island, Arctic Canada // *Sci. Rep.* 2016. V. 6: 20912.
613. *Stidham T.A., Hilton R.P.* New data on stiff-tailed duck evolution and dispersal from a new species of diving duck (Anseriformes: Anatidae: cf. Oxyurinae) from the Miocene High Rock Caldera in north-west Nevada, USA // *Pap. Palaeontol.* 2016. V. 2. № 1. P. 41–58.
614. *Stidham T.A., Ni X.-J.* Large anseriform (Aves: Anatidae: Romainvilliinae?) fossils from the Late Eocene of Xinjiang, China // *Vertebr. PalAsiat.* 2014. V. 52. № 1. P. 98–111.
615. *Stidham T.A., Townsend K.E.B., Holroyd P.A.* Evidence for wide dispersal in a stem galliform clade from a new small-sized Middle Eocene pangalliform (Aves: Paraortygidae) from the Uinta Basin of Utah (USA) // *Diversity.* 2020. V. 12: 90. DOI:10.3390/d12030090

616. *Stidham T.A., Wang X., Li Q., Ni X.-J.* A shelduck coracoid (Aves: Anseriformes: *Tadorna*) from the arid early Pleistocene of the Qinghai-Tibetan Plateau, China // *Palaeontol. Electron.* 2015. V. 18.2.24A: 1–10.
617. *Stidham T.A., Zelenkov N.V.* North American–Asian aquatic bird dispersal in the Miocene: evidence from a new species of diving duck (Anseriformes: Anatidae) from North America (Nevada) with affinities to Mongolian taxa // *Alcheringa.* 2017. V. 41. P. 222–230.
618. *Stolpe M., Zimmer K.* Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm // *J. Ornithol.* 1939. V. 87. № 1. P. 136–155.
619. *Storer R.W.* The fossil loon, *Colymboides minutus* // *Condor.* 1956. V. 58. P. 413–426.
620. *Sulimski A.* Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Węże I (Poland) // *Acta Palaeontol. Polon.* 1964. V. 9. P. 149–244
621. *Sun Z., Pan T., Hu C., et al.* Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // *PLoS One.* 2017. V. 12: e0184529.
622. *Švec P.* Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia // *Čas. Mineral. Geol.* 1980. V. 25. № 4. P. 377–387.
623. *Švec P.* Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. Pt II // *Čas. Mineral. Geol.* 1981. V. 26. P. 45–56.
624. *Švec P.* The fossil pheasant (Aves; Phasianidae) from the upper Miocene of Děvínská Nová Ves (Slovakia) // *Čas. Mineral. Geol.* 1986. V. 31. P. 83–88.
625. *Syromyatnikova E.V.* The first record of *Salamandrella* (Caudata: Hynobiidae) from the Neogene of Russia // *Rus. J. Herpetol.* 2014. V. 21. P. 217–220.
626. *Syromyatnikova E.V.* A new species of *Bufo* (Amphibia, Anura) from the Miocene of Russia // *Rus. J. Herpetol.* 2015. V. 22. P. 281–288.
627. *Syromyatnikova E.V.* Anurans of the Tagay locality (Baikal Lake, Russia; Miocene): Bombinatoridae, Hylidae, and Ranidae. *Rus. J. Herpetol.* 2016. V. 23. P. 145–157.
628. *Syromyatnikova E.V., Tesakov A.S., Titov V.V.* *Naja romani* (Hoffstetter, 1939) (Serpentes: Elapidae) from the late Miocene of the Northern Caucasus: the last East European large cobra // *Geodiversitas.* 2021 V. 43. № 19. P. 683–689.
629. *Tambussi C.P., Degrange F.J.* South American and Antarctic continental Cenozoic birds. Paleobiogeographic affinities and disparities. Dordrecht: Springer, 2013. 113 p.
630. *Tambussi, C.P., Noriega, J.* Summary of the avian fossil record from Southern South America // *München Geowiss. Abh.* 1996. Bd. 30. S. 245–264.
631. *Tambussi C.P., Degrange F.J., De Mendoza R.S., et al.* A stem anseriform from the early Palaeocene of Antarctica provides new key evidence in the early evolution of waterfowl // *Zool. J. Linn. Soc.* 2019. V. 186. P. 673–700.
632. *Terzea E.* Biochronology of the Pleistocene deposits at Betfia (Bihor, Romania) // *Acta Zool. Cracov.* 1996. V. 39. № 1. P. 531–540.
633. *Tesakov A.S., Lopatin A.V.* First Record of mylagaulid rodents (Rodentia, Mammalia) from the Miocene of Eastern Siberia (Olkhon Island, Baikal Lake, Irkutsk Region, Russia) // *Dokl. Biol. Sci.* 2015. V. 460. P. 23–26.
634. *Tesakov A.S., Vangengeim E.A., Pevzner M.* Arvicolid zonation of continental Pliocene deposits of East Europe // *Cour. Forsch. Senckenb.* 2007. Bd 259. S. 227–236.
635. *Ting S.-Y., Tong Y.-S., Clyde W.C., et al.* Asian Early Paleogene chronology and mammalian faunal turnover events // *Vertebr. Palasiat.* 2011. V. 49. P. 1–28.

636. *Titov V.V., Tesakov A.S.* Late Miocene (Turolian) vertebrate faunas from Southern European Russia // Fossil mammals of Asia. Neogene biostratigraphy and chronology / Eds. Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 538–545.
637. *Tütken T., Vennemann T.W., Janz H., Heizmann E.P.J.* Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Middle Miocene Lake in the Steinheim basin, SW Germany: A reconstruction from C, O, and Sr isotopes of fossil remains // *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 2006. V. 241. P. 457–491.
638. *Tuinen M. van, Dyke G.J.* Calibration of galliform molecular clocks using multiple fossils and genetic partitions // *Mol. Phyl. Evol.* 2004. V. 30. P. 74–86.
639. *Tomek T., Bocheński Z.M.* The comparative osteology of European corvids (Aves: Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements. Krakow: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, 2000. 102 p.
640. *Tomek T., Bochenski Z.M., Wertz K., Swidnicka E.* A new genus and species of a galliform bird from the Oligocene of Poland // *Palaeontol. Electron.* 2014. V. 17. № 3: 38A.
641. *Tyrberg T.* Pleistocene birds of the Palearctic: a catalogue. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithological Club, 1998. 720 p.
642. *Tyrberg, T.* Supplement to Pleistocene Birds of the Palearctic. <http://web.telia.com/~u11502098/pleistocene.pdf>. 2008.
643. *Velichko A.A.* General features of the landscape and climate of Northern Eurasia in the Cenozoic // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 2005. V. 382. P. 189–201.
644. *Verheyen R.* Note sur la variabilite des caracteres osteologiques chez la Macreuse noire, *Melanitta nigra* (L.) // *Bull. Inst. R. Sci. Natur. Belg.* 1955a. V. 31. P. 1–19.
645. *Verheyen R.* La systematique des Anseriformes basee sur l'osteologie comparee // *Bull. Inst. R. Sci. Natur. Belg.* 1955b. V. 31. № 35–38. P. 1–18, 1–16, 1–22, 1–16.
646. *Verheyen R.* Contribution a l'anatomie et a la systematique des Galliformes // *Bull. Inst. R. Sci. Natur. Belg.* 1956. V. 32. № 42. P. 1–24.
647. *Vickers-Rich P., Monaghan J.M., Baird R.F., Rich T.H.* (Eds.) Vertebrate paleontology of Australia. Melbourne: Pioneer Design Studio, 1991. 1437 p.
648. *Villalta J.F.* Las aves fósiles del Mioceno español // *Bol. Roy. Soc. Esp. Hist. Natur. Madrid.* 1963. T. 61. № 2. P. 263–285.
649. *Villalta J.F. de, Crusafont Pairó M.* Sobre algunas aves fósiles de Cataluña // *Not. Comun. Inst. Geol. Min. Esp.* 1950. V. 20. P. 143–156.
650. *Vislobokova I.* The Lower Miocene artiodactyls of Tagay Bay, Olhon Island, Lake Baikal (Russia) // *Palaeovertebrata.* 1994. V. 23. P. 177–197.
651. *Vislobokova I.* New species of *Orygotherium* (Palaeomerycidae, Ruminantia) from the Early and Late Miocene of Eurasia // *Ann. Naturhistor. Mus. Wien.* 2004. V. 106A. P. 371–385.
652. *Volkova N.V.* The first fossil barbet (Aves, Ramphastidae) from Siberia // *J. Ornithol.* 2020. V. 161. P. 325–332.
653. *Volkova N.V., Zelenkov N.V.* Birds from the late Miocene of Northern Kazakhstan // XII EAVP Meeting – Torino 24-28 June 2014 – Abstract Book, 2014. P. 153.
654. *Voyta L.L., Mörs T., Erbajeva M.A.* Erinaceomorpha and Soricomorpha (Mammalia) of the Miocene Tagay fauna (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia): A preliminary report // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2022. V. 102. P. 897–914.
655. *Wang N., Kimball R.T., Braun E.L. et al.* Ancestral range reconstruction of Galliformes: the effects of topology and taxon sampling // *J. Biogeogr.* 2017. V. 44. № 1. P. 122–135.

656. Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. (Eds.) Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. 732 p.
657. Watanabe J., Matsuoka H. Flightless diving duck (Aves, Anatidae) from the Pleistocene of Shiriya, northeast Japan // J. Vertebr. Paleontol. 2015. V. 35: e994745.
658. Weidig I. New birds from the lower Eocene Green River Formation, North America // Rec. Austral. Mus. 2010. V. 62. P. 29–44.
659. Wetmore A. Fossil birds from the Green River Deposits of Eastern Utah // Ann. Carnegie Mus. 1926. V. 16. P. 391–402.
660. Wetmore A. A classification for the birds of the world // Smith. Misc. Coll. 1960. V. 139. P. 1–37.
661. Wieley E.O., Lieberman B.S. Phylogenetics: the theory of phylogenetic systematics. Hoboken: Wiley-Blackwell, 2011. 406 p.
662. Woelfle E. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Diss. Dokt. diss. Univ. Munchen, 1967. 257 S.
663. Woolfenden G.E. Postcranial osteology of the waterfowl // Bull. Florida St. Mus. 1961. V. 6. № 1. P. 1–129.
664. Worthy T.H. The fossil megapodes (Aves: Megapodiidae) of Fiji with descriptions of a new genus and two new species // J. Royal Soc. New Zealand. 2000. V. 30. № 4. P. 337–364.
665. Worthy T.H. Tertiary fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) of Australia and New Zealand. Unpubl. PhD. Adelaide: Univ. Adelaide, 2008a. 415 p.
666. Worthy T.H. Pliocene waterfowl (Aves: Anseriformes) from South Australia and a new genus and species // Emu. 2008b. V. 108. P. 153–165.
667. Worthy T.H. Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2009. V. 156. № 2. P. 411–454.
668. Worthy T.H., Lee M.S.Y. Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: *Manuherikia*, *Dunstanetta* and *Miotadorna*) from the St Bathans Fauna, New Zealand // Palaeontol. 2008. V. 51. № 3. P. 677–708.
669. Worthy T.H., Nguyen J.M.T. An annotated checklist of the fossil birds of Australia // Trans. R. Soc. South Australia. 2020. V. 144. № 1. P. 66–108.
670. Worthy T.H., Degrange F.J., Handley W.D., Lee M.S.Y. The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres) // R. Soc. Open Sci. 2017. V. 4: 170975.
671. Worthy T.H., Mitri M., Handley W.D., et al. Osteology supports a stem-galliform affinity for the giant extinct flightless bird *Sylviornis neocaledoniae* (Sylviornithidae, Galloanseres) // PLoS ONE. 2016. V. 11. № 3. e0150871.
672. Worthy T.H., Scofield R.P., Salisbury S.W., et al. A new species of *Manuherikia* (Aves: Anatidae) provides evidence of faunal turnover in the St Bathans Fauna, New Zealand // Geobios. 2022. V. 70. P. 87–107.
673. Worthy T.H., Tennyson, A.J.D., Hand S.J., Scofield R.P. A new species of the diving duck *Manuherikia* and evidence for geese (Aves: Anatidae: Anserinae) in the St Bathans Fauna (Early Miocene), New Zealand // J. Roy. Soc. N. Zeal. 2008. V. 38. № 2. P. 97–114.
674. Wu W., Meng J., Ye J., Ni X. *Propalaeocastor* (Rodentia, Mammalia) from the early Oligocene of Burqin basin, Xinjiang // Amer. Mus. Novit. 2004. No. 3461. P. 1-16.

675. Yang S.Y., Lockley M.G., Greben R., Erickson B.R., Lim S.K. Flamingo and duck-like bird tracks from the Late Cretaceous and early Tertiary: Evidence and implications // *Ichnos*. 1995. V. 4. № 1. P. 21–34.
676. Yeh H.K. First discovery of Miocene bird in China // *Vertebr. Palasiat*. 1977. V. 15. P. 244–248.
677. Yeh H.K. Fossil birds from Linqu, Shandong // *Vertebr. Palasiat*. 1980. V. 18. № 2. P. 116–125.
678. Yeh H.K. Third note on fossil bird from Miocene of Linqu, Shandong // *Vertebr. Palasiat*. 1981. V. 19. № 2. P. 149–155.
679. Yeh H.K., Sun B. New material of fossil phasianid bird from Linqu, Shandong // *Vertebr. Palasiat*. 1984. V. 22. № 3. P. 208–212.
680. Zachos J., Pagani M., Sloan L., et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // *Science*. 2001. V. 292. P. 686–693.
681. Zazhigin V.S., Voyta L.L. A new middle Miocene crocidosoricine shrew from the Mongolian Shargain Gobi Desert // *Acta Palaeontol. Polon*. 2018. V. 63. № 1. P. 171–187.
682. Zeffner A., Norberg U.M.L. Leg morphology and locomotion in birds: requirements for force and speed during ankle flexion // *J. Exp. Biol*. 2003. V. 206. P. 1085–1097.
683. Zelenkov N.V. Dynamics of the avifauna during the Neogene of Central Asia / 8th International meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. 11-16 June 2012. Vienna, Austria. 2012. P. 31.
684. Zelenkov N.V. New finds and revised taxa of early Pliocene birds from Western Mongolia // *Paleornithological Research 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol* / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 153–170.
685. Zelenkov N.V. Neogene birds of Eurasia: the state of the art // 4th International Paleontological Congress. The history of life: the view from the Southern Hemisphere. Abstracts, 2014. P. 639.
686. Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // *Paleontol. J*. 2016a. V. 50. № 12. P. 1421–1433.
687. Zelenkov N.V. Revision of non-Passeriform birds from Polgardi (Hungary, late Miocene) // *Soc. Avian Paleontol. Evol. 9th Intern. Meet. 1-5 August, Diamante, Argentina*. 2016b. P. 32.
688. Zelenkov N.V. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // *Biol. Lett*. 2016c. 12: 20160717.
689. Zelenkov N.V. The revised avian fauna of Rudabánya (Hungary, Late Miocene) // *Paleontología y evolución de las Aves* / Eds. Acosta Hospitaleche C., Agnolin F., Haidr N. et al. Buenos-Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", 2017. P. 253–266.
690. Zelenkov N.V. Neogene evolution of continental Asian waterfowl communities (Aves, Anatidae). Abstr. XVI Ann. Meet. Eur. Ass. Vertebr. Palaeontol. Caparica, Portugal, 2018. P. 204.
691. Zelenkov N.V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // *J. Vertebr. Paleontol*. 2019a. V. 38: e1531879.
692. Zelenkov N.V. Variability in the postcranial skeleton of the European dabbling ducks (Aves, Anatidae): identifying nodes of strong and relaxed selection // *J. Morphol*. 2019b. V. 280. Suppl. 1. P. S243.

693. Zelenkov N.V. The oldest diving anseriform bird from the late Eocene of Kazakhstan and the evolution of aquatic adaptations in the intertarsal joint of waterfowl // *Acta Palaeontol. Polon.* 2020. V. 65. № 4. P. 733–742.
694. Zelenkov N.V., Dyke G.J. The fossil record and evolution of mousebirds (Aves: Coliiformes) // *Palaeontology.* 2008. V. 51. P. 1403–1418.
695. Zelenkov N.V., Martynovich N.V. The northern-most fauna of fossil birds in Asia: Miocene birds from Baikal Lake (Siberia) / 11th EAVP Meet. Villers-sur-Mer, France, 2013. P. 70.
696. Zelenkov N.V., Panteleyev A.V. Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // *Pal. Z.* 2015. V. 89. P. 515–527.
697. Zelenkov N.V., Panteleyev A.V. A small stem-galliform bird (Aves: Paraortygidae) from the Eocene of Uzbekistan // *C. R. Palevol.* 2019. V. 18. P. 517–523.
698. Zelenkov N.V., Stidham T.A. Possible filter-feeding in the extinct *Presbyornis* and the evolution of Anseriformes (Aves) // *Зоол. журн.* 2018. Т. 97. С. 943–956.
699. Zelenkov N.V., Kurochkin E.N., Karhu A.A., Ballmann P. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia. // *Oryctos.* 2008. V. 7. P. 213–222.
700. Zelenkov N.V., Sayfulloev N., Shneider S.V. Fossil birds from the Roof of the World: The first avian fauna from High Asia and its implications for late Quaternary environments in Eastern Pamir // *PLoS ONE.* 2021. V. 16(10): e0259151.
701. Zelenkov N.V., Stidham T.A., Martynovich N.V., et al. The middle Miocene duck *Chenoanas* (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range // *Pap. Palaeontol.* 2018. V. 4. № 3. P. 309–326.
702. Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B., et al. A giant early Pleistocene bird from eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early Homo arrival // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1605521.
703. Zhou Z., Zhang F., Hou L. *Aves* // *The Chinese fossil reptiles and their kin. Second edition* / Eds. Li J., Wu X., Zhang F. Beijing: Science Press, 2008. P. 337–378.
704. Zweers G., 1974. Structure, movement, and myography of the feeding apparatus of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.). A study in functional anatomy // *Neth. J. Zool.* V. 24. № 4. P. 323–467.
705. Zweers G. Transformation of avian feeding mechanisms: a deductive method // *Acta Biotheor.* 1991. V. 39. № 1. P. 15–36.
706. Zweers G., Gerritsen A.F.C., van Kranenburg-Voogd P.J. Mechanics of feeding of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.; Aves, Anseriformes). The lingual apparatus and the suction-pressure pump mechanism of straining // *Contrib. Vertebr. Evol.* 1977. V. 3. P. 1–109.
707. Zweers G., de Jong F., Berkhoud, H., Vanden Berge J.C., 1995. Filter feeding in flamingos (*Phoenicopterus ruber*) // *Condor.* V. 97. № 2. P. 297–324.
708. Zweers G.A., Vanden Berge J.C., 1996. Evolutionary transitions in the trophic system of the wader-waterfowl complex // *Neth. J. Zool.* V. 47. № 3. P. 255–287.

Приложение 1. Список таксонов Galloanseres в изученных кайнозойских местонахождениях Евразии.

1. **Цаган-Хушу, Монголия** (верхний палеоцен – нижний эоцен)
Anseriformes
Naranbulagornis khun
Presbyornis sp. (cf. *P. pervetus*)
Bumbalavis anatoides
2. **Мессель, Германия** (нижний эоцен)
Galliformes
Paraortygoides messelensis
2. **Джерой-II, Узбекистан** (средний эоцен)
Galliformes
Xorazmortyx turkestanensis
2. **Жонгиз-Шоки, Казахстан** (верхний эоцен)
Anseriformes
Kustokazanser formosus
3. **Керси: группа местонахождений бартона** (MP 16; верхний эоцен)
Galliformes
Taoperdix sp.
Quercymegapodius brodkorbi
2. **Кусто-Кызылкаин (Плесь), Казахстан** (верхний эоцен)
Anseriformes
Cousteauvia kustovia
2. **Тайжусген (Черепихово поле), Казахстан** (верхний эоцен)
Anseriformes
Romainvillia kazakhstanensis
3. **Керси: группа местонахождений приабона** (MP 17-MP 20; верхний эоцен)
Galliformes
Quercymegapodius brodkorbi
Quercymegapodius depereti
Paraortyx brancoi
Paraortyx lorteti
3. **Керси: группа местонахождений рупелия** (MP 21-MP 24; нижний олигоцен)
Galliformes
Paraortyx lorteti
4. **Донызтау, Казахстан** (нижний олигоцен; MP 24-25)
Anseriformes
Paracygnopterus sp.
Cygnopterus sp.
Mionetta turgaica
5. **Челкар-Тениз, Казахстан** (нижний олигоцен; MP 24-25)
Anseriformes
Uyrekura chalkarica
Mionetta turgaica
3. **Керси: группа местонахождений нижнего хатта** (MP 25-MP 26; верхний олигоцен)
Galliformes
Palaeortyx ocyptera
3. **Керси: группа местонахождений верхнего хатта** (MP 28; верхний олигоцен)
Galliformes
Palaeortyx ocyptera
Palaeortyx gallica
Palaeortyx prisca
Pirortyx major
5. **Алтыншоқысу, Казахстан** (нижний миоцен; MN 1)
Anseriformes
“*Mionetta*” *natator*
4. **Сан-Жеран Ле-Пюи, Франция** (группа местонахождений нижнего миоцена; MN 2)
Galliformes
Ameripodius alexis
Palaeortyx brevipes
Palaeortyx gallica
Palaeortyx prisca
Palaeortyx phasianoides
- Anseriformes
Mionetta blanchardi
Mionetta consorbina
“*Mionetta*” *natator*
“*Cygnopterus*” *alphonsi*
4. **Винтерсхоф-Вест, Германия** (нижний миоцен; MN 3)
Galliformes
Palaeortyx gallica
Palaeortyx prisca
Palaeortyx phasianoides
5. **Голубые пески, Казахстан** (нижний миоцен; MN 4)
Anseriformes
“*Mionetta*” *natator*
5. **Лангенау, Германия** (нижний миоцен; MN 4)
Anseriformes
Mionetta blanchardi
5. **Зандельсхаузен, Германия** (средний миоцен; MN 5)
Galliformes
Miogallus altus
Palaeortyx prisca
- Anseriformes
Mionetta aff. *blanchardi*
“*Mionetta*” *natator*
6. **Тагай, Прибайкалье** (средний миоцен; MN 5)
Galliformes
Miogallus baikalensis
Palaeortyx brevipes
Phasianidae indet. (magn. *Lophogallus naranbulakensis*)
Baikalorollulus nigra
Tologuica vetusta

- Anseriformes
Chenoanas sansaniensis
Mioquerquedula palaeotagaica
Mioquerquedula sp. 1
Tagayanetta palaeobaikalika
Tadornini gen. indet. 1 (cf. *Tadorna*)
Tadornini gen. indet. 2
Aix praeclara
Sharganetta mongolica
- 6. Сансан, Франция** (средний миоцен; MN 6)
Galliformes
Miogallus altus
Gracilligalla media
Palaeortyx brevipes
Palaeortyx gallica
Palaeortyx prisca
Palaeoperdix longipes
- Anseriformes
“*Aythya*” *chauvirae*
Chenoanas sansaniensis
Mioquerquedula soporata
“*Anas*” *velox*
«*Anserobranta*» *robusta*
- 7. Штайнхайм, Германия** (средний миоцен; MN 7+8)
Galliformes
Robustogalla similis
Gracilligalla media
Phasianidae indet.
- Anseriformes
“*Cygnus*” *atavus*
“*Anser*” sp.
Nogusunna conflictoides
Anatidae indet.
- 8. Шарга, Монголия** (средний миоцен; MN 7+8)
Galliformes
Tologuica aurorae
Tologuica karhui
Phasianidae indet.
- Anseriformes
Sharganetta mongolica
Nogusunna conflictoides
Protomelanitta gracilis
Aix praeclara
Chenoanas deserta
Chenoanas asiatica
Mioquerquedula soporata
Mioquerquedula minuttissima
Tadorna sp.
Tadornini indet.
- 9. Наран-Булак, Монголия** (средний миоцен; MN 7+8)
Galliformes
Lophogallus naranbulakensis
- 10. Тайрум-Нор, Внутренняя Монголия; Китай** (средний миоцен; MN 7+8)
Anseriformes
Chenoanas asiatica
- 9. Ла-Грив-сен-Альбан, Франция** (средний миоцен; MN 7+8)
Galliformes
Palaeortyx grivensis
Robustogalla similis
Gracilligalla media
Palaeocryptonyx depereti
Palaeoperdix grivensis
Phasianidae indet.
- Anseriformes
Anas (s. l.) sp.
Tadorna sp.
- 10. Пшеха, Краснодарский край** (средний миоцен; MN 7+8)
Anseriformes
Mioquerquedula sp.
- 11. Кишинев, Молдова** (верхний миоцен; MN 9)
Anseriformes
Anserobranta tarabukini
Chenoanas sp.
Anserinae indet.
- 12. Рудабанья, Венгрия** (верхний миоцен; MN 9)
Galliformes
Gracilligalla media
Rollulinae indet.
Phasianidae indet. 1
Phasianidae indet. 2
Phasianidae indet. 3
- Anseriformes
Mioquerquedula sp. 1
Mioquerquedula sp. 2
Chenoanas sp.
- 13. Гребенники, Украина** (верхний миоцен; MN 11)
Anseriformes
Proanser major
- 14. Холу, Тува** (верхний миоцен; MN 11 – MN 13)
Anseriformes
Cygnus cf. *C. pristinus*
- 14. Егоровка 2, Украина** (верхний миоцен; MN 12)
Anseriformes
Anas kurochkini
Spatula sp.
- Galliformes
Chauvireria axaina
Phasianidae indet. 1
Phasianidae indet. 2
- 15. Черевичное, Украина** (верхний миоцен; MN 13)
Galliformes
Chauvireria axaina
Umbroperdix odessica
Phasianini indet.
- 16. Морская-2, Ростовская область** (верхний миоцен; MN 13)
Anseriformes
Anas kurochkini
Anatidae indet.

- Galliformes
Chauvireria axaina
 Phasianidae indet. 1
 Phasianidae indet. 2
- 17. Солнечнодольск, Ставропольский край** (верхний миоцен; MN 13)
 Anseriformes
 Anatidae indet.
 Galliformes
Chauvireria axaina
- 18. Польгарди, Венгрия** (верхний миоцен; MN 13)
 Anseriformes
 Mergini indet.
 Galliformes
Mioryaba magyarica
Eurobambusicola turolicus
Palaeoperdix hungarica
Syrmaticus phasianoides
- 12. Шкодова Гора, Украина** (верхний миоцен, MN 13)
 Anseriformes
Proanser major
Anas s.l. magn. *S. formosa*
- 11. Явор, Монголия** (верхний миоцен, MN 13)
 Anseriformes
Anas s.l. magn. *A. querquedula*
- 10. Хиргис-Нур 2, Монголия** (верхний миоцен – нижний плиоцен; MN 13-MN 14)
 Anseriformes
Cygnus pristinus
Cygnus sp.
Bonibernicla ponderosa
Heteroanser vicinusi
Anser devyatkini
 “*Anser*” *liskunae*
 Anserinae indet.
Aythya molesta
Aythya magna
Anas s.l. magn. *S. strepera*
Anas s.l. magn. *S. querquedula*
Anas s.l. magn. *S. formosa*
 Galliformes
Syrmaticus kozlovae
 Phasianidae indet.
- 12. Хун-Куре, Монголия** (верхний миоцен – нижний плиоцен, MN 13 - MN 15)
 Anseriformes
Cygnus pristinus
- 13. Кучурган, Украина** (нижний плиоцен; MN 14)
 Galliformes
Eurobambusicola turolicus
- 14. Ростовка, Омская область** (нижний плиоцен; MN 14)
 Anseriformes
Cygnus sp.
Aythya aff. *A. ferina*
- 11. Чоно-Хариах 1, Монголия** (нижний плиоцен, MN 14)
 Anseriformes
Cygnus pristinus
Cygnus sp.
Anser devyatkini
Aix sp.
Anas s.l. magn. *S. strepera*
Aythya spatiosa
 Galliformes
Syrmaticus kozlovae
- 11. Чоно-Хариах 2, 3, Монголия** (нижний плиоцен, MN 14)
 Anseriformes
Cygnus pristinus
Cygnus sp.
 Anserini/Tadornini indet.
Anas s.l. magn. *S. querquedula*
Anas s.l. magn. *S. formosa*
Aythya molesta
 Galliformes
Syrmaticus kozlovae
 Phasianidae indet.
- 11. Дзабхан, Монголия** (нижний плиоцен, MN 14 - MN 15)
 Anseriformes
 “*Anser*” *liskunae*
Cygnus sp.
Anas s.l. magn. *S. strepera*
 Galliformes
Syrmaticus kozlovae
 Phasianidae indet.
- 11. Дзогсо-Хайрхан 1 и 4, Монголия** (нижний плиоцен, MN 14 - MN 15)
 Anseriformes
Cygnus pristinus
Cygnus sp.
Anas s.l. magn. *S. formosa*
- 12. Одесские катакомбы, Украина** (нижний плиоцен; MN 15)
 Galliformes
Plioperdix pontica
Perdix pliocaena
 Phasianidae indet.
- 13. Венже, Польша** (нижний плиоцен; MN 15)
 Galliformes
Plioperdix pontica
Paralagopus sp.
Tetrao conjugens
- 3. Этулия, Молдова** (нижний плиоцен; MN 15)
 Galliformes
Plioperdix pontica
Perdix pliocaena
- 4. Чарнота 2, Венгрия** (нижний плиоцен; MN 15)
 Galliformes
Plioperdix pontica

- 14. Обуховка, Ростовская область** (плиоцен; MN 15 – MN 16a)
Galliformes
Plioperdix pontica
- 3. Котловина 1 и 3, Украина**, несортированные материалы (нижний плиоцен, нижний плейстоцен; MN 15, MN 17)
Galliformes
Plioperdix pontica
Coturnicini indet.
- 12. Шамар, Монголия** (верхний плиоцен; MN 16)
Galliformes
Chauvireria cf. *Ch. minor*
Perdix pliocaena
Perdix margaritae
- 12. Береговая, Забайкалье** (верхний плиоцен; MN 16)
Anseriformes
Anser tchikoicus
Tadorna petrina
Galliformes
Chauvireria cf. *Ch. minor*
Perdix margaritae
- 13. Рембелицы Крулевски 2, Польша** (верхний плиоцен, MN 16a)
Galliformes
Plioperdix pontica
- 13. Поново-1, Украина** (верхний плиоцен, MN 16b)
Galliformes
Plioperdix pontica
- 13. Рембелицы Крулевски 1, Польша** (верхний плиоцен, MN 16b)
Galliformes
Lambrechitia capeki
Chauvireria minor
Paralagopus atavus
- 12. Выршец, Болгария** (нижний плейстоцен; MN 17)
Galliformes
Chauvireria balcanica
Lagopus balcanicus
Lyrurus partium
- 3. Малые Голы 1, Иркутская область, Прибайкалье** (нижний плейстоцен; MN 17; MNR1)
Anseriformes
Sibirionetta minuta
Spatula cf. *S. querquedula*
Anatidae indet.
Galliformes
Lagopus angustipes sp. nov.
- 14. Пещера Таврида, Крым** (нижний плейстоцен; MQR10)
Galliformes
Perdix perdix
Paralagopus atavus
Lyrurus partium
Anseriformes
Tadorna petrina
Spatula praeclypeata
- Anatidae indet. (magn. *Anas*)
- 2. Скородум А, Омская область** (нижний плейстоцен)
Galliformes
Lagopus angustipes sp. nov.
Anseriformes
Anas clypeata/Sibirionetta formosa
Spatula cf. *S. querquedula*
Anas magn. *A. acuta*
- 2. Романово 1с, Омская область** (нижний плейстоцен)
Galliformes
Lagopus sp.
Tetrao praeurogallus
Anseriformes
Anas magn. *A. acuta*
Anas crecca/querquedula
- 3. Змеевка, Белгородская область** (средний плейстоцен; MQR4-6)
Galliformes
Lagopus muta
- 2. Чембакчино, Ханты-Мансийский АО** (средний плейстоцен)
Galliformes
Lagopus lagopus
- 13. Ихине-2, Якутия** (верхний плейстоцен; MIS 3)
Anseriformes
Anser dyuktaiensis
Anas crecca
- 12. Дюктайская пещера, Якутия** (слой 7; верхний плейстоцен; MIS 2)
Anseriformes
Anser dyuktaiensis
Clangula hyemalis
Mergus serrator
Mergellus mochanovi
Aythya fuligula
Mareca penelope/falcata
Sibirionetta formosa
Anas crecca
Anas platyrhynchos
Galliformes
Lagopus lagopus
Lagopus muta
Lyrurus tetrrix
- 2. Истыкская пещера, Восточный Памир, Таджикистан** (верхний плейстоцен; MIS 2)
Anseriformes
Aythya fuligula
Anas crecca
Galliformes
Coturnix coturnix

Приложение 2. Расшифровка промеров, использованных для изучения изменчивости.

коракоид:

- TL - общая длина - через вершину акрокоракоидного отростка и медиальный угол
- TB - дорсовентральная высота плечевого бугорка (строго поперек длинной оси кости)
- SW - минимальная медиолатеральная ширина стержня
- CL - длина от каудальной кромки *cotyla scapularis* до краниальной вершины кости
- IL - длина акрокоракоплечевой связки - от места ее окончания на гленоиде до вершины кости

плечевая кость

- TL - общая длина от головки до вершины дорсального мышцелка
- PW - максимальная проксимальная ширина, **косая**, от вершины дорсального бугорка до наиболее выступающего места *crista bicipitalis*
- CW - высота головки максимальная - при виде с проксимальной стороны
- SW - минимальная дорсовентральная ширина стержня (вблизи дистального эпифиза)
- DW - дистальная ширина, поперечная, дорсовентральная - промер строго параллельный предыдущему по плоскости.
- DC - высота дорсального мышцелка при виде с проксимальной стороны

локтевая кость

- TL - общая длина, максимальная
- PW - дорсовентральная высота через *cotylae*
- SW - ширина стержня в той же плоскости, что и предыдущий промер; минимальная, ближе к дистальной части
- TW - в этой же плоскости ширина пястного блока

карпометакарпус

- TL - максимальная длина
- PW - краниокаудальная ширина, от вершины разгибательного отростка до каудального края пястного блока
- TW - дорсовентральная высота суставной поверхности пястного блока с проксимальной стороны
- DW - максимальная дистальная ширина дистальной суставной поверхности

бедренная кость

- TL - максимальная длина по латеральной части кости
- PW - строго медиолатеральная ширина проксимальной части
- SW - то же, но для минимальной ширины стержня
- DW - то же для дистального эпифиза

тибиотарсус

TL - от проксимальной суставной поверхности (не от гребней), до дистальной части

PW - строго медиолатеральная ширина проксимальной суставной поверхности

SW - минимальная медиолатеральная ширина стержня

DW - то же для дистального эпифиза

тарсометатарсус

TL - максимальная длина

PW - медиолатеральная ширина проксимального эпифиза

SW - то же для самой тонкой части стержня

DW - медиолатеральное измерение от латерального края блока IV до медиального края блока II (только самого блока - суставной части, без отросточка, который иногда выступает еще медиальнее)

Hm3 - максимальная дорсоплантарная высота trochlea metatarsi III

Wm3 - ширина trochlea metatarsi III

Приложение 3. Показатели изменчивости в скелете речных уток (*Anas s.l.*).

В каждой клетке приведенных ниже таблиц верхний ряд представляет $M \pm SD$, средний ряд – MIN-MAX (n=число индивидов), нижний – коэффициент вариации и показатели нижней и верхней границ диапазона вариаций (только для линейных размеров).

Таблица 1. Индивидуальная изменчивость линейных размеров и индексов коракоида.

Species (ΣROV ; mean ROV)	TL (103; 14.7)	TB (192; 27.4)	SW (171; 24.4)	CL (115; 16.4)	IL (222; 31.7)	Elongation index (CL/TL)	Robustness index (ShW/TL)
<i>A. crecca</i> (118; 23.6)	33.24 \pm 1.23 31.0-35.2 (n=20) 3.71; -7%+6%	4.24 \pm 0.32 3.5-4.8 (n=20) 7.44; -17%+13%	3.5 \pm 0.24 3.1-4.1 (n=20) 6.73; -11%+17%	11.19 \pm 0.39 10.4-11.7 (n=20) 3.49; -7%+5%	5.45 \pm 0.47 4.8-6.7 (n=20) 8.56; -12%+23%	0.34 \pm 0.01 0.32-0.35 (n=20) 2.87	0.11 \pm 0.01 0.10-0.12 (n=20) 5.14
<i>A. querquedula</i> (99; 19.8)	36.28 \pm 1.08 34.5-38.2 (n=15) 2.97; -5%+5%	4.49 \pm 0.21 4.0-4.9 (n=15) 4.76; -11%+10%	3.79 \pm 0.21 3.4-4.2 (n=15) 5.45; -11%+11%	12.05 \pm 0.39 11.4-12.9 (n=15) 3.26; -5%+7%	5.8 \pm 0.52 5.1-7.1 (n=15) 8.94; -12%+22%	0.33 \pm 0.01 0.31-0.36 (n=15) 3.9	0.10 \pm 0.005 0.10-0.11 (n=15) 4.38
<i>A. clypeata</i> (105; 21.0)	41.3 \pm 1.44 38.9-43.3 (n=21) 3.48; -6%+5%	5.3 \pm 0.51 4.5-6.1 (n=21) 9.7; -15%+15%	4.63 \pm 0.19 4.2-5.0 (n=21) 4.11; -9%+8%	14.19 \pm 0.49 13.0-14.9 (n=21) 3.42; -8%+5%	7.02 \pm 0.56 5.9-8.3 (n=21) 7.93; -16%+18%	0.34 \pm 0.01 0.33-0.35 (n=21) 2.13	0.11 \pm 0.005 0.10-0.13 (n=21) 4.49
<i>A. penelope</i> (126; 25.2)	41.97 \pm 1.83 38.1-45.4 (n=25) 4.35; -9%+8%	5.81 \pm 0.34 4.8-6.3 (n=25) 5.9; -17%+8%	4.94 \pm 0.38 4.2-5.6 (n=25) 7.64; -15%+13%	15.28 \pm 0.8 13.2-16.8 (n=24) 5.24; -14%+10%	7.43 \pm 0.66 6.3-8.7 (n=24) 8.81; -15%+17%	0.36 \pm 0.01 0.33-0.39 (n=24) 3.8	0.12 \pm 0.01 0.10-0.13 (n=25) 6.33

<i>A. strepera</i> (94; 18.8)	44.76±1.3 42.3-48.2 (n=15) 2.91; -5%+8%	6.63±0.5 6.0-7.7 (n=15) 7.57; -10%+16%	5.29±0.3 4.8-5.8 (n=15) 5.76; -9%+10%	16.43±0.43 15.7-17.1 (n=15) 2.6; -4%+4%	7.85±0.58 6.6-8.8 (n=15) 7.39; -16%+12%	0.37±0.01 0.35-0.39 (n=15) 2.77	0.12±0.01 0.11-0.13 (n=15) 6.05
<i>A. acuta</i> (112; 22.4)	44.95±2.17 40.5-48.5 (n=15) 4.83; -10%+8%	6.36±0.45 5.7-7.2 (n=15) 7.08; -10%+13%	5.07±0.42 4.4-5.7 (n=15) 8.36; -13%+12%	16.21±0.95 14.0-17.9 (n=15) 5.87; -14%+10%	7.89±0.48 7.1-8.8 (n=15) 6.12; -10%+12%	0.36±0.01 0.35-0.37 (n=15) 1.88	0.11±0.01 0.10-0.13 (n=15) 5.77
<i>A. platyrhynchos</i> (149; 29.8)	49.91±2.27 44.5-55.0 (n=71) 4.54; -11%+10%	6.69±0.46 5.6-8.1 (n=71) 6.8; -16%+21%	5.63±0.39 4.6-6.4 (n=71) 6.91; -18%+14%	17.6±0.92 15.7-19.6 (n=71) 5.2; -11%+11%	8.3±0.55 7.0-10.0 (n=71) 6.6; -16%+21%	0.35±0.01 0.33-0.37 (n=71) 2.75	0.11±0.005 0.10-0.13 (n=71) 4.81

Таблица 2. Индивидуальная изменчивость линейных измерений плечевой кости.

Species	TL (88; 12.6)	PW (101; 14.4)	CW (121; 17.3)	SW (135; 19.3)	DW (106; 15.1)	DC (102; 14.6)
<i>A. crecca</i> (86; 14.3)	58.79±1.75 56.6-63.5 (n=27) 2.97; -4%+8%	12.98±0.37 12.4-13.8 (n=25) 2.85; -5%+6%	4.68±0.19 4.4-5.1 (n=27) 4.02; -6%+9%	4.37±0.22 4.0-4.9 (n=28) 5.06; -8%+12%	8.85±0.28 8.3-9.6 (n=28) 3.16; -6%+8%	5.65±0.18 5.3-6.0 (n=28) 3.17; -6%+8%
<i>A. querquedula</i> (80; 13.3)	64.92±1.70 60.4-67.6 (n=16) 2.63; -7%+4%	14.00±0.47 13.2-15.0 (n=15) 3.33; -6%+7%	5.06±0.19 4.8-5.5 (n=16) 3.54; -5%+9%	4.60±0.26 4.3-5.1 (n=16) 5.58; -7%+11%	9.3±0.34 8.7-10.1 (n=16) 3.70; -6%+9%	6.03±0.19 5.7-6.3 (n=16) 3.19; -5%+4%
<i>A. clypeata</i> (95; 15.8)	76.51±2.26 73.0-81.8 (n=22) 2.95; -5%+7%	16.51±0.53 15.8-17.6 (n=22) 3.22; -4%+7%	6.0±0.29 5.4-6.5 (n=23) 4.8; -10%+8%	5.57±0.30 5.0-6.0 (n=23) 5.35; -10%+8%	10.99±0.54 9.7-11.7 (n=21) 4.94; -12%+6%	7.03±0.33 6.4-7.6 (n=21) 4.68; -9%+8%
<i>A. penelope</i> (117; 19.5)	80.87±3.23 74.5-86.2 (n=24) 4.00; -8%+7%	17.89±0.87 16.4-20.0 (n=24) 4.84; -8%+12%	6.45±0.38 5.7-7.1 (n=24) 5.82; -12%+10%	6.02±0.38 5.1-6.6 (n=24) 6.29; -15%+10%	11.98±0.53 10.8-12.9 (n=24) 4.43; -10%+8%	7.56±0.29 6.8-8.1 (n=23) 3.84; -10%+7%
<i>A. strepera</i> (64; 10.7)	86.54±2.32 81.5-89.5 (n=14) 2.66; -6%+3%	19.24±0.47 18.6-20.5 (n=14) 2.42; -3%+7%	6.96±0.17 6.8-7.4 (n=14) 2.37; -2%+6%	6.34±0.27 5.8-6.7 (n=14) 4.18; -9%+6%	12.91±0.32 12.4-13.4 (n=14) 2.48; -4%+4%	8.12±0.28 7.5-8.6 (n=14) 3.46; -8%+6%
<i>A. acuta</i> (91; 15.2)	86.53±3.47 80.5-92.4 (n=14) 4.01; -7%+7%	19.04±0.99 17.4-21.0 (n=14) 5.19; -9%+10%	6.79±0.38 6.2-7.4 (n=13) 5.65; -9%+9%	6.4±0.35 6.0-7.0 (n=14) 5.45; -6%+9%	12.74±0.44 11.8-13.6 (n=14) 3.47; -7%+7%	8.03±0.24 7.6-8.5 (n=13) 2.94; -5%+6%
<i>A. platyrhynchos</i> (120; 20.0)	91.9±2.86 85.7-98.3 (n=67) 3.11; -7%+7%	21.21±0.91 19.5-23.1 (n=71) 4.31; -8%+9%	7.59±0.42 6.7-8.7 (n=71) 5.54; -12%+14%	6.97±0.37 6.1-7.8 (n=70) 5.26; -12%+12%	14.03±0.63 12.8-15.5 (n=69) 4.47; -9%+10%	8.85±0.37 7.8-9.6 (n=70) 4.21; -12%+8%

Таблица 3. Индивидуальная изменчивость индексов плечевой кости.

Species	SW/TL	DC/TL	DC/SW	DC/PW	PW/TL	DW/PW	CW/SW	CapW/TL	DW/TL
<i>A. crecca</i>	0.07±0.004 0.07-0.08 (n=27) 4.79	0.10±0.002 0.09-0.10 (n=27) 2.39	1.30±0.06 1.18-1.40 (n=28) 4.46	0.44±0.01 0.41-0.46 (n=25) 2.99	0.22±0.01 0.21-0.23 (n=25) 2.81	0.68±0.02 0.62-0.73 (n=25) 3.41	1.07±0.06 0.98-1.23 (n=27) 5.62	0.08±0.003 0.07-0.09 (n=27) 3.89	0.15±0.005 0.14-0.15 (n=27) 3.47
<i>A. querquedula</i>	0.07±0.003 0.07-0.08 (n=16) 4.83	0.09±0.003 0.09-0.10 (n=16) 3.25	1.31±0.08 1.18-1.47 (n=16) 6.18	0.43±0.02 0.41-0.46 (n=15) 3.64	0.22±0.01 0.21-0.23 (n=16) 2.49	0.66±0.02 0.64-0.70 (n=25) 3.03	1.10±0.05 1.02-1.19 (n=16) 4.74	0.08±0.003 0.07-0.08 (n=15) 3.27	0.14±0.004 0.14-0.15 (n=15) 2.60
<i>A. clypeata</i>	0.07±0.003 0.07-0.08 (n=22) 4.00	0.09±0.003 0.09-0.10 (n=21) 3.52	1.27±0.05 1.17-1.36 (n=21) 3.99	0.42±0.01 0.40-0.45 (n=20) 3.37	0.22±0.01 0.20-0.23 (n=25) 2.47	0.66±0.03 0.61-0.72 (n=20) 4.54	1.08±0.06 1.00-1.22 (n=3) 5.27	0.08±0.003 0.07-0.08 (n=22) 3.57	0.14±0.005 0.13-0.16 (n=21) 3.83
<i>A. penelope</i>	0.07±0.004 0.06-0.08 (n=24) 5.45	0.09±0.0047 0.08-0.10 (n=23) 4.43	1.26±0.07 1.17-1.44 (n=23) 5.51	0.42±0.02 0.40-0.46 (n=23) 3.76	0.22±0.01 0.21-0.24 (n=24) 2.88	0.67±0.02 0.62-0.71 (n=24) 3.53	1.07±0.08 0.92-1.33 (n=24) 7.90	0.08±0.004 0.07-0.08 (n=24) 4.50	0.15±0.006 0.13-0.16 (n=24) 4.30
<i>A. strepera</i>	0.07±0.004 0.07-0.08 (n=14) 4.97	0.09±0.003 0.09-0.10 (n=14) 3.70	1.28±0.07 1.18-1.45 (n=14) 5.42	0.42±0.01 0.39-0.45 (n=14) 3.36	0.22±0.01 0.21-0.23 (n=14) 2.66	0.67±0.02 0.64-0.70 (n=14) 2.74	1.10±0.06 1.03-1.22 (n=14) 5.16	0.08±0.003 0.08-0.09 (n=14) 3.32	0.15±0.005 0.14-0.16 (n=14) 3.57
<i>A. acuta</i>	0.07±0.004 0.07-0.08 (n=14) 5.43	0.09±0.003 0.09-0.10 (n=13) 2.87	1.19±0.05 1.12-1.29 (n=12) 4.04	0.42±0.02 0.40-0.45 (n=13) 3.69	0.22±0.01 0.21-0.23 (n=14) 2.69	0.67±0.03 0.60-0.71 (n=14) 4.49	1.07±0.05 1.00-1.15 (n=13) 4.58	0.08±0.003 0.07-0.08 (n=13) 3.57	0.15±0.006 0.14-0.16 (n=14) 3.76
<i>A. platyrhynchos</i>	0.08±0.003 0.07-0.08 (n=67) 4.24	0.10±0.003 0.09-0.10 (n=67) 3.10	1.17±0.05 1.06-1.29 (n=69) 4.15	0.42±0.01 0.40-0.45 (n=69) 2.56	0.23±0.01 0.22-0.25 (n=69) 2.84	0.66±0.02 0.59-0.70 (n=69) 3.64	1.09±0.06 0.95-1.23 (n=69) 5.55	0.08±0.003 0.07-0.09 (n=67) 4.38	0.15±0.006 0.14-0.16 (n=67) 3.67

Таблица 4. Индивидуальная изменчивость линейных измерений и индексов локтевой кости.

Species	TL (95; 13.6)	PW (116; 16.6)	SW (133; 19.0)	Tr (173; 24.7)	SW/TL	PW/SW	Troch/ShW
<i>A. crecca</i> (59; 14.8)	50.94±1.54 48.8-54.7 (n=27) 3.02; -4%+7%	6.19±0.21 5.8-6.7 (n=29) 3.37; -6%+8%	3.15±0.12 3.0-3.5 (n=30) 3.80; -5%+11%	3.95±0.18 3.6-4.3 (n=31) 4.43; -9%+9%	0.06±0.002 0.06-0.07 (n=27) 3.98	1.96±0.08 1.76-2.16 (n=29) 4.17	1.26±0.06 1.15-1.39 (n=30) 4.89
<i>A. querquedula</i> (55; 13.8)	55.57±1.59 51.3-57.7 (n=14) 2.87; -8%+4%	6.52±0.27 6.1-7.0 (n=14) 4.13; -6%+7%	3.29±0.15 3.0-3.5 (n=14) 4.5; -9%+6%	4.12±0.20 3.8-4.4 (n=14) 4.96; -8%+7%	0.06±0.003 0.05-0.06 (n=14) 4.41	1.99±0.11 1.88-2.33 (n=14) 5.74	1.26±0.08 1.15-1.47 (n=14) 6.16
<i>A. clypeata</i> (73; 18.3)	65.54±2.16 61.8-70.4 (n=19) 3.30; -6%+7%	7.70±0.39 6.8-8.2 (n=21) 5.08; -12%+6%	3.94±0.20 3.5-4.3 (n=20) 4.97; -11%+9%	4.95±0.31 4.5-5.6 (n=21) 6.22; -9%+13%	0.06±0.003 0.06-0.06 (n=19) 4.32	1.96±0.09 1.74-2.10 (n=20) 4.57	1.26±0.08 1.10-1.38 (n=20) 6.51
<i>A. penelope</i> (84; 21.0)	68.87±2.76 63.7-73.1 (n=21) 4.01; -8%+6%	8.46±0.45 7.8-9.3 (n=22) 5.27; -8%+10%	4.27±0.25 3.6-4.6 (n=22) 5.88; -16%+8%	5.34±0.33 4.9-6.4 (n=22) 6.32; -8%+20%	0.06±0.004 0.05-0.07 (n=21) 6.19	1.98±0.09 1.78-2.17 (n=22) 4.39	1.25±0.07 1.15-1.42 (n=22) 5.78
<i>A. strepera</i> (58; 14.5)	73.51±2.15 68.3-76.2 (n=13) 2.92; -7%+4%	8.98±0.27 8.6-9.6 (n=13) 3.04; -4%+7%	4.40±0.16 4.1-4.6 (n=13) 3.64; -7%+5%	5.73±0.26 5.5-6.3 (n=13) 4.58; -4%+10%	0.06±0.002 0.06-0.06 (n=13) 2.95	2.04±0.08 1.89-2.18 (n=13) 3.88	1.30±0.08 1.20-1.50 (n=13) 6.06
<i>A. acuta</i> (103; 25.8)	75.87±2.72 72.1-80.3 (n=17) 3.58; -12%+7%	8.93±0.33 8.3-9.5 (n=19) 3.75; -15%+7%	4.51±0.20 4.2-4.9 (n=19) 4.49; -13%+9%	5.57±0.42 5.1-6.8 (n=18) 7.46; -17%+23%	0.06±0.002 0.06-0.06 (n=17) 4.16	1.98±0.09 1.80-2.10 (n=19) 4.34	1.24±0.08 1.09-1.39 (n=18) 6.63
<i>A. platyrhynchos</i> (85; 21.3)	78.10±2.60 72.8-84.5 (n=65) 3.33; -7%+8%	9.83±0.44 8.8-10.8 (n=68) 4.49; -10%+10%	5.09±0.26 4.4-5.6 (n=69) 5.16; -14%+10%	6.17±0.38 5.2-6.8 (n=69) 6.15; -16%+10%	0.07±0.002 0.06-0.07 (n=65) 3.75	1.94±0.07 1.76-2.15 (n=68) 3.75	1.21±0.06 1.10-1.37 (n=69) 4.88

Таблица 5. Индивидуальная изменчивость линейных измерений карпометакарпусов.

Species	TL (108; 15.4)	PW (106; 15.1)	TrW (127; 18.1)	DW (132; 18.9)
<i>A. crecca</i> (54; 13.5)	36.67±1.28 34.7-39.8 (n=29) 3.49; -5%+9%	8.68±0.26 8.2-9.2 (n=29) 3.49; -6%+6%	3.88±0.15 3.7-4.2 (n=29) 3.77; -5%+8%	4.18±0.13 3.9-4.5 (n=29) 3.22; -7% +8%
<i>A. querquedula</i> (66; 16.5)	38.34±1.11 35.9-40.0 (n=14) 2.90; -6%+5%	9.09±0.32 8.5-9.5 (n=14) 3.56; -6%+5%	4.01±0.21 3.7-4.4 (n=14) 5.16; -8%+10%	4.23±0.27 3.6-4.7 (n=13) 6.36; -15% +11%
<i>A. clypeata</i> (59; 14.8)	47.00±1.59 44.1-50.3 (n=20) 3.38; -6%+7%	10.80±0.37 10.1-11.8 (n=18) 3.39; -6%+9%	4.70±0.17 4.5-5.2 (n=20) 3.68; -4%+11%	5.23±0.22 4.8-5.6 (n=20) 4.17; -8% +7%
<i>A. penelope</i> (76; 19.0)	50.04±2.54 45.5-53.6 (n=18) 5.08; -9%+7%	11.85±0.58 10.7-12.9 (n=17) 4.91; -10%+9%	5.35±0.31 5.0-6.2 (n=18) 5.81; -7%+ 16%	5.69±0.30 5.2-6.2 (n=17) 5.27; -9% +9%
<i>A. strepera</i> (43; 10.8)	53.48±1.74 49.9-55.8 (n=15) 3.25; -7%+4%	12.39±0.35 11.9-13.0 (n=15) 2.79; -4%+5%	5.69±0.18 5.3-5.9 (n=15) 3.08; -7%+4%	5.98±0.20 5.7-6.4 (n=15) 3.30; -5% +7%
<i>A. acuta</i> (90; 22.5)	52.70±2.72 45.4-56.3 (n=18) 5.16; -14%+7%	12.04±0.60 10.5-13.0 (n=18) 5.00; -13%+8%	5.42±0.29 4.7-6.0 (n=18) 5.27; -13%+11%	5.71±0.34 4.9-6.3 (n=18) 5.97; -14% +10%
<i>A. platyrhynchos</i> (85; 21.3)	57.39±2.44 52.7-65.5 (n=66) 4.25; -8%+14%	13.07±0.57 11.8-14.2 (n=65) 4.39; -10%+9%	6.13±0.29 5.4-6.8 (n=66) 4.75; -12%+11%	6.40±0.32 5.6-6.9 (n=66) 4.96; -13% +8%

Таблица 6. Индивидуальная изменчивость индексов карпометакарпуса.

Species	PW/TL	TrW/TL	DW/TL	DW/PW	DW/TrW
<i>A. crecca</i>	0.24±0.005 0.23-0.25 (n=29) 2.09	0.11±0.004 0.10-0.12 (n=29) 3.59	0.11±0.004 1.11-1.12 (n=29) 3.38	0.48±0.02 0.45-0.51 (n=29) 3.33	1.07±0.04 1.02-1.16 (n=29) 3.32
<i>A. querquedula</i>	0.24±0.006 0.23-0.25 (n=14) 2.52	0.10±0.005 0.10-0.11 (n=14) 4.45	0.11±0.005 0.10-0.11 (n=13) 4.81	0.47±0.02 0.42-0.50 (n=13) 4.56	1.06±0.04 0.97-1.11 (n=13) 3.50
<i>A. clypeata</i>	0.23±0.006 0.22-0.24 (n=18) 2.61	0.10±0.004 0.10-0.11 (n=20) 3.61	0.11±0.005 0.10-0.12 (n=20) 3.85	0.48±0.02 0.45-0.51 (n=18) 3.58	1.11±0.05 1.04-1.22 (n=20) 4.11
<i>A. penelope</i>	0.24±0.01 0.22-0.26 (n=17) 4.47	0.11±0.005 0.10-0.12 (n=18) 4.85	0.11±0.007 0.10-0.13 (n=17) 6.07	0.48±0.03 0.44-0.56 (n=16) 5.23	1.07±0.05 0.98-1.18 (n=17) 4.37
<i>A. strepera</i>	0.23±0.005 0.22-0.24 (n=15) 2.33	0.11±0.004 0.10-0.12 (n=15) 4.03	0.11±0.003 0.11-0.12 (n=15) 2.32	0.48±0.01 0.46-0.50 (n=15) 2.48	1.05±0.04 0.98-1.12 (n=15) 3.51
<i>A. acuta</i>	0.23±0.004 0.22-0.24 (n=18) 1.78	0.10±0.003 0.10-0.11 (n=18) 3.17	0.11±0.004 0.10-0.12 (n=18) 4.05	0.47±0.02 0.44-0.51 (n=18) 3.96	1.05±0.04 0.98-1.13 (n=18) 4.03
<i>A. platyrhynchos</i>	0.23±0.006 0.20-0.24 (n=65) 2.75	0.11±0.004 0.10-0.12 (n=66) 3.44	0.11±0.004 0.10-0.12 (n=66) 3.41	0.49±0.01 0.46-0.52 (n=65) 2.94	1.04±0.04 0.96-1.15 (n=66) 3.75

Таблица 2. Индивидуальная изменчивость линейных измерений и индексов бедренной кости.

Species	TL (101; 14.4)	PW (134; 19.1)	SW (155; 22.1)	DW (95; 13.6)	PW/TL	ShW/TL	DW/TL	PW/DW
<i>A. crecca</i> (66; 16.5)	32.35±0.83 30.9-35.0 (n=21) 2.58; -4%+8%	6.9±0.37 6.1-7.7 (n=23) 5.41; -10%+12%	2.91±0.16 2.7-3.2 (n=23) 5.48; -8%+10%	6.98±0.27 6.5-7.5 (n=23) 3.81; -7% +7%	0.21±0.01 0.19-0.23 (n=21) 4.85	0.09±0.005 0.08-0.10 (n=21) 5.78	0.22±0.007 0.20-0.23 (n=21) 3.44	0.99±0.07 0.86-1.12 (n=23) 6.85
<i>A. querquedula</i> (50; 12.5)	34.75±1.02 32.0-36.2 (n=14) 2.94; -8%+4%	7.12±0.23 6.6-7.4 (n=14) 3.17; -7%+4%	2.94±0.15 2.7-3.2 (n=14) 5.11; -8%+9%	7.04±0.21 6.7-7.4 (n=14) 2.98; -5% +5%	0.21±0.01 0.19-0.23 (n=14) 4.41	0.08±0.005 0.08-0.09 (n=14) 5.81	0.20±0.009 0.19-0.22 (n=14) 4.66	1.01±0.03 0.97-1.07 (n=14) 3.17
<i>A. clypeata</i> (56; 14)	40.01±1.33 37.2-42.4 (n=18) 3.31; -7%+6%	8.61±0.37 8.0-9.4 (n=18) 4.29; -7%+9%	3.44±0.17 3.2-3.8 (n=18) 5.20; -7%+10%	8.56±0.28 8.2-9.1 (n=18) 3.36; -4% +6%	0.21±0.01 0.20-0.23 (n=17) 4.52	0.09±0.004 0.08-0.09 (n=18) 4.86	0.21±0.006 0.20-0.23 (n=18) 3.04	1.00±0.04 0.94-1.12 (n=17) 4.43
<i>A. Penelope</i> (74; 18.5)	43.04±1.5 40.0-45.0 (n=21) 3.48; -7%+5%	9.26±0.55 8.5-10.8 (n=20) 5.98; -8%+ 17%	3.93±0.25 3.6-4.6 (n=21) 6.24; -8%+ 17%	9.18±0.31 8.7-9.8 (n=20) 3.41; -5% +7%	0.22±0.02 0.19-0.25 (n=20) 7.26	0.09±0.006 0.08-0.11 (n=21) 6.70	0.21±0.008 0.20-0.23 (n=20) 3.86	1.01±0.05 0.94-1.14 (n=20) 5.21
<i>A. strepera</i> (58; 14.5)	44.02±1.24 40.9-45.4 (n=13) 2.81; -7%+3%	8.99±0.33 8.4-9.5 (n=13) 3.67; -7%+6%	3.82±0.24 3.6-4.4 (n=13) 6.41; -6%+ 15%	9.06±0.31 8.4-9.7 (n=12) 3.47; -7% +7%	0.20±0.008 0.19-0.22 (n=13) 4.03	0.09±0.006 0.08-0.10 (n=13) 6.63	0.21±0.004 0.20-0.22 (n=12) 2.03	1.00±0.04 0.95-1.07 (n=12) 4.13
<i>A. acuta</i> (79; 19)	44.26±2.81 39.1-50.5 (n=14) 6.35; - 12%+14%	9.52±0.51 8.6-10.5 (n=16) 5.41; -10%+10%	4.08±0.21 3.8-4.6 (n=14) 5.10; -7%+13%	9.82±0.33 9.2-10.2 (n=15) 3.32; -6% +4%	0.22±0.01 0.19-0.24 (n=14) 6.71	0.09±0.006 0.08-0.10 (n=14) 6.51	0.22±0.01 0.20-0.24 (n=14) 4.81	0.97±0.04 0.86-1.03 (n=15) 4.58
<i>A. platyrhynchos</i> (1.5; 26.3)	49.89±2.10 45.8-54.1 (n=69) 4.21; -8%+8%	10.90±0.66 9.5-12.4 (n=69) 6.04; - 13%+14%	4.60±0.31 3.8-5.5 (n=69) 6.71; - 17%+20%	11.17±0.61 9.9-12.7 (n=69) 5.45; -11% +14%	0.22±0.01 0.19-0.25 (n=68) 4.87	0.09±0.006 0.07-0.11 (n=69) 6.76	0.23±0.009 0.20-0.25 (n=68) 4.05	0.98±0.04 0.87-1.08 (n=68) 4.13

Таблица 8. Индивидуальная изменчивость линейных измерений тибиотарсуса.

Species (total ROV)	TL (97, 13.9)	PW (109, 15.6)	SW (161, 23)	DW (108, 15.4)
<i>A. crecca</i> (64, 16)	53.99±2.06 50.4-58.4 (n=23) 3.82; -7%+8%	5.66±0.37 5.3-6.1 (n=23) 3.44; -6%+8%	2.47±0.13 2.2-2.8 (n=23) 5.20; -11%+13%	5.52±0.19 5.2-5.8 (n=23) 3.44; -6% +5%
<i>A. querquedula</i> (60, 15)	55.52±1.42 53.3-57.4 (n=13) 2.57; -4%+3%	5.78±0.27 5.5-6.3 (n=13) 4.67; -5%+9%	2.63±0.17 2.3-2.9 (n=14) 6.58; -13%+10%	5.65±0.28 5.3-6.2 (n=13) 4.98; -6% +10%
<i>A. clypeata</i> (60, 15)	65.75±1.94 62.1-68.4 (n=17) 2.96; -6%+4%	6.82±0.32 6.3-7.5 (n=18) 4.73; -8%+10%	3.10±0.13 2.8-3.3 (n=19) 4.30; -10%+6%	6.97±0.29 6.4-7.5 (n=18) 4.19; -8% +8%
<i>A. penelope</i> (69, 17.3)	70.12±2.91 64.2-74.4 (n=20) 4.14; -8%+6%	7.39±0.31 6.7-8.0 (n=19) 4.24; -9%+8%	3.47±0.18 3.1-3.9 (n=21) 5.24; -11%+12%	7.42±0.28 7.0-8.0 (n=21) 3.83; -6% +8%
<i>A. strepera</i> (43, 10.8)	73.07±2.08 69.7-77.2 (n=11) 2.85; -5%+6%	7.48±0.17 7.3-7.7 (n=11) 2.22; -2%+3%	3.43±0.21 3.2-3.8 (n=12) 5.99; -7%+11%	7.54±0.21 7.3-8.0 (n=12) 2.74; -3% +6%
<i>A. acuta</i> (74, 18.5)	73.89±4.25 66.4-81.5 (n=15) 5.75; -10%+10%	7.98±0.31 7.1-8.4 (n=16) 3.91; -11%+5%	3.74±0.18 3.4-4.0 (n=18) 4.87; -9%+7%	7.91±0.39 6.9-8.6 (n=16) 4.88; -13% +9%
<i>A. platyrhynchos</i> (105, 26.3)	80.21±3.47 71.2-86.8 (n=63) 4.33; -11%+8%	8.94±0.52 7.9-10.1 (n=69) 5.77; -12%+13%	4.20±0.26 3.5-5.2 (n=66) 6.19; -17%+24%	8.71±0.44 7.9-9.7 (n=67) 5.02; -9% +11%

Таблица 9. Индивидуальная изменчивость индексов тибиотарсуса.

Species	PW/TL (30.25)	SW/TL (40.06)	DW/TL (29.79)	PW/DW (27.57)	SW/PW (35.65)	SW/DW (39.08)
<i>A. crecca</i>	0.10±0.004 0.09-0.12 (n=23) 4.10	0.05±0.002 0.04-0.05 (n=23) 5.40	0.10±0.004 0.10-0.11 (n=23) 4.05	1.03±0.03 0.98-1.12 (n=23) 2.97	0.44±0.02 0.39-0.47 (n=23) 4.70	0.45±0.02 0.41-0.49 (n=23) 4.40
<i>A. querquedula</i>	0.10±0.006 0.10-0.11 (n=12) 5.45	0.05±0.004 0.04-0.05 (n=12) 8.15	0.10±0.005 0.09-0.11 (n=11) 4.94	1.03±0.06 0.97-1.15 (n=12) 5.69	0.45±0.03 0.40-0.51 (n=13) 7.22	0.47±0.04 0.40-0.55 (n=13) 9.03
<i>A. clypeata</i>	0.10±0.005 0.10-0.11 (n=17) 4.52	0.05±0.002 0.04-0.05 (n=17) 4.56	0.11±0.004 0.10-0.11 (n=17) 3.95	0.98±0.03 0.90-1.03 (n=17) 3.55	0.45±0.02 0.42-0.49 (n=18) 4.29	0.44±0.02 0.41-0.49 (n=18) 4.75
<i>A. penelope</i>	0.11±0.005 0.10-0.12 (n=19) 5.08	0.05±0.002 0.04-0.06 (n=20) 5.01	0.11±0.005 0.10-0.12 (n=20) 4.62	0.99±0.04 0.92-1.08 (n=19) 4.43	0.47±0.02 0.43-0.51 (n=19) 4.59	0.47±0.02 0.43-0.49 (n=21) 4.38
<i>A. strepera</i>	0.10±0.003 0.10-0.11 (n=11) 2.56	0.05±0.002 0.04-0.05 (n=11) 4.56	0.10±0.004 0.10-0.11 (n=11) 3.52	0.99±0.03 0.93-1.05 (n=11) 3.22	0.46±0.02 0.43-0.50 (n=11) 5.06	0.45±0.03 0.42-0.52 (n=12) 6.00
<i>A. acuta</i>	0.11±0.004 0.10-0.12 (n=15) 4.41	0.05±0.003 0.05-0.06 (n=15) 5.95	0.11±0.005 0.10-0.12 (n=15) 4.56	1.01±0.03 0.96-1.09 (n=15) 3.45	0.47±0.02 0.43-0.49 (n=16) 4.01	0.47±0.02 0.44-0.51 (n=16) 4.40
<i>A. platyrhynchos</i>	0.11±0.005 0.10-0.13 (n=63) 4.13	0.05±0.003 0.04-0.06 (n=63) 6.43	0.11±0.005 0.10-0.12 (n=61) 4.15	1.03±0.04 0.94-1.14 (n=23) 4.26	0.47±0.03 0.40-0.54 (n=66) 5.78	0.48±0.03 0.41-0.56 (n=64) 6.12

Таблица 10. Индивидуальная изменчивость линейных измерений тарсометатарсуса.

Species (sum ROV, mean ROV)	TL (104, 14.9)	PW (112, 16)	SW (145, 20.7)	DW (115, 16.4)	HMIII (132, 18.9)	WMIII (140, 20.0)
<i>A. crecca</i> (99, 16.5)	30.08±1.17 28.5-33.2 (n=26) 3.91; -5%+10%	5.93±0.21 5.6-6.3 (n=26) 3.62; -6%+6%	2.76±0.15 2.5-3.0 (n=26) 5.55; -9%+9%	5.68±0.25 5.2-6.1 (n=26) 4.45; -8%+7%	3.92±0.15 3.6-4.4 (n=26) 3.95; -8%+12%	2.62±0.12 2.4-2.9 (n=26) 4.68; -8%+11%
<i>A. querquedula</i> (81, 13.5)	30.69±0.50 30.1-31.5 (n=12) 1.62; -2%+3%	6.06±0.26 5.7-6.6 (n=12) 4.31; -6%+9%	2.98±0.16 2.7-3.2 (n=12) 5.39; -9%+7%	5.85±0.25 5.6-6.3 (n=12) 4.28; -4%+8%	4.10±0.24 3.6-4.5 (n=11) 5.97; -12%+10%	2.63±0.13 2.5-2.8 (n=11) 4.84; -5%+6%
<i>A. clypeata</i> (105, 17.5)	36.87±1.42 33.8-38.8 (n=16) 3.85; -8%+5%	7.48±0.34 6.9-8.1 (n=17) 4.59; -8%+8%	3.58±0.18 3.2-3.9 (n=17) 4.90; -11%+9%	7.00±0.34 6.3-7.7 (n=15) 4.83; -10%+10%	4.97±0.19 4.7-5.4 (n=15) 3.91; -5%+9%	3.24±0.19 2.8-3.5 (n=16) 5.95; -14%+8%
<i>A. penelope</i> (122, 20.3)	38.17±1.65 34.9-41.7 (n=21) 4.31; -9%+9%	7.98±0.32 7.4-8.8 (n=21) 3.96; -7%+10%	3.56±0.24 3.2-4.1 (n=21) 6.61; -10%+15%	7.55±0.32 6.9-8.3 (n=20) 4.20; -9%+10%	5.17±0.25 4.7-5.6 (n=21) 4.90; -9%+8%	3.45±0.21 3.1-4.0 (n=21) 6.13; -10%+16%
<i>A. strepera</i> (54, 9)	39.75±1.01 38.3-41.8 (n=15) 2.54; -4%+5%	8.00±0.15 7.7-8.2 (n=15) 1.83; -4%+3%	3.55±0.10 3.4-3.7 (n=15) 2.79; -4%+4%	7.40±0.22 7.0-7.7 (n=15) 2.93; -5%+4%	5.29±0.17 5.0-5.5 (n=15) 3.27; -5%+4%	3.39±0.10 3.2-3.6 (n=15) 3.04; -6%+6%
<i>A. acuta</i> (129, 21.5)	41.39±2.17 38.3-45.7 (n=18) 5.24; -7%+10%	8.51±0.50 7.4-9.4 (n=17) 5.89; -13%+10%	3.88±0.30 3.3-4.3 (n=18) 7.74; -15%+11%	8.13±0.40 7.4-8.8 (n=18) 4.92; -9%+8%	5.54±0.39 5.1-6.4 (n=18) 7.06; -8%+ 16%	3.72±0.19 3.2-4.0 (n=18) 4.99; -14%+8%
<i>A. platyrhynchos</i> (158, 26.3)	44.59±2.16 37.3-49.5 (n=62) 4.85; -16%+11%	9.29±0.44 8.5-10.5 (n=66) 4.74; -9%+ 13%	4.46±0.25 3.8-5.2 (n=65) 5.71; -15%+17%	8.61±0.44 7.6-9.6 (n=61) 5.06; -12%+11%	6.17±0.33 5.3-6.9 (n=63) 5.37; -14%+12%	3.93±0.21 3.4-4.5 (n=63) 5.39; -13%+15%

Таблица 11. Индивидуальная изменчивость индексов тарсометатарсуса.

Species	PW/TL (26.66)	DW/TL (30.04)	PW/DW (22.57)	SW/TL (39.10)	SW/PW (38.66)	SW/DW (36.15)	Wmt3/DW (27.49)	Wmt3/TL (33.97)	Hmt3/TL (30.43)
<i>A. crecca</i>	0.19±0.008 0.17-0.21 (n=26) 3.98	0.19±0.009 0.17-0.21 (n=25) 4.54	1.05±0.03 1.00-1.12 (n=25) 3.19	0.09±0.004 0.08-0.10 (n=26) 4.11	0.46±0.02 0.43-0.51 (n=26) 5.02	0.48±0.03 0.45-0.55 (n=25) 5.30	0.46±0.02 0.42-0.50 (n=25) 4.45	0.09±0.004 0.08-0.09 (n=26) 4.53	0.13±0.005 0.12-0.14 (n=26) 3.97
<i>A. querquedula</i>	0.20±0.009 0.19-0.22 (n=12) 4.36	0.19±0.009 0.18-0.20 (n=12) 4.55	1.04±0.05 0.97-1.11 (n=12) 4.62	0.10±0.006 0.09-0.10 (n=12) 5.90	0.49±0.03 0.44-0.55 (n=12) 6.18	0.51±0.03 0.47-0.55 (n=12) 5.09	0.45±0.01 0.42-0.47 (n=11) 3.25	0.09±0.004 0.08-0.09 (n=11) 5.13	0.13±0.008 0.12-0.15 (n=11) 6.16
<i>A. clypeata</i>	0.20±0.006 0.19-0.21 (n=16) 2.97	0.19±0.008 0.18-0.20 (n=15) 4.44	1.07±0.03 1.01-1.11 (n=15) 3.00	0.10±0.004 0.09-0.10 (n=16) 4.30	0.48±0.02 0.44-0.53 (n=17) 4.87	0.51±0.02 0.45-0.55 (n=15) 4.33	0.46±0.02 0.42-0.49 (n=15) 3.42	0.09±0.003 0.08-0.09 (n=16) 3.44	0.14±0.004 0.13-0.14 (n=15) 3.08
<i>A. penelope</i>	0.21±0.010 0.19-0.23 (n=21) 4.86	0.20±0.009 0.18-0.22 (n=20) 4.78	1.06±0.03 1.00-1.12 (n=20) 3.17	0.09±0.007 0.08-0.11 (n=21) 7.94	0.45±0.03 0.42-0.52 (n=21) 6.23	0.47±0.03 0.42-0.53 (n=20) 5.83	0.46±0.02 0.41-0.52 (n=20) 5.44	0.09±0.007 0.08-0.11 (n=21) 7.72	0.14±0.008 0.12-0.16 (n=21) 5.80
<i>A. strepera</i>	0.20±0.006 0.19-0.21 (n=15) 2.94	0.19±0.007 0.18-0.20 (n=15) 3.60	1.08±0.03 1.03-1.13 (n=15) 2.90	0.09±0.003 0.0085-0.0094 (n=15) 3.42	0.44±0.01 0.42-0.46 (n=15) 2.67	0.48±0.01 0.45-0.51 (n=15) 2.98	0.46±0.01 0.44-0.49 (n=15) 3.23	0.09±0.004 0.08-0.09 (n=15) 4.23	0.13±0.005 0.12-0.14 (n=15) 3.89
<i>A. acuta</i>	0.21±0.008 0.19-0.22 (n=17) 3.75	0.20±0.007 0.18-0.21 (n=18) 3.63	1.05±0.03 1.00-1.08 (n=17) 2.47	0.09±0.007 0.08-0.10 (n=18) 7.20	0.45±0.03 0.40-0.513 (n=17) 7.69	0.48±0.03 0.42-0.53 (n=18) 7.31	0.46±0.02 0.42-0.49 (n=18) 3.78	0.09±0.004 0.08-0.10 (n=18) 4.68	0.13±0.005 0.13-0.14 (n=18) 3.37
<i>A. platyrhynchos</i>	0.20±0.008 0.19-0.23 (n=62) 3.80	0.19±0.009 0.17-0.22 (n=60) 4.50	1.08±0.03 1.02-1.17 (n=61) 3.22	0.10±0.006 0.08-0.12 (n=62) 6.23	0.48±0.03 0.42-0.55 (n=65) 6.00	0.52±0.03 0.46-0.58 (n=60) 5.31	0.46±0.02 0.41-0.49 (n=61) 3.92	0.09±0.004 0.08-0.10 (n=62) 4.24	0.14±0.006 0.12-0.15 (n=62) 4.16

Корреляционные матрицы (Спирман) для линейных измерений и индексов отдельных элементов скелета. Статистически значимые корреляции выделены красным.

Коракоид.

Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at p <,05000							
	TL	TubB	shW	CL	ACL	CL\TL	ShW/TL	ACL/TL
Var1	1,000000	0,838310	0,906372	0,963325	0,872872	0,291869	0,269342	0,018986
Var2	0,838310	1,000000	0,815609	0,863007	0,763990	0,473354	0,359193	0,108944
Var3	0,906372	0,815609	1,000000	0,921130	0,829384	0,431035	0,610864	0,099484
Var4	0,963325	0,863007	0,921130	1,000000	0,880591	0,492032	0,360065	0,081238
Var5	0,872872	0,763990	0,829384	0,880591	1,000000	0,425611	0,334070	0,428622
Var6	0,291869	0,473354	0,431035	0,492032	0,425611	1,000000	0,513684	0,392711
Var7	0,269342	0,359193	0,610864	0,360065	0,334070	0,513684	1,000000	0,265493
Var8	0,018986	0,108944	0,099484	0,081238	0,428622	0,392711	0,265493	1,000000

538

Плечевая кость.

Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at p <,05000														
	Var1	Var2	Var3	Var4	Var5	Var6	Var8	Var9	Var10	NewVar1	NewVar2	NewVar3	NewVar4	NewVar5	NewVar6
Var1	1,000000	0,973656	0,958669	0,936504	0,949821	0,964427	0,261578	0,107909	0,358484	-0,476894	0,562671	-0,236434	-0,707307	0,092021	0,254772
Var2	0,973656	1,000000	0,963018	0,943689	0,962359	0,975164	0,315616	0,208857	0,409550	-0,519749	0,702165	-0,290297	-0,689314	0,104265	0,350342
Var3	0,958669	0,963018	1,000000	0,924526	0,947119	0,952893	0,304374	0,182330	0,575871	-0,470123	0,623769	-0,220994	-0,745636	0,241406	0,332846
Var4	0,936504	0,943689	0,924526	1,000000	0,929894	0,936908	0,549683	0,195142	0,391061	-0,451659	0,642864	-0,209788	-0,733808	-0,112567	0,346748
Var5	0,949821	0,962359	0,947119	0,929894	1,000000	0,962200	0,335109	0,223553	0,420355	-0,424118	0,640578	-0,051581	-0,689111	0,091028	0,500817
Var6	0,964427	0,975164	0,952893	0,936908	0,962200	1,000000	0,346278	0,313688	0,414044	-0,339723	0,655272	-0,205411	-0,646423	0,081782	0,371188
Var8	0,261578	0,315616	0,304374	0,549683	0,335109	0,346278	1,000000	0,379021	0,301560	-0,108080	0,502691	-0,002639	-0,478328	-0,590140	0,398647
Var9	0,107909	0,208857	0,182330	0,195142	0,223553	0,313688	0,379021	1,000000	0,400103	0,426362	0,545598	0,107187	0,042934	0,010530	0,567366
Var10	0,358484	0,409550	0,575871	0,391061	0,420355	0,414044	0,301560	0,400103	1,000000	-0,182762	0,548093	-0,062995	-0,439557	0,540106	0,419403
NewVar1	-0,476894	-0,519749	-0,470123	-0,451659	-0,424118	-0,339723	-0,108080	0,426362	-0,182762	1,000000	-0,467657	0,478158	0,525233	-0,059859	-0,008708
NewVar2	0,562671	0,702165	0,623769	0,642864	0,640578	0,655272	0,502691	0,545598	0,548093	-0,467657	1,000000	-0,307688	-0,480947	0,025492	0,575258

NewVar3	-0,236434	-0,290297	-0,220994	-0,209788	-0,051581	-0,205411	-0,002639	0,107187	-0,062995	0,478158	-0,307688	1,000000	0,116686	-0,053820	0,550603
NewVar4	-0,707307	-0,689314	-0,745636	-0,733808	-0,689111	-0,646423	-0,478328	0,042934	-0,439557	0,525233	-0,480947	0,116686	1,000000	0,029367	-0,263676
NewVar5	0,092021	0,104265	0,241406	-0,112567	0,091028	0,081782	-0,590140	0,010530	0,540106	-0,059859	0,025492	-0,053820	0,029367	1,000000	0,005594
NewVar6	0,254772	0,350342	0,332846	0,346748	0,500817	0,371188	0,398647	0,567366	0,419403	-0,008708	0,575258	0,550603	-0,263676	0,005594	1,000000

Локтевая кость

Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at p <,05000						
	TL	PW	Sw	Troch	SW/TL	PW/SW	Troch/SW
Var1	1,000000	0,952802	0,935554	0,927677	0,375750	-0,121289	-0,179724
Var2	0,952802	1,000000	0,956615	0,949209	0,492424	-0,071385	-0,173010
Var3	0,935554	0,956615	1,000000	0,920418	0,636593	-0,331370	-0,343153
Var4	0,927677	0,949209	0,920418	1,000000	0,469207	-0,111596	0,021682
Var6	0,375750	0,492424	0,636593	0,469207	1,000000	-0,688056	-0,529884
Var8	-0,121289	-0,071385	-0,331370	-0,111596	-0,688056	1,000000	0,566643
Var9	-0,179724	-0,173010	-0,343153	0,021682	-0,529884	0,566643	1,000000

539

Карпометакарпус

Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at p <,05000								
	TL	PW	TrW	DW	PW/TL	TrW/TL	DW/TL	DW/PW	DW/TrW
TL	1,000000	0,971342	0,958712	0,947561	-0,534282	0,116318	-0,204234	0,239500	-0,320764
PW	0,971342	1,000000	0,966176	0,958216	-0,344588	0,203755	-0,100817	0,196568	-0,306507
TrW	0,958712	0,966176	1,000000	0,954001	-0,405912	0,354762	-0,072863	0,272087	-0,427892
DW	0,947561	0,958216	0,954001	1,000000	-0,394519	0,260117	0,082161	0,439949	-0,173451
PW/TL	-0,534282	-0,344588	-0,405912	-0,394519	1,000000	0,371419	0,525893	-0,260188	0,143330
TrW/TL	0,116318	0,203755	0,354762	0,260117	0,371419	1,000000	0,488970	0,216050	-0,470085
DW/TL	-0,204234	-0,100817	-0,072863	0,082161	0,525893	0,488970	1,000000	0,632109	0,470973
DW/PW	0,239500	0,196568	0,272087	0,439949	-0,260188	0,216050	0,632109	1,000000	0,430503
DW/TrW	-0,320764	-0,306507	-0,427892	-0,173451	0,143330	-0,470085	0,470973	0,430503	1,000000

Бедренная кость

Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at p <,05000							
	Var1	Var2	Var3	Var4	Var8	Var9	Var10	NewVar1
Var1	1,000000	0,923187	0,894792	0,951823	0,139025	0,172653	0,350047	-0,227265
Var2	0,923187	1,000000	0,899538	0,949619	0,485024	0,321689	0,524048	0,016710
Var3	0,894792	0,899538	1,000000	0,930111	0,294258	0,568413	0,538400	-0,212993
Var4	0,951823	0,949619	0,930111	1,000000	0,311631	0,325902	0,600173	-0,277965
Var8	0,139025	0,485024	0,294258	0,311631	1,000000	0,407051	0,622004	0,486791
Var9	0,172653	0,321689	0,568413	0,325902	0,407051	1,000000	0,581180	-0,141851
Var10	0,350047	0,524048	0,538400	0,600173	0,622004	0,581180	1,000000	-0,320312
NewVar1	-0,227265	0,016710	-0,212993	-0,277965	0,486791	-0,141851	-0,320312	1,000000

Тибия тарсус

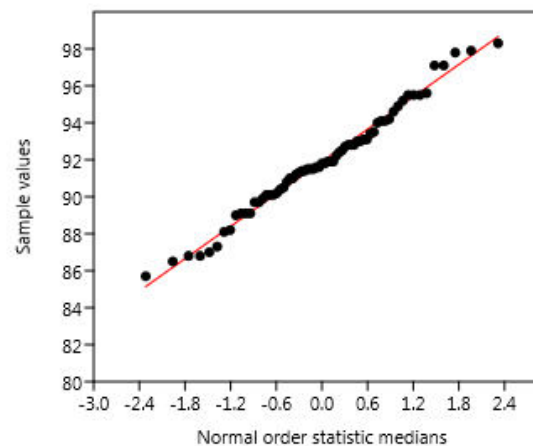
Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at p <,05000									
	Var1	Var2	Var3	Var4	Var6	Var7	Var8	Var9	Var10	NewVar
Var1	1,000000	0,945204	0,901195	0,942292	0,394056	0,466114	0,292941	0,140587	0,251194	0,360556
Var2	0,945204	1,000000	0,946556	0,962856	0,646760	0,619084	0,484187	0,260148	0,243244	0,421547
Var3	0,901195	0,946556	1,000000	0,938635	0,584122	0,776633	0,488326	0,161043	0,513344	0,601558
Var4	0,942292	0,962856	0,938635	1,000000	0,558098	0,602257	0,578049	0,027377	0,309534	0,322904
Var6	0,394056	0,646760	0,584122	0,558098	1,000000	0,671618	0,671791	0,438242	0,033257	0,328070
Var7	0,466114	0,619084	0,776633	0,602257	0,671618	1,000000	0,582292	0,141085	0,733432	0,782659
Var8	0,292941	0,484187	0,488326	0,578049	0,671791	0,582292	1,000000	-0,316759	0,186723	-0,009588
Var9	0,140587	0,260148	0,161043	0,027377	0,438242	0,141085	-0,316759	1,000000	-0,206327	0,427294
Var10	0,251194	0,243244	0,513344	0,309534	0,033257	0,733432	0,186723	-0,206327	1,000000	0,756627
NewVar	0,360556	0,421547	0,601558	0,322904	0,328070	0,782659	-0,009588	0,427294	0,756627	1,000000

Тарсометатарсус

Variable	Spearman Rank Order Correlations (Spreadsheet1) MD pairwise deleted Marked correlations are significant at $p < .05000$														
	TL	PW	ShW	DW	3mHT	3mW	Var8	Var9	Var10	NewVar1	NewVar2	NewVar3	NewVar4	NewVar5	NewVar6
TL	1,000000	0,951097	0,896833	0,933853	0,948692	0,921756	0,292923	0,054388	0,330430	0,250574	0,047261	0,233155	-0,002920	-0,001786	0,301359
PW	0,951097	1,000000	0,911066	0,966427	0,962166	0,950116	0,550771	0,252174	0,384656	0,344019	0,013138	0,203463	-0,012910	0,177919	0,456352
ShW	0,896833	0,911066	1,000000	0,918553	0,914319	0,893292	0,429240	0,239097	0,238781	0,610295	0,373068	0,497456	-0,047287	0,137964	0,435014
DW	0,933853	0,966427	0,918553	1,000000	0,953397	0,946871	0,523518	0,379128	0,156962	0,392429	0,055642	0,160098	-0,117431	0,229613	0,475168
3mHT	0,948692	0,962166	0,914319	0,953397	1,000000	0,937943	0,453964	0,206158	0,322213	0,367364	0,077652	0,259887	0,005434	0,150571	0,565187
3mtW	0,921756	0,950116	0,893292	0,946871	0,937943	1,000000	0,484897	0,263076	0,292040	0,352250	0,037637	0,205402	0,178632	0,341026	0,449084
Var8	0,292923	0,550771	0,429240	0,523518	0,453964	0,484897	1,000000	0,697882	0,306159	0,383093	-0,228984	-0,050358	-0,050945	0,602389	0,630609
Var9	0,054388	0,252174	0,239097	0,379128	0,206158	0,263076	0,697882	1,000000	-0,415843	0,416915	-0,023382	-0,231598	-0,346517	0,633243	0,518715
Var10	0,330430	0,384656	0,238781	0,156962	0,322213	0,292040	0,306159	-0,415843	1,000000	-0,053847	-0,270377	0,230744	0,397133	-0,051260	0,120983
NewVar1	0,250574	0,344019	0,610295	0,392429	0,367364	0,352250	0,383093	0,416915	-0,053847	1,000000	0,777624	0,760670	-0,133353	0,251633	0,447968
NewVar2	0,047261	0,013138	0,373068	0,055642	0,077652	0,037637	-0,228984	-0,023382	-0,270377	0,777624	1,000000	0,854445	-0,095808	-0,129037	0,072012
NewVar3	0,233155	0,203463	0,497456	0,160098	0,259887	0,205402	-0,050358	-0,231598	0,230744	0,760670	0,854445	1,000000	0,107942	-0,154090	0,139848
NewVar4	-0,002920	-0,012910	-0,047287	-0,117431	0,005434	0,178632	-0,050945	-0,346517	0,397133	-0,133353	-0,095808	0,107942	1,000000	0,451163	-0,020401
NewVar5	-0,001786	0,177919	0,137964	0,229613	0,150571	0,341026	0,602389	0,633243	-0,051260	0,251633	-0,129037	-0,154090	0,451163	1,000000	0,457776
NewVar6	0,301359	0,456352	0,435014	0,475168	0,565187	0,449084	0,630609	0,518715	0,120983	0,447968	0,072012	0,139848	-0,020401	0,457776	1,000000

541

Тест на нормальность – иллюстрация на примере длины плечевой кости кряквы.



Приложение 4

Материалы для филогенетического анализа Galliformes

А. Признаки для филогенетического анализа («К1, 2, и т.д.» – см. признак 1, 2 и т.д. в работе Ксерка, 2009). Состояния (от 0 до 3) отделены символами «//»

[1] Рострум (изменено по К1): дорсовентрально мелкий и удлинённый (глубина меньше длины) // дорсовентрально глубокий и короткий (глубина больше длины)

[2] Череп, носовая перегородка (К 5): отсутствует // присутствует

[3] Череп, слезная кость: очень большая и ростокаудально удлинённая (примерно одна треть длины орбиты или чуть меньше) – Cracidae // маленькая, менее 1/4 длины орбиты или даже меньше

[4] Череп, нисходящий отросток слезной кости: хорошо развит, тонкий // редуцирован до очень тонкого стержня или почти отсутствует

[5] Череп, эктотмод (К 8): присутствует // сильно редуцирован или утрачен

[6] Череп, processus postorbitalis (К 11 - модифицирован): рудиментарный или отсутствует (*Megapodius*) // хорошо развит и обычно длинный (существует много переходных состояний между более коротким отростком некоторых Cracidae и более длинным отростком Phasianidae, так что все хорошо развитые отростки здесь кодируются 1, по сравнению с явно отличным состоянием *Megapodius*)

[7] Череп, processus zygomaticus (изменено по К 12): отсутствует или рудиментарный // processus zygomaticus короткий, но непрерывный с хорошо окостеневшим скуловым апоневрозом, который простирается вперед до уровня заглазничного отростка или за его пределы (см. объяснение: Ксерка 2009. У Galliformes нет состояния 0 (длинный отросток), поэтому он исключен из этой матрицы)

[8] Череп, сочленение квадратной и квадратноскуловой костей: квадратноскуловая кость причленяется на уровне вентральной части каудального мышцелка // квадратноскуловая кость причленяется явно дорсальнее уровня каудального мышцелка; имеется латерально (или даже дорсолатерально) направленный отросток квадратной кости

[9] Квадратная кость: каудальный край почти прямой при взгляде каудально, с умеренно развитым бугорком (Cracidae) // каудальный край вогнутый, без бугорка

[10] Коракоид в вентральной проекции, латеральный край акрокоракоидного отростка относительно краниального края facies articularis humeralis: оба края образуют примерно непрерывную линию без отчетливого изгиба (перегиба). Линия косо ориентирована относительно длинной оси кости // между двумя краями имеется отчетливый изгиб, поэтому они образуют почти прямой угол (как у *Alectoris*; крайнее состояние у *Tetraogallus*)

[11] Коракоид: краниальная вершина processus acrocoracoideus // расположена заметно краниальнее относительно краниального края facies articularis humeralis // примерно на уровне краниального конца facies articularis humeralis (слегка выступает краниально, как у *Lophophorus*)

[12] Коракоид, вентральная плоскость прос. асгосорачоидеус: impressio bicipitalis: располагается на уровне прилежащей (латеральной) плоскости отростка или незначительно выступает вентрально // выступает заметно вентрально по отношению к прилежащей плоскости прос. асгосорачоидеус (Некоторые таксоны (*Gallus*, *Bambusicola*) демонстрируют значительно выступающий вентрально impressio bicipitalis, но это достигается отчасти потому, что относительная часть стержня у этих таксонов приподнята вентрально, в результате чего impressio находится в более вентральном положении. Однако здесь impressio все еще заметен, поэтому кодируется 0/1. Наблюдаются индивидуальные вариации у *Coturnix*)

[13] Коракоид, степень медиального смещения impressio bicipitalis: impressio расположено латерально и не выступает медиально по отношению к соседней части диафиза (как у *Rollulus*) // impressio выступает медиально по отношению к диафизу, но менее, чем вершина processus acrocoracoideus (как у *Phasianus*) // impressio простирается медиально за уровень вершины прос. асгосорачоидеус (как у *Coturnix*)

[14] Коракоид: labrum glenoidale: почти не выступает или лишь слегка выступает вентрально по отношению к соседней части стержня, тонкий // заметно выступает вентрально, образуя бугорчатый выступ (как у *Alectoris*, крайнее состояние у *Tetraogallus*) (*Alectoris* и *Tetraogallus* с одной стороны, а *Chrysolophus* и *Pavo*, с другой, демонстрируют маргинальные состояния, многие таксоны демонстрируют промежуточное состояние и, следовательно, кодируются 0/1)

[15] Коракоид: вид медиально, краниальный край *facies articularis clavicularis*: овальный, дорсальная половина не срезана (как у *Rollulus*, *Pavo*) // дорсальная часть заметно срезана *impressio lig. acrocoracohumeralis*, таким образом, *facies articularis clavicularis* имеет треугольную форму и заостренную краниальную форму (как у *Tragopan*, *Alectoris*)

[16] Коракоид, вентральная сторона отростка *acrocoracoideus*, *impressio bicipitalis*: отходит латерально от *impressio lig. acrocoracohumeralis*, так что между вдавлениями, образованными стержневой поверхностью (как у *Pavo*, *Perdix*, *Ammoperdix*), имеется заостренная губа // латеральная часть *impressio* расположена более или менее близко к *impressio lig. acrocoracohumeralis*, поэтому между ними нет губы (как у *Alectoris*)

[17] Коракоид: *cotyla scapularis* (K47): явно выемчатый, чашеобразный // неглубокий, незаметно выемчатый

[18] Коракоид, отчетливо медиально выступающий *processus procoracoideus* (K48): отсутствует (как у *Cracidae*) // присутствует тупой отросток, выступающий относительно стержня и, следовательно, хорошо видимый с вентральной стороны

[19] Коракоид, дорсальная поверхность, коракоидно-лопаточное сочленение, наличие отчетливой добавочной суставной поверхности: добавочная суставная поверхность полностью отсутствует (*Gallinuloididae*) // небольшая выпуклая суставная площадка, расположенная краниально по отношению к *cotyla scapularis*, присутствует (как у *Cracidae*) // хорошо представлено, расположено краниомедиально по отношению к *cotyla scapularis* в виде бугристости или слегка вогнутой поверхности (или комбинации того и другого) - это характерно для всех *Phasianidae*

[20] Коракоид, ширина *facies articularis humeralis*: *facies* узкое, не превышает ширины *cotyla scapularis* (как у *Cracidae*) // широкое, шире *cotyla scapularis*, по крайней мере, в самой широкой его части (*Phasianidae*)

[21] Коракоид; *cotyla scapularis*: приподнят дорсально по отношению к прилегающей поверхности стержня (как у *Cracidae*) // расположен на уровне стержня, каудальная поверхность может несколько выступать дорсально

[22] Коракоид: вентральная часть *facies articularis clavicularis*: не сужена, а ее поверхность доходит до краниальной поверхности *processus acrocoracoideus*, образуя куполообразную область (как у *Cracidae*) // вентральная часть *facies* сужена, заметно уже вентральной и/или дорсальной части и не образует куполообразную поверхность (*Megapodius* имеет куполообразную, но суженную вентральную часть фации, поэтому кодируется 0/1)

[23] Коракоид: *processus acrocoracoideus*, медиальное продолжение *impressio lig. acrocoracohumeralis*: *impressio lig. acrocoracohumeralis* оканчивается далеко от медиального угла акрокоракоидного отростка; область, свободная от этого вдавления, образует отчетливый «крючок» (*Cracidae*, *Megapodiidae*) // *impressio* доходит до медиального края акрокоракоидного отростка, небольшой крючок может присутствовать (*Phasianidae*)

[24] Коракоид: длина *facies articularis humeralis*: длина заметно превышает ширину (*facies* удлиненное) // длина примерно равна ширине (как у *Megapodius*)

[25] Коракоид: отношения между вентральным углом *facies articularis clavicularis* и прилегающей частью стержня: стержень образует непрерывную линию по направлению к углу *facies*, либо прямую (*Cracidae*), либо медиально наклоненную (большинство *Phasianidae*) // стержень редуцирован в этой области, образуя вогнутость в профиле кости (как у *Megapodius*)

[26] Коракоид, *foramen nervi supracoacoidei* (K 49): присутствует // отсутствует

[27] Коракоид, отчетливая пневматическая ямка на дорсальной поверхности (K 51; D39): присутствует // отсутствует

[28] Коракоид, дорсальная поверхность *facies articularis sternalis*: плавно переходит в дорсальную поверхность диафиза // ограничена дорсально сильной приподнятой, но узкой губой, сама поверхность не образует вогнутости каудальнее губы // образует вытянутую в дорсо-вентральном направлении вогнутость, подрезая удлиненную губу, которая, таким образом, выступает каудально, а не дорсально (как у *Cracidae*, *Pavo*) («этот признак изменен по сравнению с K52, чтобы выделить отдельную морфологию, характерную для *Cracidae* и некоторых *Phasianidae*. Индивидуальные вариации наблюдаются у *Alectoris*, поэтому кодируется 0/1)

[29] Коракоид, искривление каудального края *facies articularis sternalis*: слабо выражено, каудальный край прямой или незначительно вогнутый (как у *Pavo*) // хорошо выражено; край отчетливо вогнутый (этот признак был изменен по K53 — например, у некоторых *Cracidae* (например, *Aburria*) отростки сильно выступают, но закруглены)

[30] Коракоид: форма *facies articularis sternalis* в каудальной (стернальной) проекции»: *facies* преимущественно медиолатерально ориентировано, не искривлено // *facies* отчетливо изогнуто, с глубоко вогнутым дорсальным краем (как у *Cracidae*, и до менее степени *Lophura* и *Syrmaticus*)

[31] Коракоид: *processus lateralis*: треугольный, с заметно смещенной краниально вершиной и, таким образом, расположен значительно более краниально, чем *angulus medialis* (как у *Megapodius*) // округлый, без четкой вершины, краниальный край отростка выпуклый (как у *Cracidae*) // треугольный, но с вершиной, расположенной на уровне или близком к уровню медиального угла, краниальный край отростка прямой или слегка вогнутый (*Phasianidae*) (форма латерального отростка сильно варьирует у *Galliformes*, и два состояния К53 не охватывают этой изменчивости. Фазианиды обнаруживают множество различных форм отростка, но часто без четких различий между отдельными морфотипами, которые далее подвержены некоторой индивидуальной изменчивости. Поэтому здесь выделяются только три основных типа морфологии отростка, хотя размер отростка варьирует в пределах *Phasianidae*)

[32] Лопатка: акромион (модифицированный К43): акромион не образует никакого медиального расширения // формирует краниомедиальное расширение (отросток), с крючковатым или нет (как у *Cracidae*, *Megarodius*, *Alectoris*) // расширение проецируется строго медиально, а затем краниомедиально (как у *Tetraogallus*, *Coturnix*)

[33] Лопатка, *facies articularis humeralis* (К 44): параллельно телу лопатки // расположено под острым углом по отношению к телу

[34] Лопатка, *facies articularis humeralis*: субокруглой формы с выемчатым краниальным краем, образованным широкой вогнутой краниальной суставной площадкой (как у *Cracidae* и *Megapodius*) // широкое, субквадратное или субтреугольное, но без отчетливой краниальной выемки, образованной широкой вогнутостью (большинство *Phasianidae*) // краниокаудально узкое и удлиненное в дорсо-вентральном направлении (*Tetraonini*)

[35] Лопатка, дорсальный край *facies articularis humeralis*: смещен латерально по отношению к соседней части диафиза, где иногда может возникать впадина // расположен почти на уровне тела, дорсальная депрессия отсутствует (*Tetraonini*)

[36] Лопатка: пневматизация медиальной стенки *facies articularis humeralis*: отсутствует // присутствует (*Cracidae*)

[37] Лопатка, пневматизация краниальной области между *facies articularis humeralis* и акромионом (описание изменено после К 46): отсутствует // присутствует (*Tetraonini*) (у *Meleagris* пневматическое отверстие смещено на латеральную поверхность и, скорее всего, гомологично расположенному краниальному у *Pavo* и *Tetraonini*, но поскольку это не совсем ясно, оно кодируется 0/1)

[38] Вилочка (К 29): U-образная // V-образная

[39] Вилочка, *apophysis furculae* (К 32): очень маленький или рудиментарный // ярко выраженный выступ

[40] Грудина, *spina interna* (К 33): отсутствует // присутствует. у взрослых полностью срастается с *spina externa*, образуя *spina communis*

[41] Грудина, заметное отверстие в *spina interna*: отсутствует // присутствует (как у *Cracidae*, *Numididae* и некоторых *Phasianidae*) (Как видно у неполовозрелых особей, это отверстие возникает из-за того, что две боковые части *spina interna* не полностью срастаются. *Lophura*, *Syrmaticus* и *Phasianus* имеют очень маленькое отверстие, наличие которого индивидуально варьирует, поэтому кодируется как 0/1)

[42] Грудина, *sulcus articularis coracoideus*: борозда отделена от прилежащего дорсального края кости широким выступом, сравнимым по высоте с высотой самой борозды (т. е. дорсальная губа не образует дорсального края кости) - как и у *Megapodius*, *Cracidae*, *Numididae* // *Labrum dorsale* борозды либо образует дорсальный край краниальной части грудины, либо выступ между бороздой и дорсальным краем значительно уже высоты борозды (большинство *Phasianidae*)

[43] Грудина, ориентация краниолатерального отростка (К 35): перпендикулярно килю // ориентирована под углом около 45 градусов по отношению к килю // параллельно килю

[44] Грудина, *processus cranio-lateralis*: короткий и имеет широкое основание // узкий и длинный // (К 36 и К 37 были объединены в один признак, так как длинный отросток всегда узок у курообразных)

[45] Грудина, *apex carinae* (К 38): простирается далеко краниально // смещен каудально

[46] Грудина: краниальная вершина латеральной вырезки: расположена заметно краниальнее, чем вершина медиальной вырезки (*Megarodius*, *Cracidae*) // расположена на одном уровне с вершиной медиальной вырезки или даже каудальнее ее

[47] Плечевая кость, *crista bicipitalis* с краниальной стороны (описание изменено после К 55): округлый, проксимодистально широкий // вентральная часть узкая, не отчетливо выпуклая дистовентрально

[48] Плечевая кость, вторичная (дорсальная) fossa pneumaticipitalis на каудальной поверхности (К 55): рудиментарная или отсутствует // развита от слабой до умеренной, головка плечевой кости явно не выступает над ямкой (например, *Perdix*) // хорошо развита, головка плечевой кости отчетливо нависает над проксимальной частью fossa (например, *Alectoris*, *Arborophila*) // чрезвычайно хорошо развита, образуя глубокие выемки под головкой плечевой кости (например, *Coturnix*, *Ammoperdix*, *Odontophoridae*) (Важно отличать хорошо развитую ямку, например, *Rollulinae* от чрезвычайно хорошо развитых ямок у *Coturnix* и *Odontophoridae*. Наличие неглубокой ямки у многих фазанид следует отличать от отчетливо рудиментарной ямки у *Megapodius*)

[49] Плечевая кость, отверстие fossa tricipitalis (ventralis): вентрокаудальный край отверстия отделен от прилежащего края кости широкой распоркой (*Cracidae*, *Pavo*, *Itaginus*) // вентрокаудальный край пневматического отверстия расположен очень близко к соседнему краю кости, разделенной только узкой решеткой, иногда рудиментарной (например, *Arborophila*, *Alectoris*, *Coturnix*, *Odontophoridae*)

[50] Плечевая кость, губчатая ткань в отверстии fossa pneumaticipitalis: ткань заполняет весь или большую часть объема ямки и может образовывать костную стенку внутри ямки (*Cracidae*, *Pavo*) // ткань присутствует в ямке, но покрывают примерно внутреннюю половину объема ямки, значительно смещена относительно каудального отверстия (*Tetraonini*) // ткань редуцирована и ограничена самой глубокой частью fossa pneumaticipitalis и не видна при виде с каудальной стороны (например, *Odontophoridae*, *Coturnix*)

[51] Плечевая кость: отношения между incisura capitis и головкой плечевой кости (К 58, изменено): incisura представляет собой открытую бороздку // incisura дистально окружена выступом (или гребнем), который не образован дистальным выступом головки плечевой кости (*Cracidae*, *Megapodiidae*) // incisura закрыта дистально выступом (или гребнем), который поддерживается отчетливым дистальным выступом головки плечевой кости (*Numididae*, *Phasianidae*)

[52] Плечевая кость, дистальный конец вентрального мыщелка в краниальной проекции (К 59): не заметно вытянут дистально // заметно выступает дистально

[53] Локтевая кость, длина (К 60): короче или примерно равна плечевой кости по длине // длиннее плечевой кости

[54] Локтевая кость, condylus ventralis: образует сплошную поверхность с condylus dorsalis, незначительно выступая дистально // выступает дистально в виде бугорка (особенно у некоторых *Tetraonini*)

[55] Карпометакарпус, вентральная сторона, проксимальный край trochlea carpalis (К 61, изменено, чтобы различать развитую морфологию некоторых *Phasianidae*): округлый // с небольшой выемкой // глубоко выемчатый - каудальная часть края смещена значительно дистально по отношению к краниальной (например, у *Tetraonini*)

[56] Карпометакарпус, spatium intermetacarpale (К 62, измененное описание): узкий, уже, чем os metacarpale majus (например, *Coturnix*) - связан с прямой малой метакарпалией // шире, чем os metacarpale majus, по крайней мере, в своей самой широкой части

[57] Карпометакарпус, processus intermetacarpalis (К 63): отсутствуют или рудиментарный (не достигает уровня малой метакарпалии) // присутствует, но очень маленький, едва достигает малой метакарпалии (например, *Coturnix*) // присутствует и перекрывает малую метакарпалию (этот признак не закодирован, как ордирированный, потому что состояние, наблюдаемое в *Coturnicini*, может быть достигнуто обоими возможными способами, то есть путем редукции большего отростка или наоборот)

[58] Карпометакарпус: каудальное выпячивание краев trochlea carpalis при виде с проксимальной стороны: вентральный край выступает каудально примерно на ту же величину, что и дорсальный край, или несколько меньше (*Megapodius*, *Cracidae*) // дорсальный край редуцирован так, что вентральный край выступает гораздо больше каудально

[59] Карпометакарпус: дорсальный край trochlea carpalis, дистальная часть (видна с каудальной стороны): дорсальный край проходит дистально примерно до того же уровня, что и вентральный край // дорсальный край заканчивается гораздо проксимальнее вентрального края

[60] Таз, направленный вперед язычкообразный отросток, расположенный дорсально по отношению к антитрохантеру (К 70): отсутствует // присутствует

[61] Таз, ilia и crista spinosa synsacri (К 71): остаются отдельными // полностью срастаются дорсально

[62] Таз, tuberculum preacetabulare (гребенчатый отросток): К 72: маленький // длинный и выступающий

[63] Максимальная глубина седалищной кости относительно максимальной ширины синсакрума (К 76, измененное описание): примерно такая же, или седалищная кость более глубокая // значительно меньше (седалищная кость неглубокая, а таз широкий)

- [64] Таз, *spatium ischiopubicum* (К 77): широкий в дорсовентральном направлении (заметно шире глубины лобковой кости) // узкий в дорсовентральном направлении и щелевидный
- [65] Таз: положение вертлужной впадины внутри подвздошной кости: вертлужная впадина расположена примерно в центре подвздошной кости, лишь слегка смещенная каудально (длина от вертлужной впадины до каудального угла дорсолатерального гребня подвздошной кости/длина от вертлужной впадины до краниального края подвздошной кости = 0.8-0.9) // вертлужная впадина расположена заметно ближе к каудальной части таза, каудальная часть подвздошной кости уменьшена (длина от вертлужной впадины до каудального угла дорсолатерального гребня подвздошной кости / длина от вертлужной впадины до краниального края подвздошной кости = 0.55-0.75)
- [66] Таз: взаимосвязь между дорсолатеральным гребнем подвздошной кости и дорсокаудальной областью седалищной кости: гребень непрерывный, достигает примерно дорсокаудального конца седалищной кости (которая может простираться далее каудально), может образовывать медиальное продолжение в каудальном направлении (как, например, *Megapodius*) // каудальная часть гребня редуцирована, образуя при виде сверху латерально вогнутый край, каудальная точка этой вогнутости образует отросток, расположенный несколько медиальнее вершины гребня (*Gallus*, *Bambusicola*) // каудальная часть сильно редуцирована, упомянутый отросток расположен заметно медиальнее вершины дорсолатерального гребня подвздошной кости, а область между вершиной и отростком вогнута каудально (*Alectoris*, *Coturnix*)
- [67] Таз: каудальный край седалищной кости образует плоскую поверхность дорсально, рядом с соединением с каудальным краем подвздошной кости (как у *Phasianus*, *Cracidae*): отсутствует // имеется плоская каудально обращенная область (*Tetraonini* имеют уменьшенную площадь, поэтому кодируются 0/1)
- [68] Таз, пропорции при виде сверху: удлинненный и довольно узкий // короткий и очень широкий (*Tetraonini*)
- [69] Бедро, длина (К 78): короче или почти равно плечевой кости // заметно длиннее плечевой кости
- [70] Бедро, проксимальный конец, дорсальная поверхность медиальнее вертлужного гребня пневматизирована: да // нет
- [71] Тарсометатарсус, костный канал, охватывающий сухожилие *m. flexor digitorum longus* (К 81): отсутствует // присутствует (Maур (2016) отмечает отсутствие закрытого канала у *Paraortygoides* и некоторых *Tetraonini*)
- [72] Тарсометатарсус, гипотарсус: *sulcus m. flexor hallucis longus*: ориентирован в основном плантарно (*Cracidae*) // ориентирован латероплантарно или латерально (Maур, 2016; латеральная ориентация борозды достигается за счет гипотрофии гребня расположенного непосредственно плантарнее по отношению к нему (например, *Arborophila*). Когда этот гребень хорошо развит, часто бывает трудно различить две возможные ориентации, и поэтому они рассматриваются здесь вместе.
- [73] Тарсометатарсус, гипотарсус, пропорции: гипотарсус дорсовентрально низкий и широкий (глубина гипотарсуса заметно меньше его медиолатеральной ширины) — напр. *Numididae*, *Tetraogallus*, *Cracidae* // гипотарсус глубокий и довольно узкий (глубина гипотарсуса примерно равна или превышает его медиолатеральную высоту) - *Odonotphoridae*, *Coturnix*, многие другие фазаниды, *Megapodius*
- [74] Тарсометатарсус, гипотарсус, морфология борозд/каналов для сухожилий *fp2*, *fpp2*: присутствует одна борозда (например, *Cracidae*, *Numidida*) или канал (*Odonotphoridae*), расположенные в основном плантарно или латеро-плантарно (*Megapodiidae*) относительно канала *m. flexor digitorum longus* // борозда медиолатерально расширена и наклонена, при этом борозда *fp2* расположена более дорсально (глубже в гипотарсусе), чем борозда *fpp2* - обе борозды могут образовывать замкнутые каналы (например, у *Arborophila*) или только одна борозда *fpp2* (*Francolinus*) // борозда медиолатерально увеличена (как и в предыдущем состоянии), но латеральная часть (для *fp2*) расположена несколько плантарнее по отношению к основанию медиальной части (*fpp2*; *Coturnix*, *Bambusicola*). *fpp2* может образовывать закрытый канал (у *Megapodiidae* латеральное положение этой борозды в основном объясняется в целом иной структурой гипотарсуса (он высокий медиально и низкий латерально). Но общее положение борозды выглядит плезиоморфным и, следовательно, кодируется как 0. Это состояние не следует путать с состоянием у *Odonotphoridae*, где *fpp2* и *fp2* образуют один канал, а борозда для *m. flexor perforatus digiti III* (см. Зиновьев, 2010) располагается полностью плантарно по отношению к подошвенному краю канала)
- [75] Тарсометатарсус, самая подошвенная поверхность гипотарсуса, соприкасающаяся с сухожилиями длинного сгибателя пальцев стопы: сильно плантарно расположена, на уровне подошвенного края канала *fp2+fpp2* или более плантарно (*Odonotphoridae*) // латерально часть расположена более дорсально (большинство других таксонов)
- [76] Тарсометатарсус, *fossa parahypotarsalis medialis*: глубоко вогнутая, образующая отчетливую выемку (*Cracidae*, *Megapodiidae*, *Numididae*, большинство *Odonotphoridae*) // слегка вогнутая или почти плоская (большинство *Phasianidae*)

[77] Тарсометатарсус, *crista medialisplantaris*: отсутствует или почти отсутствует (например, *Cracidae*, *Ammoperdix*) // присутствует, но не продолжается с гипотарсусом (*Francolinus*) // присутствует и простирается проксимально, чтобы слиться с гипотарсусом (например, *Pavo*) (гребень, сливающийся с гипотарсусом, присутствует у большинства *Phasianidae*, и особенно у фазанов, но его присутствие индивидуально у *Tetraonini* и *Meleagris*, где он исчезает у некоторых особей. Поскольку это явно вторичное отсутствие, признак был закодирован как 2 для этих таксонов)

[78] Тарсометатарсус, шпора у самцов (К 86): отсутствует // присутствует

[79] Тарсометатарсус, положение дистального края *trochlea metatarsi II* (К, 84, переформулировано): примерно на уровне дистального края *trochlea metatarsi IV* или даже дистальнее его // смещен более проксимально

[80] Тарсометатарсус, основание *trochlea metatarsi IV*: заметно отклоняется латерально по отношению к соседнему латеральному краю стержня (*Megapodius*) // субпараллельно или параллельно стержню (*Cracidae* и *Phasianidae*) (К86 описал *trochleae metatarsorum* как либо растопырены (*Megapodiidae*), либо сближены (более производные *Galliformes*). Однако медиальные или латеральные отклонения *trochleae metatarsorum II* и *IV* независимы: медиальный блок отклоняется как у *Megapodiidae*, так и у *Cracidae*, тогда как латеральный - только у *Megapodiidae*. Поэтому морфология *trochlea metatarsi IV* здесь рассматривается отдельно. Хотя *Paraortygoides*, по-видимому, имеет расширенные *trochleae metatarsorum*, *trochlea metatarsi IV* не смещен (см. Mayr, 2000, figs. 7-8), в отличие от *Megapodiidae* и *Quercymegapodius*, и, следовательно, здесь условно закодирован как 0.

Б. Таксон-признаковая матрица.

	Anhima	001?0101{01}1 0101000101 00-1010-11 200-100000 -0000-00-0
0010000000	1000000000 0-00110001	
	'Megapodius freycinet'	01?000011 0111011011 0{01}01111110 0110000011 0000100100
1000000001	000000{01}000 1110100000	
	'Ortalis vetula '	0000110000 0000001010 0000011201 1110010111 1000100000
10100{01}0010	0011001001 1000100000	
	'Penelope jacucaca'	0000111000 0000001010 0000010211 1110010111 1000100000
10100100{01}0	0011001001 1000100000	
	'Aburria pipile'	0000111000 0000001010 000001{01}211 1110010111 1000100000
10100000{01}0	0011001001 1000100000	
	'Crax rubra'	0000110000 0000001010 0000010211 1110010111 1000100000
1010000000	0011001001 {01}000100000	
	'Numida meleagris'	000{01}110110 01001{01}1121 110001101{01} 2111000111
??1011{01}10{01}	2101010110 1001001001 110010{01}011	
	'Acryllium vulturinum'	0001110110 0100{01}01121 11000110{01}{01} 2111000111
101011{01}100	210{01}010110 1001001001 1100101011	
	'Ptilophachus petrosus'	1011110110 00{01}0011120 1110011010 2111000111 0121111312
2101112110	10011{12}0011 1110000011	
	'Callipepla sp?'	1011111110 0010111120 1110011011 2011000111 0121111212
2101{01}{01}1110	10?1120011 1110000011	
	'Colinus vigninianus'	1011111111 011{01}111120 1110011010 2111000111 0?21111312
210?1{01}2110	1001110011 11100{01}0011	
	'Oreortyx pictus'	1011111110 011{01}1?112? 111001101? 2{01}11000111 ??211112?{12}
2101112110	1??1??011 11100{01}{02}011	
	'Rollulus rouloul'	0011111110 0{01}0000112{01} 1110011010 2111100111 112111121{12}
21011{01}2110	10010{01}0011 1101102011	
	'Arborophila bruneopectus'	0011110110 0{01}0000112{01} 1110011010 2111{01}00111
0121111212	21011{01}2110 10?10{01}0011 11011??011	
	'Caloperdix ocellata'	001?11{01}??0 0?00??112? ??1001101? 2111??111 01211111{12}1{12}
2101112?10	10010{01}0011 11011{01}2111	
	'Rhizotera longirostris'	0011111110 0{01}10001121 111001001? 2111000111 012111110{01}
2101112110	110101?001 1101112111	
	'Alectoris graeca'	0011111111 0111111121 1111011{01}10 2211000111 0121111212
2101102110	1101120011 1101111{01}1{01}	
	'Tetraogallus altaicus'	0011111111 11{12}1111121 1111011{02}10 2211000111 0121111112
2101102110	1101120011 1101110110	
	'Tetraogallus himalayensis'	0011111111 11{12}1111121 1111011{02}10 2211000111
0121111112	2101102110 1101120011 1101110110	

'Coturnix coturnix' 001111111 0{01}2{01}011121 1110011110 2211000111 0121111312
 2101001110 1101120011 1112110011
 'Excalfactoria chinensis' 0011111111 002{01}011121 1110011110 2211000111 0121111312
 2101001110 1101120011 1112110011
 Chauvireria_balcanica ?????????? 0{01}20111121 1110011110 2211??0??? ???????312
 210110211? ??????????0? 1112110011
 'Ammoperdix griseogularis' 0011111110 0{01}1{01}101121 1110011010 2111000111
 0121111312 21011{01}2110 1001120011 110211001{01}
 'Perdicula asiatica' 0011111110 001001112{01} 111001101? 2111000111 ?121111312
 2101012110 1?01??011 11{01}1112111
 'Pternistis erckelii' 001111111{01} 0{01}1{01}111121 1110010010 2111000111
 012111111{01} 2101112110 1101120011 1112102111
 'Pternistis bicalcaratus' 001111111? ??????????1 1110?0010 2?1100?111 ?121111??
 2101??2110 1?01??0?? 11{01}2102111
 'Margaropteryx madagarensis' 0011111111 01{12}{01}011121 111101111? 2211000111
 {01}121111{23}12 21010{01}2110 1101120011 11121{01}0?11
 'Francolinus francolinus' 0011111110 0??1{01}11121 1110011210 2111000111 0121111111
 2101112110 1101120011 11{01}2111111
 'Peliperdix lathamii' 0011111110 0110111120 111001101? 2111000111 1121111101
 2101112110 1001010001 11{01}2110111
 'Gallus gallus' 0011111110 0{01}?{01}101121 1110010011 2111000111 012111110{01}
 2101112110 1101010011 110{12}100111
 'Bambusicola thoracica' 0011111110 0{01}?{01}{01}01121 1110011011 2111000111
 012111110{01} 2101112110 1101010011 1112110111
 'Polyplectron bicalcaratum' 0011111110 0010001120 11100100{01}? 2111000111 ?121111101
 2101{01}12110 1?01??0011 1112102111
 'Polyplectron emphanum' 0011111111 00100{01}1120 111001001{01} 2111000111
 112111110{01} 2101112110 1101010011 1112112111
 'Tropicoperdix charltoni' ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ???????11{01}1
 ?10111211? ??????????01 ?1011{01}0011
 'Galloperdix spadicea' 0011111110 0010{01}{01}1120 111001101? 2111000111
 11211111{01}1 2101112110 1001{01}1?011 111210211?
 'Galloperdix lunulata' 0011111110 0010{01}{01}1120 1110011{02}10 2111000111
 1121111112 2101112110 1001010011 1112102111
 'Haematortyx sanguiniceps' 0011111110 0010001120 11100110{01}? 2111000111
 1121111{12}01 2101212110 1001010011 1111102111
 'Argusianus argus' 0011110110 0010001121 11{01}0010{02}{01}{01} 2111011111
 1{01}1{01}111100 2100012110 1101010001 1101112011
 'Afropavo congensis' 0011111111 00100{01}1121 1110010200 2112001111 0?10111100
 2100012110 100100?000 11011121{01}1
 'Pavo cristatus' 0011111110 0010001121 11{01}001020{01} 2111{01}01111
 0{01}10111100 2100112110 1001000000 11011121{01}1
 'Pavo muticus' 0011111110 0010001121 11{01}0010?0{01} 2211{01}01111
 0{01}10111100 2100112110 1001000000 11011121{01}1
 Miogallus_Steinheim ???????110 0010001121 {01}1100100{01}0 2{01}1{12}0001??
 ???????1?? 21011?211? ??????????00 1101111?11
 'Perdix perdix' 0011111110 002{01}111121 1110010010 2{01}1{12}000111 1121111111
 21011{01}2110 1101{01}01011 110111201{01}
 'Perdix dauuricae' 0011111110 002{01}111121 1110010010 2{01}1{12}000111
 1121111111 21011{01}2110 1101{01}01011 110111201{01}
 'Ithaginus cruentus' 0011111110 00101{01}1121 1110010010 2111000111 1121111101
 2101112110 1?0110{01}010 11111{01}211{01}
 'Tragopan satyra' 0011111110 0{01}10101121 1110010{02}1{01} 2111000111
 1121111100 2101112110 1101101011 110111?111
 'Lophophorus impejanus' 0011111110 101{01}{01}{01}1121 1110010{02}1{01} 2111000111
 012111110{01} 2101112110 1101101011 1100102111
 'Lophura leucomelana' 0011111110 0{01}10101121 111001021{01} 2111000111
 {01}12111110{01} 2101112110 1101101010 11{01}1112111

'Lofura swinhoii' 001111110 0{01}10101121 1110010{02}1{01} 2111000111
 {01}12111110{01} 2101112110 1101101010 11{01}1112111
 'Crossoptilon crossoptilon' 0011111110 0010101121 111001021{01} 2111000111 0121111100
 2101112110 1101101010 1101112111
 'Crossoptilon mantchuricum' 0011111110 0010101121 1110010210 2111000111 012111?100
 2101112110 1101101010 1101112111
 'Cathreus wallichii' 0011111110 0110101121 1110010011 2111000111 {01}121111100
 2101112110 1101101010 1101112111
 'Syrmaticus ellioti' 0011111110 0010101121 1110010011 2111000111 {01}121111100
 2101112110 1101001011 11{01}1112111
 'Syrmaticus reevesi' 0011111110 0010101121 1110010{01}11 2111000111
 {01}12111110{01} 2101112110 1101001011 11{01}1112111
 'Phasianus colchicus' 0011111110 0{01}10101121 111001001{01} 2111000111
 {01}12111110{01} 2101112110 1101101010 1101112111
 'Chrysolophus pictus' 0011111110 0010101121 1110010210 2111000111 012111110{01}
 2101112110 1101101010 1101112111
 'Pucrasia macrolopha' 0011111110 0011101121 1110010?1{01} 2111000111
 ?1211112{01}{01} 2101112110 1101101011 0101112?11
 'Meleagris gallopava' 0011111110 01{01}000112? 1{01}{01}?010010 2012{01}0{01}111
 0?21111101 2101212110 1001001000 110111201{01}
 'Falcipennis falcipennis' 0011111111 0011101121 1110010010 2012101111 ?1211111{01}1
 2101212110 101110{01}100 1101112010
 'Falcipennis canadensis' 001111111 {01} 001110112{01} 1110010010 2012101111
 ?1211111{01}1 2101212110 101110{01}100 1101112010
 'Dendragapus obscurus' 00?111111{01} 0011101121 1110010010 2012101111 ?1211111{01}1
 2101212110 1011{01}0{01}1?0 110{12}1{01}2010
 'Lagopus lagopus' 0011111110 0011101121 1110010010 2012101111 ?1211111{01}1
 2101212110 101110{01}100 1102112010
 'Lyrrurus tetrax' 0011111110 0011101121 1110010010 2012{01}01111 ?1211111{01}1
 2101212110 ?011101100 1101112010
 'Tetrao urogallus' 00{01}0111110 0011101121 1110010010 2012101111 ?1211111{01}1
 2101212110 1011{01}01100 {01}1011{01}2010
 'Tetrastes bonasia' 001111111{01} 0111111120 1110010010 2012{01}01111 ?1211111{01}1
 2101212110 101110{01}110 011{12}102010
 'Bonasa umbellus' 0011111110 0111101120 1110010010 2012{01}01111 ?1211111{01}1
 2101212110 101110{01}110 010{12}112010
 'Centrocerus urophasianus' 0011111111 0121{01}01121 1110010010 2012101111
 ?1211111{01}1 2101212110 1011101100 1101112010
 'Tympanychus phasianellus' 0011111111 00{12}1101121 1110010010 2012101111
 ?1211111{01}1 210121?110 1011{01}00100 1101112010
 'Quercymegapodius depereti' ?????????? 0{01}{12}10{01}0001 1{01}0101???? ??????????
 ??????1100 00?00000? ?????????? 1010100?00
 'Paraortygoides messelensis' ??????0??0 012{01}010{01}0? ?101011??? ?1{01}{01}??010 -
 ??00?1{23}?? 0?0?000?? ?0??0??00? ??????0?01
 'Gallinuloides wyomingensis' 0??000?10 012{01}010{01}0? ?10?1110?? 0?1{01}??01?
 ???000???? ?0?000??? ?????????? ??????0?01
 'Paraortyx lorteti' ??????????0 0020000121 0110011110 211100011? ??????1{23}12
 010000010? ??????????01 10{01}{12}100?{01}1
 'Scopelortyx klinghartensis' ??????????1 012{01}010121 0100011{01}{01}0 2111000???
 ??????1212 01?0????? ??????????1 ?????????{01}1
 'Bumbanortyx transitoria' ??????????1 0121000{01}01 110{01}11???? ?????????? ??????1110
 0????????? ?????????? 1000-10???
 Palaeortyx 0?????????0 0020001120 1110011010 21110001?? ??????1312
 21011{01}211? ??????????01 1101100011
 Palaeocryptonyx_edwardsi ??????????0 0{01}10{01}11121 111001101? ?111000?? ? ??????1202
 210111211? ??????????11 1?121{01}0?11
 Plioperdix_pontica ??????????{01} 0010011121 111001???? ?????????? ??????1{23}1?
 ?1?00111? ?????????? ?1{01}{12}110?11

Toluica ??????????1 012{01}011121 111{01}011{01}10 2?11000??1 01????1312
 21????0111? ??????????1 11111{01}0??1

В. Настройки для анализа.

```
BEGIN ASSUMPTIONS;
OPTIONS DEFTYPE=UNORD POLYTCOUNT=MINSTEPS;
TYPESET * default = ORD: 13 19 32 43 - 44 48 50 - 51 54 - 55 66 77;
ENDBLOCK;
```

```
BEGIN PAUP;
SET MAXTREES=10000;
OUTGROUP Anhima;
DELETE 'Tropicoperdix charltoni' 'Pternistis bicalcaratus';
EXCLUDE 16 41;
loadconstr file=galliform_backbone.tre asbackbone;
```

Приложение 5

Данные для филогенетического анализа Anseriformes: нексус-файл, включающий таксон-признаковую матрицу и основные настройки

Описание признаков и комментарии к данной матрице см.: Worthy et al., 2022.

Новые таксоны, закодированные в этой работе: Anserobranta_tarabukini Coscoroba Chenoanas Pteronetta Marmaronetta Callonetta Sibirionetta

#NEXUS

BEGIN TAXA;

TITLE Таха;

DIMENSIONS NTAX=73;

TAXLABELS

Gallus_gallus Alectura_lathamii Anhimacornuta Anseranas Thalassornis Dendrocygna_arborea
Dendrocygna_autumnalis Dendrocygna_bicolor Dendrocygna_eytoni Dendrocygna_arcuata Oxyura_vittata
Oxyura_jamaicensis
Oxyura_australis Oxyura_maccoa Nomonyx_dominicus Stictonetta Biziura_lobata Malacorhynchus
Nettapus_pulchellus
Cereopsis Cnemiornis_calciatrans Branta_canadensis Anser_brachyrhynchus Anser_caerulescens Cygnus_atratus
Tadorna_ferruginea Tadorna_tadornoides Tadorna_tadorna Tadorna_variegata Radjah_radjah Alopochen
Chloephaga_hybrida
Chloephaga_polioccephala Somateria_mollissima Melanitta_fusca Chenonetta_jubata Hymenolaimus
Mergus_merganser
Anas_superciliosa Aythya_australis Mionetta_blanchardei Dunstanetta Pinpanetta_tedfordi Pinpanetta_vickersrichae
Pinpanetta_fromensis Plectropterus N_coromandelianus Clangula_hyemalis Bucephala_clangula Chenonetta_finschi
Lophodytes_cucullatus Mergus_serrator Spatula_rhynchotis Anas_castanea Aix_galericulata Aythya_fuligula
Aythya_novaeseelandiae Aythya_affinis Netta_rufina Anser_rossii Manuherikia_lacustrina Manuherikia_minuta
Presbyornis
Romainvillia Miotadorna Manuherikia_nsp Anserobranta_tarabukini Coscoroba Chenoanas Pteronetta Marmaronetta
Callonetta Sibirionetta

;

END;

BEGIN CHARACTERS;

DIMENSIONS NCHAR=152;

FORMAT DATATYPE = STANDARD GAP = - MISSING = ? SYMBOLS = " 0 1 2 3 4 5";

MATRIX [revised 08 June 2022]

Gallus_gallus 00100000100100-10-1011010000102-3011211123030010201-1122001212101001000(1
2)0102100011200000000000001(1 2)0-100111000000100010020001100(2 3)(0 1)0110111000112010010000
Alectura_lathamii 00210000001100-10-1001010000122-3011211123030000101-
11020012221010010000010200011120000000100002101-1100110000001000100200011004(0
1)0110111000112110010000
Anhimacornuta 00100-02000000--0-0010-010000001000-10000000000200000000020100100001000220-0-
0101100000000000001210000010001000100200001230000200010001000010001010011
Anseranas 00000-01-000010-00100001200000(1 2)0000-
000000000000000000000000000000001000000100000000100000000000(0
1)00100000000000000000110041000110010001000000001010001
Thalassornis 00110001?1110100002100011110321?010-
?01103031111010110001122101001100000?1?100020?00131-211111001-
1?01112121101011100?01?0??1??0200000000214020012101021
Dendrocygna_arborea 10110001310101020120100121003111000-
11110301011101011010000001101100000101110000000113101011000010100100112100001110(0
1)01100221010?0001000100?????????????1
Dendrocygna_autumnalis 10010001210(1 2)0102012010012110(0 1)1(1 2)0000-1011030101110101101000000(0
1)011000001011100010001131010110000121001002121(0 1)0001110(0 1)01110221010?32010001002?????????????1
Dendrocygna_bicolor 10010001210101010110100121002110000-

101103010111010110200000010110000001010001000113101010000012(0
 1)10100112101001110101110221010?00010000002021012110001
Dendrocygna_eytoni 00011001240101020110100121001120000-111(0
 1)030101110101101000100110110000001010001000113101010000010110100112101001110001110131000131010
 001001011012100001
Dendrocygna_arcuata 0001000124010101012(0 1)100121101120000-11110301011101011020001000101100(0
 1)00001110000011131010110001121101001121000011100112102310101000100000020210121000?1
Oxyura_vittata 001110013222010000201(0 1)02211132100112211103010110111-
 21101121101102001011111000001100231-211111111-
 110101212211101110020200310010?04101111214??????????1
Oxyura_jamaicensis 001100013222010000001(0
 1)0221113210011220110302011111022120112210110210111111010001000131-211111111-11111121221(0
 1)1011101202003(1
 2)0010404101001214100012200021
Oxyura_australis 001100013222010000001(0
 1)01211032200112201103020110110221201122101102101011111000011000131-211111111-11111121221(0
 1)101110020200311010404101111214100012110021
Oxyura_maccoa 001101013222110000101(0
 1)01211032200112211103010110110221201122101102100011011110010000231-211111111-
 110111212210101110020200210010?04101101214??????????1
Nomonyx_dominicus 002100012122010001101002211032200011201103010110111-212010220011121000110110(1
 2)0010000131-211101111-110101212210101110020200210010?0410111110??????????1
Stictonetta
 002101012221110000001011211022200011201103031111010210200021011012011011010000021221231110100000
 121111001122110011102
 20211231011200000011003120(0 1)12010121
Biziura_lobata 00100002210201010110010111103211000-101103000010010110101121011(0
 1)0010201210110000110(0 1)121-211121110-111111202210101110(0 1)2020032(0
 1)210500100101204110012201011
Malacorhynchus 01211001322211000000110111112(1 2)101011201(0
 1)0303101011021020112201101200111101002002112023102010011022111100212210001111010210211011100101
 101214121012210011
Nettapus_pulchellus 002110013421010200110101011122202011211103021010011-
 2121102201111201201101001000122(0
 1)231020111010221111002122101011100202201110102001000112(0 1)3110012211111
Cereopsis 0201211214210102100010010110112100(0 1)0101012230110010000000000010110000010(0
 1)00001(0 1)030113101010001112000100111100011102001112(3 4)1010220010001001010102000101
Cnemiornis_calciatrans 00010012041101021100100101103111000-100(0 1)-20---101---000000-010000000-
 00000000010111010101000102100010001111001111022?001-30010????00010001201022100?1
Branta_canadensis 001121114110102022111010110(0 1)(0
 1)1010111110022101100001101000000101110000110000001(1 2)0311(1 2)3101010001111101100(1
 2)12210001111200110240110(3
 4)00000001001120002200101
Anser_brachyrhynchus
 000100010411010202211001011011101010101002210110000010100001011111000011010000021301231010100011
 111011001122100011112
 1011024011043(0 2)0000010011201122001?1
Anser_caerulescens 00010(0
 1)010411010202211011011021111011111003210110000010100000011111000001000000013002310101100111000
 110011221000111120011
 1231110332000001001120(0 1)02200001
Cygnus_atratus
 000101120411010202210101211001110011101102210010010010100000010002000011000001000321111010100010
 021001002122100011102
 00101151110302000001001111012110111
Tadorna_ferruginea
 00010001241211010111111121102220001120110301111011011020001001112011001010000020310231010100000
 120111002122100111112

02110210110220100011102121012110011
 Tadorna_tadornoides
 00010001141211020101111121102210001120110301011011011010001101112001011010000020310231010100000
 121111001122100011111
 12110221110120100011102121012210011
 Tadorna_tadorna
 00012011141211010111111121102210001110110301011011011010001001112001011010000021320231010100000
 121101001122100011110
 121002211102201000111021210121110?1
 Tadorna_variegata
 00010001141211020101111121102220001120110301011011011010001101112001011010000121321231010100000
 1(1
 2)1111001122100011112021002(1 2)1110120100011102121012210011
 Radjah_radjah
 0021200114121102011111121111120001121110201001011021011001101112001011010000020321231010100000
 121101001122100011100
 021102111102211000112011210120000?1
 Alopochen 00012102341211020121110101102120000-10110311011001021010001(0
 1)01111200101101000012032113101010000010(0 1)101001122100011112021102111102311010000021210120000?1
 Chloephaga_hybrida 001(0 1)20111402010202001102?1101120000-
 21110301011001012010000?011112000011010000121311231010100002121101001121100011100021002111102101
 001100021210021101?1
 Chloephaga_poliocephala 001(0 1)20111402010101201102?11121201010211103211010111-
 1010000?0111120010110100001213112310101000021101010011221000111020210023110021010001100212101210
 01?1
 Somateria_mollissima
 00113011130211020111110221103221001020100301001011022121112101112011011011100010211231-
 211111001-
 11011121221001111102221031011020(0 3)101111114121012201011
 Melanitta_fusca 02010111-4020102010111221103220000-
 21110301011011022121112001112011011101000011210231-211121112-1101112122100111110222003(1
 2)111020(0
 3)101111114121012001011
 Chenonetta_jubata 0011000121020102012111020111222020112111030(1
 3)01101102202000200111200101101000001021123101010000210110100112210001111(0
 2)1220021101020011011112121012010011
 Hymenolaimus
 002100012112010201111101111022200010211103010110110211111021011112002011110100001321231020100101
 12110100(1
 2)12210001111212210211110101101111113021012010011
 Mergus_merganser 00110012211201110110111121102220000-211103011110111-
 2121102201112001011011000010020231-2111111111-
 111111112210001112022200110110412100111212121012101011
 Anas_superciliosa 00010001240211020211101211122102011211103021110111-
 21211021011120010110100000212212310201100001211110011221000111002221021101040(0
 2)100011213121012111011
 Aythya_australis 000100113112010201211102211022100010211103011110111-
 2121102101112001011011100020211231-201100000-
 111101212210001110122210221110200100111113121012101011
 Mionetta_blanchardi 0001100132?2010200(1
 2)??01????321?001101110301001111022200001110011120010110111000(1
 2)01112310201100001211110021221000111001??1???10???????110110412101201??11
 Dunstanetta
 ???3120010110220?0?1????10120010????????????????3?-
 2?111110??????21221000111022?????02?????0110?04??????????1
 Pinpanetta_tedfordi
 ?????????????????????????????????????0110303101011022000110210101200????01110000102??????????????2?1?1?
 112?22100011?0?

????????????1001214????????11

Pinpanetta_vickersrichae

??301101011021000110100101200????01110001102????????????????1?1?1?0
1????????????

????????????????0101204????????11

Pinpanetta_fromensis

??0110303001011022010111100101200??110111000010201??????????????????
??1?????011??

????????????????1101214????????11

Plectropterus

0001010121021111011110221102111000?1111032111101102100000001112002001010010110301231000100001
121001001111100011101

02110231010232110001002020002100111

N._coromandelianus 000110013421010200110101011122202011211103031010111-2121102201111200(1 2)011010(0
1)00(0 1)012212311201110002211100212210(0 1)011(0 1)0(0 1)2022011101020010001121312001211???1

Clangula_hyemalis 00113011130201020111112211032100010201103010110111-

2121112201111201201111000011220131-211121000-1101112122100011102221031011020(0
1)101110214121012101011

Bucephala_clangula 00010111-40201020121110121102220000-

211103010110110221201122111112002011010100020210231-211121101-
1111112122100011100222002101103001010102141210121110?1

Chenonetta_finschi 0011201121020102010111020111222020102111030(1

3)01101102201010210111200101101010002112023101010000210110100112210001110222210210110????011111
(2 3)1210121100?1

Lophodytes_cucullatus 001100012112011101101101211022(1 2)0000-211103011110111-212110220111120(0
1)10110110(0 1)0011220231-211121101-110111212210001110(0 1)22210110110400101111213121012101011

Mergus_serrator 00110002211201110120010121102220000-

21110301111011012121102211112001011010000021121231-211111111-1111111122100011120122002(1
2)0110402101111213111012101011

Spatula_rhynchotis 00110001240211020221111211122101011211103021110111-

21211021011112001011010000021221231020110000121111001122100011102221021101020(0
2)100011113121012111011

Anas_castanea 0011(0 2)10124221102022011112111221020112111030(1 2)1010111-

212110200111120010110100000212212310201100001211110011221000111012221021101030(0
2)100011213121012111011

Aix_galericulata 00010001140201020121110101112120000-211103021110111-

212110210111120010110101000211212310201101001211110011221000111012222021101031210101121112101200
1011

Aythya_fuligula 00010011310201020101110221102210000-201003011010111-

2121112111112001011011100021211231-211111001-
1111112122100011101222101201102001000111141210121110?1

Aythya_novaeseelandiae 00010001310211020111112211022100010211103011110111-

2121112111112001011011100020211231-211121101-
111111212210001110022200220110200101011114121012011011

Aythya_affinis 001130113102010201111102211022100010201103011110111-

21211121011112001011011000020211231-211111101-
110111212210001111222001201102001010111141200120010?1

Netta_rufina 00110011310201010111110221112210000-

211103010110110221210020011112001011010000020211231-
21110110221101002122110011110222001211102021001111121210120110?1

Anser_rossii

00012101041101020111110101102110101011100311011000001010000001111000001010000001310131010110011
201111001122100011112

00101231010?320000010011200122101?1

Manuherikia_lacustrina 0??120011?220??0?1111???1??(2 3)???0?12?011030110101102201011211111200211101(0
1)1100(1 2)1101131-211111001-111101212210001110(0 1)2?????02???????1111214020???????11

Manuherikia_minuta

0??110012??20??0?111??????22??0112?01103020010110220201121111120020110111000201001310201101112-

111101212210001110?2????????????????1111214????????????11
 Presbyornis 0010000111?10102020100111000???1000-
 0011?00311101000300001010000100020000111100010112201001100100001011021200000110100?1(0
 1)0??0111????01101114020??1010001
 Romainvillia
 ???00101????00002001010?010?10??00101000110112?????????????????
 1?21000011?0?
 ??1?02?????????00010?4?????????????
 Miotadorna ?????????????????????111????????????0?10??1103220(0
 1)10010110200011011012001011010100011311131010100012121?1?0011221000111001??????11????????0011112??
 ?????????11
 Manuherikia_nsp
 0?????01????0????1111?1?1?????0112?0110302001001022010012111112002011011100111100?31021111111??1
 11?0?212210001110?
 2?????02??????111111??0????1??11
 Anserobranta_tarabukini ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 01(01)010001? 0111(01)10001
 ?10(01)100000 031?310(12)0 100010(12)210 ??0????? ?????????? ???1????? ??0010?02 ?????????? 0?
 Coscoroba 0001(12)1021- 1101020001 110121101(12) 110010(01)010 02110?1000 001010000(01) 0101(01)10000
 0101000000 03-1131010 1000111210 1100212211 0011110001 01250010?2 2??00010(01)1 0(12)00(01)21101 01
 Chenoanas ?????????????????????????????????????2 2???? (01) 1?? ? 1 1 ? 3 0 3 1 1 ? ? ? ? 0 2 1 1 ? 1 0 0 1
 1 ?
 ?
 Pteronetta 0 0 0 1 0 0 0 1 (01) 3 1 2 0 1 0 ? 0 2 1 1 1 0 1 1 1 1 0 2 2 2 0 0 0 1 1 2 0 1 1 1 3 0 2 0 1 1 0 (01) 1 1 ? 2 1 1
 1 (01) 0 2 1 0 1 1 1 1 2 0 1 1 0 1 1 0 1 1 1 0 0 1 2 0 2 1 1 1
 3 1 (01) 2 0 1 1 0 0 1 2 1 ? (12) 1 0 1 0 0 1 1 2 2 ? 1 0 0 1 1 1 (01) 0 2 ? 2 1 0 (02) ? ? 0 0 0 ? 0 (01) ? ? (01) 0 1 1 (12)
 (01) (12) ? 2 1 0 0 ? 1 0 ? 0 1 1
 Marmaronetta 0 0 (02) 1 0 1 0 1 2 ? 1 2 0 1 0 ? 0 0 1 1 1 1 (01) 1 (02) 1 1 (01) 2 2 2 0 0 0 1 1 2 0 1 1 1 3 0 2 (01) 1 1 0
 (01) 1 1 ? 2 1 2 1 1 0 2 1 0 1 1 1 1 2 0 1 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 0 1 0 2 1 1 2
 3 1 0 2 0 1 1 0 0 0 1 1 ? (12) 1 (01) 1 0 1 1 1 2 2 ? 0 (01) 0 1 1 1 1 ? 1 ? 2 0 0 2 ? ? 0 0 0 ? 0 0 ? ? (01) 0 1 1 (12) (01) 3 ?
 2 0 0 0 ? 1 1 ? 0 1 1
 Callonetta 0 0 0 1 0 0 0 1 2 4 1 2 0 1 0 ? 0 2 0 1 1 0 1 2 1 1 1 2 2 2 0 0 0 1 1 2 0 1 1 1 (23) 2 3 1 1 1 0 1 1 1 ? 1 1 1 1
 (01) 0 2 2 0 2 1 (01) 1 2 0 1 1 0 1 1 0 1 0 ? 0 0 0 (12) 0 1 1 1 2
 3 1 0 2 0 1 1 0 0 0 1 1 ? (12) 1 (01) 1 0 0 1 1 2 2 ? 0 0 0 1 1 1 (01) (01) (12) ? 2 (12) 0 2 ? ? 0 0 0 ? 3 0 ? ? (01) 0 (01) 1
 0 (01) 3 ? 2 1 0 0 ? 1 1 ? ? 1 1
 Sibirionetta 0 0 0 ? 0 0 0 1 (01) 1 ? 2 1 1 0 ? 0 2 1 1 1 0 1 2 1 1 0 2 2 1 0 2 0 1 1 2 0 1 1 ? 3 0 1 (01) 1 1 0 1 1 1 ? (12)
 1 2 1 1 0 2 (12) 0 2 1 1 1 2 0 (01) ? 0 1 1 0 1 0 0 (01) 0 0 1 ? 1 (12) 1 1
 3 1 0 (12) 0 (01) 1 0 0 (01) ? (01) ? (12) 1 1 1 0 (01) 1 1 2 2 ? 0 0 0 1 1 1 1 (02) 2 ? 2 1 0 2 ? 1 0 ? 0 ? (01) 0 ? ? 1 0 1
 (01) 1 1 2 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 1 1
 ;
 END;
 BEGIN ASSUMPTIONS;
 OPTIONS DEFTYPE = unord PolyTcount = MINSTEPS;
 TYPESET * UNTITLED = unord: 1 3 - 10 13 - 18 20 - 23 25 - 29 30 32 - 36 38 - 51 54 56 - 58 61 - 65
 67 - 71 73 - 76 78 - 79 81 - 82 84 86 - 88 90 - 92 94 - 96 98 - 104 106 - 109\3 110 - 115 117 119 - 122\3
 123 125 - 128 130 - 137 139 - 141 143 - 152, ord: 2 11 12 19 24 31 37 52 53 55 59 60 66 72 77 80 83 85 89 93
 97 105 107 108 116 118 120 121 124 129 138 142 ;
 TYPESET SOME_ORDERED = unord: 1 3 - 10 13 - 18 20 - 23 25 - 29 30 32 - 36 38 - 51 54 56 - 58 61 - 65
 67 - 71 73 - 76 78 - 79 81 - 82 84 86 - 88 90 - 92 94 - 96 98 - 104 106 - 109\3 110 - 115 117 119 - 122\3
 123 125 - 128 130 - 137 139 - 141 143 - 152, ord: 2 11 12 19 24 31 37 52 53 55 59 60 66 72 77 80 83 85 89 93
 97 105 107 108 116 118 120 121 124 129 138 142 ;
 END;
 BEGIN PAUP;
 SET MAXTREES=10000;
 pset msTaxa=polymorph;
 hsearch mulTrees=no nreps = 3000;
 OUTGROUP Gallus_gallus Alectura_lathamii / only;
 DELETE Pinpanetta_vickersrichae Pinpanetta_fromensis Pinpanetta_tedfordi Sibirionetta;