

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



на правах рукописи

Паластрова Екатерина Сергеевна

**ПТИЦЫ ВОСТОКА ЮЖНОЙ СИБИРИ НА РУБЕЖЕ ПЛИОЦЕНА И
ПЛЕЙСТОЦЕНА**

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Зеленков Никита Владимирович

к.б.н.

Москва – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3–7
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ НА РУБЕЖЕ ПЛИОЦЕНА И ПЛЕЙСТОЦЕНА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ	8–34
1.1. Обзор палеонтологической летописи	8–22
1.2. Молекулярно-генетические представления о времени дивергенции таксонов птиц	22–34
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	35–44
2.1. Обзор местонахождений	35–40
2.2. Применяемая концепция вида	40–44
ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	45–176
ГЛАВА 4. РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПТИЦ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ ВОСТОКА ЮЖНОЙ СИБИРИ	177–203
4.1. Общие вопросы эволюции позднекайнозойских авифаун региона и становление современного разнообразия птиц региона	177–194
4.2. Замечания по эволюции отдельных групп птиц	194–203
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	204–205
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	206–228

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Птицы – наиболее многочисленная и широкораспространенная группа наземных позвоночных, представители которой играют важную роль в экосистемах. Современные сообщества птиц сформировались в неогене, однако подробности этого процесса остаются неясными. Особенно плохо известна история становления фаунистических сообществ воробьеобразных (отряд Passeriformes), поскольку их ископаемая летопись в целом небогата, а их изучению традиционно уделялось мало внимания ввиду мелких размеров и отчасти однообразной посткраниальной остеологии. Также практически нет данных о становлении современных авифаун Сибири: поздненеогеновые местонахождения с остатками птиц из этого обширного региона единичны. При этом для реконструкции процесса формирования современных фаунистических сообществ птиц особое значение имеет интервал позднего плиоцена – раннего плейстоцена: именно в это время происходило становление большинства современных таксонов видового и околотовидового уровня, и к этой эпохе, согласно молекулярно-генетическим данным, приурочена интенсивная диверсификация во многих группах. Переход от плиоцена к плейстоцену по фаунам птиц представлен в мире всего в нескольких регионах, и один из них – восток Южной Сибири. Современная Южная Сибирь – это внутренняя часть палеарктического региона, и в этом смысле может относиться к одним из основных ядер Палеарктики. Таким образом, изучение эволюции фаун птиц этой области имеет значение в контексте понимания становления палеарктических авифаун в целом. Изученные в данной работе местонахождения северной Монголии и Байкальского региона относятся к единой географической области возвышенностей Южной Сибири, относясь к ее восточной части. Понятие Южная Сибирь в этой работе, таким образом, рассматривается не в политическом, но в историко-географическом смысле. Пограничные плиоцен-плейстоценовые материалы по птицам из местонахождений Байкальского и Забайкальского регионов (Береговая, Тологой, Малые Голы) и соседних областей северной Монголии

(Шамар), изученные в настоящей работе, впервые позволяют проанализировать эволюцию авифауны региона на рубеже неогена и квартера.

Степень разработанности темы исследования. Фауны птиц конца плиоцена и самого начала плейстоцена (гелазия) – одни из наименее изученных как глобально, так и для Евразии (Zelenkov, 2016). Ранее имеющиеся материалы из позднего плиоцена (Береговая, Тологой и Шамар) были изучены только частично (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). В частности, по воробьеобразным (наименее изученной группе) была предварительно проанализирована только наиболее репрезентативная выборка, но не были исчерпывающе изучены все доступные материалы. Также некоторые описанные ранее таксоны нуждаются в ревизии в свете современных данных об эволюции и филогенетических отношениях в соответствующих группах птиц. Материалы из раннего плейстоцена Малых Гол собраны в последние годы и впервые изучены в этой работе. В целом, в настоящем исследовании предпринята попытка целенаправленно и всесторонне рассмотреть фауны птиц позднего плиоцена – раннего плейстоцена в обсуждаемом регионе с углубленным изучением воробьеобразных. Также нами уделялось внимание эволюции отдельных таксонов птиц на основании синтеза палеонтологических и молекулярно-филогенетических данных.

Цель и задачи. Цель настоящей работы – выявление таксономического разнообразия, оценка динамики состава фауны и характеристика основных этапов эволюции птиц в позднем плиоцене – раннем плейстоцене востока Южной Сибири.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Изучение новых материалов по птицам из позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых местонахождений Байкальского региона, Забайкалья и Северной Монголии.

- Ревизия ранее описанных материалов по птицам из позднего плиоцена Забайкалья и Северной Монголии в свете современных данных по филогении и таксономии птиц с целью уточнения систематического положения ряда таксонов.

- Выявление биогеографических связей изученных ископаемых авифаун с одновозрастными авифаунами других территорий, а также с более ранними авифаунами исследуемого региона.

- Разработка представлений об эволюции отдельных родов и видов птиц на указанной территории в позднем кайнозое с учетом данных о палеоразнообразии и филогении соответствующих таксонов.

Научная новизна. Выявлен таксономический состав птиц из раннеплейстоценового местонахождения Малые Голы (единственная представительная ископаемая авифауна Азии этого возраста); на основании изучения новых материалов уточнен таксономический состав птиц из позднеплиоценовых местонахождений Береговая, Тологой и Шамар (Забайкалье, Северная Монголия). Установлен 1 новый род и 15 новых видов, уточнено систематическое положение ранее описанных форм. По материалам из местонахождений Береговая и Шамар углубленно изучены воробьеобразные птицы, палеонтологическая летопись которых остается очень скудной, а эволюционная история в позднем кайнозое – практически неизученной. Предприняты попытки синтезировать (по молекулярным и палеонтологическим данным) представления об эволюционной истории отдельных видов и родов, найденных в представленных местонахождениях.

Практическая и теоретическая значимость работы. Полученные результаты вносят вклад в понимание истории становления современного таксономического разнообразия птиц восточно-палеарктического региона и истории современных экосистем юга Восточной Сибири, а кроме того – в понимание эволюции отдельных родов и видов птиц. Результаты могут быть использованы в филогенетических и историко-биогеографических исследованиях, в работах по систематике и эволюции современных и ископаемых птиц. Полученные в этой работе данные были использованы для калибровки филогении Emberizidae по молекулярным данным (Cai et al., 2021).

Защищаемые положения.

1. Репрезентативная фауна птиц позднего плиоцена Забайкалья и Северной Монголии включает 15 видовых таксонов неворобьиных птиц и 24 – воробьеобразных, среди которых преобладают ископаемые виды современных родов – обитателей открытых семиаридных пространств. Фауна раннего плейстоцена Прибайкалья включает 10 видовых таксонов – в основном, околородных форм.

2. Раннеплейстоценовая авифауна Прибайкалья по эволюционному уровню сходна с позднеплиоценовой авифауной Забайкалья и Северной Монголии, но характеризуется очень слабой таксономической преемственностью по отношению к ней и, вероятно, имеет аллохтонное (более северное Сибирское) происхождение.

3. Современная авифауна открытых ландшафтов востока Южной Сибири на родовом уровне имеет, как минимум, позднеплиоценовое происхождение, о чем свидетельствуют древнейшие находки воробьеобразных – обитателей открытых ландшафтов в местонахождениях Забайкалья и Северной Монголии.

4. Авифауны востока Южной Сибири позднего плиоцена и раннего плейстоцена не имеют общих видов с одновозрастными авифаунами других регионов Северного полушария, в значительной мере отличаясь от более архаичных североамериканских сообществ (практически отсутствуют общие роды). Наиболее отчетливо выражена обособленность авифаун континентальной Азии и Америки относительно друг друга в позднем плиоцене.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 3 статьи, из них 2 из списка изданий, рекомендованных ВАК, и 7 тезисов докладов. Результаты были представлены на 15 и 16 Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2018, 2019), на LXV–LXVII сессиях Палеонтологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2019–2021), на Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Дементьева (Звенигород, 2018), а также были

опубликованы тезисы в сборнике, посвященном Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Минск, 2020).

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав и списка литературы. Текст изложен на 228 страницах и содержит 28 рисунков. Список литературы содержит 214 источников, из них 156 – на иностранных языках.

Благодарности. Я глубоко признательна своему научному руководителю к.б.н. Н. В. Зеленкову за всестороннее содействие и помощь на всех этапах работы, а также Н.В. Волковой за ценные советы и предоставление фотографий скелетов некоторых таксонов птиц, д.б.н. А.Б. Савинецкому за предоставление доступа к сравнительной коллекции лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН (Москва) и А.В. Пантелееву – к сравнительной коллекции Зоологического музея РАН (Санкт-Петербург). Выражаю благодарности д.б.н. М.А. Ербаевой, к.г.-м.н. В.С. Зажигину, к.г.-м.н. А.В. Сизову и к.г.н. А.М. Клементьеву за сбор и передачу материалов, к.б.н. К.Е. Михайлову (ПИН РАН), д.б.н. А.О. Аверьянову (ЗИН РАН), к.б.н. Н.В. Мартыновичу (Музей Мирового океана, Калининград) за обсуждение вопросов, связанных с эволюцией и биологией птиц, академику А.В. Лопатину, д.б.н., проф. А.К. Агаджаняну, д.б.н. И.А. Вислобоковой, к.б.н. Е.В. Сыромятниковой, д.б.н. И.В. Новикову и к.г.-м.н. П.Д. Фролову за ценные замечания и рекомендации. От всей души благодарю родных и близких за оказанную поддержку и терпение. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ 18-34-00680 и 20-04-00975.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ НА РУБЕЖЕ ПЛИОЦЕНА И ПЛЕЙСТОЦЕНА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ

1.1. ОБЗОР ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

Настоящая работа охватывает временной диапазон поздний плиоцен – ранний плейстоцен, граница между которыми не так давно претерпела изменения (Тесаков, Титов, 2013). До относительно недавнего времени гелазский ярус (2,588–1,806 млн. л) включался в состав позднего плиоцена (Стратиграфический кодекс России, 2006), в связи с чем граница плиоцена и плейстоцена помещалась на уровне 1,806 млн. л. Позднее, сначала в Международной стратиграфической шкале (2012), а затем и в Общей стратиграфической шкале (Стратиграфический кодекс России, 2019) этот ярус стали рассматривать в качестве нижнего яруса плейстоцена. Соответственно граница между плиоценом и плейстоценом сместилась до уровня хронологического рубежа 2,588 млн. л. Мы следуем этой трактовке и в этой работе под неформальным объединением «ранний плейстоцен» понимается временной интервал, включающий гелазий и эоплейстоцен Общей стратиграфической шкалы России (калабрий: 1,806–0,781).

Изучение плиоценовых и плейстоценовых птиц севера Евразии началось в 1930-е годы и связано с работами А.Я. Тугаринова и П.В. Серебровского. Они заложили истоки отечественных палеорнитологических исследований, изучая птиц Украины, Крыма и Западной Сибири. Изучением птиц этого возраста в СССР позднее также занимались В.И. Зубарева, Н.И. Бурчак-Абрамович, который заложил истоки систематического изучения ископаемых птиц в отечественной науке, М.А. Воинственский, А.С. Уманская, И.В. Марисова, К.А. Татаринев и Г.П. Дементьев. В постсоветский период позднечетвертичными (в основном, поздний плейстоцен – голоцен) птицами занимались О.Р. Потапова, А.В. Пантелеев, Н.В. Мартынович и В.Н. Калякин. В палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН начало палеорнитологическим исследованиям было заложено Е.Н.

Курочкиным. Он занимался птицами разного возраста, и в том числе описал много таксонов неогеновых птиц (Курочкин, 2011).

Птицы плиоцен – плейстоцена Восточной Сибири до настоящего времени охарактеризованы только фрагментарными данными по позднему плиоцену северной Монголии и южного Забайкалья (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Из позднего плиоцена Тывы известен фрагмент таза канюка (Пантелеев и др., 2006). Для территории Центральной Азии наиболее полно изучены кайнозойские ископаемые авифауны Монголии. Изучение птиц этого региона началось с Монгольских палеонтологических экспедиций АН СССР 1940-ых годов, когда Е.В. Козлова описала бегущих птиц эргильорнитид. В последующем птицы этого региона подробно изучались Е.Н. Курочкиным и Н.В. Зеленковым (Курочкин, 2011; Зеленков, 2019).

Фауны позднего плиоцена (см. табл. 1). Позднеплиоценовые птицы – одни из наименее изученных; число репрезентативных авифаун этого возраста по всему миру относительно невелико в сравнении с более ранними отрезками неогена. При этом в некоторых случаях оказывается невозможным разделить фауны конца раннего и позднего плиоцена, поэтому зачастую здесь они рассматриваются вместе.

Таблица 1. Основные обсуждаемые местонахождения птиц плиоцена – раннего плейстоцена Северного полушария.

Отдел	Подотдел	Биозоны	Европа	Азия	Северная Америка
Плиоцен	Ранний плиоцен	MN18=MQ1	Сливница Виллани 3 Тарханкут Приморск Таврида	Тологой	Инглис Поркулайн Кейв Максфальт Шелл Пит
	Поздний	MN17	Выршец Крыжановка 1 Обиточное		
Плиоцен	Ранний	MN16a	Беремэнд Рембелицы Крулевски 1,2 Этулия	Береговая	Бенсон
	Поздний	MN16b			
Ранний	MN15	Чарнота		Шамар	Рексруд Фокс Каньон Хагерман Сан-Диего

Одна из самых богатых фаун плиоцена Европы – Чарнота (Csarnóta; MN 15–16) в Венгрии. Птицы из этого местонахождения были обнаружены на двух участках, датированных концом раннего (MN15b) и границей между ранним и поздним плиоценом (MN15–16). Несмотря на то, что местонахождение включает ранний плиоцен, целесообразно рассмотреть его фауну, поскольку она, очевидно, в значительной степени захватывает низы позднего плиоцена. Фауна Чарноты примечательна большим разнообразием воробьеобразных птиц, которые были описаны как ископаемые виды (Kessler, 2013). Однако корректность этих определений вызывает сомнения и требует ревизии. Некоторые описанные Е. Кесслером таксоны, переизученные в рамках данной работы, были отнесены мною к другим родам, а иногда даже семействам (см. главу 4). Поэтому ниже из воробьеобразных Чарноты рассмотрены только достоверные таксоны из работ Кесслера, а также более надежные таксоны, указанные в работах Д. Яноши. Эта фауна представлена ископаемым поползнем рода *Sitta*, дроздом *Turdus*, ископаемой каменкой рода *Oenanthe*, пересмешкой *Hippolais*, ископаемыми овсянками рода *Emberiza*, современными (сойка *Garrulus glandarius*, клушица *Pyrrhocorax graculus*) и близким к современному виду (сорока *Pica aff. pica*) врановыми, а так же ископаемым видом дроздовой тимелии *Turdoides* (Jánossy, 1979; Kessler, 2013). Последняя находка вызывает интерес и требует подтверждения, потому как представители этого рода в настоящее время обитают в Африке и Южной Азии. Неворобьиные представлены ископаемыми видами фазановых (*Tetrao conjugens*, *T. macropus*, *Francolinus capeki*), пастушковыми (*Gallinula* sp., в том числе ископаемыми видами – *Scolopax baranensis*, *Gallinago veterior* и ископаемым родом *Rallicrox*), ископаемым видом кукушки *Cuculus csarnotanus* и совиными (*Bubo bubo* и *Aegolius* sp.; Jánossy, 1976a, b, 1977, 1979; Kessler, 2009, 2010, 2013). Фазановые птицы *Tetrao conjugens* и *Francolinus capeki* часто встречаются в позднеплиоценовых фаунах Европы (см. ниже). Обращает внимание сосуществование в фауне Чарноты одновременно современных видов (например, в составе родов *Garrulus*, *Pyrrhocorax*, *Bubo*) и ископаемого рода (*Rallicrox*). С палеоэкологической

точки зрения рассмотренный орнитокомплекс имеет смешанный облик – присутствуют виды открытых и закрытых пространств.

Еще одна «проблемная» фауна позднего плиоцена Венгрии, откуда также было описано множество ископаемых воробьеобразных – Беременд (Beremend; Kessler, 2013). По аналогии с предыдущим местонахождением, здесь рассмотрены только достоверные таксоны, в связи с чем список воробьеобразных сильно уменьшен по сравнению с работой Кесслера. Фауна включает ископаемого стрижа *Apus baranensis*, аиста *Ciconia*, утку *Anas*, ископаемого турача *Francolinus minor*, стрепета *Tetrao*, зуйка *Charadrius*, кроншнепа *Numenius*, кукушку *Cuculus*, сову *Asio*, ворона *Corvus*, конька *Anthus*, ископаемую каменку *Oenanthe pongraczi*, ископаемого сверчка *Locustella magna*, канареечного вьюрка *Serinus* и ископаемую овсянку *Emberiza gaspariki* (Jánossy, 1977, 1987; Kessler, 2013). Характерно, что среди неворобьиных в фауне найдено только два ископаемых вида; большинство форм не определены до вида. Палеоэкологический облик фауны довольно смешанный (присутствуют виды открытых и закрытых пространств).

Несколько фаун плиоценового возраста известны в Польше. Наиболее богатая из них – позднеплиоценовая фауна (MN16; Тесаков, 2004) местонахождений Рембелицы Крулевски 1 и 2 (Rębielice Królewskie I, II; Jánossy, 1974). В фауне доминируют характерные для данного периода Европы ископаемые турачи (*Francolinus capreki*, *F. wenzensis*, *F. minor*), присутствуют современная белая куропатка (*Lagopus lagopus*), тетерев *Lygurus*, глухарь *Tetrao*, орел *Aquila*, журавль *Grus*, зук *Charadrius*, ушастая сова *Asio*, воробьиный сыч *Glaucidium*, неясыть *Strix*, современный и ископаемый домовый сыч *Athene*, филин *Bubo*. Кроме этого, присутствуют воробьеобразные: поползень *Sitta*, дрозд *Turdus*, соловей *Luscinia* и конек *Anthus*. Большинство птиц из данного местонахождения не определены до вида, из-за чего эволюционный облик фауны остается неясным. В палеоэкологическом аспекте фауна представлена преимущественно лесными видами. Другое местонахождение в Польше, датированное верхами раннего плиоцена (MN 15b), и потому также включенное в анализ –

Венже 1 (Weže I; Jánossy, 1974). Фауна Венже 1 представлена в основном фазановыми птицами: ископаемыми турачами (*Francolinus capeki*, *F. wenzensis*), которые также доминируют по количеству остатков, ископаемым глухарем *Tetrao conjugens*, тетеревом *Lyrurus* sp. и неопределенной воробьеобразной птицей. Фазановыми птицами фауна Венже 1 схожа с таковой Рембелицы Крулевски 1.

Представляет интерес фауна местонахождения Этулия (Etulya) в Молдове. Это многослойное местонахождение датируется длительным периодом от раннего плиоцена до раннего плейстоцена (Тесаков, 2004). Зачастую оказывается невозможным установить принадлежность к определенному слою материалов по птицам из старых сборов, поэтому разновозрастные птицы Этулии здесь приводятся вместе. Так, в фауне присутствуют страус *Struthio*, мелкая фазановая птица неясного таксономического статуса, ранее определявшаяся как *Plioperdix pontica* (Зеленков, Горобец, 2020), ископаемый фазан рода *Phasianus* и три представителя дрофиных: ископаемые *Otis khosatzkii* и *O. paratetrax*, а также ископаемый род *Gryzaja odessana* (Bocheński, Kurochkin, 1987 a,b; Mlíkovský, 1995a). Обращает внимание присутствие в фауне трех видов дроф, однако однозначно судить о том, обитали ли они совместно и одновременно, невозможно. Кроме вышеназванных позднеплиоценовых фаун Европы известны одиночные находки костей неворобьиных из двух местонахождений Франции. Так, в Арде (Ardé, Mourer-Chauviré, 1989) найдены остатки ископаемого павлина *Pavo bravardi*, а в местонахождении Баларук 2 (Balaruc II) – ископаемой сипухи *Tyto balearica* (Mourer-Chauviré & Sánchez Marco 1988).

В Северной Америке позднеплиоценовые фауны более многочисленны, но в них хуже представлены воробьеобразные. Одна из самых богатых – фауна местонахождения Рексроуд в Канзасе (Rexroad; Wetmore, 1944; Ford, 1966; Feduccia, 1968; Brodkorb, 1969; Becker, 1987). Фауна содержит разнообразные группы птиц: поганковых (*Pliolymbus*, *Podiceps*), цаплевых (*Botaurus*, *Egretta*), ибисовых (*Plegadis*, *Eudocimus*, *Mesembrinibis*, *Phimosus*), утиных (*Anas*, *Bucephala*), американских грифов (*Pliogyps*), ястребиных (*Accipiter*, *Buteo*), соколиных

(*Falco*), фазановых (*Colinus*, *Meleagris*), пастушковых (*Rallus*, *Laterallus*, *Gallinula*), бекасовых неясного систематического положения, чайковых (*Sterna*), голубиных (*Zenaida*), совиных (*Bubo*, *Speotyto*), попугаевых неясного систематического положения, дятловых (*Colaptes*), врановых (*Protocitta*) и несколько семейств неворобьиных. Облик фауны архаичный, присутствует несколько типичных для плиоценовых местонахождений Северной Америки ископаемых видов поганок *Pliolymbus*, уток *Anas*, американских куропаток *Colinus*, индеек *Meleagris*, сычей *Speotyto*. Кроме этого встречаются и специфичные формы, найденные только в этом местонахождении – выпь *Botaurus hibbardi*, американский гриф *Pliogyps fisheri*, горлица *Zenaida prigr* и ископаемая врановая птица *Protocitta ajax*. Также примечательна находка попугая, так как в орнитокомплексах других местонахождений этого возраста данная группа птиц не представлена. Достоверно современных видов в фауне Рексруд не найдено. С палеоэкологической точки зрения птицы данного местонахождения, в основном, принадлежат околородной и лесной группам.

Еще одна фауна птиц позднего плиоцена с территории Канзаса – из местонахождения Фокс Каньон (*Fox Canyon*; Ford, 1966; Feduccia, 1967; Murray, 1967; Becker, 1987). Фауна содержит типичный для данного периода Северной Америки ископаемый род поганок *Pliolymbus*, ископаемую поганку *Podiceps discors*, ибисовых (*Mesembrinibis?*, *Eudocimus*), настоящего канюка *Buteo*, сокола *Falco*, ископаемую куропатку *Colinus hibbardi*, совиных (*Otus*, *Asio*, ископаемый *Speotyto*), пастушковую птицу неясного систематического положения и ископаемую ласточку *Hirundo argica*. Фауна не включает ни одного достоверно определенного современного вида. Птицы из местонахождения Фокс Каньон, за исключением околородных групп, приурочены к закрытым пространствам.

Богатая позднеплиоценовая фауна, изучавшаяся длительный период, известна из окрестностей Хагерман в Айдахо (*Hagerman*; Wetmore, 1933; Brodkorb, 1958; Murray, 1967, 1970; Becker, 1987). В фауну входят преимущественно околородные птицы: ископаемые поганки (*Podiceps*, *Podilymbus*, *Aechmophorus*, вымерший род *Pliolymbus*), ископаемый

пеликан рода *Pelecanus*, баклановые (*Phalacrocorax*), цаплевые (*Nycticorax*, *Egretta*), ископаемый аист рода *Ciconia*, ископаемые и современные утиные (*Olor*, *Anser*, *Cygnus*, *Anas*, *Vesperhalia*, *Chen*), вымерший ястреб рода *Neophrontops*, журавлиные (*Grus*), современные и ископаемые пастушковые (*Rallus*, *Gallinula*, *Coturnicops*) и совиные (*Spreotyto*, *Asio*), а также воробьеобразные неясного систематического положения. Этот орнитокомплекс довольно архаичен, как и рассмотренные выше фауны, поскольку включает множество ископаемых видов. При этом в фауне представлено и несколько современных форм, что в целом не характерно для североамериканских авифаун позднего плиоцена.

Кроме этого, известны еще два позднеплиоценовых местонахождения в Айдахо с остатками птиц. Фауна из местонахождения Флэт Айрон Бат (*Flat Iron Butte*) содержит околородных птиц: баклана *Phalacrocorax*, ископаемого аиста *Ciconia maltha* и лебедя *Cygnus* (Becker, 1987). Птицы из местонахождения Сэндпойнт (*Sandpoint*) представлены только ископаемым бакланом *Phalacrocorax idahensis* (Murray, 1970).

Довольно репрезентативная фауна птиц известна из позднеплиоценового местонахождения Бенсон (*Benson*) в Аризоне (Wetmore, 1924; Becker, 1987). Эта фауна наиболее интересна околородными птицами, среди которых ископаемый род утиных *Anabernicula*, ископаемые виды – древесная утка *Dendrocygna eversa* и песочник *Micropalama hesternus*; также присутствует утка *Anas*, поганка *Podiceps*, камышница *Gallinula*. Кроме этого, фауна содержит фазановых (*Meleagris*, *Colinus*), ворону *Corvus*, юнко *Junco* и вьюрковую птицу неясного систематического положения. Эти таксоны придают фауне лесной облик.

Стоит упомянуть еще одну довольно богатую фауну из формации Сан-Диего (*San Diego Formation*) в Калифорнии, охватывающую поздний плиоцен и ранний плейстоцен (3–1,8 млн. л. н.; Chandler, 1990). В фауну входят морские птицы: гагаровые (*Gavia*), разнообразные поганковые (*Podiceps*, *Aechmophorus*), альбатросовые (*Diomedea*), буревестниковые (*Puffinus*), качурковые (*Oceanodroma*), олушевые (*Morus*, *Sula*), баклановые

(Phalacrocorax, Stictocarbo), утиные (Melanitta), ржанковые (Charadrius), чайковые (Rissa, Larus, Sterna), многочисленные чистиковые (Brachyramphus, Synthliboramphus, Ptychoramphus, Cerorhinca, Mancalla). Кроме этого, фауна содержит одну воробьеобразную птицу – дрозда Turdus. Орнитокомплекс Сан-Диего представлен, в основном, вымершими видами и не содержит достоверно определенных современных форм.

Фауны раннего плейстоцена (см. табл. 1). Из раннего плейстоцена Азии известна только одна фауна (за исключением изученных в настоящей работе) – из пещеры Чжоукоудянь (Zhoukoudian; Hou, 1993). Фауна представлена ястребиными (Aquila), фазановыми (Alectoris, Perdix, Coturnix, Crossoptilon, Phasianus), голубиными (Columba, Streptopelia), ласточковыми (Hirundo), трясогузковыми (Motacilla) и врановыми (Corvus). Примечательно, что в фауне преобладают современные виды (что вызывает сомнения в корректности определений), тогда как ископаемых видов всего три – кеклик *Alectoris peii*, ушастый фазан *Crossoptilon jiai* и голубь *Columba congi*.

Самая богатая раннеплейстоценовая фауна Европы – Выршец (Varshets; MN17) в Болгарии, откуда известно более 1500 костных остатков как неворобьиных, так и воробьеобразных птиц (Воев, 2002, 2016). В фауне с большим отрывом доминируют остатки ископаемой мелкой похожей на перепела фазановой птицы – *Chauvireria balcanica* Voev, 1997 (более 1000 костей). Также в состав фауны Выршеца входят ястребиные (Accipiter, Buteo, Circaetus, Aquila, Hieraetus, Gyps), соколиные (Falco), фазановые (Tetrao, Lagopus, Perdix, Phasianus), пастушковые (Gallinula, Porzana), дрофиные (Otis), бекасовые (Actitis), стрижиные (Apus), голубиные (Columba, Streptopelia), совиные (Athene). Из воробьеобразных разнообразны жаворонковые (Melanocorypha, Alauda, Lullula, Galerida), вьюрковые (Loxia, Carduelis, Coccothraustes, Fringilla), наиболее многочисленны врановые (Pyrrhocorax, Nucifraga, Pica, Corvus), также встречаются трясогузковые (Motacilla, Anthus), синицевые (Parus), корольки (Regulus), овсянковые (Emberiza), дроздовые (Turdus), мухоловковые

(*Muscicapa*, *Erithacus*) и скворцовые (*Sturnus*). Фауна Выршец содержит множество ископаемых форм, описанных З. Боевым в составе следующих родов – орлов *Hieraetus* и *Aquila*, грифов *Gyps*, змеяеядов *Circaetus*, соколов *Falco*, куропаток *Lagopus*, глухарей *Tetrao*, камышниц *Gallinula*, погоньшей *Porzana*, перевозчиков *Actitis*, стрижей *Apus*, жаворонков *Alauda*, *Galerida*, *Lullula* и *Melanocorypha*, королек *Regulus*, клестов *Loxia* и дубоносов *Coccothraustes*, а также один ископаемый род – *Chauvireria*. Примечательно наличие четырех таксонов ископаемых жаворонков, обитавших, по всей видимости, совместно. Большое разнообразие жаворонков также было отмечено нами для позднего плиоцена Центральной Азии (см. Главу 4 и 5). Достоверно определенных современных видов в фауне не найдено. С точки зрения палеоэкологии, фауна Выршец довольно смешанная – встречаются виды как открытых, так и закрытых пространств. Ландшафт в районе местонахождения был похож на современные африканские саванны, а климат того времени был более теплый и влажный (Воев, 2016).

Еще одна раннеплейстоценовая фауна Болгарии – Сливница (*Slivnitsa*; MNQ18; Воев, 2002). В этом местонахождении также доминируют остатки фазановой птицы *Chauvireria*. Кроме этого, в фауне представлены единичные остатки ископаемого ибиса *Geronticus balcanicus*, утки *Anas s.l.*, ястребиной птицы неясного таксономического положения, сокола *Falco*, дрозда *Turdus*, ископаемого вьюрка *Coccothraustes balcanicus*, ворон *Corvus*, клушицы *Pyrhocorax* и овсянки *Emberiza*. Достоверно определенных современных видов в фауне не найдено. Палеоэкологический облик фауны смешанный.

Известны две авифауны раннего плейстоцена с территории Венгрии. Наиболее богатая – из местонахождения Бетфия (*Betfia*; Jánossy, 1976a, 1979, 1980). В этом местонахождении найдены утки *Anas s.l.* (схожие с современными), чернеть *Aythya*, ископаемый крохаль *Mergus connectens*, ископаемый род аистовой птицы *Pelargosteon*, ископаемая дрофа *Otis kalmani*, куропатка *Lagopus*, дятел *Dendrocopos*, бекас *Gallinago*, веретенник *Limosa* (схожий с современным) и коростель *Crex*. Примечательна находка

ископаемого рода *Pelargosteon*, специфичного для данной фауны. Воробьеобразные представлены жаворонком *Alauda*, ласточкой *Hirundo*, врановыми (*Pyrrhocorax*, *Coloeus* и ископаемым *Corvus betfianus*), синицами *Parus*, длиннохвостой синицей *Aegithalos*, пищухой *Certhia*, дроздами *Turdus*, чеканом *Saxicola*, славкой *Sylvia*, камышовкой *Acrocephalus*, трясогузкой *Motacilla*, сорокопутом *Lanius*, скворцом *Sturnus*, дубоносом *Coccothraustes* и вьюрковой птицей, схожей с зябликом *Fringilla coelebs*. Примечательно, что среди воробьеобразных, в основном, указаны таксоны с открытой номенклатурой «cf». Палеоэкологический облик фауны смешанный (присутствуют виды открытых и закрытых пространств).

Другая раннеплейстоценовая авифауна Венгрии – из местонахождения Виллани 3 (Villány 3; MN18; Jánossy, 1976a, 1977, 1979, 1980). Эта фауна представлена утками *Anas* (схожими с современными), пеганкой, современным беркутом, ископаемой ястребиной совой *Surnia robusta*, ископаемыми дрофами *Otis lambrechtii* и *O. kalmani*, ископаемым тетеревом *Lyrurus partium*, ископаемым турачом *Francolinus subfrancolinus* ископаемым дятлом *Dendrocopos praemedius*, а также орлом *Aquila*. Кроме этого, из воробьеобразных найдены ласточка *Hirundo*, сорока *Pica*, галка *Corvus*, ископаемый ворон *Corvus hungaricus* и овсянка *Emberiza*. Палеоэкологический облик фауны также смешанный.

Известно еще несколько небольших раннеплейстоценовых фаун в Европе. Фауна местонахождения Дойч-Альтенбург (Deutsch-Altenburg; MQ 1a) в Австрии представлена степными и лесными видами: куропаткой *Perdix*, сычом *Athene*, соколом *Falco*, ископаемым турачом *Francolinus sareki*, воробьиным сычом *Glaucidium*, ископаемым дятлом *Dendrocopos submajor*, ласточкой *Hirundo*, славкой *Sylvia*, дроздами *Turdus*, поползнем *Sitta*, канареечным вьюрком *Serinus*, щуром *Pinicola* и сойкой *Garrulus* (Jánossy, 1981). При этом большинство описанных видов имеют неподтвержденную идентификацию «cf». Обращает внимание находка турача *Francolinus sareki* – типичного представителя позднеплиоценовых фаун Европы. В местонахождении Кадзельня (Kadzielnia; MN18) в Польше найдены воробьиный

сыч и турач, не определенные до вида (Jánossy, 1974). Местонахождение Шийак (Chilhac; MN17) во Франции известно по ископаемым находкам млекопитающих (Voeuf, 1992), но фауна птиц довольно скудная и включает только три околородных вида: гуся, пеганку и ископаемого гоголя (*Vucerphala cereti*; Voeuf, 1992). Фауна местонахождения Педрера де С'оникс (Pedrera de S'onix; MN17) в Испании представлена черным грифом *Aegyptus*, вальдшнепом *Scolopax*, сипухой *Tyto*, крапивником *Troglodytes*, дроздом *Turdus*, длиннохвостой синицей *Aegithalos*, синицей *Parus*, вьюрковой птицей рода *Fringilla*, щеглом *Carduelis* и вороном *Corvus* (Sánchez Marco, 1995). Эта фауна имеет лесной облик и включает, в основном, птиц – обитателей закрытых ландшафтов. Еще одна фауна Испании – Кова де Ка На Рейя (Cova de Ca Na Reia; MN17) включает разные с экологической точки зрения таксоны: буревестника *Puffinus*, вымершею фазановую птицу рода *Palaeosyrptopus*, канюка *Buteo*, голубя *Columba*, сыча *Athene* и неворобьеобразных неясного систематического положения (Sánchez Marco, 1995).

Следует обратить внимание на небольшие фауны из местонахождений России и Украины. В Крыжановке 1 (MN17; Украина) найдены куропатка *Perdix* cf. *perdix*, ископаемый перепел *Plioperdix ponticus* («coturnoides»), коростель *Crex* cf. *crex*, дрофа *Otis* cf. *tetrax* (Воиственский, 1967). Стоит отметить, что недавняя ревизия рода *Plioperdix* показала, что костные остатки *Plioperdix ponticus* из Крыжановки на самом деле принадлежат другой фазановой птице *Phasianidae* indet. (Зеленков, Горобец, 2020). Орнитокомплекс еще одного украинского местонахождения Обиточное (MN17) состоит из куропатки *Perdix* cf. *perdix* и дятла *Dendrocopos* cf. *medius* (Дуброво, Капелист, 1979). Известна одиночная находка страуса *Struthio* из местонахождения Котловина (MN17; там же). В Матвеевом Кургане (MN17; Ростовская область) также найден страус *Struthio* (Mlíkovský, 1995b). Примечательно, что птицы из названных местонахождений России и Украины приурочены преимущественно к открытым ландшафтам, в отличие от других раннеплейстоценовых фаун Европы.

Кроме этого, с территории России и Украины известны местонахождения, относимые к более позднему периоду – концу раннего плейстоцена (MN18; Воинственский, 1967; Дуброво, Капелист, 1979). Рассмотрим наиболее представительные из них. Фауна местонахождения Тарханкут (Крым) представлена турухтаном *Philomachus* cf. *pygnae*, сизоворонкой *Coracias* aff. *garrulus*, дятлом *Dendrocopus* aff. *medius*, жаворонком *Calandrella cinerea*, синицей *Parus major*, зябликом *Fringilla* aff. *coelebs* и другими воробьеобразными неясного систематического положения (Воинственский, 1967). Фауна пещеры Таврида (Крым) представлена вымершим гигантским страусом *Pachystruthio dmanisensis*, утиной птицей *Anatidae* indet., куропаткой *Perdix perdix*, перепелиной птицей *Coturnicini* indet., глухарем *Tetrao* sp., стрепетом *Tetrax* cf. *kalmani*, дрофой *Otis* aff. *tarda*, неясытью *Strix aluco*, сычом *Athene* sp., ястребом *Accipiter* cf. *gentilis*, соколиной птицей неясного систематического положения *Falconidae* gen. и вороном *Corvus* cf. *corax* (Lopatin et. al., 2022). Обращает внимание находка вымершего рода *Pachystruthio* и современных видов, обитавших совместно. В местонахождении Приморск (Украина) найдены куропатка *Perdix perdix*, крачка *Sterna* sp., голубь *Columbia livia*, дятел *Dendrocopus* cf. *medius*, дятел *Dryobates medius* и дрозд *Turdus philomelos* (Дуброво, Капелист, 1979). Характерно, что фауны конца раннего плейстоцена состоят преимущественно из современных видов.

Из раннего плейстоцена Северной Африки, относящейся к Палерктической зоогеографической провинции, известна только авифауна местонахождения Ахл ал Улам (Ahl al Oughlam; Марокко; Mourer-Chauviré, Geraads, 2010). Эта фауна довольно разнообразна и включает несколько групп птиц. К околородной группе относятся альбатросовые (*Phoebastria*), вымерший род ископаемого семейства ложнозубых птиц *Pelagornithidae* (*Pelagornis*), буревестниковые (*Calonectris*), олушевые (*Morus*), поморниковые (*Catharacta*), чистиковые (*Alca*), ибисовые (*Geronticus*), утиные (*Alopochen*, *Tadorna*, *Mergus*), пастушковые (*Porzana*), дрофиные (*Otis*, *Chlamydotis*, *Lophotis*) и ржанковые (*Pluvialis*, *Charadrius*). Среди наземных птиц найдены страусовые (*Struthio*), фазановые (*Plioperdix*),

попугаевые (*Agarornis*), сипуховые (*Tyto*), совиные (*Surnia*), голубиные (*Columba*) и воробьеобразные, среди которых только жаворонковые определены до семейства. В этом орнитокомплексе присутствуют как ископаемые виды и роды, так и современные формы. Примечательно, что по составу фауна довольно схожа с таковой Палеарктического региона: встречаются одинаковые роды (*Tadorna*, *Mergus*, *Porzana*, *Otis*, *Charadrius*, *Plioperdix*). Палеоэкологический облик фауны смешанный.

Авифауны раннего плейстоцена Северной Америки отличаются богатством таксономического состава. Так, из раннего плейстоцена Флориды известно несколько схожих по составу фаун (Emslie, 1998). Самые богатые и интересные из них – Макасфальт Шелл Пит (MN 17; Macasphalt Shell Pit) и Инглис (MN 17–18; Inglis). Фауна первого местонахождения представлена, в основном, околотовными видами: поганкой *Podilymbus*, бакланом, цаплевыми (*Botaurus*, *Ixobrychus*, *Ardea*, *Egretta*, *Nycticorax*), ибисовыми (*Eudocimus*), аистовыми (*Ciconia*), утиными (*Dendrocygna*, *Branta*, *Anabernicula*, *Helonetta*, *Anas*, *Aythya*, *Mergus*, *Oxyura*), ястребиными (*Spizaetus*), фазановыми (*Meleagris*), пастушковыми (*Laterallus*, *Rallus*, *Porphyryula*, *Gallinula*), журавлиными (*Grus*), шилоклювковыми (*Himantopus*), фламинговыми (*Phoenicopterus*), бекасовыми (*Actitis*, *Limnodromus*, *Gallinago*, *Scolopax*) и воробьеобразными, среди которых определены трупиаловые (Emslie, 1992, 1998). Обращает внимание заметное для раннего плейстоцена число ископаемых родов – *Anabernicula*, *Helonetta* и *Porphyryula*, при этом число ископаемых видов небольшое (~20%). Кроме этого, интересна находка ходулочника (*Himantopus*), единственная во всех рассмотренных фаунах раннего плейстоцена.

Другое богатое местонахождение раннеплейстоценовых птиц на территории Флориды – Инглис (Inglis; Emslie, 1998). Его фауна очень разнообразна и представлена поганковыми (*Gavia*, *Tachybaptus*, *Podilymbus*, *Podiceps*), баклановыми (*Phalacrocorax*), цаплевыми (*Botaurus*, *Ixobrychus*, *Ardea*), ибисовыми (*Eudocimus*), американскими грифами (*Coragyps*), утиными (*Aix*, *Anabernicula*, *Anas*, *Aythya*), ястребиными (*Neophronotops*, *Accipiter*, *Buteogallus*,

Amplibuteo, Aquila), соколиными (Falco), фазановыми (Meleagris, Colinus), пастушковыми (Rallus, Porzana), журавлиными (Grus), фороракосовыми (Titanis), бекасовыми (Gallinago, Scolopax), голубиными (Columba, Zenaida), американскими кукушками (Coccyzus), совиными (Tyto, Otus, Bubo, Glaucidium, Speotyto, Strix, Asio), дятловыми (Melanerpes, Picoides, Colaptes, Dryocopus), врановыми (Cyanocitta, Aphelocoma, Corvus). Воробьеобразные представлены дроздовыми (Catharus, Turdus), пересмешниковыми (Durnetella, Toxostoma), древесницевыми (Vermivora), кардиналовыми (Cardinalis), птицами из семейства Passerellidae (Spizella, Passerculus, Ammodramus, Melospiza, Zonotrichia, Junco), трупияловыми (Agelaius, Sturnella, Euphagus, Molothrus). В фауне Инглис найдено рекордное количество ископаемых родов – Anabernicula, Neophrontops, Amplibuteo и Titanis. Находка гигантской фороракосовой птицы Titanis (принадлежащей к ископаемому семейству Phorusrhacidae), а также крабового канюка Buteogallus и американской кукушки Coccyzus представляют особый интерес, поскольку являются единственными во всех рассмотренных раннеплейстоценовых фаунах. Как и в предыдущей фауне, количество ископаемых видов небольшое (~15%).

Менее разнообразная раннеплейстоценовая (MN 17–18) фауна Северной Америки известна из местонахождения Поркупайн Кейв в Колорадо (Porcupine Cave; Emslie, 2004). В фауну входят поганковые (Podilymbus, Podiceps), утиные (Anas), ястребиные (Buteo, Aquila), соколиные (Falco), фазановые (Centrocercus, Dendragapus), пастушковые (Porzana, Rallus), бекасовые (Numenius, Phalaropus), совиные (Bubo, Nyctea, Asio), дятловые (Picoides, Colaptes), врановые (Corvus, Pica), воробьиные из семейства Passerellidae (Chondestes, Melospiza, Zonotrichia, Junco), подорожниковые (Calcarius) и вьюрковые (Leucosticte, Carpodacus). Примечательно, что из пещеры Дикобраза не описано ни одной ископаемой формы, но только современные виды, что в целом нетипично для орнитокомплексов раннего плейстоцена. Фауна пещеры смешанная и состоит из интразональных (водно-болотных), лесных видов, а также птиц, предпочитающих открытые и полуоткрытые пространства.

Небольшая фауна раннего плейстоцена известна из местонахождения Сита Каньон в Техасе (Cita Canyon; MN 17; Miller, Bowman, 1956; Olson, 1981). Фауна включает два ископаемых вида – ибиса *Plegadis pharangites* и индейку *Meleagris leopoldi*, а также утку *Anas* и цаплевую птицу неясного систематического положения. Еще одно местонахождение в Техасе, откуда известна только пастушковая птица ископаемого рода и вида *Creccooides osbornii* – Бланко (Blanco; Becker, 1987). В то же время отнесение этой птицы к пастушковым вызывает сомнение у некоторых исследователей (Olson, 1977).

1.2. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВРЕМЕНИ

ДИВЕРГЕНЦИИ ТАКСОНОВ ПТИЦ

Общие замечания. В связи с неполнотой палеонтологической летописи современные исследования в области эволюции птиц во многом опираются на молекулярно-генетические данные по части времени дивергенции таксонов. В связи с этим представляется важным учесть молекулярные оценки и сравнить их со сложившимися палеонтологическими представлениями. При этом необходимо учитывать крайнее расхождение различных оценок времени дивергенции по молекулярным данным в связи с различием использованных калибровочных ископаемых форм и моделями молекулярной эволюции (см. обзор: Зеленков, 2015а). По современным представлениям палеорнитологов (Maug, 2013; Зеленков, 2014) диверсификация подклассов птиц имела место в мелу, отрядов – в палеоцене–раннем эоцене, семейств – в позднем эоцене – олигоцене (а для воробьеобразных – в позднем олигоцене–раннем миоцене; Maug, 2013), родов – в позднем олигоцене – миоцене. Формирование современных видов (обитавших совместно с ископаемыми видами, родами и даже семействами), в основном, происходило на границе плиоцен – плейстоцена (~ 2.6 млн. л. н.), однако некоторые виды могли появиться уже в позднем миоцене – раннем плиоцене (Зеленков, 2014).

В рамки этих представлений, иногда с небольшими отклонениями, вписываются наиболее достоверные молекулярные оценки времени дивергенции таксонов различного уровня. Так, формирование отрядов оценивается в основном поздним мелом, а также началом палеоцена (например, Mitchell et al., 2015). Дивергенция фазановых (Phasianidae) оценивается разными авторами ранним (~ 50 млн. л.н.; Arcones et al., 2021) или поздним эоценом (40–35 млн. л. н.; Hosner et al., 2017). Формирование дрофиных (Otididae) датировано эоценом (50–40 млн. л. н.); этой же эпохой, но немного позднее (~ 37 млн. л. н.), датируется появление азиатских таксонов Otididae (Broders et al., 2003). Дивергенция коронной группы ястребообразных (Accipitriformes) также датируется эоценом (56.4–37.4 млн. л. н.; Nagy, Tökölyi, 2014). Появление утиных (Anatidae) датировано ранним эоценом (~ 50 млн. л.н.; Arcones et al., 2021) или позднее, границей эоцена и олигоцена (Sun et al., 2017). Формирование соколиных (Falconidae) датируется средним эоценом – олигоценом (43.2–26.2 млн. л. н.; Fuchs et al., 2015). Формирование семейств воробьеобразных многие молекулярно-генетические исследования также относят, в основном, к эпохе эоцена-олигоцена: так, происхождение Alaudidae и Passeridae датируется началом эоцена, Fringillidae – серединой эоцена, а Emberizidae – началом олигоцена (Arcones et al., 2021). По другим данным, одна из базальных дивергенций воробьеобразных – расхождение кричащих и певчих – датируется эоценом (~44 млн. л.; Oliveros, 2019), а формирование продвинутых семейств Alaudidae, Passeridae и Fringillidae имело место не ранее раннего миоцена, а в случае с Emberizidae – даже среднего миоцена (Oliveros, 2019). Это точка зрения выглядит более правдоподобной, потому как согласуется с палеонтологическими данными (см. выше).

Обзор появления таксонов родового уровня

Фазановые (Phasianidae) – широко распространенное семейство, представители которого населяют в том числе открытые и полуоткрытые ландшафты Центральной Азии. Появление рода *Phasianus* согласно молекулярно-генетическим данным оценивается поздним

миоценом (~9–6 млн. л. н.; Stein et al., 2015; Wang et al., 2017; Cai, 2018). Время появления куропаток *Perdix* оценивается ранним миоценом (Wang et al., 2017; см. рис. 1).

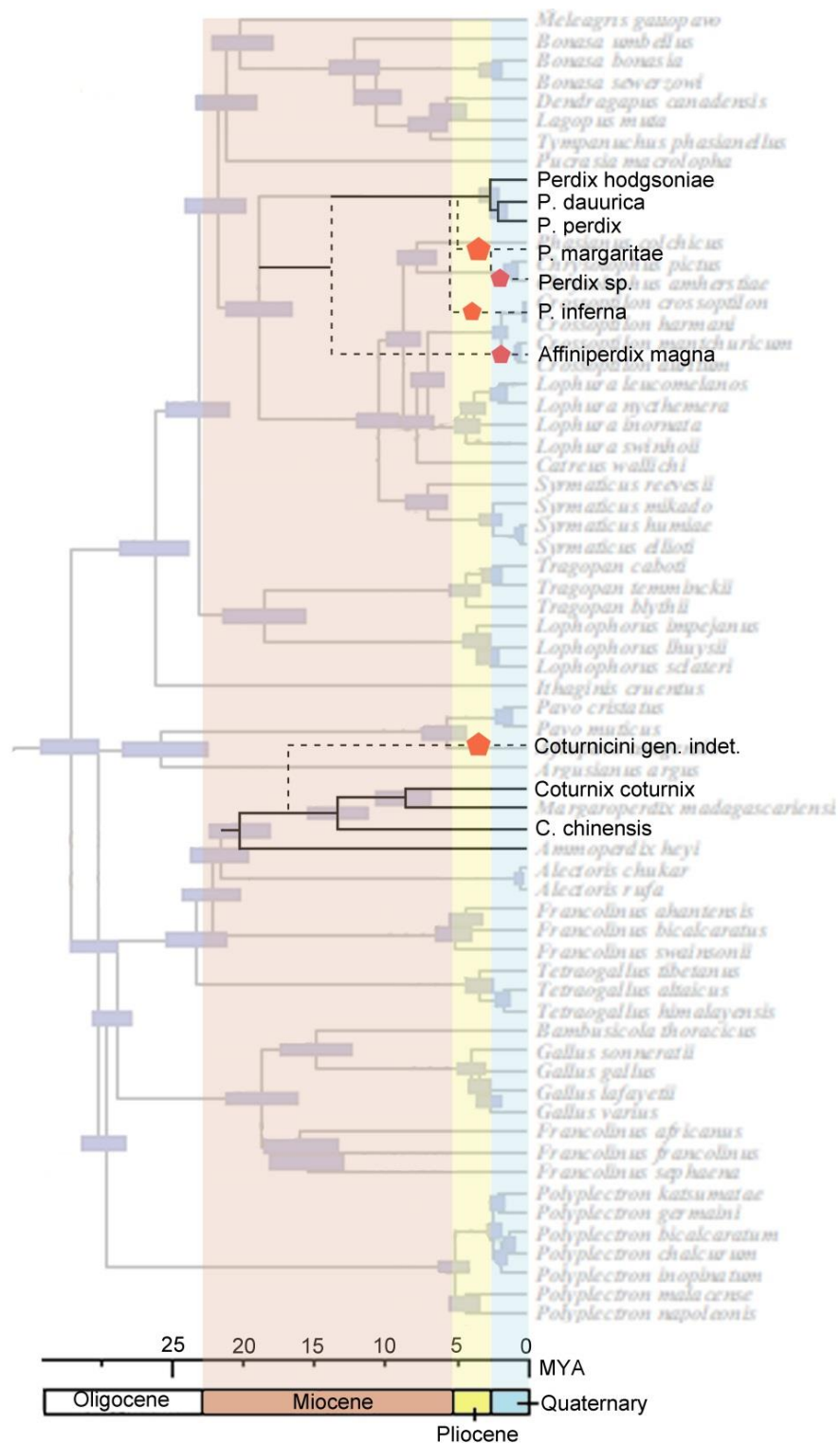


Рис. 1. Сопоставление находок ископаемых фазановых востока Южной Сибири с молекулярной филогенией и дивергенцией семейства (по Wang et al., 2017). Красным цветом отмечены находки ископаемых представителей семейства.

Из околоводных птиц в Центральной Азии широко распространены утиные (Anatidae). Появление крохалей *Mergus* оценивается поздним миоценом (~9 млн. л. н.; Sun et al., 2017), связей *Mareca*, рода *Spatula* и речных уток *Anas* – немного позднее (*Spatula*: ~8 млн. л. н. *Anas* и *Mareca*: ~7 млн. л. н.; Sun et al., 2017; Mitchell et al., 2014).

Характерными обитателями аридных ландшафтов Центральной Азии являются представители дрофиных (Otididae), молекулярные данные об эволюции которых скудны. Первая радиация клад этого семейства датируется сомнительно широким интервалом: поздним эоценом – средним миоценом (39.7–16.4 млн. л. н.; Pitra et al., 2002).

Соколиные (Falconidae) также характерны для открытых пространств Центральной Азии. Диверсификация соколов группы Falconinae, в зависимости от калибрации, датируется либо средним (14.7–10.6 млн. л. н.), либо ранним – средним миоценом (25.6–14.6 млн. л. н.; Fuchs et al., 2015). Появление собственно рода соколов (*Falco*) оценивается поздним миоценом (12.2–8.0 млн. л. н.) или же более широким временным интервалом: ранним – средним миоценом (20.1 – 10.9 млн. л. н.; Fuchs et al., 2015).

На территории рассматриваемого региона обитает ряд представителей многочисленного и широко распространенного семейства ястребиные (Accipitridae). Род орлы (*Aquila*) не монофилетичен, появление *Aquila* s.l. (*Aquila* s.s.+ орлы-яйцееды *Ictinaetus*, гребенчатые орлы *Lophaetus* и орлы *Hieraetus*) датируется концом позднего миоцена (Nagy, Tökölyi, 2014). Это в целом соответствует другим молекулярно-генетическим данным (Helbig et al., 2005), согласно которым клада орлов (*Aquilini*) имеет позднемиоценовое происхождение, а диверсификация базальных гребенчатых орлов (*Lophaetus*), орлов *Hieraetus* и *Aquila* датируется концом позднего миоцена – ранним плиоценом (7–5 млн. л. н.). Дивергенция родов Accipitridae датирована средним миоценом (do Amaral et al., 2009), что, вероятно, является завышенной оценкой.

Из воробьеобразных птиц типичными обитателями аридных зон Центральной Азии являются жаворонковые (Alaudidae). Представители родов *Alaudala*, степные

(*Melanocorypha*), рогатые (*Eremophila*), малые (*Calandrella*) жаворонки, а также один из представителей хохлатых жаворонков – *Galerida cristata*, доминируют в птичьих сообществах рассматриваемого региона (Курочкин, 1992). По результатам молекулярных исследований первая дивергенция клад *Alaudidae* началась в раннем миоцене (около 20–17 млн. л.н.); в это время отделились две ветви африканских жаворонков (Alström et al., 2013). Средним миоценом (~15 млн. л.н.) оценивается расхождение клад, включающих как африканских, так и южно-азиатских жаворонков. Самая ранняя дивергенция (в соответствии с Alström et al., 2013), между *Eremophila* и сестринского рода *Calandrella* датируется концом среднего – поздним миоценом (12–7.5 млн. л. н.; Alström et al., 2013; см. также рис. 2) или же поздним миоценом – серединой плиоцена (6.4–3.7 млн. л. н.; Drovetski et al., 2014), что кажется более правдоподобной оценкой. Появление степных жаворонков (*Melanocorypha*), еще одного древнего рода по данным Alström с соавторами (2013), датируется поздним миоценом (~ 10 млн. л. н.). Недавно выделенный из политипического рода *Calandrella* род *Alaudala* обособился в позднем миоцене (~ 8 млн. л. н.). Дивергенция полевых (*Alauda*) и хохлатых (*Galerida*) жаворонков, некоторые представители (*Alauda arvensis* и *Galerida cristata*) которых встречаются в Центральной Азии, оценивается также поздним миоценом (~ 8.5 млн. л. н.; Alström et al., 2013).

Подсемейство чекановых (*Saxicolinae*) также содержит виды, обитающие в открытых ландшафтах Центральной Азии. Диверсификация клад *Saxicolinae* датирована поздним миоценом (9.5–5.5 млн. л. н.; Alaei Kakhki et al., 2016). Дивергенция внутри клад, в том числе содержащей каменок *Oenanthe*, оценивается поздним миоценом – ранним плиоценом (8.4–4.9 млн. л. н.). По другим данным (Schweizer, Shirihai., 2003), дивергенция клад *Oenanthe* также датируется поздним миоценом – ранним плиоценом, но несколько моложе по времени (7.7–3.9 млн. л. н.). Отделение последующих крупных клад *Oenanthe* (там же) оценено концом позднего миоцена – поздним плиоценом (6.0–3.2 млн. л. н.; 5.5–2.7 млн. л. н.), ранним плиоценом – ранним плейстоценом (4.7–1.7 млн. л. н.). Род чеканы (*Saxicola*)

отделился от других ветвей в конце позднего миоцена – раннем плиоцене (6.5–3.5 млн. л. н.; Alaei Kakhki et al., 2016).

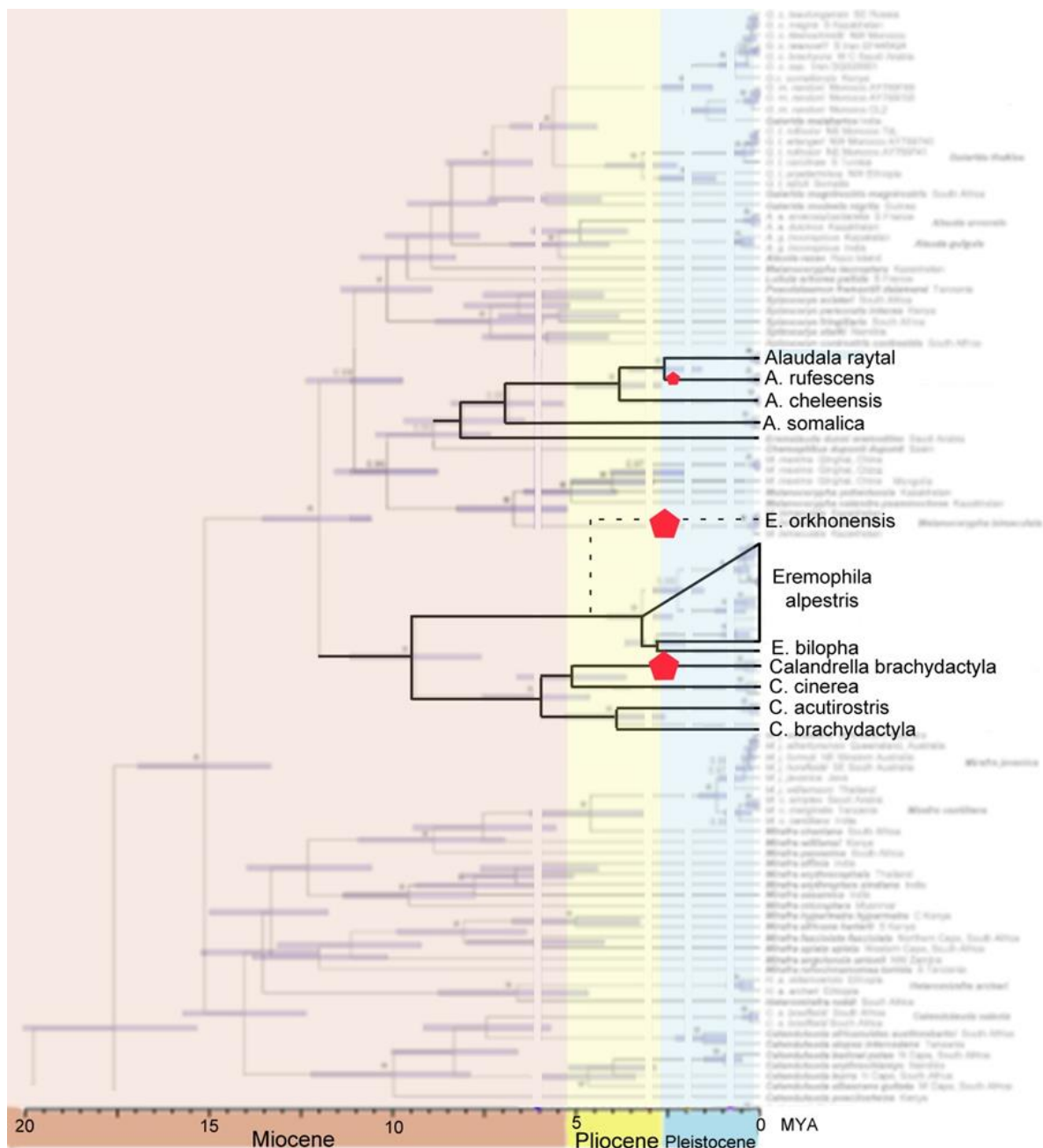


Рис. 2. Сопоставление находок ископаемых жаворонков востока Южной Сибири с молекулярной филогенией и дивергенцией семейства (по Alström et al., 2013). Красным цветом отмечены находки ископаемых представителей семейства.

Семейство воробьиных (Passeridae) в высокогорьях Центральной Азии представлено снежными вьюрками *Montifringilla* s.l. (т.е., включая сестринских земляных воробьев *Pyrgilauda* и снежных вьюрков *Onychostruthus*, которые в данном исследовании

рассматриваются как самостоятельные роды). Появление предка *Montifringilla* s.l. оценивается только поздним плиоценом (3–2.5 млн. л. н.; Qu et al., 2006). Ранним плейстоценом (2.5–2 млн. л. н.) датируется раскол на три клады – *Montifringilla*, *Pyrgilauda* и *Onychostruthus*.

Некоторые рода (краснокрылые чечевичники/пустынные снегири *Rhodoprechys* s.l., горные вьюрки (*Leucosticte*) и чечевицы (*Carpodacus*)) многочисленного и широко распространенного семейства вьюрковые (*Fringillidae*) являются обитателями аридных районов Центральной Азии (т. н. «вьюрки аридной зоны»). Появление предка «вьюрков аридной зоны» и сестринского рода снегири (*Pyrhula*) датируется средним миоценом (~ 13.5 млн. л. н.; Arnaiz-Villena et al., 2014). Дивергенция между *Rhodoprechys* и кладой, включающей *Leucosticte* и *Carpodacus*, датирована концом среднего миоцена (~ 11.5 млн. л. н.). По другим данным (Zamora et al., 2006), сестринской кладой *Rhodoprechys* являются щеглы (*Carduelis*), дивергенция между которыми датируется также концом среднего миоцена (~ 12.5 млн. л. н.). Дивергенция же других родов вьюрковых, населяющих лесные зоны, шла на протяжении всего позднего миоцена (Arnaiz-Villena et al., 2014).

Некоторые представители овсянковых *Emberizidae* s.l. (включая *Calcariidae*) также встречаются на открытых пространствах Центральной Азии. Дивергенция встречающихся на зимовке в рассматриваемом регионе подорожников *Calcarius* и пуночек *Plectrophenax* датируется поздним миоценом (~ 8 млн. л. н.), а образование рода настоящих овсянок *Emberiza* оценено концом среднего миоцена (~ 13 млн. л. н.; Päckert et al., 2015) или поздним миоценом (Cai et al., 2021). Вторая оценка кажется более правдоподобной, потому как формирование семейства *Emberizidae* по оценке других молекулярных исследователей датируется только средним миоценом (см. выше).

Обзор появления околотовидовых таксонов

Из фазановых (Phasianidae) в степных районах Центральной Азии встречаются фазаны (*Phasianus*) и куропатки (*Perdix*). Дивергенция обыкновенного (*Phasianus colchicus*) и эндемичного для Японских островов зеленого (*P. versicolor*) фазанов произошла, по разным данным, в раннем (~ 4.3 млн. л. н.; Kayvanfar et al., 2017) или в позднем плиоцене (Stein et al., 2015). По другим молекулярным данным (Cai et al., 2018), дивергенция этих видов произошла позже, на границе плиоцена и плейстоцена (3–2 млн. л. н.), что кажется более правдоподобной оценкой, поскольку формирование рода произошло, согласно более общим молекулярным представлениям, только в позднем миоцене (см. выше). Первая дивергенция популяций *P. colchicus* связана с образованием *P. s. elegans* и датируется ранним плиоценом (~ 3.4 млн. л. н.; Kayvanfar et al., 2017), что также представляется маловероятным. Расхождение сестринских серой *Perdix perdix* и даурской *P. dauurica* куропаток датируется поздним плиоценом (Wang et al., 2017), или, по другим данным (Bao et al., 2010) – ранним плейстоценом (2.33–1.67 млн. л. н.). В еще одной работе (Hosner et al., 2017), с явно завышенными датировками, дивергенция между *P. perdix* и *P. dauurica* оценена ранним плиоценом (~5 млн. л. н.).

Из утиных широко распространенный чирок-свистунок (*Anas crecca*) по молекулярно-генетическим данным отделился от других видов в плиоцене (4.9–4 млн. л. н. по Sun et al., 2017 или ~3.5 млн. л. н. по Mitchell et al., 2014), отделение чирка-трескунка (*S. querquedula*) датируется также плиоценом (4.6–4 млн. н.; Mitchell et al., 2014; Sun et al., 2017). Отделение связи *Mareca penelope* оценивается ранним плейстоценом (~1,8 млн. л. н.; Mitchell et al., 2014) или, что вызывает сомнения, только поздним плейстоценом (Sun et al., 2017). Ранним плейстоценом оценивается дивергенция других видов – *M. falcata* и *M. strepera* (~1,5 млн. л. н.; Mitchell et al., 2014) по одним данным, или же по другим – отделение *M. strepera* оценивается ранним плиоценом (3.9 млн. л. н.; Sun et al., 2017).

Из дрофиных (Otididae) дивергенция встречающихся в Центральной Азии дроф-красоток *Chlamydotis undulata* и сестринского *Chlamydotis macqueenii* датируется ранним плейстоценом (~ 0.9 млн. л. н.; Korrida, Schweizer, 2014). Диверсификация внутри этих видов происходила позднее, в среднем – позднем плейстоцене.

Из соколов дивергенция обитателя степей и пустынь Центральной Азии балобана (*Falco cherrug*) и сестринского кречета (*Falco rusticolus*) оценена не более 1 млн. л. н. (Fuchs et al., 2015). Согласно этим авторам, образование других видов *Falco*, в основном, также происходило в плейстоцене или же в позднем плиоцене (Fuchs et al., 2012).

Ястребиные (Accipitridae) на открытых пространствах Центральной Азии в основном представлены настоящими канюками *Buteo* и орлами *Aquila*. Степной орел *Aquila nipalensis* от других *Aquila* отделился, согласно молекулярным данным, в позднем плиоцене – раннем плейстоцене, а обитатель степной и лесостепной полосы могильник *Aquila heliaca* – в раннем – среднем плейстоцене (Nagy, Tökölyi, 2014). Клада, содержащая *Buteo*, в том числе и *Buteo* Старого Света, отделилась в плиоцене. Дивергенция между гималайским канюком *Buteo refectus* и обитателем степей и пустынь мохноногим курганником *Buteo hemilasius* оценивается ранним плейстоценом. Курганник *Buteo rufinus*, предпочитающий открытые ландшафты, дивергировал не ранее 1 млн. л. н. (там же). По другим, явно завышенным, данным (do Amaral et al., 2009) диверсификация видов *Buteo* (*B. regalis*, *B. jamaicensis*, *B. solitarius*, *B. platypterus* и *B. lineatus*) датируется концом позднего миоцена – плиоценом (7.7–3.3 млн. л. н.).

Одним из наиболее характерных для степных и полупустынных птичьих сообществ Центральной Азии являются степные жаворонки *Melanocorypha*. Согласно молекулярно-генетическим данным, в этом роде первым отделился двупятнистый жаворонок *M. bimaculata* (поздний миоцен, ~7 млн. л. н.; Alström et al., 2013). За этим событием, в раннем плиоцене, последовало отделение обыкновенного степного жаворонка *M. calandra* (~5 млн. л. н.) и черного степного жаворонка *M. yeltoniensis* (~4 млн. л. н.). Дивергенция большого

степного жаворонка *M. maxima*, населяющего преимущественно Тибетское нагорье, и монгольского степного жаворонка *M. mongolica* оценивается ранним плиоценом – ранним плейстоценом (4.1–2.0 млн. л. н.). Образование таксонов подвидового уровня, на примере *M. maxima* оценивается только средним – поздним плейстоценом (там же).

Отделение солончакового жаворонка *Alaudala cheleensis* от других ветвей оценивается ранним плиоценом (~4 млн. л. н.; Alström et al., 2013). Эволюционные ветви серого малого жаворонка *A. rufescens* и индийского малого жаворонка *A. raytal* разошлись в позднем плиоцене – раннем плейстоцене (~2.5 млн. л. н.). Образование же инфравидовых таксонов *A. rufescens* и *A. raytal* оценивается средним – поздним плейстоценом. Дивергенция современных видов политипического рода *Calandrella* датируется поздним миоценом. Отделение первой клады (африканские *Calandrella*) датируется концом позднего миоцена – началом раннего плиоцена (~5.5 млн. л. н.), примерно в это же время (~5.2 млн. л. н.) отделилась еще одна африканская клада (малый жаворонок *C. cinerea*). Дивергенция малого *C. brachydactyla* и тонкоклювого *C. acutirostris* жаворонков датируется ранним плиоценом (~5 млн. л. н.). Расхождение сестринских подвидов *Calandrella b. brachydactyla/C. b. rubiginosa* и монгольского *C. b. dukhunensis* оценивается явно завышенным интервалом: поздним миоценом – ранним плиоценом (7.5–4.6 млн. л. н.). По другой, более правдоподобной оценке (Stervander, 2016), дивергенция *C. acutirostris* и одного из подвидов *C. brachydactyla* датируется широким интервалом от раннего плиоцена до раннего плейстоцена (5.5–2.3 млн. л. н.). В этом же исследовании дивергенция подвидов *C. brachydactyla* также датируется ранним плиоценом – ранним плейстоценом (4.2–2.1 млн. л. н.), *C. cinerea* – средним плиоценом – ранним плейстоценом (3.7–1.7 млн. л. н.), *C. acutirostris* – ранним плейстоценом (1.2–0.9 млн. л. н.).

Дивергенция широко распространенного рогатого жаворонка *Eremophila alpestris* и малого рогатого жаворонка *E. bilorpha* относится к среднему – позднему плиоцену (3–2.5 млн. л.; Alström et al., 2013). По другим данным (Drovetski et al., 2014), наиболее древней из

современных форм *Eremophila alpestris* является тибетская раса *elwesi*, которая дивергировала относительно остальных рас (подвидов) в раннем плейстоцене (1.8–1.1 млн. л. н.). Согласно этой работе, в конце раннего плейстоцена (1.3–0.8 млн. л. н.) произошла дивергенция расы *bilorpha*, в среднем плейстоцене (0.4–0.2 млн. л. н.) – расы *atlas* и *penicillata*, а также *flava* и *brandti* (0.3–0.1 млн. л. н.).

Дивергенция обыкновенного полевого *Alauda arvensis* и индийского *A. gulgula* жаворонков датируется ранним плиоценом (~5 млн. л. н.; Alström et al., 2013). Образование же подвидов этих жаворонков относится к среднему – позднему плейстоцену. Встречающийся в Центральной Азии обыкновенный хохлатый жаворонок *Galerida cristata* дивергировал в раннем плейстоцене (2.7–1.3 млн. л. н.), а дивергенция его подвидов происходила в среднем и позднем плейстоцене.

В подсемействе чекановых (*Saxicolinae*) образование видов каменок (*Oenanthe*), в основном, датируется ранним и средним плейстоценом (Schweizer, Shirihai, 2003). Происхождение некоторых современных видов чеканов (*Saxicola*) датируется плиоценом, однако большинство видов возникло только в плейстоцене (Alaei Kakhki et al., 2016).

В семействе воробьиные (*Passeridae*) видообразование внутри снежных вьюрков *Montifringilla* s.l., в основном, происходило в позднем плиоцене – раннем плейстоцене (3.0–1.5 млн. л. н.; Qu et al., 2006). Ранним плейстоценом (2.0–1.5 млн. л. н.) датирован быстрый кладогенез снежных вьюрков *Montifringilla* и *Pyrgilauda*.

Из вьюрковых (*Fringillidae*) наиболее типичным для аридных каменистых склонов Центральной Азии является монгольский пустынный снегирь (*Rhodopechys mongolica*/*Bucanetes mongolica*). Дивергенция между этим видом и сестринским пустынным снегирем (*R. githaginea*/*B. githaginea*) датируется поздним миоценом (~ 6.8 млн. л. н. Zamora et al., 2006). По другим молекулярно-генетическим данным (Arnaiz-Villena et al., 2014), расхождение ветвей внутри *Rhodopechys* также оценивается поздним миоценом (~ 9 млн. л. н.). В это время произошла дивергенция азиатского краснокрылого чечевичника (*R.*

sanguineus), который рассматривается в качестве предка *R. mongolica*. Дивергенция между *R. mongolica* и *R. githaginea*, как и в предыдущей работе, оценивается поздним миоценом (~ 6.5 млн. л. н.; Arnaiz-Villena et al., 2014). Этим же временем оценено первое появление видов горных вьюрков (*Leucosticte*) и чечевиц (*Carpodacus*). Еще один обитатель аридных ландшафтов – буланный вьюрок *Rhodospiza obsoleta* (по современным представлениям *Carduelis obsoleta*), отделился от других ветвей *Carduelis* в позднем миоцене (~ 6 млн. л. н.; Zamora et al., 2006). Примечательно, что дивергенция других видов щеглов (*Carduelis*) начала происходить только в плиоцене, а основная их масса имела место лишь в раннем плейстоцене. Дивергенция таксонов инфравидового ранга, на примере широко распространенного сибирского горного вьюрка (*L. arctoa*), датируется ранним плейстоценом (Arnaiz-Villena et al., 2014).

Овсянковые (*Emberizidae s.l.*) в рассматриваемом регионе представлено некоторыми овсянками *Emberiza* и подорожниками *Calcarius*. Отделение лапландского подорожника *C. lapponicus* от других ветвей оценивается либо поздним миоценом (~7.5 млн. л. н.; Päckert et al., 2015), либо концом позднего миоцена – ранним плиоценом (6.2–4.4 млн. л. н.; Klicka et al., 2003). Дивергенция просянки *E. calandra* относительно других *Emberiza* датирована поздним миоценом (~10 млн. л. н.; Päckert et al., 2015). Эволюционные ветви обыкновенной овсянки *E. citrinella*, населяющей открытые сухие ландшафты, и сестринской белошапочной овсянки *E. leucoserphala* разошлись только в среднем плейстоцене (Päckert et al., 2015; Cai et al., 2021).

Заключение по молекулярным датировкам

Приведенный выше обзор молекулярных датировок показывает, что дивергенция таксонов родового уровня из числа обитателей пояса открытых пространств внутренней Азии (как воробьеобразных, так и неворобьиных птиц), происходила, главным образом, в позднем миоцене. Однако в этой общей картине имеются исключения. Так, появление

некоторых родов могло иметь место уже в раннем или среднем миоцене, а в случае с молодыми группами (в первую очередь, воробьеобразных) – напротив, в позднем плиоцене (например, *Montifringilla*). В целом, эти оценки вписываются во временные рамки представлений палеонтологов (рис. 1,2). Согласно палеонтологической летописи, древнейшие фиксируемые эпизоды появления современных родов относятся к среднему миоцену. Так, в некоторых среднемиоценовых местонахождениях Евразии найдены речные утки *Anas*, лесные утки *Aix* (найденные также в раннем миоцене), малые фламинго *Phoenicopaias*, грифы *Gyps* и лофуры *Lophura* (см. обзор: Zelenkov, 2016).

Появление современных видов воробьеобразных и неворобьиных птиц, в основном, датируется плиоценом – ранним плейстоценом. Однако стремительное видообразование происходило на временном отрезке поздний плиоцен – ранний плейстоцен. Также появление некоторых таксонов видового уровня датируется поздним миоценом – ранним плиоценом, что не противоречит палеонтологическим данным (в частности, касающихся раннего плиоцена; Зеленков, 2014), но все же в ряде случаев молекулярные оценки представляются завышенными (это особенно справедливо по отношению к миоценовым датировкам происхождения современных видов). Кроме этого, представляет интерес появление некоторых видов только в среднем плейстоцене. Формирование же инфравидовых таксонов происходило в разных группах птиц на протяжении всего плейстоцена. Перечисленные молекулярные оценки времени дивергенций также в целом согласуются с палеонтологическими, хотя данные о появлении видов позднее раннего плейстоцена, в некоторых случаях, так же как и в случае с родами, «омолаживают» временные рамки дивергенций, установленные по палеонтологическим данным.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Данная работа основана на ревизии ранее описанных (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012) и изучении неизученных костных остатков птиц из позднеплиоценовых местонахождений южного Забайкалья (Береговая, Тологой) и Северной Монголии (Шамар), а также изучении недавно полученных новых остатков птиц из раннеплейстоценового местонахождения Прибайкалья – Малые Голы. Эти местонахождения приурочены к региону востока Южной Сибири и в настоящее время относятся к единой ландшафтно-климатической и географической области. В настоящее время в этом регионе представлены низкогорные ландшафты, в значительной степени полуоткрытые степные местообитания с перелесками из сосны, лиственницы и березы, а также континентальный климат (Гвоздецкий, Михайлов, 1978).

Материалы из Береговой были переданы на изучение М.А. Ербаевой, из Тологой – А.Г. Покатиловым, из Северной Монголии – В.С. Зажигиным, из Прибайкалья – А.В. Сизовым и А.М. Клементьевым и хранятся в коллекциях Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). В сборах материала из Прибайкалья также принимал участие автор диссертации. Всего нами было изучено более 350 костных остатков воробьеобразных и неворобьиных птиц (49 таксонов), из которых 15 принадлежат к ископаемым видам и 1 к ископаемому роду. Большая часть изученных остатков птиц происходит из местонахождения Береговая.

Местонахождение Береговая расположено на правом берегу реки Чикой (правый приток Селенги) в Бичурском районе Республики Бурятия (рис. 3) и относится к верхнему плиоцену (MN 16b). Местонахождение Тологой расположено на левом берегу реки Селенги у подножия горы Тологой. Местонахождение является многослойным памятником, относящимся к широкому промежутку времени плиоцен – голоцен. Из позднеплиоценовых красноцветов этого разреза известна фауна млекопитающих, близкая по возрасту к

Береговой (MN 16b; Курочкин, 1985). Из этого слоя известна только одна птичья кость, принадлежащая орлану *Haliaeetus* sp. Кроме этого, из раннеплейстоценового слоя теперь известен ископаемый гриф *Aegypius* sp.

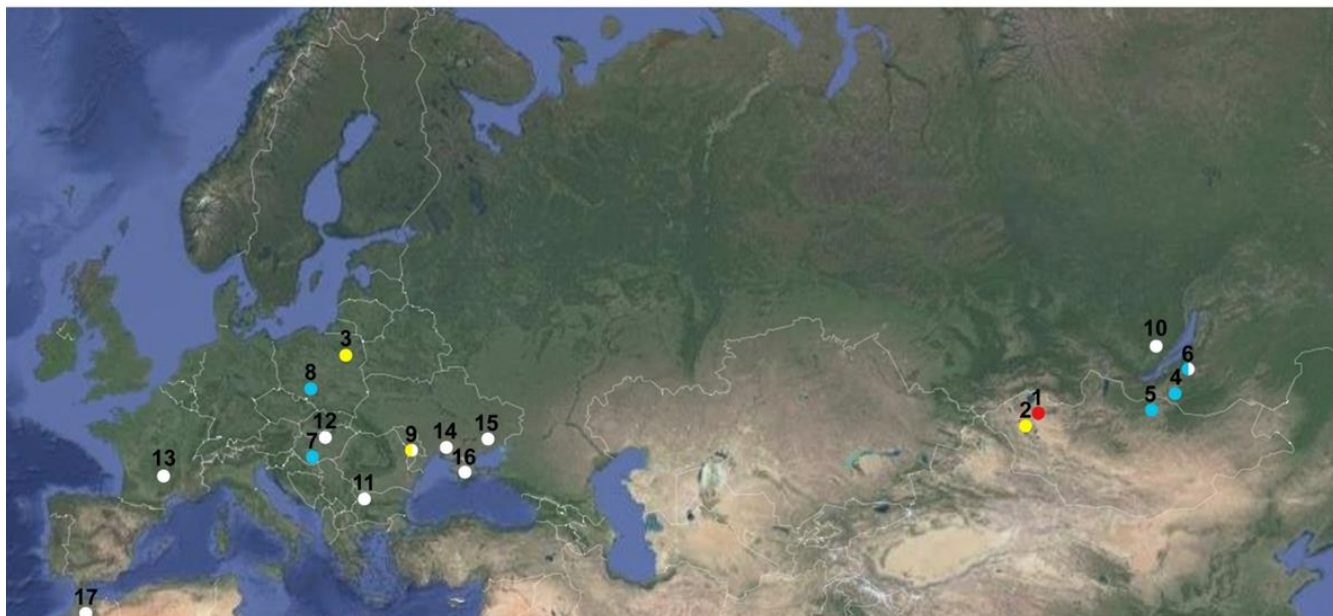


Рис. 3. Основные обсуждаемые местонахождения птиц позднего миоцена – раннего плейстоцена Евразии: 1 – Хиргис – Нур, Явор; 2 – Чоно-Хариах, Дзогсо-Хайрхан; 3 – Венже 1; 4 – Береговая; 5 – Шамар; 6 – Тологой; 7 – Чарнота, Беременд; 8 – Рембелицы Крулевски 1,2; 9 – Этулия; 10 – Малые Голы; 11 – Вырщец, Сливница; 12 – Бетфия; 13 – Шийак; 14 – Крыжановка; 15 – Обиточное, Приморск; 16 – Таврида, Тарханкут; 17 – Ахл ал Улам. Красный цвет – поздний миоцен, желтый – ранний плиоцен, синий – поздний плиоцен, белый – ранний плейстоцен.

Местонахождение Шамар расположено на левом берегу реки Орхон около сомона Шаамар (Селенгийский Аймак) в Северной Монголии. Это местонахождение также относится к верхнему плиоцену, но оно немного старше Береговой (MN 16a). Границы зон MN 16b и MN 16a рассматриваются нами в соответствии с хронологической шкалой, приведенной В.А. Вангенгейм и др. (2005). Геологические характеристики для разрезов местонахождений Шамар (Девяткин и др., 1989), Береговая (Вангенгейм и др., 1966) и Тологой (Алексеева, 2005) были приведены ранее. Фаунам млекопитающих (Вислобокова и

др., 1993; Erbaeva, Alexeeva, 2000) и птиц (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012) из этих местонахождений посвящен ряд предыдущих публикаций.

Местонахождение Малые Голы расположено в долине реки Анга, правом притоке реки Лена (Иркутская обл.) и представляет собой речные отложения, датированные второй половиной гелазия (Сизов и др., 2017). Геология и фауна млекопитающих из этого местонахождения изучалась ранее (Логачев и др., 1964; Адаменко, 1975; Адаменко и др., 1980; Покатилов, 2012; Ербаева и др., 2017; Сизов и др., 2017; см. также рис. 4). В 2016 году сбор материала из местонахождения был возобновлен (Сизов и др., 2017) и было собрано некоторое количество костей птиц.

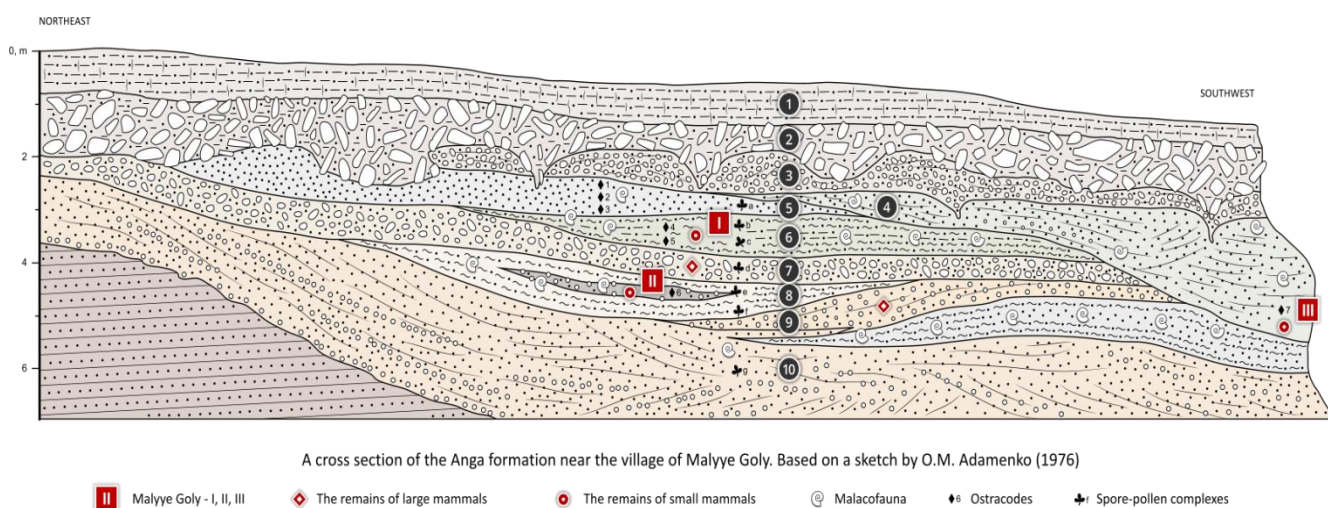


Рис. 4. Разрез местонахождения Малые Голы (по Sizov et al., неопубликованные данные; воспроизводится с разрешения А.В. Сизова)

Сравнительным материалом для данной работы в основном послужила остеологическая коллекция современных птиц Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Кроме этого, были использованы остеологические коллекции Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург) и Института проблем экологии и эволюции А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН, Москва), а также фотографии скелетов африканских видов птиц из коллекции Национального музея естественной истории (Вашингтон, США).

Номенклатура скелета в этой работе рассматривается в соответствии с руководством Н.В. Зеленкова (2015b, см. также рис. 5).

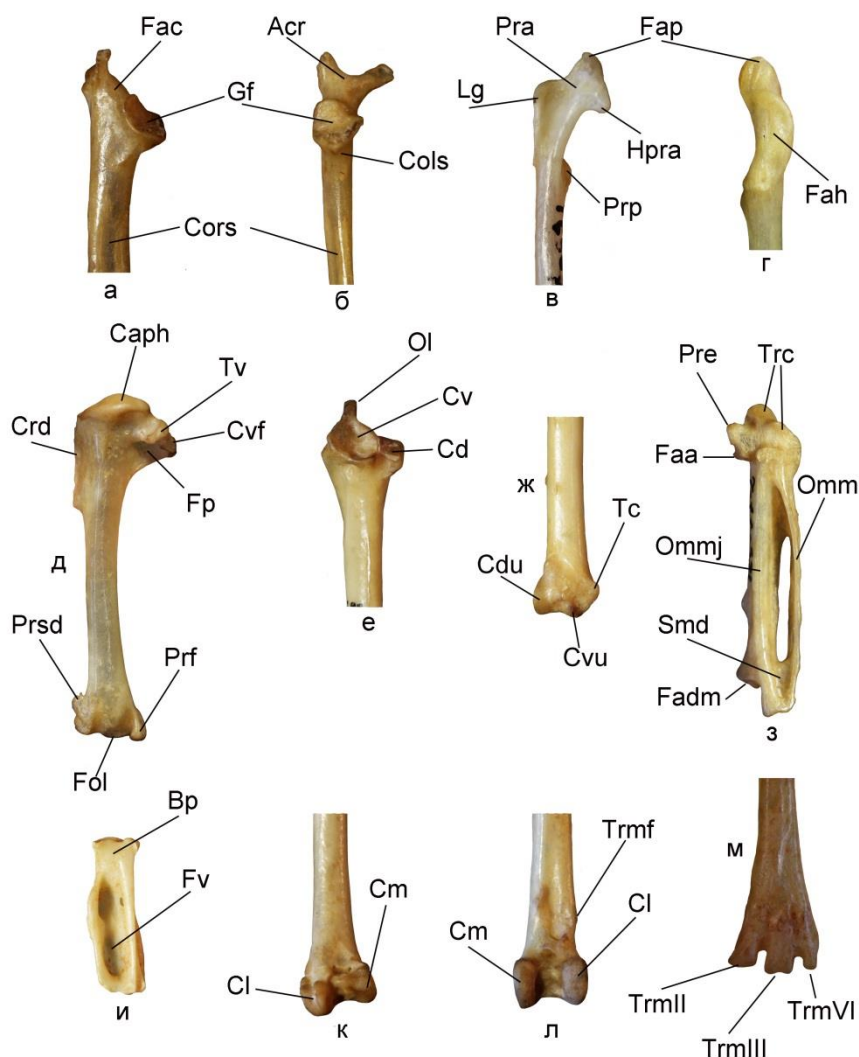


Рис. 5. Номенклатура костей птиц: а,б – лопатка, в,г – коракоид, д – плечевая, е,ж – локтевая, з – карпометакарпус, и – фаланга, к – бедренная, л – тиббиотарсус, м – тарсометатарсус; Fac – Facies articularis coracoideae (поверхность прокоракоидного синартроза), Acr – Acromion (акромион), Gf – Glenoid facet (гленоидная суставная поверхность), Cols – Collum scapulae (шейка лопатки), Cors – Corpus scapulae (тело лопатки), Pra – Processus acrocoracoidei (акрокоракоидный отросток), Hpra – Hamulus processus acrocoracoidei (крючок акрокоракоидного отростка), Fap – Facies apicalis (апикальная поверхность), Prp – Processus procoracoideus (прокоракоидный отросток), Lg – Labrum glenoidale (гленоидная губа), Fah – Facies articularis humeralis (плечевая суставная поверхность), Caph – Caput humeri (головка плечевой кости), Crd – Crista deltopectoralis (пекторальный гребень), Fp – Fossa pneumaticipitalis (пневматическая впадина), Cvf – Crus ventral fossae (вентральный гребень пневматической впадины), Tv – Tuberculum ventral

(вентральный бугорок), Prf – Processus flexorius (сгибательный отросток), Prsd – Processus suprocondylaris dorsalis (дорсальный надмышцелковый отросток), Fol – Fossa olecrani (локтевая ямка), Ol – Olecranon (локтевой отросток), Cv – Cotyla ventralis (вентральная суставная ямка), Cd – Cotyla dorsalis (дорсальная суставная ямка), Cdu – Condylus dorsalis ulnae (дорсальный мыщелок), Tc – Tuberculum carpale (пястный бугорок), Cvu – Condylus ventralis ulnae (вентральный мыщелок), Pre – Processus extensorius (передний пястный отросток), Trc – Trochlea carpalis (пястный блок), Faa – Facies articularis alularis (суставная поверхность крылышка), Omm – Os metacarpale minus (малая метакарпалия), Ommj – Os metacarpale majus (большая метакарпалия), Smd – Symphysis metacarpalis distalis (дистальный симфиз), Fadm – Facies articularis digitalis major (суставная поверхность большого пальца крыла), Fv – Fossa ventrale (вентральная ямка), Bp – Basis proximalis (проксимальное основание), Cm – Condylus medialis (медиальный мыщелок), Cl – Condylus lateralis (латеральный мыщелок), Trmf – Tuberculum retinacula m. fibularis (бугорок малоберцовой мышцы), TrmII, TrmIII, TrmVI, – Trochlea metatarsi II, III, VI (блок метатарсалии II, III, VI).

В настоящей работе все семейства птиц рассматриваются в соответствии с современными представлениями о классификации Х. дель Ойо и Н.Г. Кольяр (del Hooy, Collar, 2016). Однако в некоторых случаях для удобства описания морфологического сравнения семейства воробьеобразных рассматриваются в традиционном «широком» (sensu lato) или «узком» (sensu stricto) смысле, с соответствующей пометкой. Так, семейство Sylviidae s.l. включает Sylviidae s.s. и недавно выделенные семейства Phylloscopidae, Acrocephalidae и Locustellidae; семейство Emberizidae s.l. включает Emberizidae s.s. и семейство Calcaridae; семейство Muscicapidae s.s. включает подсемейство Muscicapinae. Таксономия всех видов и родов рассматриваются в соответствии с молекулярно-генетическим подходом к классификации (del Hooy, Collar, 2016). Морфологическое сравнение для воробьеобразных проводилось с палеарктическими семействами и родами близкой размерной группы, представители которых зачастую характеризуются сходными размерами и пропорциями элементов скелета (см. также Moreno, 1985). Синонимия для современных родов не приводится. Существующие диагнозы современных родов также не приводятся, как это было принято в предыдущих сводках по ископаемым птицам Евразии

(Зеленков, Курочкин, 2015), поскольку они составлялись на основе строения мягких внутренних органов и внешних признаков (оперение, рамфотека). Все это не применимо к элементам скелета, которые изучались в настоящей работе.

2.2. ПРИМЕНЯЕМАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА

Проблема разграничения видов в биологии и вопросы о том, что считать видом, к настоящему времени еще не полностью разрешены. Рассмотрение этих проблем особенно важно в контексте настоящего исследования, потому как они крайне актуальны при установлении таксономического статуса плиоценовых или раннеплейстоценовых птиц, поскольку становление современных видов происходило на этом временном отрезке (Зеленков, 2014; см. также главу 1). В связи с этим при рассмотрении незначительных морфологических отличий возникает вопрос: относить изучаемый вид к современному или же к ископаемому? И, так как универсального ответа на этот вопрос не существует, исследователи-палеонтологи разрешают его по-разному. Так, примечательна различная точка зрения у ведущих мировых палеорнитологов середины двадцатого века. А. Уэтмор (Wetmore, 1959) считал, что уже в плиоценовую эпоху существовала большая часть современных видов; соответственно, вопрос о таксономическом статусе формы, остеологически схожей с современным видом, решается в пользу отнесения ее к последнему. Следует учитывать, что во времена Уэтмора граница между плиоценом и плейстоценом была смещена в сторону «омоложения», однако в данном случае это не искажает представлений автора, который рассматривал плиоцен в более узком смысле (без гелазия).

Противоположная точка зрения была у П. Бродкорба. По его мнению, современные виды птиц появились только в плейстоцене (причем, в его второй половине), а постледниковая эволюция проходила, в основном, на подвидовом уровне (Brodkorb, 1971). Бродкорб считал, что большинство видов умеренных широт не могли выжить после глобальных климатических перестроек, происходивших в конце плейстоценовой эпохи.

Следовательно, все найденные плиоценовые формы, по мнению Бродкорба, должны быть описаны как новые ископаемые виды.

Менее однозначное представление о формировании современного облика авифауны имел советский палеорнитолог Е. Н. Курочкин. По его мнению, современные виды в Европе и палеарктической Азии появляются в плейстоцене («древний-средний антропоген»), а полностью современный облик (на уровне вида) фауна птиц этого региона приобрела в среднем плейстоцене (Курочкин, 1971). Исследователь также полагал, что некоторые современные виды птиц появились еще в раннем плейстоцене («позднем плиоцене» по терминологии Курочкина (там же). Кроме этого, Е. Н. Курочкин отмечал, что фауна птиц Северной Америки приобрела современный облик позже, чем Евразия. В этом утверждении прослеживается сходство с представлениями П. Бродкорба.

В настоящее время палеорнитологи отходят от когда-то доминирующей точки зрения, что современные виды появляются только в плейстоценовую эпоху. По мнению Н.В. Зеленкова (2014), опирающегося на данные как палеонтологии, так и молекулярно-генетические свидетельства, становление современных видов – длительный процесс, который происходил постепенно, причем в разных отрядах в разное время (плиоцен–плейстоцен). При этом большинство видов, по мнению Н. В. Зеленкова, появилось на рубеже плиоцена и плейстоцена (Зеленков 2013, 2014).

Для решения обозначенных противоречий, возникающих в результате разногласий относительно времени формирования современных видов птиц, а также для осмысленного разграничения ископаемых и возможных современных форм, необходимо рассмотреть вопрос о видовых концепциях и их применении в палеонтологической практике. С момента появления первой разработанной концепции вида – биологической (Mayr, 1942) были созданы десятки новых концепций (см. например, Simpson, 1951; Hennig 1966; Dayrat, 2005), среди которых в последние десятилетия наибольшее распространение получила так называемая филогенетическая (Naffer, 1997). Кроме этого, совсем недавно была разработана

интегративная таксономия, которая объединяет в себе различные подходы к разграничению видов (Winker, 2021). Такой подход обусловлен тем, что однозначное следование единой концепции (в частности, биологической или филогенетической) зачастую оказывается невозможным и в особенности это справедливо в палеонтологии.

В палеорнитологии в настоящее время применяются две концепции – биологическая и филогенетическая, которую исследователи используют чаще (Зеленков, 2013). Биологическая концепция главным образом основывается на репродуктивной изоляции как критерии разграничения видов, однако оценить изоляцию на ископаемом материале невозможно (за исключением островных форм, где это, с оговоркой, можно предполагать), ведь в случае палеорнитологии речь идет о «трехмерных видах» по классификации, приведенной А. С. Рубцовым (2015). В связи с этим, следуя этой концепции, приходится размышлять «от обратного» и выделять морфологически различающиеся формы, обитавшие на одной территории, в разные виды (предполагая их репродуктивную изоляцию, обусловленную различной морфологией). Однако такое допущение, несмотря на операциональное удобство, не поддается верификации. В связи с этим биологическую концепцию вида, как дополнение к установленным морфологическим различиям, целесообразно использовать только в случае географически изолированных форм (например, островных), которые, по всей видимости, не имели возможности скрещиваться с другими популяциями.

Филогенетическая концепция рассматривает вид как монофилетическую группу организмов, объединенную непрерывными родственными отношениями между особями в популяциях (так называемые «токогенетические связи»). Эта концепция допускает морфологическую изменчивость (как временную, так и пространственную), поскольку вид с данной точки зрения – это эволюционирующая филогенетическая линия. Однако морфологические различия в рамках данной концепции сами по себе не являются критериями различения видов, поэтому могут не учитываться при анализе биоразнообразия.

В то же время для палеонтологов морфологические различия важны, потому что именно их анализ дает принципиальную возможность различать формы, устанавливать их родственные связи и, в конечном счете, реконструировать эволюцию отдельных групп и биоты в целом.

В палеонтологии морфологические различия традиционно расцениваются как критерий разграничения видов, даже если эти виды принадлежат к одной линии в рамках филогенетической концепции. Морфологические изменения в филогенетических линиях накапливаются в результате внутренней эволюции форм и их взаимодействии со средой. Таким образом, они отражают взаимодействие таксонов и среды, и именно эти морфологические изменения могут служить причиной дивергенции таксонов. Поэтому палеонтологам важно фиксировать эти изменения и на первом этапе кажется уместным рассматривать морфологически дистинктивные формы в ранге видов. Такой подход оправдан, потому как каждый вид в палеонтологии несет уникальную информацию, которая не должна быть потеряна и необходима для понимания и интерпретации эволюции. Виды в палеонтологии – это также индикаторы природной среды и времени. По мере накопления знаний, избыточную информацию (если такая есть) всегда можно устранить путем сведения вида в синонимию к другому.

В связи с обозначенной концепцией в настоящей работе для разграничения видов используются качественные морфологические отличия. При этом отдельные черты строения трактуются нами как вероятная изменчивость, но комплексные перестройки морфологии – как свидетельство о формировании новых морфотипов. Разграничение видов с разными морфотипами в рамках этой работы важно, потому как это позволяет в ряде случаев различать временные морфотипы, что в свою очередь позволяет оценить преемственную связь с более ранними фаунами птиц, изучить историю формирования современной фауны рассматриваемого региона и проследить эволюцию различных таксонов птиц.

В данном контексте целесообразно упомянуть о специфике палеорнитологических исследований: ограниченная выборка (иногда только один экземпляр) и фрагментированный

материал. Ограниченное количество материала во многих случаях не дает возможности оценить диапазон морфологической изменчивости тех или иных признаков. Также недостаточное количество материала может привести к ситуациям, когда разные части скелета, принадлежащие когда-то одному виду, могут быть описаны как различные виды (например, Forey, 2004). Так как палеонтологический материал (и в особенности птичий) практически всегда фрагментирован, то сохраняется лишь небольшая часть морфологии, а это значит, что наши представления о различиях неполны. Существует еще одна проблема – ископаемые остатки не имеют такой пространственной преемственности как современные виды, поэтому невозможно оценить степень географической изменчивости. Так, костные остатки, принадлежавшие когда-то одному виду, но найденные в разных регионах, из-за географической изменчивости теоретически могут быть отнесены к разным видам.

Чтобы решить эти проблемы, в настоящей работе мы выделяли виды на основе уникальных комбинаций различных признаков, однако в некоторых случаях из-за названных ограничений многие формы остаются не определенными до видов. Кроме этого, мы опирались на исследования изменчивости у современных видов птиц, так как только с учетом знаний о ней, можно приблизительно оценить возможности вариаций у вымерших родственных видов (Зеленков, 2013).

ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д STRUTHIONIFORMES LATHAM, 1790

СЕМЕЙСТВО STRUTHIONIDAE VIGORS, 1825

Т и п о в о й р о д – *Struthio* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 1 современный род (del Hoyo, Collar, 2016) и 2 ископаемых – *Pachystruthio Kretzoi*, 1954 и *Palaeotis Lambrecht*, 1928.

С р а в н е н и е. В отряде только одно современное семейство.

Род *Struthio* Linnaeus, 1758

Т и п о в о й в и д – *Struthio camelus* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. Два современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и 10 ископаемых – *S. corrensi* Mourer-Chauviré et al., 1996 из раннего миоцена Намибии; *S. linxiaensis* Hou et al., 2005 из позднего миоцена Китая; *S. karatheodoris* Forsyth Major, 1888 из позднего миоцена Греции и Болгарии; *S. orlovi* Kurochkin et Lungu, 1970 из позднего миоцена Молдовы; *Struthio brachydactylus* Burchak-Abramovich, 1939 из позднего миоцена Украины; *S. transcaucasicus* BurchakAbramovich et Vekua, 1971 из позднего миоцена Азербайджана; *S. wimani* Lowe, 1931 из раннего плиоцена Китая; *S. asiaticus* Milne-Edwards, 1871 из раннего плиоцена Индии и плиоцена – раннего плейстоцена юга Европейской части и Забайкалья России и юга Украины; *S. barbarus* Agamburg, 1979 из раннего плейстоцена Алжира; *S. oldawayi* Lowe, 1933 из раннего плейстоцена Танзании.

С р а в н е н и е. *Struthio* от ископаемого рода *Pachystruthio* отличается меньшими абсолютными размерами.

Struthio sp.

Struthio asiaticus: Курочкин, 1985, с. 92, Табл. XVI, фиг. 3, 4; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 146, Табл. XII, фиг. 16, 17.

О п и с а н и е. см. Курочкин, 1985.

З а м е ч а н и я. Ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2011) всех неогеновых страусов Центральной Азии сводили в один таксон *Struthio asiaticus*. Однако, как показало недавнее изучение скорлупы, следует различать несколько видов страусов, при этом систематическая принадлежность страуса из Береговой остается неясной (Mikhailov, Zelenkov, 2020). *Struthio sp.* представляет собой ископаемого страуса более крупного размера, чем современный *S. camelus*. Подробное описание приведено ранее (Курочкин, 1985).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: блок метатарсалии III левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 2975/1).

ОТРЯД GALLIFORMES Temminck, 1820

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE Horsfield, 1821

Т и п о в о й р о д – *Phasianus* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 51 современный род (del Hoyo, Collar, 2016) и 8 ископаемых – *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869; *Palaeocryptonyx* Depéret, 1892; *Miogallus* Lambrecht, 1933; *Plioperdix* Kretzoi, 1955; *Bantamyx* Kurochkin, 1982; *Tologuica* Zelenkov et Kurochkin, 2009; *Lophogallus* Zelenkov et Kurochkin, 2010; *Eurobambusicola* Zelenkov, 2016a.

С р а в н е н и е. В отряде только одно семейство, представители которого обитают в Палеарктическом регионе.

Род *Perdix* Brisson, 1760

Типовой вид – *Tetrao perdix* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 3 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и два ископаемых – *P. inferna* (Kurochkin, 1985) из раннего плиоцена Молдавии и позднего плиоцена Монголии; *P. margaritae* Kurochkin, 1985 из позднего плиоцена России (Забайкалье) и Монголии.

Сравнение (Рис. 6). Представители *Perdix* от таковых *Lyrurus*, *Tetrao*, *Phasianus* и *Gallus* отличаются меньшими абсолютными размерами. Кроме этого, коракоид *Perdix* отличается от такового *Coturnix* большими абсолютными размерами, а также менее выступающей краниально апикальной поверхностью акрокоракоидного отростка и более заостренным дистально трехскатным бугорком; от *Alectoris* – менее загнутым дистально крючком акрокоракоидного отростка. От *Bonasa* и *Lyrurus* коракоид *Perdix* отличается в большей степени выступающим медиально крючком акрокоракоидного отростка; от *Lyrurus* и *Tetrao* – медиально ориентированной дорсальной частью головки акрокоракоидного отростка, которая у названных родов ориентирована краниальнее; от *Tetrao* – также менее загнутым каудально крючком; от *Bonasa* – менее вытянутым дистально трехскатным бугорком. От *Phasianus* коракоид *Perdix* отличается в большей степени выступающей краниально апикальной поверхностью головки акрокоракоидного отростка при виде с дорсальной стороны, от *Gallus* – в меньшей степени. От ископаемого рода *Affiniperdix* коракоид *Perdix* отличается менее заостренной каудально дорсальной частью головки акрокоракоидного отростка при виде с дорсальной стороны и менее глубокой вырезкой в этом месте. От ископаемого рода *Miogallus* «sensu lato» (Зеленков, Курочкин, 2015) коракоид *Perdix* отличается хорошо выраженной апикальной поверхностью акрокоракоидного отростка и хорошо выраженной и в большей степени выступающей медиально головкой акрокоракоидного отростка.

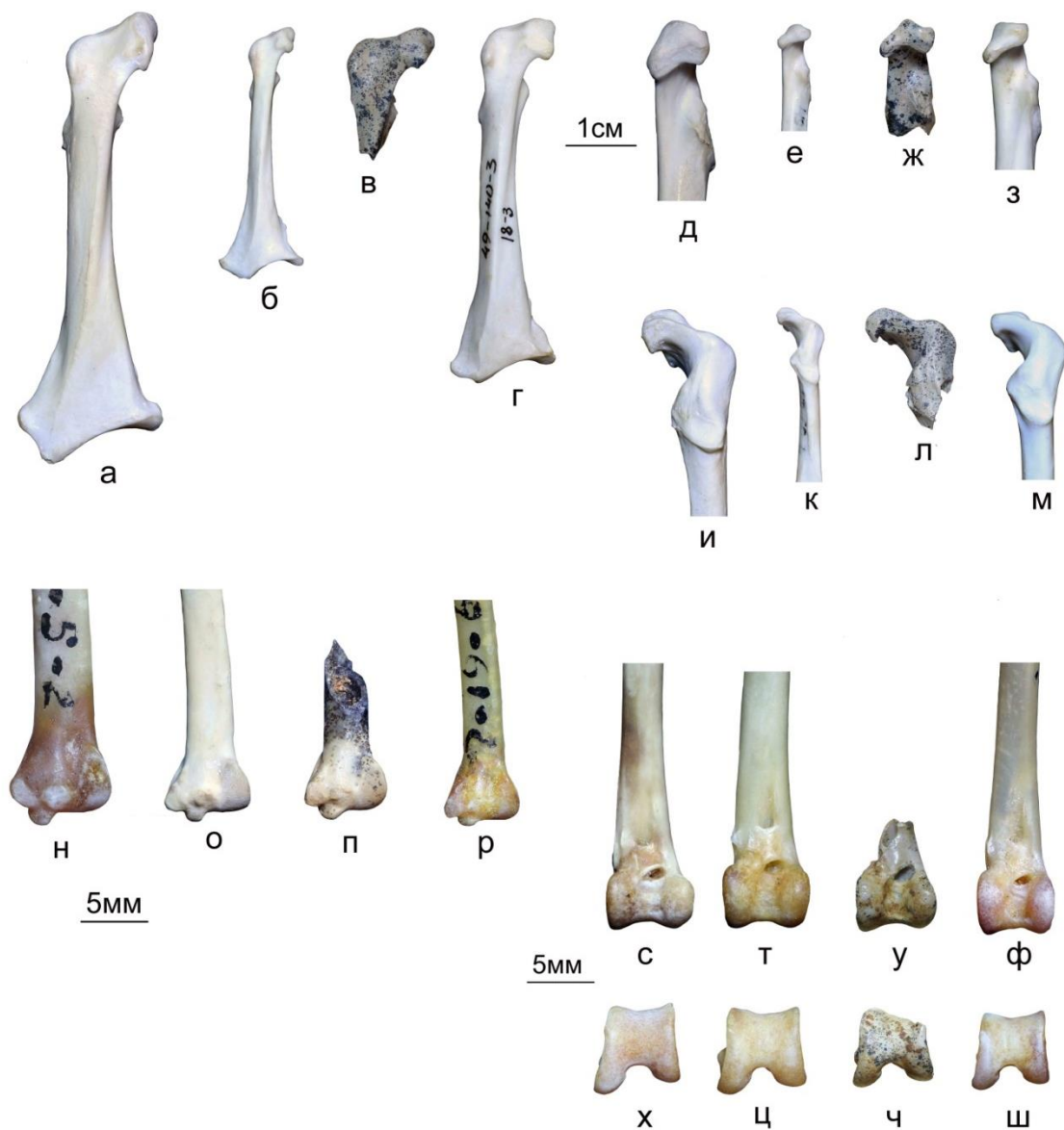


Рис. 6. Коракоиды, локтевые кости и тибиярсусы Phasianidae: а, д, и – *Tetrao urogallus*, современный; б, е, к, о, т, ч – *Perdix perdix*, современный; п – *P. margaritae*, поздний плиоцен Забайкалья и Северной Монголии, экз. ПИН, №2614/306; р, ф, ш – *P. daurica*, современный; у, ч – *Perdix* sp., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/312; в, ж, л – *Affiniperdix magna* sp. nov., нижний плейстоцен Прибайкалья, экз. ПИН, №2614/313; г, з, м – *Phasianus colchinus*, современный; н, с, х – *Lagopus mutus*, современный. а–г – коракоиды с вентральной стороны; д–з – коракоиды с медиальной стороны; и–м – коракоиды с дорсальной стороны; н–р – локтевые кости с вентрокаудальной стороны; с–ф – тибиярсусы с краниальной стороны; х–ш – тибиярсусы с дистальной стороны.

Плечевая кость *Perdix* от такового *Coturnix* отличается значительно большими абсолютными размерами; от *Alectoris* – грацильным вентральным мышцелком. От *Lagopus*,

Lygurus и Tetrao плечевая кость Perdix отличается менее выступающим дистально вентральным мыщелком; от Bonasa – выступающим краниально пекторальным гребнем и более выраженным дорсальным надмыщелковым бугорком; от Phasianus и Gallus – опущенным дистально дорсальным мыщелком.

Локтевая кость Perdix от таковой Coturnix отличается более дорсовентрально широким дистальным эпифизом относительно стержня; от большинства палеарктических родов – Coturnix, Alectoris, Bonasa, Lagopus, Lygurus, Tetrao, Phasianus, Gallus и ископаемого Plioperdix – как правило, в большей степени выраженным гребнем на краниальной стороне стержня проксимальней пястного бугорка. Кроме этого, от Lagopus локтевая кость Perdix отличается сужающимся дистально пястным бугорком, который у Lagopus в дистальной части широкий; от Plioperdix – в меньшей степени выступающим дистально вентральным мыщелком.

Тибиотарсус Perdix от такового отличается медиолатерально более широким дистальным эпифизом; от Alectoris – менее краниокаудально вытянутыми мыщелками при виде с дистальной стороны. От Lagopus и ископаемого рода Plioperdix тибиотарсус Perdix отличается меньшим расстоянием между латеральным и медиальным мыщелками.

Perdix margaritae Kurochkin, 1985

Рис. 6, п

Perdix margaritae: Курочкин, 1985, с. 95, рис. 46, табл. XV, фиг. 3, 4; Зеленков, Курочкин, 2009, с. 79, табл. IX, фиг. 1–6; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 187, Табл. XIX, фиг. 1–8.

Г о л о т и п – ПИН, № 2975/101, проксимальная часть правой плечевой кости; Забайкалье, местонахождение Береговая, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. Пневматическая впадина плечевой кости занимает около половины пространства между ее дорсальным гребнем и краниальным краем эпифиза, вентральной стороной впадина приближена к дорсальному гребню. Костная перемычка между

пневматической впадиной и вырезкой головки сравнительно тонкая. Ямка, располагающаяся на краниальной поверхности вентральнее проксимального края пекторального гребня, хорошо выражена. Медиальный угол лопаточной суставной поверхности коракоида заострен. Участок эпифиза лопатки между акромионом и гленоидной суставной поверхностью тонкий, углубление на латеральной поверхности эпифиза, располагающееся краниальнее гленоидной суставной поверхности, глубоковыемчато. В локтевой кости вентральный мыщелок массивный. В карпометакарпусе межпястный отросток сдвинут более дистально, передний пястный отросток высокий. В тибиярпусе медиальный и латеральный мыщелки проксимодистально длинные, медиолатерально – довольно узкие, ориентированы почти параллельно друг другу. Дистально-каудальный угол малоберцового блока бедренной кости закруглен, подколенная ямка расширена (Зеленков, Курочкин, 2015, с дополнениями).

Р а з м е р ы. См. Зеленков, Курочкин, 2009.

С р а в н е н и е (Рис. 6). Подробное сравнение коракоида, плечевой кости, лопатки, лучевой кости, карпометакарпуса и бедренной кости *P. margaritae* с современными видами и описание названных элементов скелета *P. margaritae* были приведены ранее (см. Зеленков, Курочкин, 2009; Курочкин, 1985). Локтевая кость *P. margaritae* от таковой *P. dauurica* и *P. perdix* отличается более массивным вентральным мыщелком. Тибиярпус *P. margaritae* от такового *P. dauurica* и *P. perdix* отличается более проксимодистально вытянутым дистальным эпифизом; от *P. inferna* – менее косо ориентированными мыщелками. Кроме этого, по размерам *P. margaritae* меньше *P. inferna*.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: голотип, дорсальный эпифиз правого коракоида (экз. ПИН, № 2975/98); головка правой лопатки (экз. ПИН, № 2975/146); дистальный фрагмент правой локтевой кости (экз. ПИН, №2614/306), дистальный эпифиз правого бедра (экз. ПИН, № 2975/137).

Местонахождение Шамар: фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 3381/434); проксимальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, №2614/307), дистальный фрагмент

правой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/308); вентральный фрагмент дистального эпифиза левой плечевой кости (экз. ПИН, № 3381/459); дистальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, № 3381/436); проксимальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, №2614/309); дистальный фрагмент правой лучевой кости (экз. ПИН, № 3381/438); проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381/432); дистальный фрагмент правого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381/433); левый карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381/435); дистальный фрагмент левого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381/437); дистальный фрагмент правого тибиятарсуса (экз. ПИН, №2614/310); дистальный эпифиз левой бедренной кости (экз. ПИН, № 3381/431); дистальный эпифиз правой бедренной кости (экз. ПИН, №2614/311); проксимальный эпифиз правой бедренной кости (экз. ПИН, № 3381/430).

***Perdix inferna* (Kurochkin, 1985)**

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, 2009, с. 85.

Perdix inferna: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 187, Табл. XVII, фиг. 15–21.

Г о л о т и п – ПИН, №3831/425, дистальный фрагмент левого тибиятарсуса, Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. Надсухожильный мостик узкий: его проксимодистальная ширина равна ширине выходного отверстия разгибательного канала; мышечки косо ориентированы при виде с краниальной стороны (Зеленков, Курочкин, 2015, с дополнениями).

Р а з м е р ы. См. Зеленков, 2011

С р а в н е н и е. Тибиотарсус *P. inferna* от таковых других современных и ископаемых представителей рода отличается большими абсолютными размерами; от *P. margaritae* – также более косо ориентированными мышелками с краниальной стороны.

З а м е ч а н и я. Первоначально тибиотарсус был описан как голотип *Lophura inferna* Kurochkin, 1985, однако впоследствии было отмечено его сходство с тибиотарсусом *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015).

М а т е р и а л. Голотип.

***Perdix* sp.**

Рис. 6, у, ч

О п и с а н и е. Медиальный и латеральный мышелки тибиотарсуса проксимодистально длинные, медиолатерально – довольно узкие, ориентированы почти параллельно друг другу.

С р а в н е н и е. Тибиотарсус *Perdix* sp. по размерам схож с таковым *P. dauurica*. От современного *P. perdix*, ископаемых *P. margaritae* и *P. inferna* (Kurochkin, 1985) тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/312) отличается несколько меньшими абсолютными размерами.

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: дистальный фрагмент правого тибиотарсуса (экз. ПИН, №2614/312).

Род *Affiniperdix* gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от *Affinis* (лат.) – похожий и *perdix* – куропатка.

Т и п о в о й в и д – *Affiniperdix magna* gen. et sp. nov.

Д и а г н о з. Трехкостный бугорок заостряется каудально, при этом образуется глубокая вырезка; головка акрокоракоидного отростка при виде с медиальной стороны дорсовентрально расширена, при виде с дорсальной и вентральной сторон значительно выступает медиально; апикальная поверхность акрокоракоидного отростка выдается

краниально при виде с дорсальной стороны; шейка акрокоракоидного отростка коракоида лишь незначительно ориентирована краниально.

В и д о в о й с о с т а в. Только типовой вид.

С р а в н е н и е. Кораконд *Affiniperdix* морфологически во многом схож с таковым представителей *Perdix*, но отличается от них большими абсолютными размерами, а также значительно заостренным каудально трехкостным бугорком и более глубокой вырезкой в этом месте. Различия с другими родами более существенны. Так, кораконд *Affiniperdix* отличается от такового *Coturnix* большими абсолютными размерами, от *Alectoris* – менее загнутым дистально крючком акрокоракоидного отростка и менее вытянутой медиально головкой акрокоракоидного отростка. От *Bonasa* кораконд *Affiniperdix* отличается в большей степени выступающим медиально крючком акрокоракоидного отростка, более выраженной гленоидной губой. От *Lugurus* и *Tetrao* кораконд *Affiniperdix* отличается медиально ориентированной дорсальной частью головки акрокоракоидного отростка, которая у названных родов ориентирована краниальнее; от *Lugurus* – также массивным крючком; от *Tetrao* – в меньшей степени загнутым каудально крючком; от *Gallus* – в меньшей степени выступающей краниально апикальной поверхностью головки акрокоракоидного отростка при виде с дорсальной стороны, от *Phasianus* – в большей степени. От ископаемого рода *Miogallus* «sensu lato» (Зеленков, Курочкин, 2015) кораконд *Affiniperdix* отличается большими абсолютными размерами апикальной поверхности акрокоракоидного отростка, выраженным крючком, а также хорошо выраженной и в большей степени выступающей медиально головкой акрокоракоидного отростка. Кроме этого, от всех названных родов (за исключением *Gallus*) кораконд *Affiniperdix* отличается значительно заостренным каудально трехкостным бугорком и глубокой вырезкой в этом месте.

***Affiniperdix magna* sp. nov.**

Рис. б, в, ж, л

Название вида – magna (лат.) – крупная.

Голотип – ПИН, №2614/313, проксимальный фрагмент правого коракоида; Прибайкалье, местонахождение Малые Голы, нижний плейстоцен.

Описание. Крючок акрокоракоидного отростка почти не загнут дистально и выступает медиально; гленоидная губа хорошо выражена; дорсальная часть головки акрокоракоидного отростка ориентирована в значительной степени медиально, сама головка хорошо выражена и значительно выступает медиально; апикальная поверхность акрокоракоидного отростка хорошо выражена; трехкостный бугорок заостряется каудально, при этом образуется глубокая вырезка; акрокоракоидный гребень четко отделен от трехкостного бугорка.

Размеры. Коракоид (мм): медиолатеральная длина акрокоракоидного отростка – 12.3; дорсовентральная ширина головки акрокоракоидного отростка – 7.8; наименьшая ширина гленоидной губы – 5.4.

Сравнение. В роде один ископаемый вид.

Замечания. *Affiniperdix magna* представлял собой птицу размером с крупную особь *Phasianus colchicus*. При этом морфология коракоида *A. magna* свидетельствует в пользу родственных связей с куропатками *Perdix* (Паластрова и др., 2021). Вопрос о таксономическом статусе *Perdix* в настоящее время остается спорным. Согласно некоторым молекулярно-генетическим данным (del Hoyo, Collar, 2016), куропаток следует включать в кладу *Tetraoninae*, согласно другим (Kimball et al., 2021) – в кладу *Phasianinae* (сближаются с фазанами *Phasianus*, *Lophura*, *Syrmaticus*). Osteологически *Perdix* отличаются от представителей обеих клад, однако наиболее схожи с *Tetraoninae*. *A. magna* также имеют больше общих черт с *Tetraoninae*. Так, у коракоида *A. magna*, *Perdix* и представителей *Tetraoninae* акрокоракоидный гребень четко отделен от трехкостного бугорка, бугорок хорошо выражен и сужен каудально; головка акрокоракоидного отростка при виде с медиальной стороны дорсовентрально расширена.

Примечательно, что *A. magna* морфологически ближе к ископаемой куропатке *Perdix margaritae*, чем к современным видам *Perdix*. Так, вырезка в месте трехкостного бугорка у коракоида *P. margaritae* глубже, чем у современных представителей *Perdix*, и по глубине приближается к вырезке коракоида *A. magna*. Эта особенность может быть свидетельством близких родственных связей между ископаемым *A. magna* и *Perdix*. Согласно молекулярно-генетическим данным, наиболее достоверные оценки времени дивергенции *Perdix* относительно других родов относятся к раннему миоцену (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018). Возможно, *Perdix* и *Affiniperdix* имели общего миоценового предка, а в плиоцене разделились на два самостоятельных рода, один из которых впоследствии вымер. Возможно, и образ жизни *A. magna* был схож с таковым современных куропаток (на основании родственных связей), предпочитающих открытые ландшафты (Коблик, 2001а).

М а т е р и а л. Голотип.

Coturnicini gen. indet.

Рис. 7, б, д, з, л, о

Ammoperdix ponticus: Тугаринов, 1940, с. 311, рис. 2.

Pliogallus coturinoides: Тугаринов, 1940, с. 312, рис. 3.

Plioperdix coturinoides: Brodkorb, 1964, с. 317.

Ammoperdix ponticus: Brodkorb, 1964, с. 318.

Plioperdix ponticus: Курочкин, 1985, с. 100, табл. XV, фиг. 7–13, рис 47; Bocheński, Kurochkin, 1987, с. 84, табл. XVIII, фиг. 1–12; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 53, Табл. II, фиг. 7–16.

Alectoris donnezani (partim): Mlíkovský, 2002, с. 159.

О п и с а н и е. В коракоиде трехкостный бугорок при виде с дорсальной стороны слабо выражен; крючок акрокоракоидного отростка при виде с медиальной стороны сужается каудально; шейка акрокоракоидного отростка короткая и широкая. В плечевой кости вентральный мышцелок дорсовентрально узкий; стержень немного изогнут. В карпометакарпусе присутствует хорошо выраженная ямка на вентральной поверхности

малой метакарпалии в ее дистальной части; малая метакарпалия изогнута; суставная поверхность малого пальца крыла грацильная; передний пястный отросток слабо загнут. В тарсометатарсусе медиальная межблоковая вырезка почти не выражена; латеральная межблоковая вырезка узкая; блок метатарсалии IV дорсовентрально короткий.

С р а в н е н и е (рис. 7). Коракоид *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара от такового *Tetraonini* и *Phasianini* отличается грацильным крючком и менее выраженным трехкостным бугорком при виде с дорсальной стороны, который у представителей *Tetraonini* к тому же длинный и сужается каудально. Кроме этого, от *Tetraonini* коракоид отличается менее выступающей краниально апикальной частью головки акрокоракоидного отростка; от *Phasianini* – сужающимся каудально крючком при виде с медиальной стороны. От *Alectoris* и *Coturnix* коракоид *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается более широкой и короткой шейкой акрокоракоидного отростка, менее загнутым каудально и выдвинутым медиально крючком; при виде с медиальной стороны – ориентированным более каудально крючком, который у *Coturnix* ориентирован вентральнее. Кроме этого, от *Alectoris* коракоид *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается менее выдвинутой медиально апикальной частью головки акрокоракоидного отростка. От *Vambusicola* и ископаемого *Eurobambusicola* коракоид *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается выступающей краниально апикальной поверхностью акрокоракоидного отростка и меньшими размерами крючка; от *Vambusicola* – также более длинной шейкой акрокоракоидного отростка. От ископаемого рода *Plioperdix* коракоид *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается краниокаудально более широкой лопаточной суставной поверхностью в дистальной части и краниокаудально узким крючком акрокоракоидного отростка при виде с медиальной стороны. От фазановой птицы *Phasianidae indet. 2* (Зеленков, Горобец, 2020) коракоид *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается не субпараллельным дорсальным краем стержня вентральному краю краниальнее прокоракоидного отростка при виде с медиальной стороны, а также менее выдающимся

краниомедиально прокоракоидным отростком. От миоценового *Palaeortyx* (Göhlich, Mourer-Chauviré, 2005) коракоеид *Coturnicini* gen. indet. из Береговой и Шамара отличается короткой шейкой акроракоидного отростка; от еще одного миоценового рода *Palaeoscyrtonyx* (Pavia et al., 2012) – коротким прокоракоидным отростком.

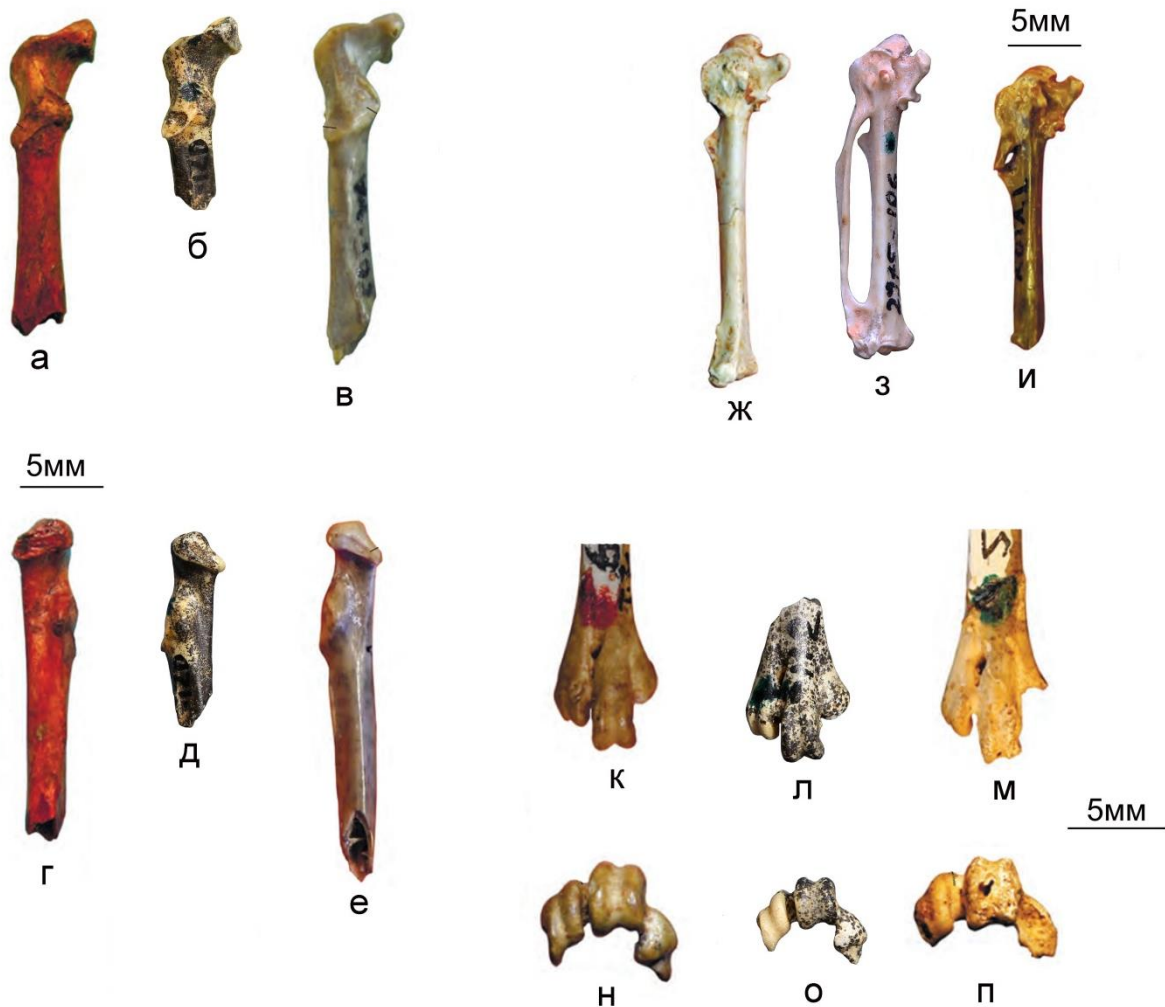


Рис. 7. Коракоиды, карпометакарпусы и тарсометатарсусы *Coturnicini*: а, г, ж, к, н – *Plioperdix pontica*, нижний плиоцен Украины (экз. NMNHU-P Av-666 и экз. NMNHU-P Av-6489) и верхний плиоцен Польши (экз. б/н): а, г – экз. NMNHU-P Av-666, ж – экз. б/н в колл. Ин-та систематики и эволюции животных (Краков), к, н – экз. NMNHU-P Av-6489; б, д, з, л, о – *Coturnicini* gen. indet., верхний плиоцен Забайкалья: а, д – экз. ПИН, №2975/120, з – экз. ПИН, №2975/106, л, о – экз. ПИН, № 2975/112; в, е, и, м, п – *Phasianidae* indet., нижний плейстоцен Украины (экз. NMNHU-P Av-709 и экз. NMNHU-P Av-716) и Молдовы (экз. ПИН, № 2614/50,64): в, е – экз. NMNHU-P Av-709, и – экз. NMNHU-P Av-716, м, п – экз. ПИН, № 2614/50,64. а–в – коракоиды с вентральной стороны; г–е – коракоиды с медиальной

стороны; ж–и – карпометакарпусы с вентральной стороны; к–м – тарсометатарсусы с дорсальной стороны; н–п – тарсометатарсусы с дистальной стороны.

Дистальная часть плечевой кости *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара наиболее схожа с таковой современного *Coturnix* и ископаемого *Plioperdix*, от которых морфологически не отличается. От *Phasianini* и *Tetraonini* дистальная часть плечевой кости *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается дорсовентрально узким дистальным мышцелком и менее изогнутым стержнем; от *Phasianini* – также более узким вентральным мышцелком при виде с каудальной стороны. От *Alectoris*, *Vambusicola* и ископаемых *Eurobambusicola*, *Phasianidae indet. 2* (Зеленков, Горобец, 2020), *Palaeocryptonyx* и *Palaeortyx* дистальная часть плечевой кости *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается проксимально расположенными сгибательным отростком; от *Vambusicola* и *Eurobambusicola* – также дорсовентрально узким дистальным эпифизом.

Карпометакарпус *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара от такового других современных и ископаемых фазановых (за исключением *Palaeortyx*) отличается наличием хорошо выраженной ямки на вентральной поверхности малой метакарпалии в ее дистальной части. Кроме этого, карпометакарпус *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара от такового *Phasianini*, *Tetraonini*, а также *Vambusicola* и ископаемого *Eurobambusicola* отличается в меньшей степени изогнутой и отходящей от большой метакарпалии под меньшим углом малой метакарпалией, более длинными метакарпалиями и более грацильной суставной поверхностью малого пальца крыла. От *Alectoris* карпометакарпус *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается широкой суставной поверхностью малого пальца крыла. От *Coturnix* и *Plioperdix* карпометакарпус *Coturnicini gen. indet.* из Береговой и Шамара отличается изогнутой большой метакарпалией; от *Coturnix* – также меньшими размерами межпястного отростка и более широким дистальным симфизом; От *Plioperdix* – более короткими метакарпалиями и немного сдвинутой дистально дистальной частью пястного блока. От *Phasianidae indet. 2* и *Palaeortyx* карпометакарпус *Coturnicini gen. indet.* из

Береговой и Шамара отличается в большей степени проксимально выступающим пястным блоком при виде с вентральной стороны; от *Phasianidae* indet. 2 и *Palaeocryptonyx* – грацильным межпястным отростком; от *Palaeortyx* – также в меньшей степени загнутым передним пястным отростком.

Тарсометатарсус *Coturnicini* gen. indet. из Береговой и Шамара от такового *Tetraonini*, *Phasianini* и *Alectoris* отличается почти не выраженной медиальной межблоковой вырезкой и коротким блоком метатарсалии II; от *Tetraonini* – также медиолатерально узким дистальным эпифизом. От *Vambusicola* и ископаемого *Eurobambusicola* тарсометатарсус *Coturnicini* gen. indet. из Береговой и Шамара отличается медиолатерально широким блоком метатарсалии II, который у названных родов равномерно сужен дистально, а также более широкой медиальной межблоковой вырезкой; от *Plioperdix* – дорсовентрально коротким блоком метатарсалии IV и расположенным более дорсально блоком метатарсалии II; от *Coturnix* – менее загнутым медиально медиальным краем блока метатарсалии III при виде с дистальной стороны. От *Phasianidae* indet. 2 и *Palaeortyx* тарсометатарсус отличается более узкой латеральной межблоковой вырезкой; от *Palaeortyx* – также более коротким блоком метатарсалии IV и более широким блоком метатарсалии II.

З а м е ч а н и я. Ранее описанные костные остатки *Coturnicini* gen. indet относили к ископаемому перепелу *Plioperdix pontica* (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009). Таксономия и эволюционная история *Plioperdix* запутанна: с момента первоначального описания рода до настоящего времени представления о разнообразии *Plioperdix* постоянно менялись. Недавно в работе Н. В. Зеленкова и Л. В. Горобец (2020) некоторые европейские материалы по *Plioperdix pontica* были отнесены к другим таксонам Galliformes. Проведенная ревизия материалов из Шамара и Береговой также подтверждает неоднородность *Plioperdix*. *Coturnicini* gen. indet, вероятно, представляет собой самостоятельный ископаемый род, морфологически более близкий к *Palaeocryptonyx*. Для выделения формы из Шамара и

Береговой в самостоятельный род требуется провести ревизию ряда европейских мелких ископаемых фазановых птиц, относимых к Coturnicini (в том числе, Palaeocryptonyx).

М а т е р и а л. Местонахождения Береговая: проксимальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, №2975/120); фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, №3381/458); проксимальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 2975/122); дистальный фрагмент левой плечевой кости (экз. ПИН, № 2975/96); дистальный фрагмент правой плечевой кости (экз. ПИН, № 2975/132); левый карпометакарпус (экз. ПИН, № 2975/106); дистальный фрагмент правого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 2975/107); проксимальный фрагмент левой бедренной кости (экз. ПИН, № 2975/124); проксимальный фрагмент правой бедренной кости (экз. ПИН, № 2975/126); дистальный фрагмент левого тибiotарсуса (экз. ПИН, № 2975/119); дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 2975/112).

Местонахождение Шамар: проксимальные фрагменты левых коракоидов (экз. ПИН, №№2614/314,315); стернальные фрагменты левых коракоидов (экз. ПИН, №№ 3381/446, /452); дорсальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 338/453); дистальные фрагменты правых локтевых костей (экз. ПИН, №№ 3381/450, /454); левый карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381/449); проксимальные фрагменты правых карпометакарпусов (экз. ПИН, №№ 3381/445, /457); проксимальные фрагменты левых карпометакарпусов (экз. ПИН, №№ 3381/442, /455); дистальный фрагмент левого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381/447); левая первая фаланга большого пальца кисти (экз. ПИН, № 3381/456); проксимальный фрагмент левой бедренной кости (экз. ПИН, № 3381/441); дистальные фрагменты правых тибiotарсусов (экз. ПИН, №№ 3381/439, /451); дистальные фрагменты левых тибiotарсусов (экз. ПИН, №№ 3381/440, /444, /448); дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 3381/443).

Phasianidae gen. indet.

О п и с а н и е. Дистальная часть пястного блока карпометакарпуса сдвинута дистально; пястный отросток слабо загнут.

С р а в н е н и е. Абсолютные размеры карпометакарпуса (экз. ПИН, №2614/316) меньше таковых *Perdix margaritae* и больше таковых *Coturnicini gen. indet.* Дистальная часть пястного блока карпометакарпуса (экз. ПИН, №2614/316) сдвинута дистально, в чем сходство с карпометакарпусом, упомянутом как *Phasianidae indet. 2* (см. Зеленков, Горобец, 2020).

З а м е ч а н и я. Плохая сохранность карпометакарпуса не позволяет установить родовую принадлежность. Тем не менее, данная находка свидетельствует о существовании еще одной фазановой птицы, обитавшей совместно с куропатками *Perdix margaritae*, *P. inferna* и перепелом *Coturnicini gen. indet.*

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса (экз. ПИН, №2614/316).

ОТРЯД ANSERIFORMES Wagler, 1831

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE Vigors, 1825

Т и п о в о й р о д – *Anas* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 51 современный род (del Hoyo, Collar, 2016) и 28 ископаемых – *Romainvillia* Lebedinsky 1927; *Eonessa* Wetmore, 1938; *Dendrochen* Miller, 1944; *Cygnopterus* Lambrecht, 1931; *Cygnanser* Kretzoi, 1957; *Presbychen* Wetmore, 1930; *Pachyanas* Oliver, 1955; *Cnemiornis* Owen, 1866; *Geochen* Wetmore, 1943; *Centronis* Andrews, 1897; *Anabernicula* Ross, 1935; *Euryanas* Oliver, 1930; *Chendytes* Miller, 1925; *Ocyplonessa* Brodkorb, 1961; *Mionetta* Livezey et Martin, 1988; *Cygnavus* Lambrecht, 1931; *Bonibernicla* Kurochkin, 1985; *Heteroanser* Zelenkov, 2012; *Protomelanitta* Zelenkov, 2011; *Anserobranta* Kurochkin et Ganea, 1972; *Proanser* Umanskaya,

1979; Mioquerquedula Zelenkov et Kurochkin, 2012; Chenoanas Zelenkov, 2012; Sharganetta Zelenkov, 2011; Nogusunna Zelenkov, 2011; Eremochen Brodtkorb, 1961; Camptorhynchus Bonaparte, 1838 (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. В отряде только одно семейство, представители которого обитают в Палеарктическом регионе.

Род Tadorna Boie, 1822

Т и п о в о й в и д – *Anas familiaris* Boie, 1822 = *Anas tadorna* Linnaeus, 1758.

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 6 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и ископаемый – *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985 из позднего плиоцена Бурятии.

С р а в н е н и е. Грудина *Tadorna* от таковой других представителей Anatidae отличается хорошо выраженной дорсальной остью с выемкой в средней части, а также наличием борозды между остью и началом дорсальной губы (Зеленков, 2011).

***Tadorna petrina* Kurochkin, 1985**

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; Забайкалье, местонахождение Береговая, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. Дорсальная ость грудины приподнята, с выемкой посередине. Между боковым краем дорсального выступа и началом дорсального края коракоидной сочленовной поверхности имеется достаточно широкое углубление. Межреберные вырезки глубокие, реберные отростки между ними высокие, замкнуты сверху; ряд реберных вырезок довольно длинный (Зеленков, Курочкин, 2015).

Р а з м е р ы. См. Курочкин, 1985.

З а м е ч а н и я. Сравнение грудины *Tadorna petrina* с другими представителями рода были приведены ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2011).

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Mareca* Stephens, 1824

Т и п о в о й в и д – *Anas penelope* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 5 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е (рис. 8). Представители *Mareca* от Anserinae (Cygnini, Anserini) надежно отличаются значительно меньшими абсолютными размерами, в связи с чем морфологическое сравнение не проводилось.

Коракоид *Mareca* от такового Oxyurinae (*Oxyura*) отличается узким акрокоракоидным гребнем и краниокаудально вытянутым проксимальным эпифизом. От Mergini, Tadornini и Aythyini коракоид *Mareca* отличается медиально ориентированной каудальной частью головки акрокоракоидного отростка, тогда как у названных групп эта часть ориентирована латеральнее; от Aythyini – также коротким каудолатеральным краем. Кроме этого, коракоид *Mareca* от такового Mergini и Tadornini отличается меньшими абсолютными размерами. Коракоид *Mareca* от такового *Anas* и крошечных уток *Nettapus* отличается наличием ямки под головкой акрокоракоидного отростка (Zelenkov, 2012b); от *Sibirionetta* – меньшей глубиной этой ямки, которая у *Sibirionetta* глубоко заходит под головку акрокоракоидного отростка; от *Spatula* – большей глубиной этой ямки. Также головка акрокоракоидного отростка у *Nettapus* специфически нависает над шейкой, в отличие от коракоида *Mareca*.

Лопатка *Mareca* от таковой Oxyurinae отличается медиолатерально широкой головкой, а также менее четко выраженной поверхностью прокоракоидного синартроза. Лопатки Anatini, Aythyini, Tadornini и Mergini морфологически схожи, поэтому лопатка (экз. ПИН,

№2614/318) была отнесена к данному роду на основании малых абсолютных размеров, сопоставимых с коракоидом (экз. ПИН, №2614/317).

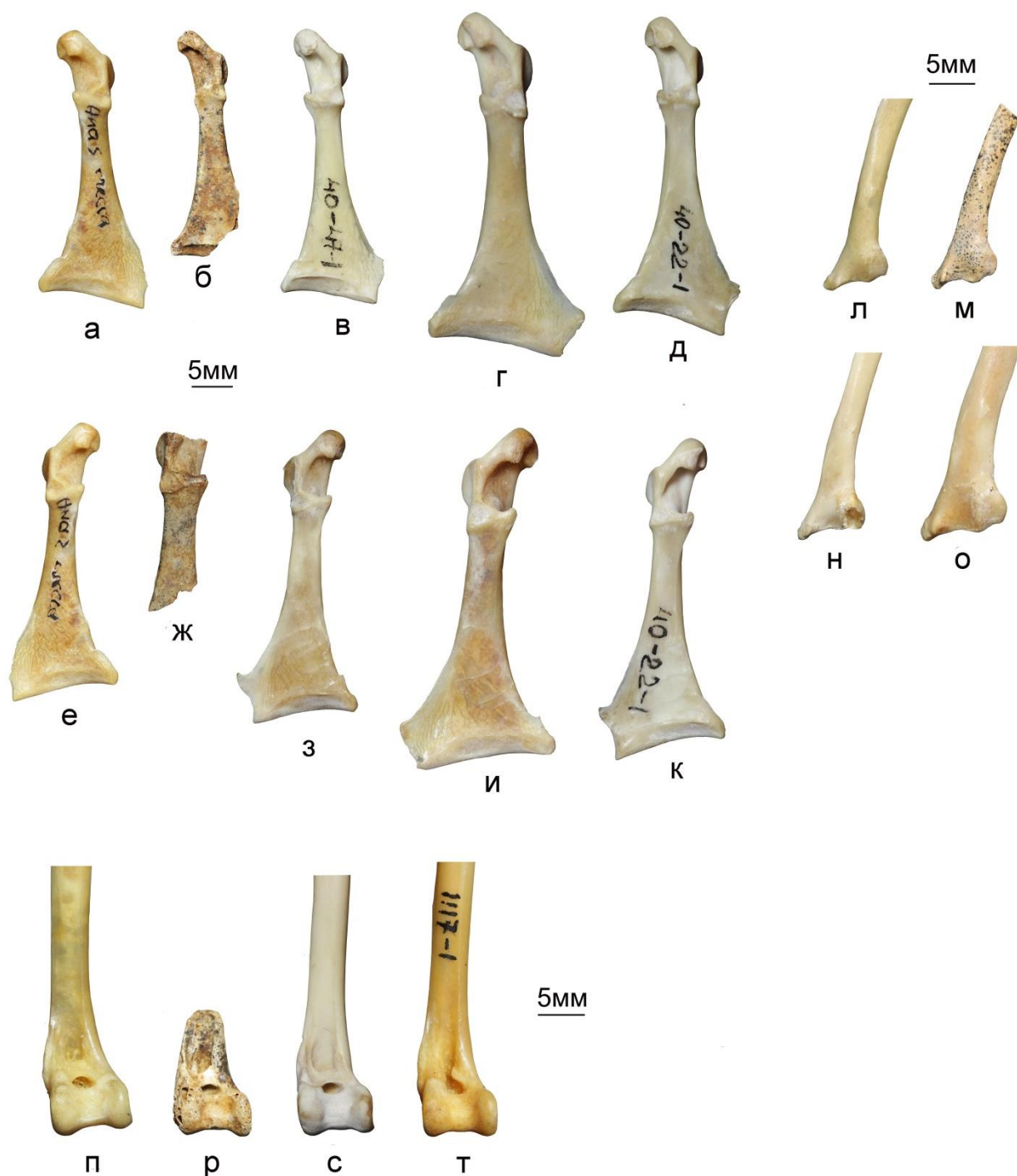


Рис. 8. Коракоиды, лопатки и тибигарсусы Anatidae: а, е, л – *Anas crecca*, современный; п – *Anas platyrhynchos*, современный; б, м – *Mareca minima* sp. nov., нижний плейстоцен Прибайкалья: б – экз. ПИН, №2614/317, м – экз. ПИН, №2614/318; ж – *Mareca/Spatula* sp., нижний плейстоцен Прибайкалья, экз. ПИН, №2614/319; в, з, н – *Spatula discors*, современный; г, и, о – *Mareca penelope*, современный; д, к – *Sibirionetta formosa*,

современный; р – *Mergini* gen. indet., нижний плейстоцен Прибайкалья, экз. ПИН, №2614/325; с – *Mergus serrator*, современный; т – *Vucephala clangula*, современный. а–д – коракоиды с вентральной стороны; е–к – коракоиды с дорсальной стороны; л–о – лопатки с латеральной стороны; п–т – тибиятрус с краниальной стороны.

Локтевая кость *Mareca* от таковой *Oxyurinae* отличается удлиненной дистальной частью дорсальной суставной ямки; от *Mergini* – суженной дорсальной суставной ямкой в дистальной части. Локтевая кость *Anatini*, *Aythini* и *Tadornini* морфологически схожи, поэтому локтевая кость (экз. ПИН, №2614/320) была отнесена к данному роду на основании пропорций и абсолютных размеров, соответствующих коракоиду (экз. ПИН, №2614/319).

Лучевая кость *Oxyurinae*, *Mergini*, *Anatini*, *Aythini* и *Tadornini* также морфологически схожи, ввиду этого лучевые кости (экз. ПИН, №2614/322,323) были отнесены к данному роду на основании абсолютных размеров, соответствующих коракоиду (экз. ПИН, №2614/319).

***Mareca minima* sp. nov.**

Рис. 8, б, м

Название вида – *minima* (лат.) – наименьшая.

Голотип – ПИН, №2614/317, правый коракоид; Прибайкалье, местонахождение Малые Голы, нижний плейстоцен.

Описание. В коракоиде акрокоракоидный гребень узкий; проксимальный эпифиз краниокаудально вытянут; каудолатеральный край короткий; гленоидная губа длинная, выступает латерально незначительно; под головкой акрокоракоидного отростка присутствует хорошо выраженная ямка, распространяющаяся под головку.

Размеры. Коракоид (мм): наименьшая поперечная ширина стержня – 3.4; медиолатеральная длина акрокоракоидного отростка – 6.4; 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. *Mareca minima* – маленькая утка, размером с современного *Nettarus coromandelianus* и заметно меньше чем чирки. Коракоид и лопатка *M. minima* от других представителей *Mareca* отличаются значительно меньшими абсолютными размерами.

З а м е ч а н и я. *Mareca minima* – самая маленькая утка из представителей своего рода. В палеонтологической летописи уток небольшого размера известно немного. Так, из среднего миоцена Монголии и раннего-среднего миоцена Восточной Сибири известен ископаемый род мелких уток *Mioquerquedula* (Zelenkov et Kurochkin, 2012). От *Mioquerquedula* коракоид *Mareca* отличается длинной и менее выступающей латерально гленоидной губой. Кроме этого, головка акрокоракоидного отростка *Mioquerquedula* при виде с дорсальной и вентральной сторон медиокраниально вытянута, в отличие от таковой *Mareca*.

Рода *Spatula*, *Mareca*, *Sibirionetta* и *Anas* начали разделять недавно на основании филогенетических данных (Gonzalez et al., 2009). Ранее всех представителей названных родов относили к роду *Anas*, который довольно древний – самое раннее появление *Anas* в палеонтологической летописи относится к позднему олигоцену (Tugarinov, 1940; Howard, 1964; Brodkorb, 1964). В связи с этим, *Mareca minima* – первый ископаемый вид, установленный непосредственно в роде *Mareca*. Стоит отметить, что молекулярно-генетические данные оценивают обособление *Mareca* от других родов концом позднего миоцена (Sun et al., 2017; Mitchell et al., 2014).

М а т е р и а л. Помимо голотипа, дистальный фрагмент левой лопатки (экз. ПИН, №2614/318).

Род *Spatula/Mareca* sp.

Рис. 8, ж

О п и с а н и е. В коракоиде под головкой акрокоракоидного отростка присутствует выраженная ямка, распространяющаяся под головку; проксимальный эпифиз краниокаудально вытянут.

З а м е ч а н и я. Коракоид (экз. ПИН, №2614/319) имеет плохую сохранность, что не позволяет идентифицировать его более точно. Локтевая, лучевая кости (экз. ПИН, №№2614/320–323) и лопатка (экз. ПИН, №2614/321) были отнесены к данному таксону на основании абсолютных размеров, соответствующих коракоиду (экз. ПИН, №2614/319). Размеры *Spatula/Mareca* sp. меньше таковых современных представителей *Mareca* и схожи с современной *Spatula clypeata*.

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, №2614/319), дистальный фрагмент правой лопатки (экз. ПИН, №2614/321), проксимальный фрагмент левой локтевой кости (экз. ПИН, №2614/320), дистальный конец левой и правой лучевой кости (экз. ПИН, №2614/322,323).

Mergini gen. indet.

Рис. 8, р

О п и с а н и е. Медиальный мыщелок тибитарсуса при виде с краниальной стороны значительно выступает дистально.

С р а в н е н и е (рис. 7). Представители *Mergini* от *Anserinae* (*Cygnini*, *Anserini*) надежно отличаются значительно меньшими абсолютными размерами, в связи с чем морфологическое сравнение не проводилось.

Дистальный конец плечевой кости *Mergini* от таковой представителей *Anatini* и *Aythiini* отличается менее выступающим краниально вентральным надмышцелковым бугорком; от *Anatini* – также большими размерами локтевой ямки; от *Aythiini* – более глубокой локтевой ямкой; от *Tadornini* – в большей степени выступающим краниально вентральным мыщелком.

Дистальный конец тибиярсуса *Mergini* от таковых представителей *Anatini* отличается ориентированным более медиально медиальным блоковым гребнем при виде с дистальной стороны, который у *Anatini* ориентирован более каудально. Кроме этого, от *Anatini* дистальный конец тибиярсуса отличается менее отклоняющимся медиально дистальным эпифизом, который у *Anatini* значительно отклоняется медиально относительно оси стержня; а от *Aythini* и *Tadornini* – в большей степени отклоняющимся медиально дистальным эпифизом. Степень отклонения эпифиза тибиярсуса (экз. ПИН, №2614/325) аналогична таковой представителей *Mergini*. Однако медиальный мыщелок тибиярсуса (экз. ПИН, №2614/325) при виде с краниальной стороны в большей степени выступает дистально, чем у современных представителей *Mergini*.

Тибиярсус (экз. ПИН, №2614/325) по размерам и морфологически наиболее схож с таковым современного *Vincerphala clangula*, однако выступание медиального мыщелка дистально не позволяет относить тибиярсус к этому виду и роду. Плечевая кость (экз. ПИН, №2614/324) по размерам схожа с таковой современного *Melanitta fusca* и больше таковой *Vincerphala clangula*. Плохая сохранность плечевой кости не позволяет определить ее таксономический статус более точно. *Mergini* gen. indet из Малых Гол может представлять собой ископаемый вид с пропорциями тела, отличающимися от современных представителей *Mergini*.

З а м е ч а н и я. *Mergini* gen. indet из Малых Гол представляет собой морскую утку средних размеров, метрически близкую к *Vincerphala clangula*. Из плейстоцена Калифорнии в трибе *Mergini* была описана ископаемая утка *Chendytes lawi* Miller, 1925 (также Howard, 1964). Медиальный мыщелок тибиярсуса *C. lawi* значительно выдается дистально, в чем проявляется сходство с тибиярсусом (экз. ПИН, № экз. ПИН, №2614/325). Однако абсолютные размеры *C. lawi* и еще одного представителя рода – *C. milleri* (Howard, 1955) существенно больше таковых *Mergini* gen. indet из Малых Гол, а также специфическая морфология этих видов (редукция крыла), не позволяют без сомнений относить тибиярсус

(экз. ПИН, №2614/325) к этому ископаемому роду. Кроме этого, молекулярно-генетические исследования, в отличие от морфологических (Livezey, 1993), не подтвердили родственные отношения между *Chendytes* и *Mergini*, а показали, что *Chendytes* следует относить к трибе *Anatini* (Buckner et al., 2018).

Из среднего миоцена Вирджинии был описан *Mergus miscellus* Alvarez, 1978. Медиальный мыщелок тибиятарсуса этого ископаемого вида также выдается дистально, в чем схож с таковым *Mergini* gen. indet. (экз. ПИН, №2614/325). Кроме этого, *M. miscellus* и *Mergini* gen. indet из Малых Гол имеют схожие размеры. Возможно, тибиятарсус (экз. ПИН, №2614/325) принадлежит ископаемому крохалю, близкому к миоценовому *M. miscellus*. Молекулярно-генетическим данные датируют дивергенцию *Mergini* относительно других групп средним миоценом (~13 млн. л. н.; Sun et al., 2017), а появление современных представителей *Mergus* – поздним миоценом (~6.9 млн. л. н.; Sun et al., 2017). Эти данные вполне согласуются с находкой ископаемого крохалю *M. miscellus* в среднем миоцене.

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: дистальный фрагмент правой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/324); дистальный фрагмент правого тибиятарсуса (экз. ПИН, №2614/325).

PODICIPEDIFORMES Sharpe, 1891

СЕМЕЙСТВО PODICIPEDIDAE Fürbringer, 1888

Т и п о в о й р о д – *Podiceps* Latham, 1787

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 6 современных (del Hoyo, Collar, 2016) и 4 ископаемых рода – *Miodytes* Dimitrejevich, Gál, Kessler, 2002; *Thiornis* Navas, 1992; *Miobaptus* Švec, 1982; *Pliolymbus* Murray, 1967.

Род *Podiceps* Latham, 1787

Типовой вид – *Colymbus cristatus* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 5 современных видов и 10 ископаемых – *P. miocenicus* Kessler, 1984 из позднего миоцена Молдовы; *Podiceps moldavicus* Kessler, 1984 из позднего миоцена Молдовы; *P. solidus* Kurochkin, 1985 из раннего плиоцена Монголии; *P. pisanus* (Portis, 1888) из плиоцена Италии; *P. parvus* Shufeldt, 1913 из плиоцен-плейстоцена США; *P. subparvus* Miller et Bowman, 1958 из плиоцена США; *P. discors* Murray, 1967 из позднего плиоцена США; *P. arndti* Chandler, 1990 из позднего плиоцена США; *P. csarnotanus* Kessler, 2009 из позднего плиоцена Венгрии; *P. andinus* Meyer de Schauensee, 1959 (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение (рис. 9). Коракоид *Podiceps* от такового *Tachybaptus* (за исключением *Podiceps*, единственный современный род *Podicipedidae*, представители которого встречаются в Палеарктическом регионе) отличается заметно большими абсолютными размерами. От *Rollandia* и *Aechmophorus* коракоид *Podiceps* отличается большим градусом угла между стержнем и крючком акрокоракоидного отростка. От ископаемого рода *Miobaptus* коракоид *Podiceps* отличается отсутствием прокоракоидного отростка (Зеленков, Курочкин, 2015).

Замечания. Самое раннее появление рода в палеонтологической летописи – *Podiceps miocenicus* и *P. moldavicus* из позднего миоцена Молдовы (Kessler, 1984).

***Podiceps* sp.**

Рис. 9, б, д

Описание. Плечевая суставная поверхность коракоида дорсовентрально узкая; гленоидная губа слабо выступает латерально.

С р а в н е н и е (рис. 9). Коракоид *Podiceps* sp. из Малых Гол от такового современных поганок *P. cristatus*, *P. grisegena*, *P. auritus* и *P. nigricollis* отличается дорсовентрально узкой плечевой суставной поверхностью; от *P. nigricollis* и *P. auritus* – также большими абсолютными размерами. От ископаемой поганки *P. solidus* (Zelenkov, 2013) коракоид *Podiceps* sp. из Малых Гол отличается менее выступающей латерально гленоидной губой и меньшими абсолютными размерами. Кроме этого, от позднплиоценовых поганок *P. discors* (Murray, 1967) и *P. csarnotanus* (Kessler, 2009), известных по неперекрывающимся элементам скелета, и *P. pisanus*, в настоящее время рассматриваемой как подвид *P. auritus* (Kurochkin, 1985; Mlíkovský 2002; Zelenkov, 2013), *Podiceps* sp. из Малых Гол отличается большими абсолютными размерами.

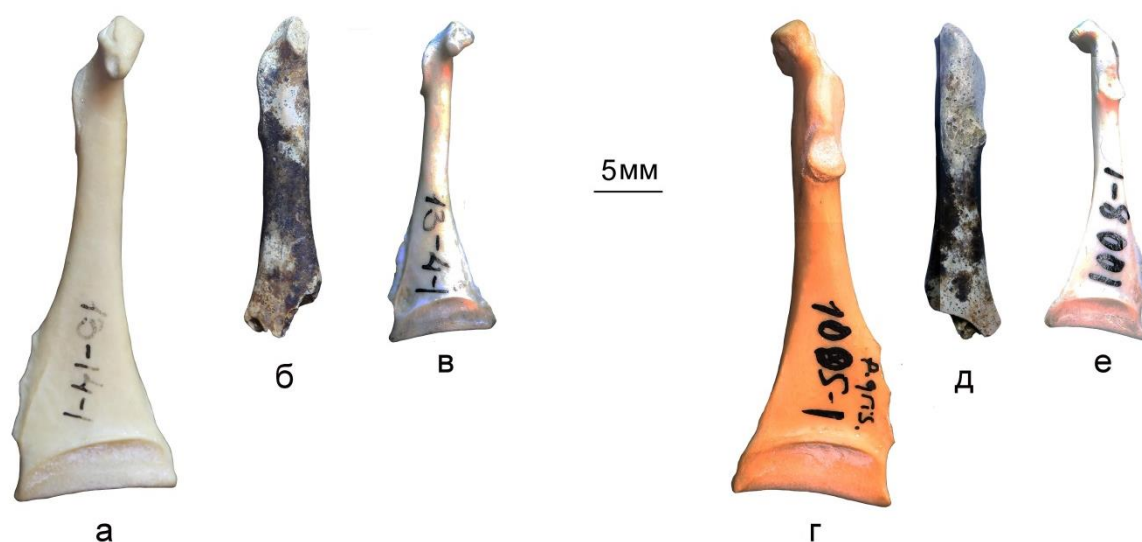


Рис. 9. Коракоиды Podicipedidae: а, г – *Podiceps grisegena*, современный; б, д – *Podiceps* sp., нижний плейстоцен Прибайкалья, экз. ПИН, №2614/326; в, е – *Tachybartus ruficollis*, современный. а–в – коракоиды с вентральной стороны, г–е – коракоиды с дорсальной стороны.

З а м е ч а н и я. *Podiceps* sp. из Малых Гол представляет собой ископаемую поганку с необычной для современных представителей рода морфологией (см. выше). Кроме названных вымерших форм, из плиоцена США известны еще 3 ископаемые *Podiceps*. Позднплиоценовая поганка *P. arndti*, описанная по задней конечности (Chandler, 1990),

схожа размерами с формой из Малых Гол. Ископаемая поганка *P. parvus* (Shufeldt, 1913) первоначально была описана по коракоидам, плечевым костям и тарсометатарсусам (гототип). Впоследствии выяснилось, что плечевые кости принадлежат представителю Rallidae, а часть коракоидов – Anatidae (Wetmore, 1937). Два коракоида, оставленные в рамках *P. parvus* (Wetmore, 1937), схожи по размерам с таковым *Podiceps* sp. из Малых Гол; схожие размеры имеет и еще одна ископаемая поганка *P. subparvus* (Miller et Bowman, 1958). Однако, морфология коракоидов *P. parvus* и *P. subparvus* не была описана подробно, что не позволяет установить взаимоотношения этих видов с *Podiceps* sp. из Малых Гол. Для выделения нового ископаемого вида или отнесение *Podiceps* sp. из Малых Гол к уже описанным ископаемым формам требуются также другие элементы скелета.

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, №2614/326).

OTIDIFORMES Wagler, 1830

СЕМЕЙСТВО OTIDIDAE Rafinesque, 1815

Т и п о в о й р о д – *Otis* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 11 современных (del Hoyo, Collar, 2016) и 3 ископаемых рода – *Ioriotis* Burchak-Abramovich et Vekua, 1981; *Miootis* Umanskaja, 1979; *Gryzaja* Zubareva, 1939.

Otididae gen. indet.

Otididae gen. indet: Курочкин, 1985, с. 91, табл. XI, фиг. 8, 9, рис. 44; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 235, рис. 78.

О п и с а н и е. Плантарный край сочленовной поверхности фаланги почти симметричен; в месте прикрепления сухожилия сгибателя пальца присутствует ямка.

З а м е ч а н и я. Фаланга отличается от таковой *Otis*, *Tetrax*, *Chariotis* и *Chlamydotis* почти симметричным плантарным краем сочленовной поверхности и неглубокой ямкой в месте прикрепления сухожилия сгибателя пальца (Зеленков, Курочкин, 2015).

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: первая фаланга III пальца левой лапы (экз. ПИН, №3381/426).

СЕМЕЙСТВО RALLIDAE Vigors, 1825

Т и п о в о й р о д – *Rallus* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 37 современных (del Hoyo, Collar, 2016) и 11 ископаемых родов – *Tertiariaporphygula* Kurochkin et Ganea, 1972; *Paraortygometra* Lambrecht, 1933; *Mioporphyrula* Zelenkov, 2015; *Pastushkinia* Zelenkov, 2013; *Crexica* Zelenkov, Panteleyev, De Pietri, 2017; *Miohypotaenidia* Zelenkov, Panteleyev, De Pietri, 2017, а также *Diaphorapteryx* Forbes, 1892; *Aphanapteryx* Frauenfeld, 1868; *Erythromachus* Milne-Edwards, 1873; *Caballus* Hutton, 1874 и *Munda* Bourne, 2013 (del Hoyo, Collar, 2016).

Род *Porzana* Vieillot, 1816

Т и п о в о й в и д – *Rallus porzana* Linnaeus, 1766

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 6 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и 8 ископаемых – *P. matraensis* Kessler, 2009 из среднего миоцена Венгрии; *P. risilla* (Kurochkin, 1980) из среднего миоцена Монголии; *Porzana estramosi* Jánossy, 1991 из среднего-позднего миоцена Венгрии; *P. kretzoii* Kessler, 2009 из позднего миоцена Венгрии; *Porzana botunensis* Bovev, 2015 из раннего плейстоцена Болгарии; *P. piercei* Olson et Wingate, 2000 из позднего плейстоцена Бермуд; *P. auffenbergi* Brodkorb, 1954 из среднего плейстоцена Флориды; *Porzana lacustris* Brodkorb, 1958 из плейстоцена Айдахо.

С р а в н е н и е (рис. 10). Коракоиды разных родов Rallidae хорошо диагностичны (Zelenkov et al., 2017). Коракоид *Porzana* от такового *Lewinia* отличается более краниально начинающимся медиальным надкраевым гребнем; от *Lewinia* и *Gallinula* – менее выступающим медиально прокоракоидным отростком, от *Gallinula* – также хорошо выраженной и в большей степени выступающей краниально апикальной частью акрокоракоидного отростка. От *Styx* коракоид *Porzana* отличается краниокаудально вытянутым акрокоракоидным отростком; от *Rallus* и *Zapornia* – в меньшей степени выступающим медиально медиокаудальным краем головки акрокоракоидного отростка, что лучше видно с дорсальной стороны; от *Fulica* – округлой формой головки акрокоракоидного отростка при виде с вентральной стороны, которая у *Fulica* вытянута краниокаудально.

***Porzana baikalica* sp. nov.**

Рис. 10, в, ж

Н а з в а н и е в и д а – от озера Байкал.

Г о л о т и п – ПИН, №2614/327, правый коракоид; Прибайкалье, местонахождение Малые Голы, нижний плейстоцен.

О п и с а н и е. В коракоиде медиальный надкраевый гребень начинается в значительной степени краниально; прокоракоидный отросток немного выступает медиально; апикальная часть акрокоракоидного отростка хорошо выражена; головка акрокоракоидного отростка при виде с вентральной стороны округлая, ее медиокаудальный край незначительно выступает медиально; акрокоракоидный отросток краниокаудально вытянут.

Р а з м е р ы. Коракоид (мм): наименьшая поперечная ширина стержня – 2.2; медиолатеральная длина акрокоракоидного отростка – 3.5; дорсовентральная ширина головки акрокоракоидного отростка – 3.2.

С р а в н е н и е. Птица, размером сопоставимым с современным *Rallus aquaticus*. Коракоид *P. baikalica* от современных представителей рода и от ископаемых

раннеплейстоценового *P. botunensis* (Boev, 2015) и среднеплейстоценового *P. auffenbergi* (Olson, 1974) отличается большими абсолютными размерами.

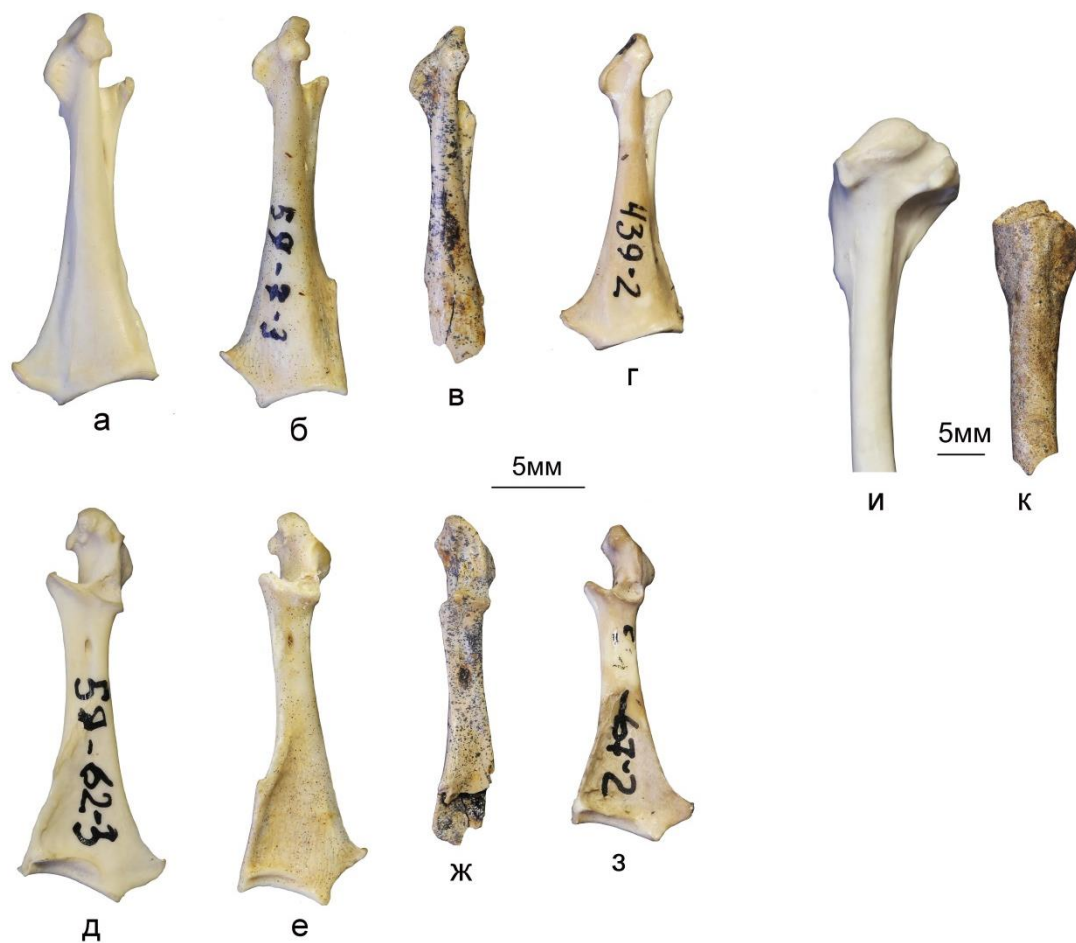


Рис. 10. Коракоиды и плечевые кости Rallidae: а, д – *Styx styx*, современный; б, е – *Rallus aquaticus*, современный; в, ж – *Porzana baikalica* sp. nov., нижний плейстоцен Прибайкалья, экз. ПИН, №2614/327; г, з – *Porzana porzana*, современный; и – *Fulica atra*, современный; к – *Fulica* sp., нижний плейстоцен Прибайкалья, экз. ПИН, №2614/328. а–г – коракоиды с вентральной стороны; д–з – коракоиды с дорсальной стороны; и, к – плечевые кости с каудальной стороны.

З а м е ч а н и я. Из раннего плейстоцена Айдахо по плечевой кости описан погоньш *P. lacustris* Brodtkorb, 1958. Размеры этого ископаемого вида, близки к таковым *P. baikalica*. С плечевой костью также был найден коракоид схожего размера (Brodtkorb, 1958), однако морфология коракоида не была описана.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Fulica* Linnaeus, 1758

Типовой вид – *Fulica atra* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 10 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и два ископаемых – *Fulica infelix* Brodkorb, 1961 из позднего плиоцена Орегона и *F. newtonii* Milne-Edwards, 1867, известный по субфоссильным остаткам с островов Реюньон и Маврикий (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение (рис. 10). От представителей других родов – *Rallus*, *Porzana*, *Zapornia*, *Crex*, *Lewinia* и *Gallinula* плечевая кость *Fulica* отличается большими абсолютными размерами. Кроме этого, плечевая кость *Fulica* характеризуется следующими особенностями: стержень длинный и тонкий, немного изогнут в средней части; в месте перехода стержня в проксимальный эпифиз при виде с каудальной стороны присутствует хорошо выраженное ребро, при этом стержень в поперечном срезе имеет треугольную форму; пекторальный гребень длинный, выступает дорсально относительно стержня; пневматическая впадина проксимодистально вытянута.

Замечания. Плечевая кость (экз. ПИН, №2614/328) от представителей *Ardeiformes* схожего размерного класса (из-за плохой сохранности кости плечевая кость схожа с таковой некоторых маленьких представителей *Ardeiformes* (например, *Ardeola*)) отличается вытянутым проксимодистально проксимальным эпифизом.

***Fulica* sp.**

Рис. 10, к

Описание. Стержень плечевой кости изогнут в средней части; пневматическая впадина проксимодистально вытянута; пекторальный гребень длинный, выступает дорсально относительно стержня.

З а м е ч а н и я. Абсолютные размеры плечевой кости (экз. ПИН, №2614/328) схожи с таковыми *Fulica atra*. Из-за плохой сохранности кости более точно установить видовую принадлежность невозможно.

Сведения об эволюционной истории *Fulica* очень скудны. Самое раннее появление рода в палеонтологической летописи – *Fulica infelix* из позднего плиоцена Орегона (Brodkorb, 1961). Находка *Fulica* sp. в раннем плейстоцене на сегодняшний день является второй по древности глобально и первой находкой рода в палеонтологической летописи Центральной Азии.

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: фрагмент левой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/328).

CHARADRIIFORMES Huxley, 1867

СЕМЕЙСТВО SCOLOPACIDAE VIGORS, 1825

Т и п о в о й р о д – *Scolopax* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 16 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016) и один ископаемый – *Mirolia* Ballmann, 2004.

С р а в н е н и е. Схожие размеры со Scolopacidae имеют представители Glareolidae, Charadriidae и Turnicidae. Так, лопатка Scolopacidae от таковой Glareolidae отличается массивной коракоидной суставной поверхностью и длинным телом лопатки; от Charadriidae – более заостренным акромионом и более округлой гленоидной суставной поверхностью, которая у Charadriidae краниокаудально вытянута; от Turnicidae – коротким телом, меньшими абсолютными размерами гленоидной суставной поверхности, которая у Turnicidae также вытянута дорсовентрально.

Коракоид Scolopacidae от такового Turnicidae отличается коротким стержнем, длинным прокоракоидным отростком и краниокаудально вытянутым проксимальным эпифизом, который у Turnicidae специфически сжат; от Glareolidae – длинным крючком

акрокоракоидного отростка и более выраженной апикальной частью головки акрокоракоидного отростка, а также меньшим расстоянием между прокоракоидным отростком и головкой; от Charadriidae – вытянутым медиально крючком, который у Charadriidae в большей степени загнут каудально.

Плечевая кость Scolopacidae от таковой Glareolidae и Turnicidae отличается дорсовентрально узкой головкой; от Glareolidae – также длинным стержнем, менее выдающимся краниально пекторальным гребнем, большими размерами отпечатка конечного сухожилия надкоракоидной мышцы и длинным сгибательным отростком; от Turnicidae – длинным дорсальным надмышцелковым отростком и формой дистального эпифиза, который у Turnicidae специфически вытянут вентрально; кроме этого, дорсальный гребень пневматической впадины у Turnicidae доходит до стержня кости, нависая над пневматической впадиной, тогда как у Scolopacidae гребень оканчивается над серединой впадины. От Charadriidae плечевая кость Scolopacidae отличается ориентированным краниально дорсальным надмышцелковым отростком, который у Charadriidae ориентирован более проксимально и более глубоким углублением в месте отпечатка плечевой мышцы.

Фаланга большого пальца крыла Scolopacidae от таковой Glareolidae отличается коротким зубцом на дистальной стенке и более широким каудальным обрамлением вентральной ямки; от Charadriidae – краниокаудально узкой и проксимодистально удлиненной формой.

Тибитарсус Scolopacidae от такового Charadriidae и Turnicidae отличается узким медиальным мышцелком; от Glareolidae и Turnicidae – длинным стержнем. Кроме этого от Charadriidae тибитарсус Scolopacidae отличается краниокаудально длинным медиальным мышцелком при виде с дистальной стороны; от Glareolidae – коротким медиальным мышцелком с краниальной стороны и выступающим медиально медиальным мышцелком с дистальной стороны; от Turnicidae – медиолатерально широким дистальным эпифизом.

Тарсометатарсус Scolopacidae от такового Charadriidae, Turnicidae и Glareolidae отличается, как правило, длинным стержнем. Кроме этого, от Glareolidae – узким дистальным эпифизом, потому как у Glareolidae блок метатарсалии IV выдвинут латерально, а блок метатарсалии II – медиально; от Turnicidae – узким и длинным блоком метатарсалии IV и массивным блоком метатарсалии II при виде с медиальной стороны; от Charadriidae – широким и более дистально расположенным блоком метатарсалии II.

Род *Limosa* Brisson, 1760

Типовой вид – *Scolopax limosa* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 4 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и 3 ископаемых – *L. vanrossemi* L. Miller, 1925 из среднего-позднего миоцена США; *L. ossivallis* Brodkorb, 1967 из раннего плиоцена США; *L. lacrimosa* Kurochkin, 1985 из ранний плиоцена Монголии.

Сравнение (рис 11). Лопатка *Limosa* отличается от таковой *Phalaropus*, *Lymnocyrtes*, *Calidris* и *Gallinago* коротким акромионом; от *Lymnocyrtes* и *Actitis* – менее выступающей латерально гленоидной суставной поверхностью; от *Scolopax* – меньшими размерами суставной поверхности для сочленения с вилочкой и в большей степени краниокаудально вытянутой гленоидной суставной поверхностью. От *Limnodromus* и *Xenus* лопатка *Limosa* отличается менее отклоненным дорсально относительно продольной оси кости акромионом; от *Limnodromus* – также удлинённой краниокаудально шейкой; от *Tringa* – незаостренным краниально акромионом; от *Numenius* – наличием сухожильного следа на медиальной поверхности акромиона.

Фаланга большого пальца крыла *Limosa* от такового большинства представителей Scolopacidae – *Scolopax*, *Xenus*, *Phalaropus*, *Gallinago*, *Limnodromus*, *Tringa* и *Calidris* отличается наличием хорошо выраженного бугорка на каудальной стенке проксимального основания. Кроме этого, от *Scolopax*, *Lymnocyrtes* и *Gallinago* фаланга большого пальца

крыла *Limosa* отличается хорошо выраженным утолщением в центральной части вентральной ямки; от *Limnocryptes* – не загнутым краниально зубцом на дистальной стенке; от *Scolorax* – менее изогнутым каудальным обрамлением вентральной ямки и более длинным зубцом на дистальной стенке; от *Numenius* – более глубокой проксимальной частью вентральной ямки.

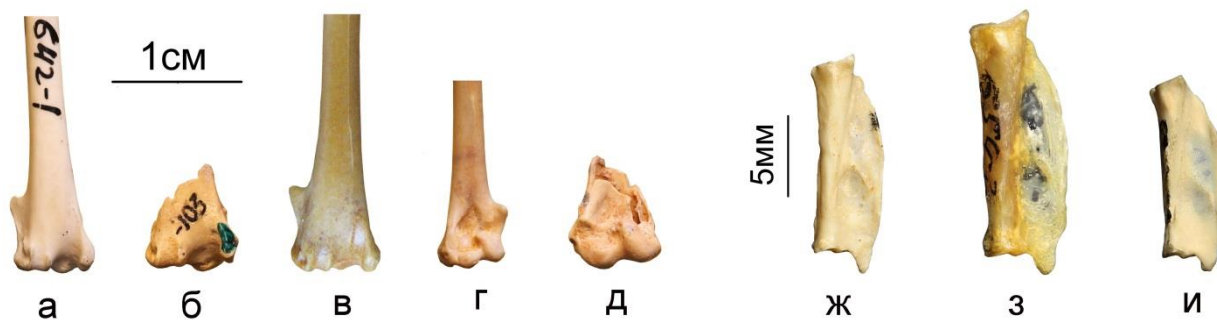


Рис. 11. Плечевые кости и фаланги Scolopacidae: а – *Limnodromus griseus*, современный; б, д – *L. primus* sp. nov., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №№2975/103; в – *L. semipalmatus*, современный; г – *Phalaropus fulicarius*, современный; е – *Limosa selengica* sp. nov., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/329; ж – *L. lapponica*, современный; з – *Gallinago solitaria*. а–в – плечевые кости с каудальной стороны; г, д – плечевые кости с краниальной стороны; е–з – фаланги с дорсальной стороны.

Тарсометатарсус *Limosa* отличается от такового *Xenus*, *Actitis* и *Calidris* менее расширяющимся дистально блоком метатарсалии III; от *Limnocryptes* – дистально расположенным блоком метатарсалии II; от *Scolorax* – грацильным дистальным эпифизом; от *Numenius* – проксимодистально вытянутым дистальным эпифизом; от *Limnodromus* – широкой латеральной межблоковой вырезкой.

З а м е ч а н и я. Отнесение тарсометатарсусов (экз. ПИН, №№2975/108,109,110) к *Limosa selengica* было основано на их абсолютных размерах, так как тарсометатарсус *Limosa* морфологически схож с таковым *Tringa* и *Gallinago*.

***Limosa selengica* sp. nov.**

Рис. 11, е

Название вида – от реки Селенга.

Голотип – ПИН, №2614/329, фаланга большого пальца крыла; Забайкалье, местонахождение Береговая, верхний плиоцен.

Описание. Акромион лопатки практически не отклонен дорсально относительно тела лопатки; акромион выдается заметно краниально относительно коракоидной поверхности; акромион не заострен дорсально при виде с краниальной стороны; коракоидная поверхность маленькая, располагается заметно дорсальнее, чем каудальная часть гленоидной суставной поверхности. В фаланге большого пальца крыла зубец на дистальной стенке острый; на каудальной стенке проксимального основания присутствует хорошо выраженный бугорок; вентральная ямка глубокая, утолщение в ее центральной части хорошо выражено. В тарсометатарсусе блок метатарсалии III длинный, незначительно расширен в дистальной части; блоки метатарсалий II и III начинаются почти на одном уровне; блок метатарсалии II при виде с медиальной стороны значительно выдается вентрально; латеральная межблоковая вырезка хорошо выражена.

Размеры. Лопатка (мм): высота головки – 5.6; длина гленоидной суставной поверхности – 4.6. Фаланга большого пальца крыла: проксимодистальная длина – 14.2; наибольшая краниокаудальная ширина – 4.2. Тарсометатарсус (экз. ПИН, №): наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза – 4.9; наибольшая длина дистального эпифиза от наиболее дистального края сосудистого отверстия – 3.8.

Сравнение (рис. 11). По размеру *L. selengica* близка к современному *Numenius minutus*. Лопатка *L. selengica* от таковой *L. limosa* отличается в меньшей степени отклоненным дорсально (относительно тела лопатки) акромионом; от *L. lapronica* – выступающим краниально относительно коракоидной поверхности акромионом.

Фаланга большого пальца крыла *Limosa selengica* от таковой *L. limosa* и *L. lapponica* отличается более острым зубцом на дистальной стенке. Кроме этого, *Limosa selengica* имеет меньшие абсолютные размеры по сравнению с *L. limosa* и *L. lapponica*.

З а м е ч а н и я. Из раннего плиоцена Монголии и США описаны ископаемые веретенники *L. lacrimosa* Kurochkin, 1985 и *L. ossivallis* Brodkorb, 1967, соответственно. *Limosa selengica* не имеет с этими видами перекрывающегося материала, поэтому провести сравнение невозможно. Отсутствие общих видов с раннеплиоценовыми фаунами Монголии и США позволяют рассматривать эту форму как новый ископаемый вид.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: голотип; два дистальных фрагмента левых (экз. ПИН, №2975/109,110) и один дистальный фрагмент правого (экз. ПИН, №2975/108) тарсометатарсуса. Местонахождение Шамар: краниальный фрагмент левой лопатки (экз. ПИН, №3381/468).

Род *Gallinago* Brisson, 1760

Т и п о в о й в и д – *Scolopax gallinago* Linnaeus, 1758.

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 17 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и 2 ископаемых – *Gallinago azovica* Zelenkov, Panteleyev, 2015 из позднего миоцена России (Приазовье); *Gallinago veterior* Jánossy, 1979 из раннего плиоцена Венгрии.

С р а в н е н и е. Тибиотарсус *Gallinago* отличается от такового от *Phalaropus*, *Actitis*, *Limnodromus*, *Numenius* и *Limosa* медиолатерально узким медиальным мышцелком; от *Numenius* и *Limosa* – также меньшими размерами медиального надмышцелка; от *Limnodromus* – проксимодистально длинным медиальным мышцелком. От *Lymnocryptes*, *Calidris* и *Xenus* тибиотарсус *Gallinago* отличается в большей степени выступающим медиально медиальным мышцелком в его каудальной части при виде с дистальной стороны; от *Tringa* – медиолатерально узким дистальным эпифизом и широким латеральным мышцелком. От

Scolopax tibiotarsus Gallinago отличается краниокаудально вытянутым латеральным мышцелком при виде с латеральной стороны, который у *Scolopax* более округлый, а также вогнутой поверхностью, располагающейся латеральнее надсухожильного мостика, которая у *Scolopax* выпуклая и плавно переходит в латеральный мышцелок (Зеленков, 2011).

З а м е ч а н и я. Ископаемая летопись *Gallinago* довольно скудна. Известны только два ископаемых вида – *Galinago azovica* (Zelenkov, Panteleyev, 2015) и *Gallinago veterior* (Jánossy, 1979), а также известны остатки *Gallinago* sp. из позднего миоцена Венгрии (Jánossy, 1991) и *Gallinago*. aff. *G. media* из раннего плиоцена США (Olson, Rasmussen, 2001).

***Gallinago* sp.**

Gallinago sp.: Зеленков, 2011, с. 155, Табл. XII, фиг. 11.

О п и с а н и е. См. Зеленков, 2011.

З а м е ч а н и я. Размеры тибiotарсуса схожи с таковыми современного *Scolopax minor*. Сравнение кости с некоторыми представителями *Gallinago* были приведены ранее (Зеленков, 2011).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: дистальный фрагмент левого тибiotарсуса (экз. ПИН, №2975/113).

Род *Limnodromus* Wied, 1833

Т и п о в о й в и д – *Scolopax noveboracensis* Gmelin, 1789 = *Scolopax grisea* Gmelin, 1789.

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 3 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е (рис 11). Лопатка *Limnodromus* от таковой *Limosa*, *Gallinago* и *Numenius* отличается грацильным акромионом; от *Gallinago*, *Limnocyrtus* и *Phalaropus* – краниокаудально вытянутой гленоидной суставной поверхностью; от *Actitis* – менее

выступающей латерально гленоидной суставной поверхностью; от *Xenus* – меньшим углублением между акромионом и коракоидной поверхностью.

Коракоид *Limnodromus* от такового *Calidris*, *Limosa* и *Tringa* отличается грацильным акрокоракоидным отростком; от *Gallinago* и *Lymnocyrtes* – большими абсолютными размерами отпечатка двуглавой мышцы плеча, от *Phalaropus* – меньшими размерами; от *Numenius* – глубокой вырезкой между крючком акрокоракоидного отростка и стержнем. От *Lymnocyrtes*, *Scolopax* и *Xenus* коракоид *Limnodromus* отличается морфологией крючка: от *Xenus* – более длинным, от *Scolopax* – не загнутым каудально, от *Lymnocyrtes* – расширенным в дистальной части.

Плечевая кость *Limnodromus* от таковой *Phalaropus*, *Calidris* и *Tringa* отличается плохо выраженным углублением в месте отпечатка плечевой мышцы; от *Tringa* и *Calidris* – коротким стержнем; от *Limosa* – в большей степени выступающим каудально вентральной поверхностью вентрального бугорка. От *Lymnocyrtes* плечевая кость *Limnodromus* отличается дорсовентрально ориентированной головкой и дорсовентрально широким проксимальным эпифизом, от *Actitis* – проксимодистально широким проксимальным эпифизом; от *Numenius* – проксимодистально узким пекторальным гребнем; от *Xenus* – коротким сгибаемым отростком.

Тибиятартус *Limnodromus* от такового *Phalaropus*, *Actitis* и *Lymnocyrtes* отличается медиолатерально широким дистальным эпифизом; от *Lymnocyrtes* – более выраженным бугорком малоберцовой мышцы. Кроме этого, от *Numenius* и *Calidris* тибиятартус *Limnodromus* отличается медиолатерально узким медиальным мышцелком, от *Gallinago* – широким; от *Tringa* – узким латеральным мышцелком; от *Tringa* и *Gallinago* – проксимодистально коротким медиальным мышцелком.

Тарсометатарус *Limnodromus* отличается от такового *Scolopax* и *Gallinago* грацильным дистальным эпифизом; от *Actitis* и *Calidris* – менее расширяющимся дистально блоком метатарсалии III; от *Limosa* и *Xenus* – узкой латеральной межблоковой вырезкой. От

Phalaropus тарсометатарсус *Limnodromus* отличается менее выдающимся медиально блоком метатарсалии II; от *Limnocryptes* – менее ориентированным проксимально вентральной частью блока метатарсалии II с медиальной стороны; от *Tringa* – более широким блоком метатарсалии II.

***Limnodromus primus* sp. nov.**

Рис. 11, б, д

Limnodromus sp.: Курочкин, 1985, с. 102, рис. 48, 49, табл. XIV, фиг. 1–4, 7–10.

Limnodromus sp.: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 230., рис. 76.

Название вида – от *primus* (лат.) – первый.

Голотип – ПИН, №2975/103, дистальный фрагмент левой плечевой кости; Забайкалье, местонахождение Береговая, верхний плиоцен.

Размеры. Тарсометатарсус (мм; экз. ПИН, №2975/111): наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза – 4.4; наибольшая длина дистального эпифиза от наиболее дистального края сосудистого отверстия – 3.4. Промеры остальных костей см. Курочкин, 1985.

Сравнение (рис. 11). *L. primus* имеет схожие абсолютные размеры с *L. semipalmatus*, от которого отличается в большей степени выступающей дистально локтевой ямкой плечевой кости. От других современных видов – *L. griseus* и *L. scolopaceus* ископаемый *L. primus* отличается большими абсолютными размерами (Курочкин, 1985).

Замечания. На присутствие бекасовидного веретенника (*Limnodromus* sp.) в Береговой и Шамаре указывалось ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2011). Однако, сравнение со схожим по размеру *L. semipalmatus* не проводилось, ввиду отсутствие этого вида в сравнительной коллекции, из-за чего видовой статус бекасовидному веретеннику не присваивался. Нами было проведено сравнение плечевых костей *L. primus* и *L. semipalmatus*

(см. выше) с помощью фотографий *L. semipalmatus* из коллекции Национального музея естественной истории (Вашингтон).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: голотип; краниальные фрагменты грудины (экз. ПИН, №№2975/8/100/123); дорсальные фрагменты левого и правого коракоидов (экз. ПИН, №№2975/99/121); краниальные фрагменты правых лопаток (экз. ПИН, №№2975/9,/104,/105); проксимальные фрагменты левой плечевой кости (экз. ПИН, №№2975/3,/102,/133,/134); дистальные фрагменты левой плечевой кости (экз. ПИН, №№2975/6,/131); дистальные фрагменты правой плечевой кости (экз. ПИН, №№2975/127,/128,/129,/130); дистальные фрагменты левых тибиятарсусов (экз. ПИН, №№2975/97,115,117), дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, №2975/111).

Местонахождение Шамар: краниальный фрагмент правой лопатки (экз. ПИН, №3381/464); проксимальные фрагменты плечевых костей (экз. ПИН, №№3381/460,/461,/462); дистальный фрагмент левой плечевой кости (экз. ПИН, №3381/467); дистальные фрагменты тибиятарсусов (экз. ПИН, №№3381/463,/465,/466).

Род *Phalaropus* Brisson, 1760

Т и п о в о й в и д – *Tringa fulicaria* Linnaeus, 1758.

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 2 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и ископаемый – *Phalaropus eleonoraе* Kurochkin, 1985 из позднего плиоцена России.

С р а в н е н и е. Плечевая кость *Phalaropus* от таковой большинства родов – *Scolopax*, *Limosa*, *Limnocryptes*, *Xenus*, *Actitis*, *Tringa* и *Gallinago* отличается проксимально расположенной пневматической впадиной. Кроме этого, от *Scolopax*, *Numenius* и *Limosa* плечевая кость отличается загнутым вентрально сгибаемым отростком; от *Scolopax* и *Gallinago* – выдающимся краниально пекторальным гребнем в его дистальной части; от

Actitis и Numenius – проксимодистально узким пекторальным гребнем; от Xenus и Tringa – более выраженным дорсальным бугорком. От Limnodromus плечевая кость Phalaropus отличается большим углублением в месте отпечатка плечевой мышцы; от Calidris – длинным прямым стержнем и более дорсовентрально узким проксимальным эпифизом; от Lymnocryptes – дорсовентрально ориентированной головкой.

Phalaropus eleonoraе Kurochkin, 1985

Phalaropus eleonoraе: Курочкин, 1985, с. 104, табл. XIV, фиг. 5, 6; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 232, Табл. XXVI, фиг. 7, 8.

Г о л о т и п – ПИН, №2975/135, левая плечевая кость; Забайкалье, местонахождение Береговая, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. Головка плечевой кости удлинена дорсовентрально; дорсальный бугорок доходит до головки плечевой кости; пневматическая впадина неглубокая; дорсальный надмышцелковый отросток имеет небольшие размеры; вентральный надмышцелковый бугорок маленький, гребень, тянущийся от него в проксимальном направлении, тонкий; сгибаемый отросток притуплен с дистальной стороны (по Зеленков, Курочкин, 2015).

Р а з м е р ы. См. Курочкин, 1985.

З а м е ч а н и я. Описание кости и сравнение с современными видами были приведены ранее (Курочкин, 1985).

М а т е р и а л. Голотип.

Scolopacidae gen. indet.

(partim) Limnodromus sp.: Курочкин, 1985, с. 102.

З а м е ч а н и я. Первоначально тибиотарсус (экз. ПИН, №2975/116) был отнесен к Limnodromus sp. (Курочкин, 1985), однако он имеет плохую сохранность, что не позволяет

установить родовой статус (Зеленков, 2011). Коракоиды (экз. ПИН, №3381/468,/469) от такового *L. primus* отличаются более широким диафизом (Зеленков, 2011). Описание костных остатков были приведены ранее (Зеленков, 2011; Курочкин, 1985).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: дистальный фрагмент правого тибиятарсуса (экз. ПИН, №2975/116). Местонахождение Шамар: краниальные фрагменты правого и левого коракоидов (экз. ПИН, №3381/468,/469).

Scolopacidae gen. indet. 2

С р а в н е н и е. Плечевая кость (экз. ПИН, №2614/330) от таковой представителей некоторых семейств – *Burhinidae*, *Haematorodidae*, *Recurvirostridae* и *Laridae* отличается меньшими абсолютными размерами; от *Turnicidae* – формой дистального эпифиза, который у *Turnicidae* специфически вытянут вентрально. От *Charadriidae* плечевая кость (экз. ПИН, №2614/330) отличается более глубоким углублением в месте отпечатка плечевой мышцы; от *Glareolidae* – длинным гибательным отростком.

З а м е ч а н и я. Абсолютные размеры плечевой кости (экз. ПИН, №2614/330) схожи с таковыми *Phalaropus eleopogae*, однако кость имеет плохую сохранность, что не позволяет отнести ее к конкретному роду и виду.

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: дистальный фрагмент левой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/330).

СЕМЕЙСТВО SCOLOPACIDAE/CHARADRIIDAE/GLAREOLIDAE indet

С р а в н е н и е. Локтевые кости (экз. ПИН, №2614/331–334) от таковых представителей схожего размерного класса – *Limnodromus* отличаются более дорсовентрально широким дорсальными мышцелками и немного более изогнутыми стержнями относительно дистальных эпифизов; от *Gallinago* – в большей степени выступающими вентрально пястными бугорками.

З а м е ч а н и я. Локтевые кости могут принадлежать представителю Scolopacidae, Charadriidae или Glareolidae среднего размерного класса.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: дистальные фрагменты левой (экз. ПИН, №2614/331) и 3-х правых локтевых костей (экз. ПИН, №2614/332–334).

ОТРЯД FALCONIFORMES Sharpe, 1874

СЕМЕЙСТВО FALCONIDAE Vigors, 1824

Т и п о в о й р о д – *Falco* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 11 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016) и 1 ископаемый – *Petrosushkinia* Zelenkov, 2015.

С р а в н е н и е. В отряде только одно семейство.

Род *Falco* Linnaeus, 1758

Т и п о в о й в и д – *Falco subbuteo* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 38 современных (del Hoyo, Collar, 2016) вида и 11 ископаемых – *Falco medius* Umanskaja, 1981 из позднего миоцена Украины; *F. hezhengensis* Li et al., 2014 из позднего миоцена Китая; *Falco pisanus* Poris, 1887 (Umanskaya, 1981) из среднего плиоцена Италии; *Falco umanskajae* Sobolev, 2003 из позднего плиоцена Украины (MN16, Куяльник); *Falco bakalovi* Воев, 1999 из позднего плиоцена Болгарии (MN17; Выршец); *Falco antiquus* из среднего плейстоцена Франции Mourer-Chauviré, 1975 (Tyrberg, 1998); *F. chowi* Hou, 1993 из среднего плейстоцена Китая; *Falco readei* Brodkorb, 1959 из плейстоцена Флориды; *F. oregonus* из среднего плейстоцена Северной Америки Brodkorb, 1959; *F. swarthi* (Miller, 1927) из плейстоцена Калифорнии; *F. kurochkini* Suarez et Olson, 2001 из плейстоцена Кубы; *F. duboisi* Cowles, 1994, известный по субфосильным костным остаткам из Франции (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. В семействе один род, представители которого обитают в Палеарктическом регионе.

Falco shamaricus sp. nov.

Рис 12, в, ж, п, у, ч, л, я

Н а з в а н и е в и д а – от местонахождения Шамар.

Г о л о т и п – ПИН, №2614/336, проксимальный фрагмент правого коракоида; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. В коракоиде при виде с дорсальной стороны отросток апикальной части головки акрокоракоидного отростка заострен и вытянут медио-дистально, а также выступает дорсально относительно головки акрокоракоидного отростка; краниальный акрокоракоидный гребень дорсовентрально широкий. В фаланге большого пальца крыла бугор в дистальной части краниального утолщения при виде с вентральной стороны хорошо выражен и выступает вентрально; выступ в дистальной части краниального утолщения почти не выражен; проксимальный конец массивный. Кроме этого, фаланга проксимодистально короткая. В тибиярбусе вырезка между медиальным и латеральным мыщелками с дистальной стороны медиолатерально узкая; латеральный мыщелок с дистальной стороны заострен латерально; дистальный эпифиз вытянут проксимодистально с краниальной стороны и краниокаудально широкий при виде с дистальной стороны; латеральный мыщелок проксимодистально длинный; медиальный мыщелок массивный. В тарсометатарбусе крыловидный отросток ориентирован в значительной степени вентрально; блок метатарсалии II широкий, блок метатарсалии IV проксимодистально длинный.

Р а з м е р ы. Коракоид (мм): медиолатеральная длина акрокоракоидного отростка – 6.4; проксимодистальная длина головки акрокоракоидного отростка – 6.8; наибольшая ширина гленоидной губы – 2.8. Фаланга большого пальца крыла: проксимодистальная длина – 11.5; наибольшая краниокаудальная ширина – 5.0. Тибиярбус: ширина дистального

эпифиза – 7.1; высота дистального эпифиза – 5.7. Тарсометатарсус: ширина дистального эпифиза – 7.7; наибольшая длина дистального эпифиза от наиболее дистального края сосудистого отверстия – 4.8.

С р а в н е н и е (рис. 12). Ископаемый сокол *F. shamaricus* имеет пропорции тела, отличающиеся от современных представителей рода, при этом по размеру *F. shamaricus* наиболее схож с современным *F. columbarius*. От *F. cherryg*, *F. rusticolus* и *F. peregrinus* надежно отличается значительно меньшими абсолютными размерами, в связи с чем морфологическое сравнение с названными соколами не проводилось.

Корakoид *F. shamaricus* от такового *F. columbarius*, *F. amurensis* и *F. tinnunculus* отличается заостренным и вытянутым медио-дистально отростком апикальной части головки акрокорakoидного отростка с дорсальной стороны, выступающим дорсально относительно головки акрокорakoидного отростка. На корakoиде *F. subbuteo*, *F. naumanni*, *F. vespertinus* и *F. sparverius* этот отросток присутствует, однако выражена плохо, в отличие от корakoида *F. shamaricus*. От *F. columbarius* корakoид *F. shamaricus* также отличается дорсовентрально широким краниальным акрокорakoидным гребнем. Кроме этого, корakoид *F. shamaricus* от таковых *F. sparverius*, *F. amurensis*, *F. naumanni*, *F. tinnunculus* и *F. vespertinus* отличается большими абсолютными размерами.

Лучевая кость *F. shamaricus* от таковой *F. sparverius*, *F. vespertinus*, *F. naumanni*, *F. amurensis*, *F. columbarius* и *F. tinnunculus* отличается большими абсолютными размерами.

Фаланга большого пальца крыла *Falco shamaricus* от таковой *F. sparverius*, *F. vespertinus*, *F. naumanni*, *F. columbarius*, *F. amurensis*, *F. subbuteo* и *F. tinnunculus* отличается наличием хорошо выраженного, выступающего вентрально бугра в дистальной части краниального утолщения при виде с вентральной стороны; от *F. vespertinus*, *F. naumanni*, *F. columbarius*, *F. amurensis*, *F. tinnunculus* и *F. subbuteo* – также меньшей длиной фаланги; от *F. sparverius*, *F. vespertinus*, *F. naumanni*, *F. amurensis*, *F. subbuteo* и *F. tinnunculus* – почти невыраженным выступом в дистальной части краниального утолщения, выступающим

краниально; от *F. sparverius* и *F. vespertinus* – массивностью проксимального конца. Кроме этого, фаланга большого пальца крыла *F. shamaricus* от таковой *F. subbuteo* отличается меньшими абсолютными размерами.

Тибиотарсус *F. shamaricus* от такового *F. naumanni*, *F. subbuteo*, *F. amurensis* и *F. vespertinus* отличается медиолатерально узкой вырезкой между медиальным и латеральным мышцелками с дистальной стороны; от *F. naumanni*, *F. vespertinus*, *F. subbuteo*, *F. tinnunculus* и *F. sparverius* – более заостренным латерально латеральным мышцелком при виде с дистальной стороны; от *F. subbuteo* – также вытянутым проксимодистально дистальным эпифизом с краниальной стороны и краниокаудально широким дистальным эпифизом при виде с дистальной стороны; от *F. columbarius* – проксимодистально длинным латеральным мышцелком и массивным медиальным мышцелком при виде с краниальной стороны. Кроме этого, тибиотарсус *F. shamaricus* от такового *F. tinnunculus*, *F. amurensis*, *F. subbuteo*, *F. vespertinus*, *F. sparverius* и *F. naumanni* отличается большими абсолютными размерами.

Тарсометатарсус *F. shamaricus* от такового *F. naumanni*, *F. amurensis*, *F. columbarius* и *F. sparverius* отличается более вентрально ориентированным крыловидным отростком, который у названных видов ориентирован медиальнее; от *F. columbarius* – более широким блоком метатарсалии II; от *F. vespertinus* и *F. subbuteo* – проксимодистально длинным блоком метатарсалии IV. Кроме этого, от *F. amurensis*, *F. tinnunculus*, *F. columbarius*, *F. naumanni*, *F. vespertinus*, *F. sparverius* и *F. subbuteo* тарсометатарсус *Falco shamaricus* отличается большими абсолютными размерами.

Кроме этого, тибиотарсус *F. shamaricus* от такового ископаемого плейстоценового сокола *F. readei* отличается менее глубокой межмышцелковой ямкой (Brodkorb, 1959). Тарсометатарсус *F. shamaricus* от такового плиоценового ископаемого сокола *F. umanskajae* (Sobolev, 2003) отличается проксимодистально коротким блоком метатарсалии II и большими абсолютными размерами; от гигантского плейстоценового сокола *F. swarthi* (Miller, 1927) – значительно меньшими абсолютными размерами.

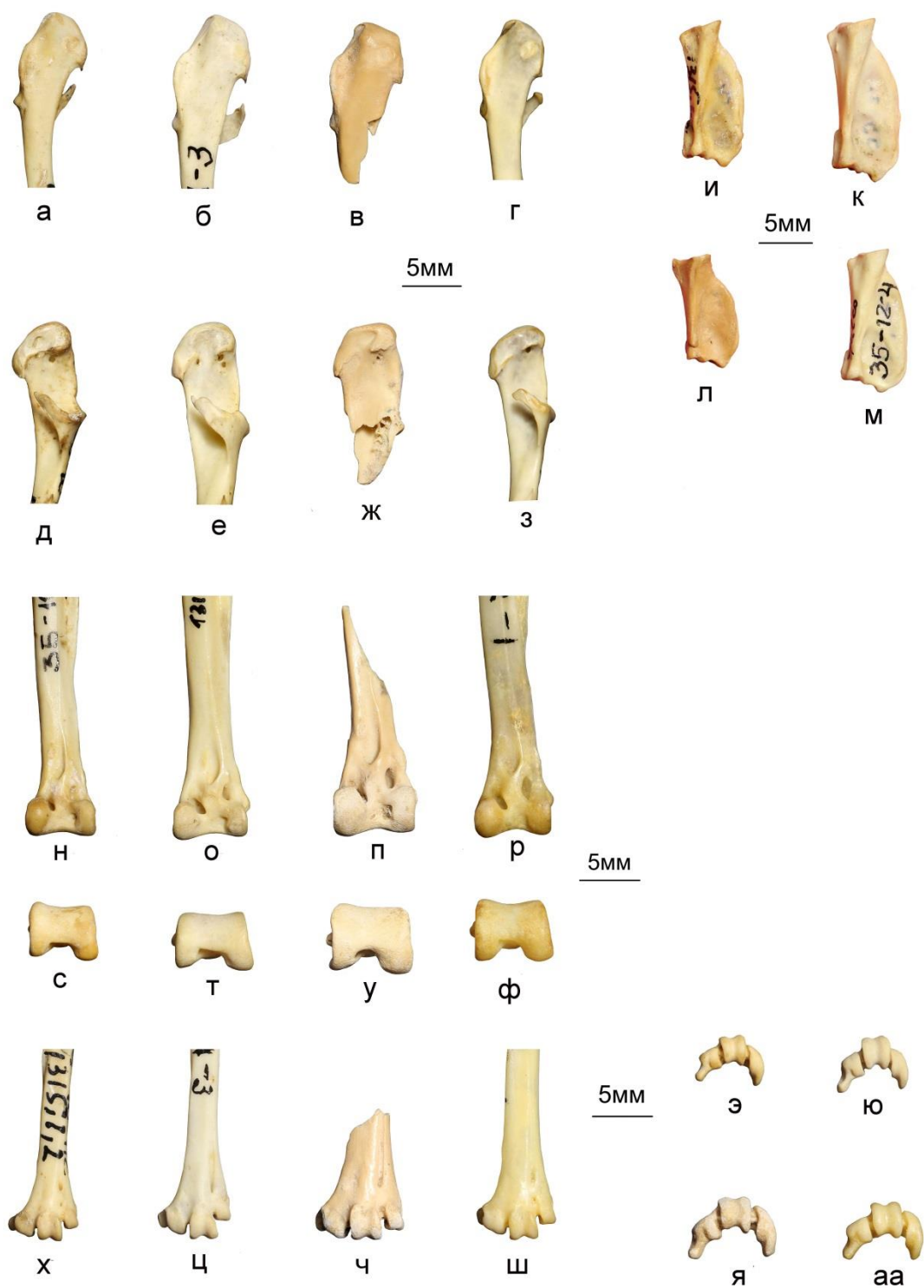


Рис. 12. Коракоиды, фаланги, тибитарсусы и тарсометатарсусы Falconidae: а, д, н, с, х, и, э – *Falco naumanni*, современный; б, е, о, т, ц, к, ю – *F. subbuteo*, современный; в, ж, п, у, ч, л, я – *Falco shamaricus* sp. nov., верхний плиоцен Северной Монголии: в, ж – экз. ПИН, №2614/336, л – экз. ПИН, №2614/335, п, у – экз. ПИН, №3381/482, ч, я – экз. ПИН, №3381/494; г, з, р, ф, ш, м, аа – *F. tinnunculus*, современный; а–г – коракоиды с вентральной стороны; д–з – коракоиды с дорсальной стороны; н–р – фаланги с дорсальной стороны; с–ф –

тибиотарсусы с краниальной стороны; х–ш – тиббиотарсусы с дистальной стороны; и–м – тарсометатарсусы с дорсальной стороны; э–аа – тарсометатарсусы с дистальной стороны.

З а м е ч а н и я. Кроме вышеупомянутых ископаемых представителей *Falco*, известен ряд плиоценовых и плейстоценовых находок рода по неперекрывающемуся материалу с территории Евразии и Северной Америки. Так, из позднего плиоцена Болгарии (MN17; Выршец) по тазовой кости был описан ископаемый сокол *F. bakalovi* Voev, 1999. Абсолютные размеры этого сокола наиболее близки к современному *F. peregrinus*, ввиду чего *F. shamaricus* отличается от *F. bakalovi* меньшими абсолютными размерами. По фрагментированной локтевой кости известен ископаемый сокол *F. pisanus* Poris, 1887 (Umanskaya, 1981) из среднего плиоцена Италии. Локтевая кость этого сокола довольно крупная (Umanskaya, 1981), ввиду чего *F. shamaricus* отличается от *F. pisanus* меньшими абсолютными размерами. Из среднего плейстоцена Франции известен сокол *F. antiquus* Mourer-Chauviré, 1975 (Tyrberg, 1998). Абсолютные размеры этого ископаемого сокола также больше таковых *Falco shamaricus*. Также из среднего плейстоцена Китая по тиббиотарсусу описан довольно крупный ископаемый сокол *Falco chowi* (Hou, 1993). Кроме этого, из среднего плейстоцена Северной Америки по карпометакарпусу был описан сокол *F. oregonus* Brodkorb, 1959 (Umanskaya, 1981), абсолютные размеры которого схожи с таковыми *F. peregrinus* и заметно больше таковых *F. shamaricus*. Из плейстоцена Кубы был описан почти полный скелет ископаемого сокола *F. kurochkini*, с необычно длинными и тонкими ногами для представителей рода (Suarez et Olson, 2001).

Эволюция *Falco* на видовом уровне массово происходила в плиоцене – плейстоцене, о чем свидетельствуют как палеонтологические, так и молекулярные данные (см. Главу 2).

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: голотип, дистальный фрагмент правой лучевой кости (экз. ПИН, № 3381/495); фаланга большого пальца крыла (экз. ПИН, №2614/335), дистальный фрагмент левого тиббиотарсуса (экз. ПИН, № 3381/482); дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 3381/494).

ОТРЯД ACCIPITRIFORMES Vieillot, 1816

СЕМЕЙСТВО ACCIPITRIDAE (Vieillot, 1816)

Типовой род – Accipiter Brisson, 1760

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 67 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016) и 2 ископаемых – Venerator Kurochkin, 1968 и Bermuteo Olson, 2008, известный по субфосильным остаткам с Бермудских островов.

Род Haliaeetus Savigny, 1809

Типовой вид – Haliaeetus nisus Savigny, 1809 = Falco albicilla L., 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. Восемь современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и два ископаемых – *H. piscator* Milne-Edwards, 1869, средний миоцен; *H. fortis* Kurochkin, 1985, поздний миоцен.

С р а в н е н и е. Карпометакарпус (экз. ИЗК, № 2483) был отнесен к данному роду на основании наличия бугристости, соединяющей гороховидный отросток и основание малой метакарпалии; у близкого по строению карпометакарпуса рода *Aquila* эта бугристость отсутствует (Зеленков, 2011).

Haliaeetus sp.

Haliaeetus sp.: Курочкин, 1985. С. 95, Табл. XIV, фиг. 11, 12; Зеленков, Курочкин, 2015 с. 247, Табл. XXVI, фиг. 25.

О п и с а н и е. Краниальная пястная ямка карпометакарпуса широкая; дистальное ребро переднего пястного отростка тонкое.

Р а з м е р ы. См. Зеленков, 2011.

С р а в н е н и е. Карпометакарпус (экз. ИЗК, № 2483) по размерам схож с таковым современного *H. leucoserphalus*. От *H. albicilla* карпометакарпус *Haliaeetus* sp. отличается

более широкой краниальной пястной ямой и тонким дистальным ребром переднего пястного отростка, что может быть связано с более крупными размерами ископаемого экземпляра (Зеленков, Курочкин, 2015).

З а м е ч а н и я. Карпометакарпус (экз. ИЗК, № 2483) имеет плохую сохранность, в связи с чем установить видовой статус невозможно.

М а т е р и а л. Местонахождение Тологой: фрагмент проксимального эпифиза правого карпометакарпуса (экз. ИЗК, № 2483), поздний плиоцен.

Род *Aegyptus* Savigny, 1809

Т и п о в о й в и д – *Vultur niger* Gmelin, 1788 = *Vultur monachus* Linnaeus, 1766.

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. Один современный вид (del Hoyo, Collar, 2016) и два ископаемых – *Aegyptus tugarinovi* Zelenkov, Manegold, 2015 из раннего плиоцена Молдовы; *Aegyptus varswaterensis* из раннего плиоцена Южной Африки (Manegold et al., 2014).

С р а в н е н и е. *Os carpi ulnare* *Aegyptus* от таковой других Accipitridae (за исключением *Gyps*) отличается большими абсолютными размерами. Кроме этого, от большинства родов – *Pernis*, *Elanus*, *Neophron*, *Gypaetus*, *Aquila*, *Circus*, *Accipiter*, *Milvus*, *Buteo* и *Haliaeetus* *os carpi ulnare* *Aegyptus* отличается наличием хорошо выраженных пневматических отверстий: в дорсальной части каудальной поверхности, на проксимальной поверхности у основания короткой ножки, также серия отверстий расположена вдоль и под нависанием длинной ножки над проксимальной поверхностью. От *Elanus*, *Neophron*, *Aquila*, *Circus*, *Gypaetus*, *Milvus*, *Buteo* и *Accipiter* *os carpi ulnare* *Aegyptus* отличается нависающей длинной ножкой над проксимальной поверхностью. Такое нависание присутствует на *os carpi ulnare* *Gyps*, под которым присутствует большое пневматическое отверстие, тогда как у *Aegyptus* – несколько маленьких. От *Gyps*, *Aquila*, *Accipiter* *Buteo* и *Circus* *os carpi ulnare* *Aegyptus* отличается косо ориентированной суставной поверхностью для сочленения с

паястным блоком; от *Gypaetus*, *Haliaeetus*, *Buteo* и *Accipiter* – более краниокаудально вытянутой длинной ножкой; от *Neophron*, *Gyps* и *Haliaeetus* – в большей степени выступающим дистально бугорком в середине дистальной поверхности.

З а м е ч а н и я. Из позднего плейстоцена Испании по проксимальному фрагменту локтевой кости был описан гриф *Aegyptius prepyrenaicus* Hernández, 2001. Однако, как было замечено, локтевая кость недостаточно диагностична, поэтому *A. prepyrenaicus* следует рассматривать как *nomen dubium* (Sánchez Marco, 2007).

***Aegyptius* sp.**

О п и с а н и е. Длинная ножка *os carpi ulnare* длинная; на кости присутствуют хорошо выраженные пневматические отверстия: в дорсальной части каудальной поверхности, на проксимальной поверхности у основания короткой ножки, вдоль и под нависанием длинной ножки над проксимальной поверхностью.

Р а з м е р ы. *Os carpi ulnare* (мм): дорсовентральная ширина – 22.2; наибольшая краниокаудальная ширина – 16.3.

С р а в н е н и е. *Os carpi ulnare* *Aegyptius* sp. из Тологоя от таковой *A. varswaterensis* (Manegold et al., 2014) отличается большей длиной длинной ножки, которая у *A. varswaterensis* равна по длине короткой ножке; от *A. tugarinovi* – меньшими абсолютными размерами (Manegold, Zelenkov, 2015).

З а м е ч а н и я. Возможно, *Os carpi ulnare* (экз. ВСГИ, №1226) принадлежит современному грифу *A. monachus* (чтобы проверить это предположение требуются более диагностичные элементы скелета). Согласно молекулярно-генетическим данным дивергенция между *A. monachus* и *Torgos tracheliotus* датируется поздним плиоценом (~ 3 млн. л. н.; Nagy, Tökölvi, 2014), что соответствует предположительной находки *A. monachus* в раннем плейстоцене.

М а т е р и а л. Os carpi ulnare (экз. ВСГИ, №1226), местонахождение Тологой (Забайкалье), нижний плейстоцен.

ОТРЯД PASSERIFORMES

З а м е ч а н и я. Семейства Passeriformes могут быть различены по основным диагностическим элементам скелета (см. разделы «сравнения» в очерках ниже; см. также рис.

13). Отдельные признаки по выборочным элементам скелета были указаны в ряде работ:

Коблик, 1994; Пантелеев, 2004, 2005; Jánossy, 1983; Moreno, 1985.

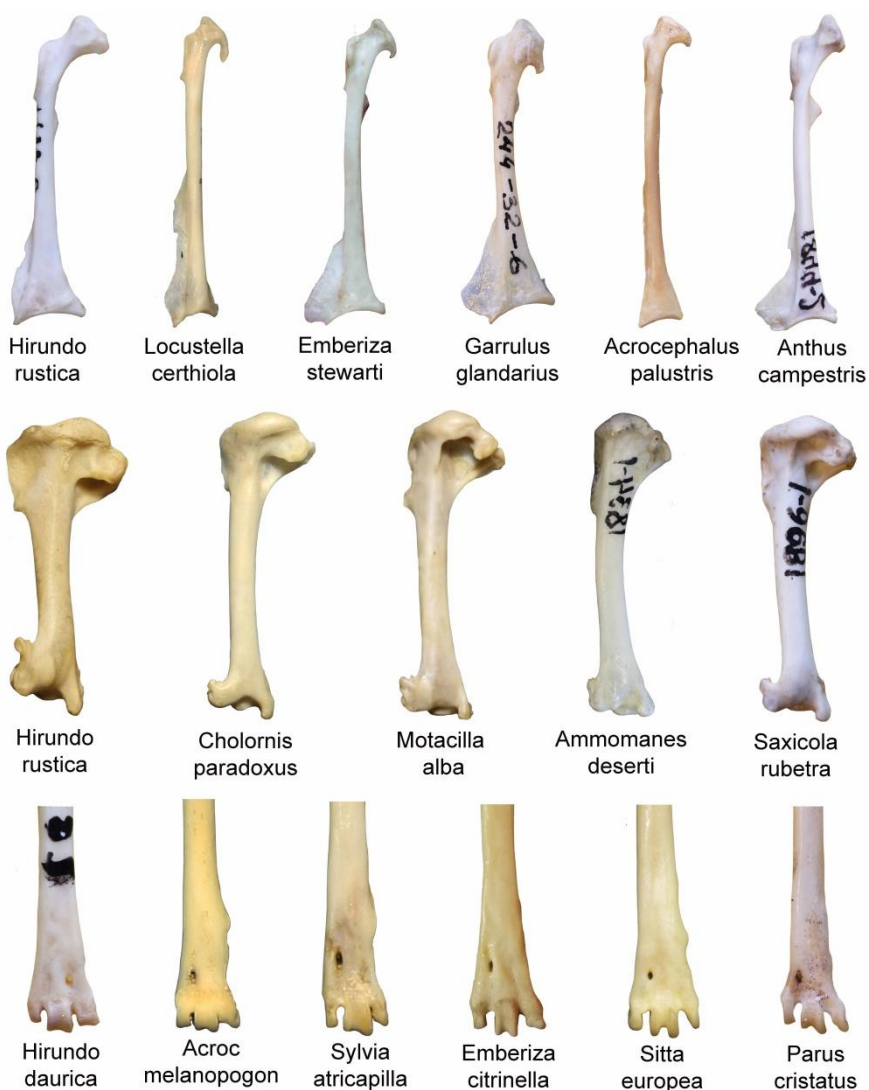


Рис. 13. Примеры морфологической дифференциации поскраниального скелета воробьеобразных: *Hirundo* – Hirundinidae; *Locustella* – Locustellidae; *Emberiza* – Emberizidae;

Garrulus – Corvidae; Acrocephalus – Acrocephalidae; Anthus, Motacilla – Motacillidae; Cholornis, Sylvia – Sylviidae; Ammomanes – Alaudidae; Saxicola – Muscicapidae; Sitta – Sittidae; Parus – Paridae.

СЕМЕЙСТВО ALAUDIDAE Vigors, 1825

Типовой род – *Alauda* Linnaeus, 1758

Состав. По современным представлениям в семейство включают 21 современный род (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение (см. Паластрова, Зеленков, 2019б, 2020а). Alaudidae относительно хорошо отличаются остеологически от большинства палеарктических семейств Passeriformes, при этом нижнечелюстная кость, тарсометатарсус и коракоид – наиболее диагностичные элементы скелета. Ниже приведено сравнение с палеарктическими семействами, представители которых зачастую характеризуются сходными размерами и пропорциями элементов скелета (см. также Moreno, 1985).

Нижнечелюстная кость Alaudidae надежно отличается при виде с латеральной стороны прямыми ветвями, которые на всем протяжении не имеют резких изгибов. От Fringillidae и Emberizidae s.l. нижнечелюстная кость отличается грацильностью и заметно более острым углом между ветвями челюсти, от Motacillidae – более тупым углом сочленения ветвей челюсти и широким симфизом. От Muscicapidae s.s. и Sylviidae s.l. отличается длинным симфизом, от Muscicapidae – также его грацильностью.

Лопатка Alaudidae характеризуется комплексом признаков, выраженность которых у отдельных родов может варьировать: шейка не изогнута при виде с латеральной и медиальной сторон; латеральный отросток акромиона при виде с латеральной стороны длинный, тонкий и расширенный краниально (у некоторых Alaudidae присутствует характерная овальная ямка); головка краниокаудально удлинённая. У некоторых Alaudidae на гленоидной суставной поверхности при виде с краниальной стороны присутствует вырезка. У Muscicapidae, Motacillidae, Emberizidae s.l., Fringillidae и многих представителей

Sylviidae s.l. гленоидная суставная поверхность ориентирована вентральнее. От *Motacillidae* лопатка *Alaudidae* отличается более краниально ориентированной гленоидной суставной поверхностью.

Коракоеид палеарктических *Alaudidae* отличается от такового других палеарктических семейств *Passeriformes* при виде с вентральной стороны вентрально ориентированным акрокоракоидным отростком и выраженным выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы; при виде с дорсальной стороны – наличием пневматического отверстия на акрокоракоидном отростке (не обнаружено у одной особи *Alauda arvensis*). От *Muscicapidae* и *Sylviidae* s.l. коракоеид отличается трапециевидной формой головки акрокоракоидного отростка (медиальная стенка акрокоракоидного отростка принимается за большее основание трапеции), менее выраженным крючком, а также заметно менее прямым стержнем, который у жаворонков несколько изогнут в плечевой части кости. От *Sylviidae* s.l. также отличается выраженным прокоракоидным отростком; от *Muscicapidae* – узкой и закругленной вырезкой между крючком акрокоракоидного отростка и стержнем, которая у *Muscicapidae* расширена медиально. От *Emberizidae* s.l. отличается изогнутым в своей каудальной части прокоракоидным отростком.

Плечевая кость *Alaudidae* хорошо отличается от таковой других воробьеобразных строением проксимальной части. От большинства семейств близкого размерного класса, таких как *Fringillidae*, *Emberizidae* s.l. и *Motacillidae*, проксимальный эпифиз плечевой кости *Alaudidae* надежно отличается практически не выраженной дорсальной пневматической впадиной (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Неглубокая впадина также имеется у *Sylviidae* и некоторых *Muscicapidae*, но у них она все же выражена лучше. Также у *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae* дорсальный гребень пневматической впадины массивней, чем у *Alaudidae*. У *Alaudidae*, в отличие от *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae*, вентральное пневматическое отверстие шире, а вентральный блок пневматической впадины при виде с вентральной стороны имеет форму двояковогнутого блока. Менее диагностична

форма головки при виде с каудальной стороны: у *Alaudidae* головка вытянута дорсовентрально и проксимодистально сужена, в то время как у представителей остальных семейств головка расширена проксимодистально, отчего выглядит куполообразной.

Дистальная часть плечевой кости *Alaudidae* хорошо отличается от таковой *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae*. Так, вентральный надмышцелок вместе со сгибательным отростком у *Alaudidae* короче; дорсальный надмышцелок вытянут проксимодистально, тогда как у *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae* – дорсально; вырезка над локтевой ямкой при виде с каудальной стороны у *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae* более округлая и ровная, у *Alaudidae* в дорсальной части вырезки присутствует выступ, образованный дорсальной триципитальной бороздой. От остальных семейств дистальный эпифиз можно отличить по комплексу признаков. У *Alaudidae* при виде с краниальной стороны сгибательный отросток немного выступает дистальнее относительно вершины вентрального мышцелка; проксимальная часть дорсального надмышцелка имеет округлую форму. Помимо этого, дорсальный надмышцелок у *Alaudidae* вытянут проксимодистально и имеет пологую вырезку.

Локтевая кость *Alaudidae* очень вариабельна, поэтому от представителей других семейств эту кость можно отличить только по комплексу признаков, каждый из которых по отдельности может встречаться в других линиях воробьеобразных. При этом более диагностичен дистальный эпифиз локтевой кости (Пантелеев, 2005а). С вентрокаудальной стороны у *Alaudidae* дистальный эпифиз расширен краниокаудально, отчего образует более прямоугольный контур; вырезка между дорсальным и вентральным мышцелками пологая и плавная, изогнута незначительно. При виде с краниальной стороны локтевой отросток ориентирован дорсально, имеет примерно равную толщину на всем протяжении; отпечаток вентральной коллатеральной связки хорошо выражен и ориентирован медиальнее, чем у представителей других семейств; вентральная суставная ямка имеет прямоугольную (реже – округлую) форму. Стержень локтевой кости незначительно изогнут в своей проксимальной части при виде с вентро-каудальной стороны.

Карпометакарпус *Alaudidae* от представителей других семейств отличается характерным округлым и дорсовентрально расширенным пястным блоком при виде с вентральной стороны; также в краниальной части пястного блока у *Alaudidae* присутствует небольшой изгиб, отсутствующий, в частности, у *Motacillidae*.

Фаланга большого пальца крыла *Alaudidae* от представителей других семейств воробьеобразных близких размерных групп отличается наличием продолговатого утолщения в каудальном обрамлении вентральной ямки.

Бедренная кость *Alaudidae* отличается от таковой *Muscicapidae s.s.* и *Sylviidae s.l.* массивными латеральным и медиальным мышцелками. От других семейств палеарктических воробьеобразных близкого размерного класса бедренная кость *Alaudidae* отличается по комплексу признаков: при виде с каудальной стороны медиальная сторона медиального мышцелка в проксимальной ее части закруглена латерально, медиальный надмышцелок и медиальный надмышцелковый гребень небольшого размера.

Тибиотарсус *Alaudidae* отличается от такового других семейств по комплексу характерных признаков. При виде с краниальной стороны у *Alaudidae* латеральный край латерального мышцелка ориентирована практически параллельно длинной оси стержня. Этот край может быть слегка выпуклым, но мышцелок в дистальной части не изогнут медиально. Межмышцелковая вырезка имеет плавный изгиб на всем своем протяжении. Медиальный мышцелок также ориентирован практически параллельно длинной оси стержня, но может быть незначительно изогнут латерально в своей дистальной части.

Тарсометатарсус жаворонковых надежно отличается от представителей других семейств следующими признаками: межблоковые вырезки (особенно латеральная) имеют небольшую длину; блоки метатарсалий приблизительно равны по длине, что лучше видно с дорсальной стороны; дистальная поверхность блока метатарсалии II ровная, ориентирована медиолатерально; дистальная вырезка на блоке метатарсалии III небольшая и имеет плавный

изгиб (за исключением некоторых представителей родов *Ammomanes*, *Certhilauda* и *Alaemon*); борозда между валиками на блоке метатарсалии III плохо выражена.

Род *Eremophila* Voie, 1828

Типовой вид – *Alauda alpestris* Linnaeus, 1758.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. Два современных вида; ископаемый *E. orkhonensis* (Zelenkov et Kurochkin, 2012).

Сравнение (Паластрова, Зеленков, 2020а; рис. 14–18). Нижнюю челюсть представителей рода рогатых жаворонков *Eremophila* можно отличить по величине угла расхождения ветвей. У *Eremophila* этот угол больше, чем у *Mirafra*, *Lullula* и *Galerida*, меньше, чем у *Alaudala*. Нижнечелюстной симфиз у *Eremophila* короче, чем у *Mirafra*, *Galerida*, *Alauda* и *Melanocorypha*, длиннее, чем у *Calandrella*, массивнее, чем у *Lullula*.

Лопатку *Eremophila* можно отличить от таковой *Lullula* и *Galerida* при виде с вентральной стороны по овальной, несколько вытянутой краниокаудально гленоидной суставной поверхности, тогда как у представителей названных родов эта поверхность имеет округлую форму. От этих же родов лопатка *Eremophila* отличается длинным латеральным отростком акромиона, что лучше видно с вентральной стороны. От *Galerida* и *Alauda*, помимо этого, лопатка отличается более вентрально ориентированной гленоидной суставной поверхностью при виде с латеральной стороны и грацильными отростками акромиона при виде с вентральной стороны; от *Ammomanes* отличается коротким латеральным отростком акромиона, который у *Eremophila* в своей краниальной части загнут вентрально. Также у *Eremophila*, в отличие от *Ammomanes*, шире медиальный отросток акромиона при виде с краниальной стороны. Лопатка *Eremophila* морфологически схожа с таковой *Calandrella* и *Alaudala*, от которых она отличается только общей массивностью.

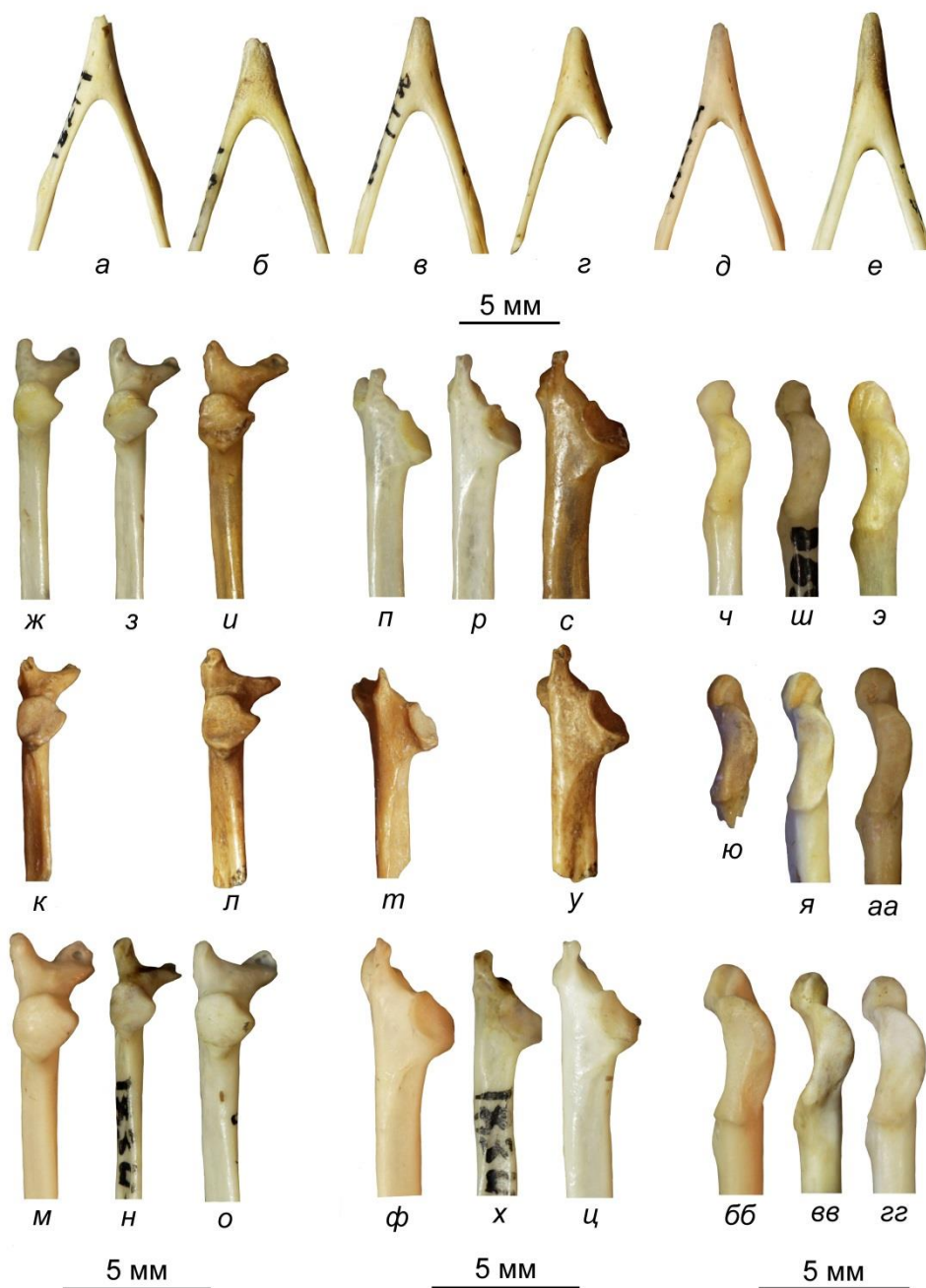


Рис. 14. Нижние челюсти, лопатки и коракоиды Alaudidae: а, ж, п, ч – *Calandrella brachydactyla*, современный; б, з, р, ш – *Alaudala rufescens*, современный; в, и, с, э – *Eremophila alpestris*, современный; г, л, у, аа – *Eremophila orkhonensis*, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/250) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/236, 237): г – экз. ПИН, № 2614/236, л, у – экз. ПИН, № 2614/250, аа – экз. ПИН, № 2614/237; д, м, ф, бб – *Alauda arvensis*, современный; е, о, ц, гг – *Galerida cristata*, современный; н, х, вв – *Ammomanes deserti*, современный; к, т, ю – *Calandrella* aff. *C. brachydactyla*, верхний плиоцен Северной Монголии: к, т – экз. ПИН, № 2614/262, ю – экз. ПИН, № 2614/263; я – *Alaudala* aff. *A. rufescens*, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/254. а–е – нижняя челюсть с

вентральной стороны; ж-о – лопатка с дорсальной стороны; п-ц – лопатка с латеральной стороны; ч-гг – коракоид с латеральной стороны.

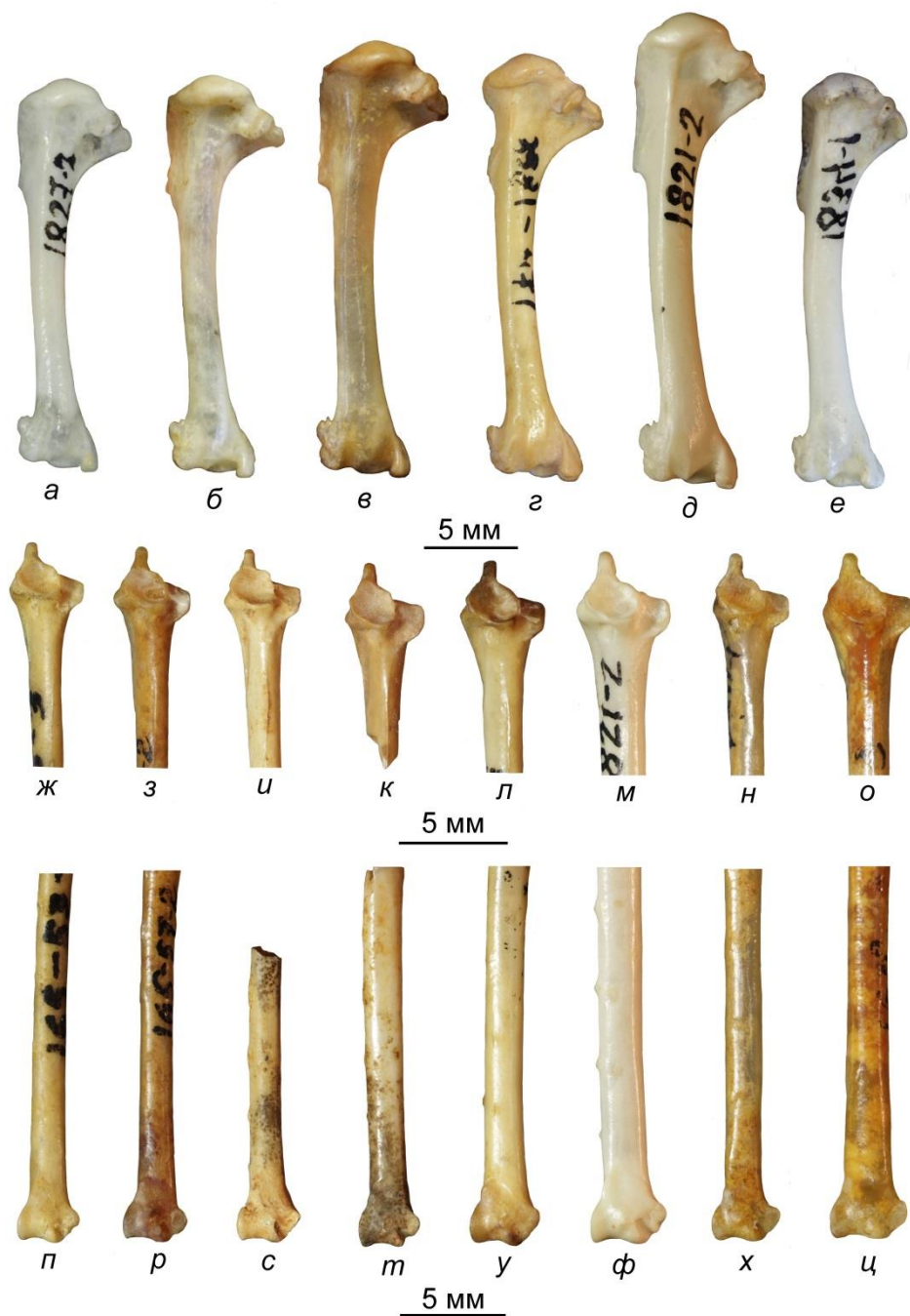


Рис. 15. Плечевые и локтевые кости Alaudidae: а, ж, п – *Calandrella brachydactyla*, современный; б, з, р – *Alaudala rufescens*, современный; в, л, у – *Eremophila alpestris*, современный; г, к, т – *Eremophila orkhonensis*, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 3381/471 и № 2614/251) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/242): г – экз. ПИН, №3381/471, к – экз. ПИН, № 2614/251, т – экз. ПИН, № 2614/242; д, м, ф – *Alauda arvensis*, современный; е, н, х – *Ammomanes deserti*, современный; и, с – *Alaudala* aff. *A. rufescens*, верхний плиоцен Забайкалья: и – экз. ПИН, №2614/256, с – экз. ПИН, № 2614/257; о, ц –

Galerida cristata, современный. а–е – плечевая кость с каудальной стороны; ж–о – локтевая кость с краниальной стороны; п–ц – локтевая кость с вентрокаудальной стороны.

Коракоед *Eremophila* отличается от такового *Ammomanes* меньшим изгибом прокоракоедного отростка, медиолатерально узкой апикальной (выступающей краниальной) частью головки акрокоракоедного отростка при виде с вентральной и дорсальной сторон, а также в целом грацильной головкой акрокоракоеда. Также у *Ammomanes* и *Mirafra* шейка акрокоракоеда выражена хуже. Помимо этого, от *Mirafra* коракоед отличается более прямым стержнем и в большей степени выступающей медиально головкой акрокоракоеда. От *Lullula* и *Alauda* при виде с вентральной стороны коракоед *Eremophila* отличается менее выраженным выступом, сформированным краниальной частью гленоидной губы, который у названных родов к тому же более округлый. От *Alauda* отличается менее массивной апикальной поверхностью акрокоракоеда и менее массивной гленоидной губой; от *Lullula* – округлым прокоракоедным отростком, более грацильным крючком акрокоракоедного отростка и краниокаудально вытянутой апикальной частью головки акрокоракоеда при виде с вентральной и дорсальной сторон. Коракоед *Eremophila* морфологически более сходен с таковыми *Alaudala*, *Calandrella*, *Melanocorypha* и *Galerida*. От *Galerida* коракоед *Eremophila* отличается большим относительным размером апикальной поверхности акрокоракоеда и узкой гленоидной губой; от *Melanocorypha* – грацильным и менее уплощенным крючком акрокоракоеда и меньшими абсолютными размерами. От *Alaudala* и *Calandrella* коракоед отличается менее выступающей медиально каудальной частью головки акрокоракоеда (отсутствует явно выраженный бугор в средней части медиального контура головки акрокоракоедного отростка). От *Alaudala* также – более широкой шейкой акрокоракоедного отростка и большей массивностью коракоеда. Кроме того, гребень на дорсальной поверхности стержня у *Alaudala* начинается краниальнее. От *Calandrella* коракоед *Eremophila*

отличается в меньшей степени выраженным выступом при виде с вентральной стороны, сформированной краниальной частью гленоидной губы и большей массивностью кости.



Рис. 16. Карпометакарпусы и фаланги Alaudidae: а, к, у – *Calandrella brachydactyla*, современный; б, л, ф – *Alaudala rufescens*, современный; в, м, х – *Eremophila alpestris*, современный; г, н – *Calandrella* aff. *C. brachydactyla*, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/260; д, о – *Alaudala* aff. *A. rufescens*, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН № 2975/163; е, п, ц – *Eremophila orkhonensis*, верхний плиоцен Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/252) и Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/244): е, п – экз. ПИН, № 2614/252, ц – экз. ПИН, № 2614/244; ж, р, ч – *Alauda arvensis*, современный; з, с, ш – *Ammomanes deserti*,

современный; и, т, э – *Galerida cristata*, современный. а-и – карпометакарпус с вентральной стороны; к-т – карпометакарпус с дорсальной стороны; у-э – проксимальная фаланга большого пальца крыла с вентральной стороны. Обозначения: col – шейка фаланги большого пальца крыла.

Проксимальный эпифиз плечевой кости *Eremophila* надежно отличается морфологически от такового родов *Ammomanes*, *Alauda* и *Lullula*. От *Ammomanes* отличается коротким пекторальным гребнем, менее изогнутым стержнем и каудально ориентированным дорсальным гребнем пневматической впадины. Пневматическая впадина у *Eremophila* ориентирована вентрально, у *Ammomanes* – более проксимально. От *Lullula* при виде с каудальной стороны плечевая кость отличается более коротким вентральным обрамлением пневматической впадины и широким профилем вентрального бугорка при виде с вентральной стороны; от *Alauda* – более коротким стержнем, более коротким пекторальным гребнем и дорсовентрально расширенным проксимальным эпифизом. От *Mirafra* плечевая кость отличается проксимодистально сжатым проксимальным эпифизом; от *Galerida* – проксимально более выпуклым контуром вентрального бугорка при виде с вентральной стороны и длинным пекторальным гребнем. От *Alaudala* проксимальный эпифиз плечевой кости отличается более широкой пневматической впадиной, от *Calandrella* – массивностью.

Дистальный эпифиз плечевой кости отличается от такового представителей родов *Lullula*, *Ammomanes* и *Galerida* краниокаудально узким сгибательным отростком при виде с вентральной стороны, а от *Alauda* и *Lullula* – коротким сгибательным отростком. От *Ammomanes* отличается сильнее выступающим дорсально дорсальным надмышцелковым отростком; от *Mirafra* – длинным дорсальным надмышцелковым отростком. От *Alaudala* дистальный эпифиз плечевой кости отличается более дорсально загнутым сгибательным отростком и массивностью; от *Calandrella* – массивностью.



Рис. 17. Коракоиды и плечевые кости Alaudidae: а, к, у – *Calandrella brachydactyla*, современный; б, л – *Alaudala rufescens*, современный; в, м, ф – *Eremophila alpestris*, современный; г, н – *Calandrella* aff. *C. brachydactyla*, верхний плиоцен Северной Монголии, экз. ПИН, № 2614/263; д, о – *Alaudala* aff. *A. rufescens*, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/254; е, п, х – *Eremophila orkhonensis*, верхний плиоцен Северной Монголии: е, п – экз. ПИН, № 3381/486, х – экз. ПИН, № 3381/471; ж, р, ц – *Alauda arvensis*, современный; з, с, ч – *Ammodramus deserti*, современный; и, т, ш – *Galerida cristata*, современный. а–и – коракоид с вентральной стороны; к–т – коракоид с дорсальной стороны; у–ш – плечевая кость с вентральной стороны.

Сильная морфологическая вариабельность локтевой кости позволяет проводить определение на уровне родов, основываясь только на соотношении ширины, длины и изгиба стержня в проксимальной части, а также сопоставляя размеры проксимальных и дистальных эпифизов. Локтевая кость *Eremophila* от представителей других родов отличается пропорциями стержня и размерами проксимального эпифиза. От представителей *Alauda* отличается коротким стержнем относительно размеров проксимального эпифиза; от *Lullula* – широким стержнем в его дистальной и проксимальной частях; от *Galerida* – коротким стержнем и грацильностью; от *Melanocorypha* – грацильностью; от *Calandrella* – массивностью. От представителей наиболее близких по размерам родов *Alaudala* и *Ammomanes* проксимальный эпифиз отличается широким отпечатком плечевой мышцы и массивной дорсальной суставной ямкой; дистальная часть – широким стержнем при виде с вентрокаудальной и дорсокраниальной сторон. Также у *Ammomanes* дистальный эпифиз в большей степени расширен краниокаудально.

Карпометакарпус от представителей родов *Mirafra*, *Ammomanes*, *Lullula* и *Alauda* отличается краниально (субперпендикулярно длинной оси кости) ориентированным передним пястным отростком при виде с вентральной стороны, тогда как у вышеназванных родов этот отросток загнут проксимокраниально. От *Mirafra*, *Galerida*, *Alaudala* и *Calandrella* карпометакарпус отличается краниокаудально узким и проксимодистально вытянутым пястным блоком при виде с дорсальной стороны, который у представителей этих родов более округлый. При виде с дорсальной стороны передний пястный отросток у *Eremophila* в большей степени загнут проксимально, в отличие от *Galerida*. От *Alaudala* при виде с дорсальной стороны карпометакарпус отличается более резкой и глубокой вырезкой между передним пястным отростком и отростком крылышка, которая у *Alaudala* пологая и плавная. От *Calandrella* карпометакарпус отличается также массивностью.

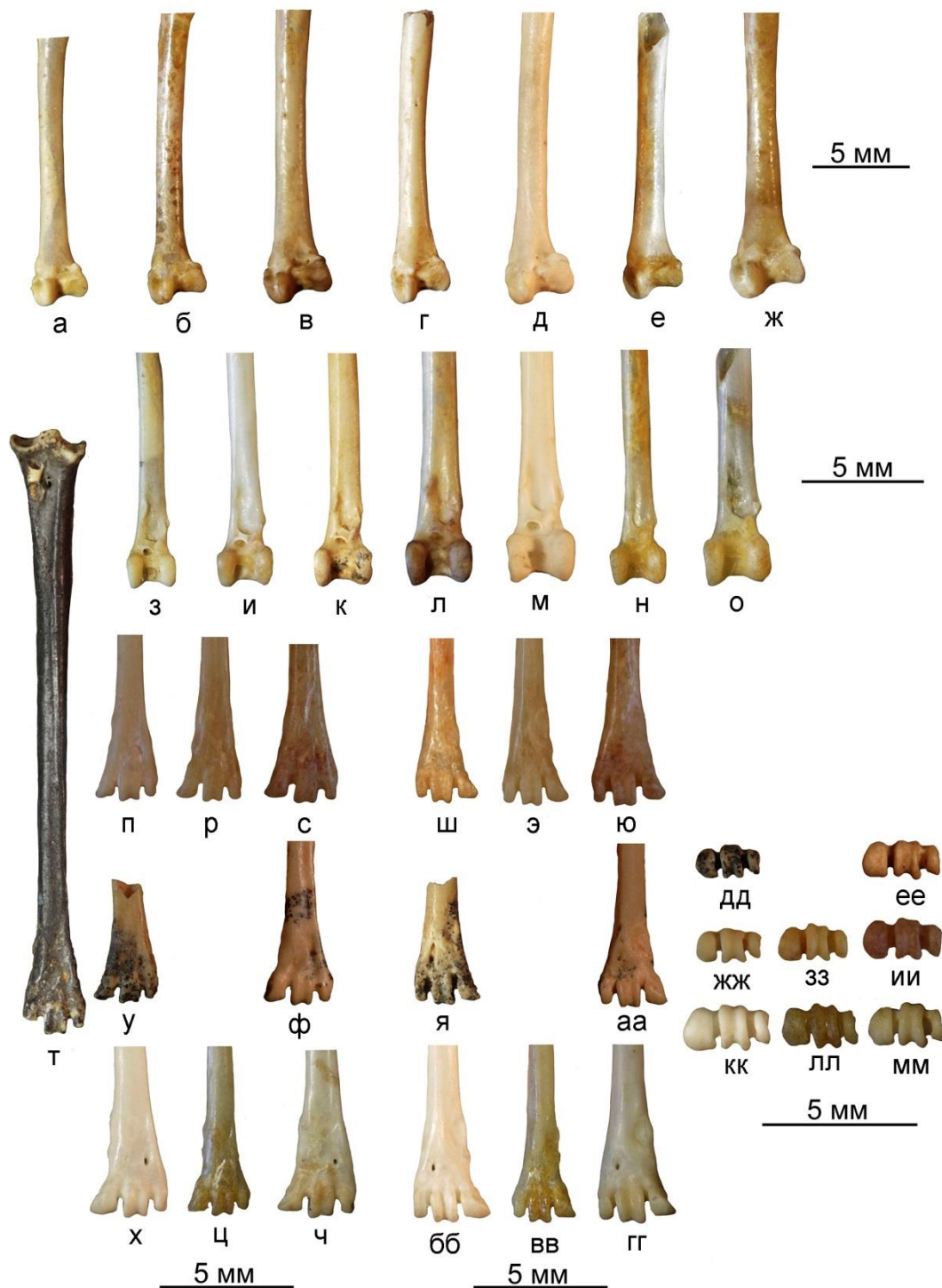


Рис. 18. Бедренные кости, тибіотарсусы и тарсометатарсусы Alaudidae: а, з, п, ш, жж – *Calandrella brachydactyla*, современный; б, и, р, э, зз – *Alaudala rufescens*, современный; в, л, с, ю, ии – *Eremophila alpestris*, современный; к – *Alaudala* aff. *A. rufescens*, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/258; г, т, ф, аа, ее – *Eremophila orkhonensis*, верхний плиоцен Забайкалья: г – экз. ПИН, № 2614/245, т – экз. ПИН, № 2975/148 (голотип), ф, аа, ее – экз. ПИН, № 2975/149; д, м, х, бб, кк – *Alauda arvensis*, современный; е, н, ц, вв, лл – *Ammomanes deserti*, современный; ж, о, ч, гг, мм – *Galerida cristata*, современный; у, я, дд – Alaudidae (?*Calandrella* sp.), верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, № 2614/264. а–ж – бедренная кость

с каудальной стороны; з-о – тибитарсус с краниальной стороны; п-ч – тарсометатарсус с дорсальной стороны; ш-гг – тарсометатарсус с вентральной стороны; дд-мм – тарсометатарсус с дистальной стороны.

Фаланга большого пальца крыла от представителей других родов отличается пропорциям: расширенной «шейкой» (кроме представителей *Galerida* и *Alauda*) и массивным проксимальным основанием.

Бедренная кость *Eremophila* отличается от таковой *Alauda* медиолатерально расширенным, а от *Mirafra* – более медиолатерально сжатым дистальным эпифизом; от *Ammomanes* – меньшими размерами обоих мышцелков и малоберцового блока. От *Lullula* и *Galerida* бедренная кость *Eremophila* отличается узкой малоберцовой вырезкой, от *Galerida* – меньшим размером латерального мышцелка и малоберцового блока. От *Alaudala* бедренная кость отличается толстым стержнем в месте перехода его в дистальный эпифиз: у *Eremophila* этот переход выражен плавнее, что лучше видно с каудальной стороны. От *Calandrella* бедренная кость отличается массивностью.

Тибитарсус от родов *Alauda*, *Lullula*, *Ammomanes*, *Melanocorypha*, *Galerida* и *Alaudala* отличается плохо выраженным бугорком малоберцовой мышцы и толстым стержнем в дистальной части (относительно ширины дистального эпифиза). От *Alauda*, *Ammomanes*, *Galerida* и *Alaudala* тибитарсус отличается менее глубокой вырезкой между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мышцелком; кроме этого у *Lullula* эта вырезка длиннее, чем у *Eremophila*. От *Mirafra*, *Alauda* и *Lullula* отличается более плавными контурами межмышцелковой вырезки; от *Galerida* – ориентированным более параллельным стержню латеральным мышцелком. От *Ammomanes* и *Lullula* тибитарсус *Eremophila* отличается широким латеральным мышцелком; от *Calandrella* – массивностью.

Тарсометатарсус от такового *Mirafra* отличается более грацильным блоком метатарсалии II, который у *Mirafra* к тому же значительно выступает медиально. От родов *Ammomanes*, *Alauda*, *Lullula*, *Melanocorypha* и *Galerida* тарсометатарсус надежно отличается

вытянутым медиолатерально дистальным эпифизом при виде с дистальной стороны. Помимо этого, от *Alauda* отличается грацильным блоком метатарсалии II; от *Ammomanes* – длинным блоком метатарсалии IV и широкими межблоковыми вырезками; от *Lullula* – широким блоком метатарсалии III. От *Galerida* тарсометатарсус отличается меньшей глубиной латеральной межблоковой вырезки при виде с дорсальной стороны; от *Alaudala* – массивностью и, зачастую, меньшей длиной блока метатарсалии IV, длина которого у *Eremophila* варьирует и у некоторых представителей все же соответствует таковой *Alaudala*. От *Calandrella* тарсометатарсус отличается массивностью и более выраженным бугорком в месте перехода стержня в блок метатарсалии IV.

Помимо отмеченных морфологических признаков, все элементы скелета *Eremophila* отличаются от таковых *Melanocorypha* и *Galerida* меньшими абсолютными размерами. Osteологически *Eremophila* значительно отличается от африканских родов *Certhilauda*, *Eremopterix*, *Ammomanopsis*, *Alaemon* и *Spizocorys*, подробное сравнение с которыми не приводится.

***Eremophila orkhonensis* (Zelenkov et Kurochkin, 2012)**

Рис. 14, г, л, у, аа; рис. 15, г, к, т; рис. 16, е, п, ц; рис. 17, е, п, х; рис. 18, г, т, ф, аа, ее

Pliocalcarius orkhonensis: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 331, fig. 3: 33, 34; 6; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 257, рис. 89, табл. XXVII, фиг. 33, 34.

Eremophila orkhonensis: Паластрова, Зеленков, 2020а, с. 101, Табл. X фиг. 6; табл. XI, фиг. 6.

Г о л о т и п – экз. ПИН, № 3381/486, левый коракоид; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. На латеральной и медиальной стороне шейки лопатки выражена глубокая борозда. В коракоиде головка акрокоракоидного отростка короткая, гленоидная губа при виде с латеральной стороны узкая. В каудальной части головки акрокоракоидного отростка присутствует бугор, крючок этого отростка небольшой, прокоракоидный отросток хорошо выражен и виден с вентральной стороны. Дистальный эпифиз плечевой кости узкий,

пекторальный гребень короткий. Пневматическая впадина плечевой кости широкая, ориентирована в значительной степени вентрально; вентральный надмыщелок со сгибательным отростком при виде с вентральной стороны узкий; дорсальный надмыщелковый отросток имеет два выроста. Дистальный эпифиз локтевой кости узкий. Вырезка на карпометакарпусе между передним пястным отростком и отростком крылышка плавная, дистальный симфиз короткий. Шейка (суженая проксимальная часть) фаланги большого пальца крыла широкая; продолговатое утолщение в каудальном обрамлении вентральной ямки этой фаланги хорошо выражено. Медиальная поверхность блока метатарсалии II тарсометатарсуса выпуклая; хорошо выражен бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV; проксимальный эпифиз узкий. У тарсометатарсусов, принадлежащих молодым особям, межблоковые вырезки широкие и имеют одинаковую форму и размер (Паластрова, Зеленков, 2020а).

Р а з м е р ы. см. Паластрова, Зеленков, 2020а.

С р а в н е н и е (см. Паластрова, Зеленков, 2018а, б, 2020а; рис.14–18). *Коракоид E. orkhonensis* отличается от *коракоида E. alpestris* короткой головкой акрокоракоидного отростка и узкой гленоидной губой при виде с латеральной стороны, которая у *E. alpestris* более округлая. Плечевая кость отличается узким дистальным эпифизом и коротким пекторальным гребнем, длина которого выходит за пределы вариабельности этого признака у *E. alpestris*. Локтевая кость отличается узким дистальным эпифизом. Карпометакарпус отличается более плавной вырезкой между передним пястным отростком и отростком крылышка, и коротким дистальным симфизом. Фаланга большого пальца крыла отличается широкой шейкой (суженой проксимальной частью). Тарсометатарсус отличается выпуклой медиальной поверхностью блока метатарсалии II, узким проксимальным эпифизом, также у *E. orkhonensis* бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV выражен лучше.

Помимо отмеченных выше морфологических отличий, элементы скелета нового вида, за исключением нижней челюсти и лопатки, отличаются от таковых *E. alpestris* меньшими абсолютными размерами или, по некоторым промерам, показывают наименьшие значения размеров среди вариаций у современных форм.

Вышеперечисленные признаки составляют дифференциальный диагноз вида.

З а м е ч а н и я (см. Паластрова, Зеленков, 2020а). *Pliocalcarius orkhonensis* был описан на основании смешанного материала, принадлежащего овсянкам и жаворонкам, при этом отмечалось существенное отличие голотипа (коракоида) от современных овсянковых (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В действительности голотип имеет типичную морфологию *Eremophila* (см. сравнение выше).

Лопатки, локтевые кости и нижняя челюсть были отнесены к *E. orkhonensis* на основании сопоставления с другими, более диагностичными элементами скелета *E. orkhonensis*. Морфологически нижняя челюсть и лопатки не отличаются от таковых *E. alpestris*. Также из местонахождения Береговая известен тибиотарсус неполностью взрослой особи, что затрудняет оценку морфологии этого экземпляра. Этот тибиотарсус, предварительно отнесенный нами к *E. orkhonensis*, отличается от такового *E. alpestris* отсутствием бугорка малоберцовой мышцы и вырезки между этим бугорком и латеральным мышцелком.

Стоит отметить, что плечевая и бедренная кости *E. orkhonensis* морфологически сходны с таковыми *Calandrella*, от которых отличаются лишь большей массивностью. При этом коракоид и тарсометатарсус *E. orkhonensis* надежно отличаются от таковых *Calandrella* и указывают на принадлежность этого вида к роду *Eremophila*. На промежуточную морфологию в строении некоторых элементов скелета ископаемых *Eremophila* из позднего плиоцена Береговой и Шамара также обращалось внимание ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Мы трактуем остеологическое сходство *E. orkhonensis* с представителями *Calandrella* как плезиоморфное.

Ранее из нижнего плейстоцена (MN 17) Болгарии по плечевой кости и проксимальному эпифизу локтевой кости был описан ископаемый *E. prealpestris* Voev 2012. Среди диагностических признаков *E. prealpestris* указан более длинный, чем у современного *E. alpestris*, пекторальный гребень плечевой кости (Voev, 2012), однако длина гребня переменна и у некоторых изученных современных экземпляров равна значению, отмеченному для *E. prealpestris* (Паластрова, Зеленков, 2020а). Положение *linea intermuscularis* на пекторальном гребне плечевой кости, отмеченное как особенность *E. prealpestris*, также подвержено индивидуальной изменчивости. Локтевая кость *E. prealpestris* отличается от таковой *E. alpestris* более угловатой формой вентральной суставной ямки, которая у жаворонков очень переменна. Важно, что биципитальный гребень и пневматическая впадина у *E. prealpestris* ориентирован проксимальнее, чем у *E. alpestris*. Ориентация биципитального гребня – надежный признак, позволяющий устанавливать родовую принадлежность представителей *Alaudidae*. Таким образом, голотип *E. prealpestris* не может быть отнесен к *Eremophila* и на этом основании *E. prealpestris* исключен нами из рода *Eremophila*. Голотип *E. prealpestris* имеет косо ориентированный (относительно длинной оси кости) биципитальный гребень и в значительной степени проксимально ориентированную пневматическую впадину, а также узкий дорсальный надмышцелковый отросток – эти признаки отличают *E. prealpestris* от большинства изученных жаворонков и позволяют сближать этот вид с *Ammomanes*, с которым он не был сравнен при первоописании. От современного *A. deserti* обсуждаемый ископаемый жаворонок из Болгарии отличается меньшими абсолютными размерами.

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: кроме голотипа, проксимальные части левой (экз. ПИН, № 2614/249) и правой (экз. ПИН, № 2614/250) лопаток без медиальных рожков акромиона; левая плечевая кость (экз. ПИН, №3381/471); проксимальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/251); левый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 2614/252); дистальный эпифиз левого тарсометатарсуса (экз.

ПИН, № 3381/489); дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/253).

Местонахождение Береговая: фрагмент нижней челюсти (экз. ПИН, № 2614/236); проксимальный эпифиз правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/237); три фрагмента проксимальных эпифизов левых (экз. ПИН, № 2614/238–240) и фрагмент дистального эпифиза правой плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/241), проксимальный эпифиз левой (экз. ПИН № 2975/138), почти целая левая (экз. ПИН № 2975/140) и правая (экз. ПИН № 2975/139) плечевые кости; дистальный эпифиз левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/242); левый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 2614/243); фаланга большого пальца крыла (экз. ПИН, № 2614/244); два дистальных эпифиза со стержнями левых бедренных костей (экз. ПИН, № 2614/245, 246); дистальный эпифиз левого тибиятарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/247); левый тарсометатарсус (экз. ПИН № 2975/148), проксимальный эпифиз левого (экз. ПИН № 2975/161) и правого (экз. ПИН, № 2614/266) тарсометатарсусов, 13 дистальных эпифизов тарсометатарсусов (экз. ПИН № 2975/149–160), дистальный эпифиз правого тарсометатарсуса (subadultus) (экз. ПИН, № 2614/248).

Род *Alaudala* Horsfield et Moore, 1858

Типовой вид – *Alauda raytal* Blyth, 1844.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 3 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение (см. Паластрова, Зеленков, 2020а; рис. 14–18). Остеологически *Alaudala* схож с *Eremophila* и имеет общие с ним признаки, отличающие оба рода от других изученных жаворонков (*Alauda*, *Lullula*, *Ammomanes*, *Galerida*, *Melanocorypha*, *Mirafra*). Эти признаки подробно описаны выше (см. «сравнение» для рода *Eremophila*).

От остеологически схожих родов *Eremophila* и *Calandrella* коракоид *Alaudala* отличается несколько меньшими и большими абсолютными размерами, соответственно.

Кроме этого, от *Eremophila* коракоид отличается при виде с медиальной стороны плоским, а при виде с вентральной – субквадратным крючком акрокоракоида, а также короткой гленоидной губой при виде с латеральной стороны. От *Calandrella* коракоид отличается более длинной гленоидной губой при виде с вентральной стороны и менее медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида. Локтевая кость *Alaudala* отличается от *Eremophila* и *Calandrella* расширенным относительно стержня дистальным концом при виде с вентрокаудальной стороны (дорсальный мышцелок и пястный бугорок в большей степени выступают в стороны относительно стержня). Кроме этого, от *Eremophila* локтевая кость также отличается тонким стержнем и грацильным проксимальным концом, а от *Calandrella* – также массивной вентральной суставной ямкой. Карпометакарпус *Alaudala* отличается от *Eremophila* каудально выпуклой суставной поверхностью для лучевой кости запястья, что лучше видно с дорсальной стороны (эта суставная поверхность у *Eremophila* выглядит более вытянутой проксимодистально), а также немного меньшими абсолютными размерами. Также у *Alaudala* вырезка в дистокраниальном крае переднего пястного отростка имеет более плавные очертания и зачастую менее глубокая. От *Calandrella* карпометакарпус отличается массивностью. Тиббиотарсус *Alaudala* отличается от *Eremophila* и *Calandrella* при виде с краниальной стороны более параллельно ориентированным стержню медиальным мышцелком (его медиальная стенка параллельна оси стержня, тогда как у *Eremophila* и *Calandrella* эта стенка в дистальной части выгнута латерально). От *Eremophila*, кроме этого, тиббиотарсус отличается большей глубиной вырезки между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мышцелком, а также заметно более узким стержнем, особенно в его дистальной части.

***Alaudala* aff. *A. rufescens* Vieillot, 1819**

Рис. 14, я; рис. 15, и, с; рис. 16, д, о; рис. 17, д, о; рис. 18, к.

Calandrella cf. *rufescens*: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 327, fig. 3: 1, 2; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 251, Табл. XXVII, фиг. 1, 2.

О п и с а н и е. В коракоиде акрокоракоидный отросток массивный; гленоидная губа при виде с латеральной стороны короткая. В локтевой кости локтевой отросток тонкий. В карпометакарпале суставная поверхность для лучевой кости запястья каудально выпуклая; вырезка в дистокраниальном крае переднего пястного отростка имеет плавные очертания. В тибиярталаре медиальный мыщелок почти параллельно ориентирован к стержню; вырезка между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мыщелком глубокая.

Р а з м е р ы. Коракоид (мм): длина головки акрокоракоидного отростка – 2.7 и 2.8; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.0; наименьшая ширина гленоидной губы – 1.1 и 1.2. Локтевая кость: наибольшая ширина дорсальной суставной ямки – 1.9; наименьшая краниальная ширина стержня – 1.4; наибольшая ширина проксимального эпифиза – 3.5; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.6; наибольшая ширина дистального эпифиза – 3. Карпометакарпал: общая наибольшая длина – 14.9; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза – 3.7; длина дистального симфиза – 1.6. Тибиярталар: наименьшая дистальная поперечная ширина стержня – 1.4; наименьшая дистальная краниокаудальная толщина стержня – 1.2; наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза – 2.6.

С р а в н е н и е (см. Паластрова, Зеленков, 2018а, 2020а; рис. 14–18). Коракоид *A. aff. A. rufescens* отличается от такового *A. rufescens* массивным акрокоракоидным отростком. Локтевая кость отличается от таковой *A. rufescens* тонким локтевым отростком. Тибиярталар имеет более широкий стержень. Карпометакарпал *A. aff. A. rufescens* морфологически схож с таковым *A. rufescens*.

З а м е ч а н и я. *A. aff. A. rufescens* остеологически отличается от современного *A. rufescens* и, по-видимому, представляет собой самостоятельный вид.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальные концы правого (экз. ПИН, № 2614/254) и левого (экз. ПИН, № 2614/255) коракоидов, дистальный (экз. ПИН, № 2614/257) и проксимальный (экз. ПИН, № 2614/256) концы левых локтевых костей, правый

карпометакарпус (экз. ПИН № 2975/163) и дистальный конец левого тибиятарсуса (экз. ПИН, № 2614/258).

Род *Calandrella* Kaup, 1828

Типовой вид – *Alauda brachydactyla* Leisler, 1814.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 6 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и один ископаемый – *Calandrella gali* Kessler, 2013 из позднего миоцена Венгрии.

Сравнение (см. Паластрова, Зеленков, 2020а; рис. 14–18). Остеологически *Calandrella* очень схож с *Eremophila* и зачастую отличается от этого рода только размерами. Общие с *Eremophila* признаки, отличающие *Calandrella* от других родов (*Alauda*, *Lullula*, *Ammomanes*, *Galerida*, *Melanocorypha*, *Mirafra*), приведены выше (в рубрике «сравнение» для *Eremophila*). Морфологические данные согласуются с молекулярными, которые предполагают сестринские отношения между родами *Calandrella* и *Eremophila* (Alström et al., 2013).

Лопатка *Calandrella* отличается от *Alaudala* узкой гленоидной суставной поверхностью при виде с вентральной стороны (у *Alaudala* латеральный край поверхности выдается латерально). От *Eremophila* лопатка отличается тонкой шейкой, грацильной головкой, и в связи с этим грацильностью обеих ветвей акромиона и гленоидного отростка. Коракоид *Calandrella* отличается от *Eremophila* и *Alaudala* более медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида, а также меньшими абсолютными размерами и некоторой общей грацильностью. Карпометакарпус *Calandrella* отличается от *Eremophila* более округлым, краниокаудально широким пястным блоком при виде с дорсальной стороны. От *Alaudala* отличается меньшими абсолютными размерами и грацильностью. Тарсометатарсус *Calandrella* отличается от *Alaudala* более коротким блоком метатарсалии IV, который у *Alaudala* находится почти на одном уровне с блоком метатарсалии III. От *Eremophila*

тарсометатарсус *Calandrella* отличается узкими межблоковыми вырезками и общей грацильностью.

***Calandrella* aff. *C. brachydactyla* Leisler, 1814**

Рис. 14, к, т, ю; рис. 16, г, н; рис. 17, г, н.

О п и с а н и е. В лопатке медиальный акромион широкий; гленоидная суставная поверхность при виде с вентральной стороны узкая. В коракоиде шейка акрокоракоидного отростка широкая; каудальная часть головки акрокоракоидного отростка выступает медиально. В карпометакарпусе передний пястный отросток массивный; пястный блок при виде с дорсальной стороны краниокаудально широкий и округлый. В тарсометатарсусе блок метатарсалии IV короткий; межблоковые вырезки узкие.

Р а з м е р ы. Лопатка (мм): наибольшая ширина гленоидной суставной поверхности – 1.7. Коракоид: длина головки акрокоракоидного отростка – 2.4 и 2.6; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.2; наименьшая переднезадняя ширина стержня – 1.4; наименьшая ширина гленоидной губы – 1.2 (2 экз.). Карпометакарпус: краниокаудальная ширина проксимального эпифиза – 3.6 (2 экз.); краниокаудальная наименьшая ширина большой метакарпалии – 1.3 и 1.4.

С р а в н е н и е (см. Паластрова, Зеленков, 2020а; рис. 14, 16, 17). Лопатка *C. aff. C. brachydactyla* отличается от *C. brachydactyla* широким медиальным акромионом; коракоид – широкой шейкой акрокоракоидного отростка, а карпометакарпус – массивным передним пястным отростком. От *C. gali* из позднего миоцена Венгрии (MN13; Kessler, 2013) коракоид *C. aff. C. brachydactyla* отличается медиально выступающей каудальной частью головки акрокоракоида, узким крючком акрокоракоидного отростка и большими абсолютными размерами.

З а м е ч а н и я. *C. aff. C. brachydactyla* также, по-видимому, представляет собой вымерший вид.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 2614/259), два проксимальных фрагмента правых карпометакарпусов без малых метакарпалий (экз. ПИН, № 2614/260, 261). Местонахождение Шамар: проксимальный фрагмент правой лопатки (экз. ПИН, № 2614/262), проксимальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/263).

Alaudidae indet. (?Calandrella sp.)

Рис. 18, у, я, дд

О п и с а н и е. В тарсометатарсусе латеральная межблоковая вырезка узкая; блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны значительно сужен в плантарной части.

Р а з м е р ы. Наибольшая поперечная ширина дистального эпифиза (мм) – 2.5; наименьшая поперечная ширина стержня – 1.3 и 1.2; наименьшая переднезадняя ширина стержня – 1.0 (2 экз.).

С р а в н е н и е (см. Паластрова, Зеленков, 2020а; рис. 18). Тарсометатарсусы (экз. ПИН, № 2614/264, 265) не могут быть отнесены к *Eremophila* и *Alaudala*. От *Eremophila* они отличаются узкой латеральной межблоковой вырезкой и меньшими абсолютными размерами; от *Alaudala* – значительно суженным в своей плантарной части блоком метатарсалии II при виде с дистальной стороны.

Тарсометатарсусы (экз. ПИН, № 2614/264, 265) отличается от такового *C. brachydactyla* широкой медиальной межблоковой вырезкой и общими очертаниями дистальной части (у *C. brachydactyla* латеральная выпуклость стержня простирается заметно проксимальнее). Блок метатарсалии II у данных тарсометатарсусов при виде с дистальной стороны сужен в своей плантарной части. Массивность тарсометатарсусов не позволяет отнести эти материалы к описанному выше *Calandrella aff. C. brachydactyla*, который имеет меньшие размеры.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: два дистальных фрагмента левых тарсометатарсусов (экз. ПИН, № 2614/264, 265) (у одного экз. отсутствует блок метатарсалии IV).

СЕМЕЙСТВО HIRUNDINIDAE Rafinesque, 1815

Т и п о в о й р о д – *Hirundo* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям семейство включает 21 современный род (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. Плечевая кость Hirundinidae характеризуется следующими отличительными особенностями: стержень толстый и заметно укорочен (Zelenkov, Kurochkin, 2012); дорсальная пневматическая впадина практически не выражена (Jánossy, 1983); пекторальный гребень короткий; отпечаток конечного сухожилия надкоракоидной мышцы дорсовентрально широкий; дорсальный бугорок хорошо выражен.

Род *Hirundo* Linnaeus, 1758

Т и п о в о й в и д – *Hirundo rustica* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 15 современных видов; 3 ископаемых – *H. apica* Feduccia, 1967, поздний плиоцен США; *H. gracilis* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *H. major* Kessler 2013, плиоцен Венгрии.

С р а в н е н и е (рис. 19). Плечевая кость *Hirundo* от таковой *Riparia* и *Delichon* отличается более длинным и тонким стержнем, а также длинным пекторальным гребнем, который оканчивается на уровне дистального края бицепитального гребня (Zelenkov, Kurochkin, 2012); от *Delichon* – также дистально скошенным пекторальным гребнем при виде с дорсальной стороны (Zelenkov, Kurochkin, 2012) и более выраженным дорсальным бугорком; от *Sesctopis* – грацильным вентральным бугорком.

З а м е ч а н и я. Из плиоцена Венгрии по тибиятарсусу была описана ископаемая ласточка *H. major* (Kessler, 2013). Изучение фотографии голотипа показало, что данный тибиятарсус не относится к роду *Hirundo* и даже – к семейству *Hirundinidae*. Тибиятарсус *Hirundo* характеризуется невыраженной вырезкой между бугорком малоберцовой мышцы и латеральным мышцелком, в отличие от голотипа *H. major* (Kessler, 2013); также дистальный эпифиз тибиятарсуса *Hirundinidae* медиолатерально более широкий, чем таковой голотипа *H. major*. Таким образом, отнесение *H. major* к *Hirundinidae* представляется необоснованным. Сомнительно также отнесение к ласточкам *H. gracilis*, известной по локтевой кости (Kessler, 2013). Локтевая кость воробьеобразных однообразна, что, как правило, не позволяет идентифицировать роды и виды, основываясь только на этой кости.

Также *Hirundinidae* gen. et sp. indet. известны из раннего плиоцена южной Африки (Manegold, 2010), однако более точный таксономический статус этих остатков неясен.

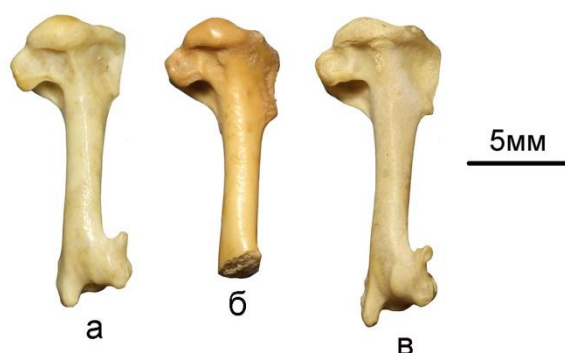


Рис. 19. Плечевые кости *Hirundinidae* с каудальной стороны: а – *Delichon urbicum*, современный; б – *H. selengenica*, верхний плиоцен Северной Монголии, экз. ПИН, №3381/470; в – *H. rustica*, современный.

***Hirundo selengenica* Zelenkov et Kurochkin, 2012**

Рис. 19, б

Hirundo selengenica: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 325, figs. 2, 3: 9, 10; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 251, Табл. XXVII, фиг. 9, 10.

Г о л о т и п – ПИН, №3381/470, проксимальный фрагмент правой плечевой кости; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. В плечевой кости вырезка плечевой головки суживается вентрально, стержень тонкий, биципитальный гребень короткий, пекторальный гребень при виде с дорсальной стороны дистально скошен (Zelenkov, Kurochkin, 2012), проксимальный эпифиз дорсовентрально узкий.

Р а з м е р ы. См. Zelenkov, Kurochkin, 2012.

С р а в н е н и е (рис. 19). Плечевая кость *H. selengenica* от таковой *H. rustica* (единственный современный палеарктический вид рода) отличается более тонким стержнем, коротким биципитальным гребнем (Zelenkov, Kurochkin, 2012), а также дорсовентрально узким проксимальным эпифизом. От ископаемой *H. arica* из позднего плиоцена Канзаса (Feduccia, 1967) плечевая кость *H. selengenica* отличается грацильностью и тонким стержнем (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО MOTACILLIDAE Horsfield, 1812

Т и п о в о й р о д – *Motacilla* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 8 современных родов (del Hooy, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. Верхняя челюсть Motacillidae характеризуется следующими особенностями: предчелюстной симфиз длинный и узкий, равномерно краниально сужается на протяжении всей длины; отверстия в каудальной части предчелюстного симфиза краниокаудально вытянуты, костная балка между этими отверстиями тонкая и длинная.

Проксимальный эпифиз плечевой кости Motacillidae от таковой других палеарктических семейств – Sylviidae s.l., Muscicapidae, Alaudidae, Paridae – надежно отличается хорошо выраженной дорсальной пневматической впадиной, которая сливается с

вентральной (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020a). Кроме этого, от Passeridae проксимальный эпифиз отличается длинным пекторальным гребнем. Дистальная часть плечевой кости Motacillidae от таковой других семейств – Paridae, Passeridae, Emberizidae s.l., Fringillidae, Sylviidae и Muscicapidae – отличается проксимодистально вытянутым дорсальным надмышцелком; от Emberizidae s.l., Fringillidae, Muscicapidae, Sylviidae s.l. – менее глубокой, а от Muscicapidae, Sylviidae s.l. и Paridae – также дорсовентрально узкой локтевой ямкой при виде с каудальной стороны. Кроме этого, от Sylviidae s.l. и Muscicapidae дистальная часть плечевой кости Motacillidae отличается коротким, а от Paridae и Fringillidae – более тонким сгибательным отростком. От наиболее остеологически схожих Alaudidae дистальная часть плечевой кости Motacillidae отличается дорсовентрально широким дистальным эпифизом, в большей степени выступающим дорсально дорсальным надмышцелком с отростком и дорсовентрально широкой локтевой ямкой при виде с каудальной стороны.

Тибиятарсус Motacillidae характеризуется следующими отличительными особенностями: дистальный эпифиз имеет строго прямоугольную форму (мышцелки ориентированы параллельно оси стержня); медиальный мышцелок медиолатерально шире латерального; мышцелки равны по длине; стержень тонкий и грацильный; борозда на блоке тибияльного хряща выражена плохо.

Тарсометатарсус Motacillidae может быть отличим от такового других семейств воробьеобразных по следующему комплексу признаков: блоки метатарсалий II и III широкие; межблоковые вырезки, а также блоки метатарсалий II и IV имеют равную длину; стержень в дистальной части ровный, без бугров.

Род *Motacilla* Linnaeus, 1758

Т и п о в о й в и д – *Motacilla alba* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 12 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и 5 ископаемых – *M. humata* Milne-Edwards, 1871 и *M. major* Milne-Edwards, 1871 из раннего миоцена Франции; *M. intermedia* Kessler, 2013 из позднего миоцена Венгрии; *M. minor* Kessler 2013 и *M. robusta* Kessler, 2013 из плиоцена Венгрии.

С р а в н е н и е (рис. 20). Верхняя челюсть *Motacilla* от таковой *Anthus* отличается более вытянутым и удлинённым предчелюстным симфизом (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Плечевая кость *Motacilla* от такового *Anthus* отличается отчетливо выраженной пневматической впадиной, тогда как у *Anthus* проксимальная часть впадины выражена плохо, а также, как правило, более массивным вентральным бугорком.

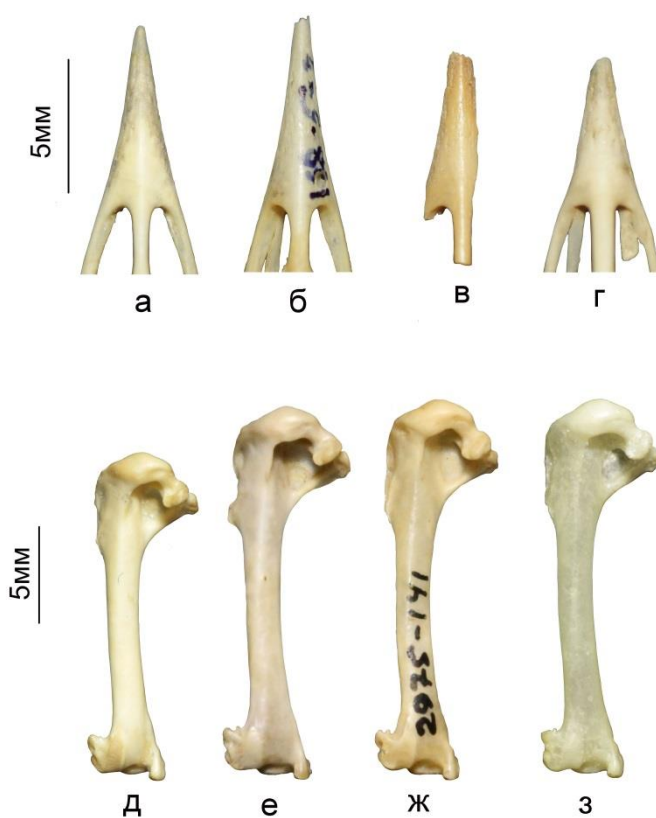


Рис. 20. Верхние челюсти и плечевые кости Motacillidae: а, д – *Motacilla flava*, современный; б, е – *Motacilla alba*, современный; в, ж – *Motacilla* sp., верхний плиоцен Забайкалья и Северной Монголии: в – экз. ПИН 3381/472, ж – экз. ПИН, № 2614/132; г, з – *Anthus pratensis*, современный. а–г – верхние челюсти с дорсальной стороны; д–з – плечевые кости с каудальной стороны.

Motacilla sp.

Рис. 20, в, ж

Motacilla sp.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 327, fig. 3: 18–20; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 252, Табл. XXVII, фиг. 18–20.

О п и с а н и е. В верхней челюсти предчелюстной симфиз длинный; костная балка между отверстиями в каудальной части предчелюстного симфиза толстая. В плечевой кости стержень длинный; пневматическая впадина отчетливо выражена.

Р а з м е р ы. См. Zelenkov, Kurochkin, 2012.

С р а в н е н и е (рис. 20). По размерам *Motacilla sp.* наиболее схожа с современной *M. alba* (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Верхняя челюсть *Motacilla sp.* от таковой *M. alba*, *M. flava* и *M. cinerea* отличается более длинным предчелюстным симфизом; от *M. flava*, *M. cinerea* и *M. citreola* – более толстой костной балкой между отверстиями в каудальной части предчелюстного симфиза. Плечевая кость *Motacilla sp.* от других палеарктических представителей рода отличается большими абсолютными размерами и удлинненным стержнем (Zelenkov, Kurochkin, 2012). От ископаемой *M. robusta* (Kessler, 2013) плечевая кость *Motacilla sp.* отличается грацильностью и более тонким стержнем. От еще одной ископаемой трясогузки *M. minor*, известной по карпометакарпусу (Kessler, 2013), *Motacilla sp.* отличается большими абсолютными размерами.

З а м е ч а н и я. *Motacilla sp.* представляет собой довольно крупную ископаемую трясогузку, однако для подтверждения ее обособленного таксономического статуса также требуются другие элементы скелета.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: левая плечевая кость (экз. ПИН 2975/141). Местонахождение Шамар: фрагмент верхней челюсти (экз. ПИН 3381/472), дистальная часть левой плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/132).

Motacillidae gen. indet.

С р а в н е н и е. Тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/133) от такового *Motacilla* отличается медиолатерально узким латеральным мышцелком по сравнению с медиальным, а также, как правило, более массивной дистальной частью кости.

З а м е ч а н и я. Тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/133) имеет схожую морфологию с таковым *Anthus* и может относиться к представителю этого рода, однако для надежного установления точной родовой принадлежности требуются более диагностичные костные остатки.

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: дистальный фрагмент правого тибиотарсуса (экз. ПИН, №2614/133).

СЕМЕЙСТВО TURDIDAE Rafinesque, 1815

Т и п о в о й р о д – *Turdus* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 20 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016) и один ископаемый – *Turdicus Kretzoi* 1962 (см. ниже).

С р а в н е н и е. В близкую размерную группу к представителям *Turdidae* попадают следующие семейства воробьеобразных: *Sturnidae*, *Laniidae*, *Cinclidae* и *Muscicapidae* (только род *Monticola*). При этом проксимальный эпифиз плечевой кости *Turdidae* от такового *Laniidae* отличается присутствием плохо выраженной дорсальной пневматической впадины, широкой вентральной пневматической впадиной и меньшими размерами площадки между дорсальным гребнем пневматической впадины и головкой; от *Sturnidae* – широким и более длинным костным мостиком, соединяющим дорсальный гребень пневматической впадины и стержень; от *Cinclidae* – проксимодистально узкой головкой и длинным пекторальным гребнем; от *Monticola* – проксимодистально вытянутыми дорсальной пневматической впадиной и эпифизом кости в целом.

Карпометакарпус Turdidae от такового Sturnidae и Cinclidae отличается длинным и тонким, а от Monticola – тонким передним пястным отростком; от Laniidae – присутствием зубца на краниальной поверхности большой метакарпалии, от Sturnidae – более проксимально расположенным зубцом. Кроме этого, карпометакарпус Turdidae от такового Sturnidae отличается вытянутой дистально суставной поверхностью для лучевой кости запястья; от Cinclidae – узким дистальным симфизом; от Laniidae – краниально выступающей суставной поверхностью большого пальца крыла.

Тарсометатарсус Turdidae от такового Laniidae отличается проксимодистально длинной латеральной межблоковой вырезкой, проксимодистально длинным блоком метатарсалии II с дорсальной стороны, присутствием характерного бугорка на медиальной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии II и широким дистальным эпифизом в целом. От Sturnidae тарсометатарсус отличается проксимодистально короткими межблоковыми вырезками и более дистально расположенным бугром на латеральной поверхности дистального эпифиза; у Sturnidae бугор расположен проксимальнее блока метатарсалии IV, у Turdidae – сливается с этим блоком. От Cinclidae тарсометатарсус Turdidae отличается более проксимально расположенным дистальным сосудистым отверстием и узким, почти не расширяющимся дистально блоком метатарсалии III; от Monticola – широкими межблоковыми вырезками. Кроме этого, у Monticola в отличие от Turdidae дистальная поверхность блока метатарсалии IV скошена медиально.

Род Turdus Gould, 1836

Т и п о в о й в и д – *Turdus viscivorus* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 85 современных видов и один ископаемый – *Turdus medius* Kessler 2013 из плиоцена Венгрии.

С р а в н е н и е (рис. 21). Проксимальный эпифиз плечевой кости *Turdus* от такового *Catharus* и *Geokichla* отличается более наклоненной дистально дорсальной частью головки. Также у *Catharus* и *Geokichla* пекторальный гребень начинается проксимальнее. Карпометакарпус *Turdus* от такового *Geokichla* отличается узким дистальным симфизом, от *Catharus* – большими абсолютными размерами. Тарсометатарсус *Turdus* от такового *Catharus* отличается проксимодистально ориентированной медиальной межблоковой вырезкой, которая у *Catharus* в проксимальной части загибается латерально. От *Geokichla* тарсометатарсус отличается грацильным дистальным эпифизом.

Кроме этого, представители *Turdus* от представителей *Sialia* отличаются большими абсолютными размерами, в связи с чем сравнение с этим родом не приводится.

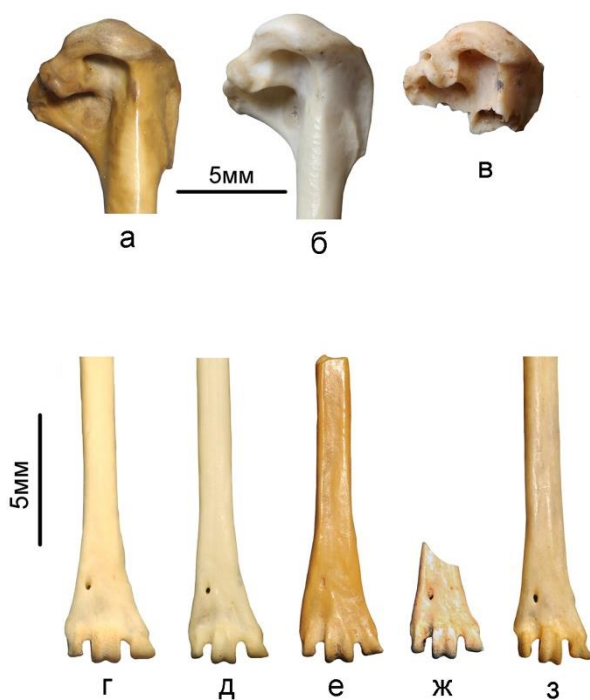


Рис. 21. Плечевые кости и тарсометатарсусы *Turdidae* и *Sturnidae*: г – *Turdus hortulorum*, современный; а, б, д, е – *T. iliacus*, современный; в – *T. iliacus/obscurus*, верхний плиоцен Забайкалья и Северной Монголии, экз. ПИН, №2614/134; ж – *Turdus* sp., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2975/169; з – *Agropsar sturninus*. а–в – плечевые кости с каудальной стороны; г–з – тарсометатарсусы с дорсальной стороны.

З а м е ч а н и я. Из плейстоцена Румынии (MQ1; Бетфия 5) был описан ископаемый род *Turdicus* с типовым видом *Turdicus tenuis* Kretzoi 1962, предварительно помещенный в *Turdidae* (Mlíkovský, 2002). Однако размеры и фотографии голотипа (фрагмент коракоида) опубликованы не были. Позже из раннего миоцена Венгрии (Литке 2; MN 5; Kessler et Hír, 2012) и из позднего миоцена Венгрии (MN 13; Полгарди; Kessler 2013) были описаны *Turdicus minor* и *Turdicus rannonicus*, соответственно. Однако дистальный эпифиз плечевой кости (голотип) *Turdicus minor* имеет плохую сохранность, что не позволяет подтвердить родовую принадлежность этого таксона. Валидность *Turdicus rannonicus* также под сомнением, поскольку проксимальная локтевая кость (голотип) воробьеобразных однообразна и не подходит для установления видовой и родовой принадлежности. Тибиятарсус, отнесенный к *Turdicus rannonicus*, имеет схожее строение в разных группах воробьеобразных птиц.

***Turdus iliacus* Linnaeus, 1758 / *obscurus* Gmelin, 1789**

Рис. 21, в

Sturnidae gen.: Курочкин, 1985, с. 91.

Sturnidae gen. indet.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 329, fig. 3: 26, 27; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 256, Табл. XXVII, фиг. 26, 27.

Г о л о т и п. Современный вид.

С р а в н е н и е (рис. 21). Тарсометатарсус (экз. ПИН, № 3381/473) от такового *T. philomelos* отличается более широким блоком метатарсалии III. От других представителей *Turdus* тарсометатарсус и остальные кости *T. iliacus/obscurus* отличаются меньшими абсолютными размерами.

З а м е ч а н и я. Ранее тарсометатарсус (экз. ПИН, № 3381/473) был отнесен к семейству *Sturnidae* (Zelenkov, Kurochkin, 2012), однако проведенная ревизия показала, что в действительности тарсометатарсус следует относить к семейству *Turdidae* (и в частности – к

T. iliacus/obscurus) на основании типичной морфологии, характеризующей это семейство (см. выше). *T. iliacus/obscurus* из Береговой и Шамара – древнейшая находка этой современной линии в палеонтологической летописи. Молекулярно-генетические данные датируют появление современного *T. iliacus* ранним плиоценом (Batista et al., 2020), а *T. obscurus* – поздним плиоценом, что, по всей видимости, является завышенными оценками, поскольку калибрации, используемые в статьях были выбраны некорректно (использовались ископаемые виды с открытой номенклатурой «cf»). Тем не менее, филогенетические данные в целом свидетельствуют об интенсивном видообразовании в роде *Turdus* в эпоху позднего плиоцена (Nylander et al., 2008; Nagy et al., 2019; Batista et al., 2020; подробнее см. в замечаниях по эволюции отдельных групп птиц).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальный фрагмент правой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/134), правый карпометакарпус (экз. ПИН, №2614/135) без малой метакарпалии. Местонахождение Шамар: дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, № 3381/473).

***Turdus* sp.**

Рис. 21, ж

Turdus sp.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 328, fig. 3: 16, 17; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 252, Табл. XXVII, фиг. 16, 17.

О п и с а н и е. Межблоковые вырезки проксимодистально длинные; медиальная межблоковая вырезка ориентирована проксимодистально.

С р а в н е н и е (рис. 21). От других современных палеарктических представителей *Turdus тарсометатарсус* *Turdus* sp. отличается меньшими абсолютными размерами (Zelenkov, Kurochkin, 2012), а также немного более проксимодистально длинными межблоковыми вырезками.

З а м е ч а н и я. Вероятно, тарсометатарсусы (экз. ПИН, №2975/169–171, 2614/136, 280) принадлежат ископаемому виду дроздов. Для подтверждения этого предположения требуются дополнительные материалы по другим элементам скелета.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: три дистальных и проксимальный фрагмент правых тарсометатарсусов (экз. ПИН, №2975/169–171, экз. ПИН, №2614/136), дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, №2614/280).

СЕМЕЙСТВО MUSCICAPIDAE Vigors, 1825

Т и п о в о й р о д – *Muscicapa* Brisson, 1760

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 56 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. Коракоид Muscicapidae от других представителей воробьеобразных близкой размерной группы – Alaudidae, Emberizidae s.l., Fringillidae, Motacillidae, Paridae и Passeridae – надежно отличается значительно вытянутой медиально каудальной частью головки акрокоракоидного отростка, удлиненным крючком (кроме Paridae), медиолатерально широкой апикальной частью головки акрокоракоидного отростка, а также широкой вырезкой между крючком и стержнем. Кроме этого, от Alaudidae и Motacillidae коракоид отличается менее, а от Paridae – более выступающей краниальной частью гленоидной губы; от Alaudidae – отсутствием пневматического отверстия на акрокоракоидном отростке; от Motacillidae – меньшей высотой апикальной части акрокоракоидного отростка и медиолатерально коротким прокоракоидным отростком. От Sylviidae s.l. коракоид Muscicapidae отличается короткой шейкой акрокоракоидного отростка и длинной гленоидной губой. Также крючок коракоида Sylviidae s.l., как правило, сильнее загнут каудально.

Проксимальный эпифиз плечевой кости Muscicapidae от других семейств – Alaudidae, Emberizidae s.l., Fringillidae, Motacillidae, Paridae, Passeridae и Sylviidae s.l. – отличается проксимодистально узкой и дорсовентрально удлиненной головкой. От большинства

семейств *Emberizidae s.l.*, *Fringillidae*, *Motacillidae*, *Passeridae* и *Paridae* проксимальный эпифиз надежно отличается не глубокой дорсальной пневматической впадиной (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020a); у *Alaudidae* эта впадина выражена еще хуже. Также у представителей *Paridae* вентральная и дорсальная пневматические впадины разделены узким костным мостиком. Кроме этого проксимальный эпифиз плечевой кости *Muscicapidae* при виде с каудальной стороны от такового *Emberizidae s.l.* и *Fringillidae* отличается отсутствием продольного утолщения, идущего вдоль биципитального гребня (Паластрова, Зеленков, 2020б); от *Sylviidae s.l.* – меньшим размером вентрального бугорка и большим размером дорсальной пневматической впадины.

Тибитарсус *Muscicapidae* от такового других семейств – *Alaudidae*, *Emberizidae s.l.*, *Fringillidae*, *Motacillidae*, *Paridae* и *Passeridae* – отличается в большей степени сужающимся в дистальной части стержнем. От *Alaudidae* и *Paridae* тибитарсус отличается выраженной вырезкой между латеральным мышцелком и бугорком малоберцовой мышцы, а также косо ориентированным латеральным мышцелком; от *Alaudidae*, *Motacillidae*, *Passeridae* и *Paridae* – трапециевидной формой дистального эпифиза (дистальная вырезка между мышцелками составляет меньшее основание трапеции) при виде с краниальной стороны, который у названных семейств имеет прямоугольную форму. От *Passeridae*, *Emberizidae s.l.* и *Fringillidae* тибитарсус *Muscicapidae* отличается узкими мышцелками при виде с краниальной стороны, кроме этого от *Emberizidae s.l.* и *Fringillidae* – симметричной или почти симметричной относительно оси стержня дистальной вырезкой между мышцелками, центр которой у *Emberizidae s.l.* и *Fringillidae* смещен медиально. От *Paridae* и *Sylviidae s.l.* тибитарсус отличается плохо выраженным гребнем на блоке тибиального хряща, от *Sylviidae s.l.*, зачастую, также, меньшим расстоянием между мышцелками.

Тарсометатарсус *Muscicapidae* от такового других семейств воробьеобразных отличается комплексом признаков: межблоковые вырезки и блоки метатарсалий проксимодистально длинные, их медиальные и латеральные компоненты равны по длине;

межблоковые вырезки медиолатерально узкие; стержень незначительно расширяется дистально.

От представителей Turdidae (Turdus, Catharus, Geokichla) Muscicapidae (за исключением представителей Monticola) надежно отличаются меньшими абсолютными размерами.

Род Oenanthe Vieillot, 1816

Типовой вид – Motacilla oenanthe Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 28 современных видов и два ископаемых – Oenanthe kormosi Kessler, 2013 из позднего миоцена Венгрии; Oenanthe pongraczi Kessler, 2013 из плиоцена Венгрии.

Сравнение (рис. 22). Проксимальный фрагмент плечевой кости Oenanthe от такового Saxicola и Phoenicurus отличается менее глубокой дорсальной пневматической впадиной; от Luscinia и Calliope – дорсовентрально вытянутой дорсальной пневматической впадиной; от Erithacus – дорсовентрально вытянутой головкой. Кроме этого, проксимальный фрагмент плечевой кости некоторых представителей Oenanthe (Oenanthe oenanthe), а также Calliope (Calliope calliope), отличается от такового большинства родов – Phoenicurus, Saxicola, Erithacus, Luscinia и Cyanecula почти не выраженным костным мостиком, соединяющим головку и вентральный бугорок. От Monticola представители Oenanthe надежно отличаются меньшими, а от Muscicapa и Ficedula – большими абсолютными размерами.

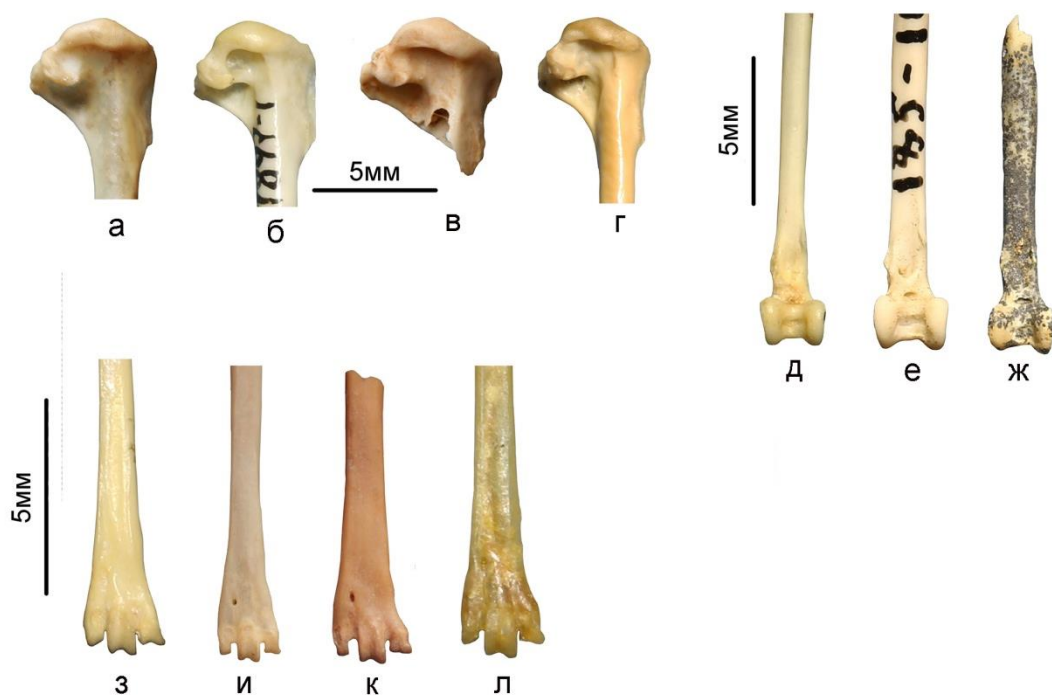


Рис. 22. Плечевые кости, тибитарсусы и тарсометатарсусы Muscicapidae: а – *Calliope calliope*, современный; з – *C. pectoralis*, современный; б, и – *Saxicola torquata*, современный; д – *S. rubetra*, современный; к – *Saxicola* sp., верхний плиоцен Забайкалья и Северной Монголии, экз. ПИН, №2975/164; в – *Oenanthe* sp., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/281; г – *O. oenanthe*, современный; е – *O. picata*, современный; л – *O. isabellina*, современный; ж – Muscicapidae gen. indet., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/282. а–г – плечевые кости с каудальной стороны; д–ж – тибитарсусы с краниальной стороны; з–л – тарсометатарсусы с дорсальной стороны.

***Oenanthe* sp.**

Рис. 22, в

О п и с а н и е. Костный мостик плечевой кости, соединяющий головку и вентральный бугорок почти не выражен; дорсальная пневматическая впадина и головка дорсовентрально вытянуты.

С р а в н е н и е (рис. 22). Проксимальный фрагмент плечевой кости *Oenanthe* sp. из Береговой от такового *O. isabellina*, *O. hispanica* и *O. picata* отличается почти не выраженным костным мостиком, соединяющим головку и вентральный бугорок. Морфологически

плечевая кость *Oenanthe* sp. схожа с таковой *O. oenanthe*, от которой отличается большими абсолютными размерами.

З а м е ч а н и я. Из плиоцена Венгрии известна ископаемая каменка *O. pongraczi* (Kessler, 2013). Дистальный фрагмент плечевой кости *O. pongraczi* по размерам меньше, чем *Oenanthe* sp. из Береговой.

Каменка-плешанка *O. pleschanka*, отсутствующая в сравнительной коллекции, в настоящее время распространена в каменистых россыпях степной зоны Северной Монголии и Забайкалья (Коблик, 2001б). Данные молекулярно-генетических исследований (Outlaw et al., 2010; Alaei Kakhki et al., 2016) объединяют *O. pleschanka* и *O. oenanthe* в одну кладу с рядом других видов. Поскольку *Oenanthe* sp. морфологически схожа с *O. oenanthe*, возможно, плечевая кость (экз. ПИН, №2614/281) принадлежит *O. pleschanka*. Однако молекулярно-генетические датировки оценивают обособление *O. pleschanka* от других представителей рода только средним плейстоценом, тогда как *O. oenanthe* обособилась еще в позднем плиоцене (Alaei Kakhki et al., 2016). В связи с этим, плечевая кость (экз. ПИН, №2614/281) может также принадлежать ископаемой каменке, родственной *O. oenanthe*.

Согласно молекулярно-генетическим данным видообразование внутри *Oenanthe* как раз происходило в позднем плиоцене – плейстоцене (Schweizer et al., 2013; Alaei Kakhki et al., 2016). Считается, что диверсификации каменок способствовало расширение открытых местообитаний в южной Африке (регион считается центром происхождения рода) в эпоху позднего миоцена (~7.4 млн. л. н.; Alaei Kakhki et al., 2016).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальный фрагмент правой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/281).

Род ? *Saxicola* Bechstein, 1802

Рис. 22, к

Saxicola sp.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 328, fig. 3: 11, 12; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 253,

Табл. XXVII, фиг. 11, 12

Типовой вид – *Motacilla rubicola* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 11 современных видов.

Описание. Блоком метатарсалии III тарсометатарсуса узкий; блок метатарсалии IV проксимодистально длинный; латеральный плантарный гребень в дистальной части хорошо выражен.

Сравнение (рис. 22). Тарсометатарсус *Saxicola* от такового *Ficedula*, *Muscicapa*, *Luscinia*, *Cyanecula*, *Calliope* и *Erithacus* отличается более узким блоком метатарсалии III; от *Phoenicurus*, *Luscinia*, *Cyanecula* и *Calliope* – более дистально расположенным дистальным сосудистым отверстием. Кроме этого у *Luscinia*, *Cyanecula*, *Calliope*, *Phoenicurus* и *Oenanthe*, в отличие от *Saxicola*, дистальный край блока метатарсалии IV при виде с дорсальной и вентральной сторон ориентирован косо. От *Oenanthe* и *Phoenicurus* тарсометатарсус *Saxicola* отличается проксимодистально длинным блоком метатарсалии IV; от *Phoenicurus* – узким блоком метатарсалии IV, более дистально расположенным блоком метатарсалии II (Zelenkov, Kurochkin, 2012) и в меньшей степени расширяющимся дистально блоком метатарсалии III. Также у *Saxicola*, в отличие от *Luscinia*, *Erithacus* и *Oenanthe* латеральный плантарный гребень в дистальной части выражен лучше (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Кроме этого, от *Ficedula* и *Muscicapa* представители *Saxicola* надежно отличаются большими, а от *Monticola* – меньшими абсолютными размерами.

Замечания. Тарсометатарсусы (экз. ПИН, №2975/164–167; экз. ПИН, № 3381/474) имеют большие абсолютные размеры по сравнению с современными представителями рода *Saxicola*. Возможно, эти тарсометатарсусы принадлежат ископаемому чекану, родственному крупному центральноазиатскому чекану *S. insignis* (сравнение с *S.*

insignis не проводилось ввиду отсутствия вида в сравнительной коллекции), или вымершему роду, родственному чеканам *Saxicola*.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: два левых и два правых дистальных фрагментов тарсометатарсусов (экз. ПИН, №2975/164–167). Местонахождение Шамар: дистальный фрагмент левого тарсометатарсуса (экз. ПИН, №3381/474).

Muscicapidae gen. indet.

Рис. 22, ж

С р а в н е н и е (рис. 21). Тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/282) от такового *Muscicapa* и *Ficedula* отличается большими абсолютными размерами. От *Saxicola*, *Erithacus*, *Luscinia* и *Calliope* отличается округлой формой мыщелков, особенно медиального; от *Phoenicurus*, *Erithacus* и *Cyanecula* – широким дистальным эпифизом.

З а м е ч а н и я. Тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/282) наиболее схож с таковым *Oenanthe*, однако, требуются другие, более диагностичные элементы скелета для подтверждения этого предположения. От *Oenanthe* sp. из Береговой тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/282) отличается меньшими абсолютными размерами.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: дистальный фрагмент правого тибиотарсуса (экз. ПИН, №2614/282).

СЕМЕЙСТВО SYLVIIDAE Vigors, 1825

Т и п о в о й р о д – *Sylvia* Scopoli, 1769

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 16 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. Коракоид *Sylviidae* характеризуется следующим комплексом признаков: дистальная вырезка коракоида неглубокая и медиолатерально узкая; тонкий гребень на латеральной стороне каудальной части стержня длинный и медиолатерально

узкий, начинается, как правило, краниальнее, чем у других палеарктических семейств воробьеобразных – Muscicapidae, Alaudidae, Emberizidae s.l., Fringillidae, Paridae, Locustellidae, Acrocephalidae и Phylloscopidae, у которых этот гребень начинается каудальнее.

Плечевая кость Sylviidae характеризуется следующими морфологическими особенностями: вентральный бугорок массивный; пекторальный гребень короткий; проксимальный эпифиз дорсовентрально расширен; локтевая ямка глубокая. Кроме этого, плечевая кость Sylviidae от таковой других семейств – Emberizidae s.l., Fringillidae, Motacillidae, Passeridae и Paridae – надежно отличается плохо выраженной дорсальной пневматической впадиной (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012; Паластрова, Зеленков, 2020б), которая еще хуже выражена у Alaudidae. Также у представителей названных семейств и представителей Alaudidae и Muscicapidae отчетливой выражен костный мостик между вентральным гребнем пневматической впадины и головкой. От Paridae, Passeridae, Motacillidae, Emberizidae s.l., Fringillidae и Muscicapidae плечевая кость Sylviidae отличается дорсовентрально широкой вырезкой плечевой головки; от Alaudidae и Motacillidae – коротким пекторальным гребнем; от Muscicapidae – проксимодистально узкой дорсальной пневматической впадиной в дорсальной части. От Locustellidae и Phylloscopidae плечевая кость Sylviidae отличается проксимодистально узкой вентральной пневматической впадиной; от Phylloscopidae – также проксимодистально узкой дорсальной пневматической впадиной, от Locustellidae – меньшими размерами вырезки плечевой кости. От отчасти остеологически схожих Acrocephalidae плечевая кость отличается более выраженной и глубокой дорсальной пневматической впадиной, а также более четким разделением головки кости и вентрального бугорка.

Тибиятартус Sylviidae характеризуется следующим комплексом морфологических особенностей: мышелки одинаковой ширины, косо ориентированы, за счет чего дистальный эпифиз имеет трапециевидную форму (дистальная вырезка между мышелками составляет меньшее основание трапеции); вырезка между латеральным мышелком и бугорком

малоберцовой мышцы хорошо выражена; на медиальной стенке стержня в дистальной части присутствует хорошо выраженный гребень; дистальная вырезка между мышцелками почти симметрична относительно оси стержня.

Тарсометатарсус Sylviidae характеризуется следующими отличительными особенностями: межблоковые вырезки узкие; блок метатарсалии III расширяется дистально; медиальная сторона дистальной части стержня неровная, с выраженными буграми; блоки метатарсалий II и IV медиолатерально узкие, косо ориентированы и, как правило, разной длины; дистальная часть стержня и дистальный эпифиз расширяются дистально незначительно. Тарсометатарсус остеологически схожих семейств – Muscicapidae, Phylloscopidae и Acrocephalidae – частично может также характеризоваться названными особенностями. При этом, от Muscicapidae тарсометатарсус Sylviidae отличается длинным блоком метатарсалии IV, от Acrocephalidae – более коротким блоком метатарсалии II и, как правило, проксимально расположенным дистальным сосудистым отверстием; от Phylloscopidae – грацильным блоком метатарсалии III и более широкой медиальной межблоковой вырезкой.

Род *Sylvia* Scopoli, 1769

Типовой вид – *Motacilla atricapilla* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 30 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016) и ископаемая *Sylvia intermedia* Kessler 2013 из позднего миоцена Венгрии.

Сравнение (рис. 23). Коракоид *Sylvia* от такового палеарктического рода *Cholornis* отличается большими абсолютными размерами крючка акрокоракоидного отростка. Плечевая кость *Sylvia* от таковой *Cholornis* отличается более выраженным переходом между вентральным бугорком и дорсальной пневматической впадиной, грацильным вентральным бугорком и проксимодистально широкой головкой. Тибiotарсус

Sylvia от такового *Cholornis* отличается в большей степени косо ориентированным медиальным мышцелком; тарсометатарсус – проксимодистально ориентированным блоком метатарсалии IV при виде с дорсальной и вентральной сторон, который у *Cholornis* направлен медиально.

***Sylvia* sp.**

Рис. 23, д, н, ф, аа, жж

О п и с а н и е. В коракоиде апикальная часть акрокоракоидного отростка широкая; шейка короткая; крючок массивный. В плечевой кости пекторальный гребень длинный; переход между вентральным бугорком и дорсальной пневматической впадиной хорошо выражен. В тарсометатарсусе вырезка на блоке метатарсалии III при виде с дорсальной и вентральной сторон косо ориентирована; блок метатарсалии III медиолатерально узкий.

С р а в н е н и е (рис. 23). Коракоид *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара от такового *S. nana*, *S. atricapilla*, *S. curruca*, *S. borin* и *S. communis* отличается медиолатерально широкой апикальной частью акрокоракоидного отростка и короткой шейкой; от *S. nana*, *S. communis* и *S. mystacea* – массивным крючком акрокоракоидного отростка; от *S. mystacea* – отсутствием бугра на головке акрокоракоидного отростка. Кроме этого, коракоид *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара от такового *S. nana*, от *S. curruca*, *S. mystacea* и *S. communis* отличается большими абсолютными размерами.

Проксимальный эпифиз плечевой кости *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара от такового *S. communis*, *S. atricapilla* и *S. mystacea* отличается длинным пекторальным гребнем; от *S. communis*, *S. mystacea*, *S. curruca*, *S. melanocephala*, *S. nana*, а также ископаемой плиоценовой *Sylvia pusilla* (Kessler, 2013) – большими абсолютными размерами. Тибiotарсус *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара от такового *S. mystacea* отличается массивным дистальным эпифизом; от *S. nana* – большими абсолютными размерами.

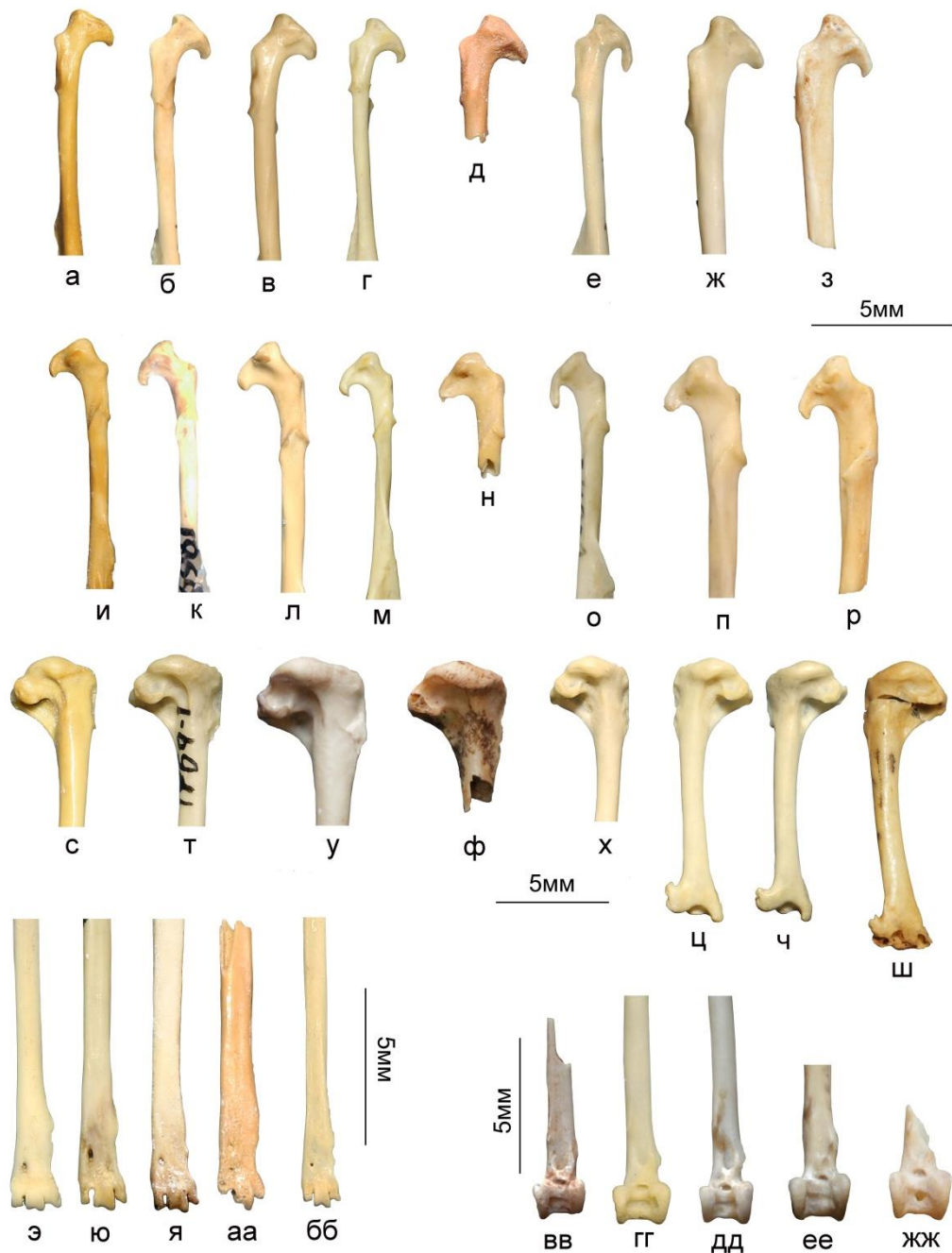


Рис. 23. Коракоиды, плечевые кости, тибиятарсусы и тарсометатарсусы *Sylviidae*, *Locustellidae* и *Acrocephalidae*: б, к, т – *Sylvia communis*, современный; в, л, у, я, ее – *S. borin*, современный; г, м, х, ц, бб – *S. naupa*, современный; ю – *S. atricapilla*, современный; д, н, ф, аа, жж – *Sylvia* sp., верхний плиоцен Забайкалья (экз. ПИН, №2614/284) и Северной Монголии (экз. ПИН, №2614/285; ПИН, №2614/286 и экз. ПИН, №2614/288): д, н – экз. ПИН, №2614/285, ф – экз. ПИН, №2614/284, жж – экз. ПИН, №2614/286, аа – экз. ПИН, №2614/288; вв – *Sylvia* sp. 2, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/290; ч – *Cholornis paradoxus*, современный; ш – *Cholornis* sp., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2975/172; а, и, с – *Acrocephalus palustris*, современный; э – *A. melanorogon*, современный; гг – *A. agricola*, современный; е, о – *Locustella certhiola*, современный; ж, п – *L. fasciolata*, современный; з, р – *L. ingens* sp. nov., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/291. а–з – коракоиды с

вентральной стороны; и–р – коракоиды с дорсальной стороны; с–ш – плечевые кости с каудальной стороны; э–бб – тарсометатарсусы с дорсальной стороны; вв–жж – тиббиотарсусы с краниальной стороны.

Тарсометатарсус *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара от такового *S. borin*, *S. atricapilla*, *S. communis*, *S. curruca*, *S. melanocephala*, *S. mystacea* и *S. nana* отличается более косо ориентированной вырезкой на блоке метатарсалии III при виде с дорсальной и вентральной сторон; от *S. borin*, *S. atricapilla* и *S. melanocephala* – медиолатерально узким блоком метатарсалии III; от *S. melanocephala* и *S. mystacea* – более коротким блоком метатарсалии IV. Кроме этого, от *S. communis*, *S. mystacea*, *S. curruca*, *S. melanocephala* и *S. nana* тарсометатарсус *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара отличается большими абсолютными размерами. Все элементы скелета *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара имеют схожие размеры и пропорции с таковыми *S. borin* и *S. atricapilla*.

З а м е ч а н и я. Ввиду отличительной морфологии от других современных представителей *Sylvia*, вероятно, *Sylvia* sp. из Береговой и Шамара представляет собой ископаемый вид. Для более точного определения требуется больше костных остатков.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: левый коракоид без головки акрокоракоидного отростка (экз. ПИН, №2614/283), проксимальный фрагмент правой плечевой кости (экз. ПИН, №2614/284). Местонахождение Шамар: проксимальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, №2614/285); два дистальных фрагмента левых тиббиотарсусов (экз. ПИН, №№2614/286,287), дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, №2614/288).

***Sylvia* sp. 2**

Рис. 23, вв

О п и с а н и е. В коракоиде апикальная часть акрокоракоидного отростка широкая; шейка короткая. В тиббиотарсусе медиальный мыщелок косо ориентирован.

С р а в н е н и е (рис. 23). Коракоид (экз. ПИН, №2614/289) от такового *S. borin* и *S. atricapilla* отличается меньшими абсолютными размерами; от *S. curruca*, *S. mystacea* и *S. nana* – большими. Кроме этого, коракоид имеет схожие размеры и пропорции с таковым *S. communis*. Тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/290) от такового *S. nana* отличается большими, а от *S. borin* и *S. atricapilla* – меньшими абсолютными размерами. Тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/290) имеет схожие размеры, пропорции и морфологию с таковыми *S. communis* и *S. curruca*.

З а м е ч а н и я. *Sylvia* sp. 2 из Береговой и Шамара отличается от *Sylvia* sp. из этих местонахождений меньшими абсолютными размерами и представляет собой самостоятельный вид. Поскольку коракоид (экз. ПИН, №2614/289) имеет плохую сохранность, а тибиотарсус (экз. ПИН, №2614/290) – малоинформативен, более точное определение невозможно.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: дистальный фрагмент правого тибиотарсуса (экз. ПИН, №2614/290). Местонахождение Шамар: правый коракоид без головки акрокоракоидного отростка (экз. ПИН, №2614/289).

Род *Cholornis* Gould, 1836

Т и п о в о й в и д – *Motacilla rubicola* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 2 современных вида.

С р а в н е н и е (рис. 22). Плечевая кость *Cholornis* от палеарктического рода *Sylvia* отличается невыраженным переходом между вентральным бугорком и дорсальной пневматической впадиной, а также узкой по всей длине, дорсовентрально вытянутой головкой и большими размерами вентрального бугорка (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Cholornis sp.

Рис. 23, ш

Paradoxornis sp.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 329, fig. 3: 22, 23; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 253, Табл. XXVII, фиг. 22, 23.

О п и с а н и е. Переходом между вентральным бугорком и дорсальной пневматической впадиной плечевой кости не выражен; головка дорсовентрально вытянута; вентральный бугорок массивный.

Р а з м е р ы. См. Zelenkov, Kurochkin, 2012

С р а в н е н и е (рис. 23). Плечевая кость *Cholornis* sp. морфологически схожа с таковой *S. paradoxus*, от которой отличается большими абсолютными размерами (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

З а м е ч а н и я. Вероятно, *Cholornis* sp. представляет собой отдельный ископаемый вид, в связи с большими абсолютными размерами. Сравнение со вторым современным видом рода (*S. unicolor*) не проводилось, однако размеры *S. unicolor* аналогичны таковым *S. paradoxus*. *Cholornis* sp. – самая древняя находка рода в палеонтологической летописи.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: левая плечевая кость (экз. ПИН, №2975/172).

СЕМЕЙСТВО LOCUSTELLIDAE Bonaparte, 1854

Т и п о в о й р о д – *Locustella* Kaup, 1829

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 13 современных родов (del Hooy, Collar, 2016).

С р а в н е н и е (рис. 23). Коракоид *Locustellidae* от такового других палеарктических семейств воробьеобразных – *Muscicapidae*, *Paridae*, *Passeridae*, *Alaudidae*, *Emberizidae* s.l., *Fringillidae*, *Motacillidae*, и в меньшей степени от *Sylviidae* и *Acrocephalidae* отличается прямым, неизогнутым стержнем. Также от названных семейств коракоид *Locustellidae*

хорошо отличается плохо выраженным, медиолатерально коротким прокоракоидным отростком. Кроме этого, коракоид Locustellidae характеризуется следующими особенностями: гленоидная губа узкая; крючок акроракоидного отростка длинный, причем его длина в значительной степени варьирует.

Род *Locustella* Kaup, 1829

Типовой вид – *Sylvia locustella* Latham, 1790

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 24 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и два ископаемых – *Locustella kordosi* Kessler 2013 из позднего миоцена Венгрии (Полгарди 4,5; MN13) и *Locustella magna* Kessler 2013 из плиоцена Венгрии (Беременд 26; MN 15-16).

Сравнение. В состав семейства входит только один палеарктический род *Locustella*.

***Locustella ingens* sp. nov.**

Рис. 23, з, р

Название вида – от *ingens* (лат.) – огромный.

Голотип – ПИН, №2614/291, краниальный фрагмент правого коракоида; Забайкалье, местонахождение Береговая, верхний плиоцен.

Описание. Крючок акроракоидного отростка коракоида средней длины для представителей *Locustella*; каудальная часть крючка немного выступает медиально; гленоидная губа узкая; стержень прямой и неизогнутый; прокоракоидный отросток медиолатерально короткий.

Размеры. Коракоид (мм): медиолатеральная длина акроракоидного отростка – 2.9; проксимодистальная длина головки акроракоидного отростка – 2.7; наибольшая ширина гленоидной губы – 1.0.

С р а в н е н и е (рис. 23). От других представителей палеарктических *Locustella* (за исключением *L. fasciolata*) коракоид ископаемой *L. ingens* отличается отчетливо большими абсолютными размерами. Osteологически коракоид *L. ingens* от такового *L. fasciolata* и *L. luscinioides* отличается длинным, а от *L. certhiola*, *L. naevia* и *L. ochotensis* – коротким крючком; от *L. lanceolata* и *L. luscinioides* – менее выступающей медиально каудальной частью крючка акрокоракоидного отростка. Кроме этого, из плиоцена Венгрии известен ископаемый сверчок *L. magna* (Kessler, 2013), описанный по плечевой кости. Абсолютные размеры *L. ingens* больше таковых *L. magna*.

З а м е ч а н и я. Древняя группа сверчков *L. fasciolata* и *L. amnicola* отделились, по молекулярным представлениям, от других представителей рода уже в позднем миоцене (Alström et. al., 2011; Drovetski et. al. 2015). В настоящее время эти сверчки являются самыми крупными представителями своего рода (Коблик, 2001б). Абсолютные размеры коракоида *L. ingens* сопоставимы с таковыми *L. fasciolata*, что говорит о крупных размерах вымершей птицы.

Самая ранняя находка рода в палеонтологической летописи – *Locustella kordosi* Kessler 2013 из позднего миоцена Венгрии (Полгарди 4,5; MN13). Из плиоцена описано два ископаемых сверчка из Венгрии – *Locustella magna* Kessler 2013 (Беременд 26; MN 15-16) и *Locustella janossyi* Kessler 2013 (Чарнота 2 и Беременд 26; MN 15-16). При этом голотип *L. janossyi* (дистальный конец тибиятарсуса) и плечевая кость (дистальный конец) имеют плохую сохранность и являются недиагностичным, ввиду чего невозможно подтвердить систематическую принадлежность этих костных остатков.

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SITTIDAE Lesson, 1828

Т и п о в о й р о д – *Sitta* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 3 современных рода (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. Тарсометатарсус Sittidae, как и других лазящих птиц (Feduccia, 1973; Пантелеев, 2004; Zelenkov, Kurochkin, 2012), от такового других семейств палеарктических воробьеобразных надежно отличается наличием глубокой борозды на блоке метатарсалии III. Кроме этого, тарсометатарсус Sittidae характеризуется проксимодистально длинными блоками метатарсалий и узким, медиально ориентированным при виде с вентральной и дорсальной сторон блоком метатарсалии II. От лазящих Certhiidae тарсометатарсус Sittidae отличается менее глубокой бороздой на блоке метатарсалии III, а также проксимодистально длинным блоком метатарсалии II, который у Certhiidae характерно изогнут. Также блок метатарсалии II тарсометатарсуса Certhiidae при виде с дистальной стороны косо ориентирован.

Род *Sitta* Linnaeus, 1758

Т и п о в о й в и д – *Sitta europaea* Linnaeus, 1758

Д и а г н о з. Современный род.

В и д о в о й с о с т а в. 29 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и 3 ископаемых: *S. gracilis* Kessler, 2013, поздний миоцен Венгрии; *S. pusilla* Kessler, 2013 и *S. villanyensis* Kessler, 2013, плиоцен Венгрии.

С р а в н е н и е (рис. 24). Тарсометатарсус *Sitta* от такового палеарктического монотипического рода *Tichodroma* отличается узким блоком метатарсалии II (Zelenkov, Kurochkin, 2012), более дистально расположенным дистальным сосудистым отверстием и более глубокой бороздой на блоке метатарсалии III.

З а м е ч а н и я. Кроме названных ископаемых видов известны *Sitta* sp. из плиоцена Венгрии (Kessler, 2010), а также Sittidae sp. indet. из позднего миоцена Венгрии (там же).

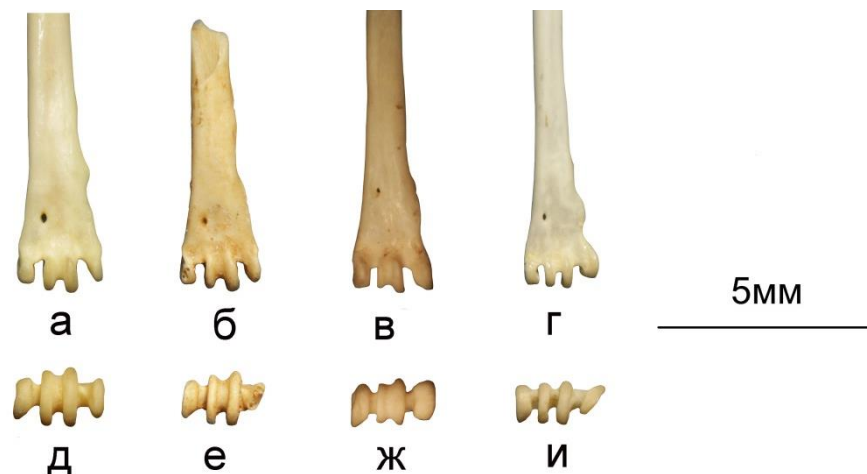


Рис. 24. Тарсометатарсусы Sittidae и Certhiidae: а, д – *Sitta europa*, современный; б, е – *Sitta* sp., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2975/162; в, ж – *Tichodroma muraria*, современный; г, и – *Serthia familiaris*, современный. а–г – тарсометатарсусы с дорсальной стороны; д–и – тарсометатарсусы с дистальной стороны.

***Sitta* sp.**

Рис. 24, б, е

Sitta sp.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 328, fig. 3: 14, 15; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 254, Табл. XXVII, фиг. 14, 15.

О п и с а н и е. Блок метатарсалии IV тарсометатарсуса при виде с дистальной стороны скошен дистально; латеральная межблоковая вырезка широкая; борозда на блоке метатарсалии III глубокая.

Р а з м е р ы. См. Zelenkov, Kurochkin, 2012.

С р а в н е н и е (рис. 24). От *Sitta canadensis* и *S. krueperi* тарсометатарсус *Sitta* sp. из Береговой отличается большими абсолютными размерами, от *S. tephronota* и *S. europaea* – меньшими. Кроме этого, от *S. krueperi* и *S. canadensis* отличается скошенным в дистальной части блоком метатарсалии IV при виде с дистальной стороны (Zelenkov, Kurochkin, 2012). От ископаемого поползня *S. pusilla* (Kessler, 2013) тарсометатарсус *Sitta* sp. из Береговой отличается широкой латеральной межблоковой вырезкой. С ископаемым плиоценовым *S. villanyensis* (Kessler, 2013) перекрывающегося материала нет.

З а м е ч а н и я. Возможно, *Sitta* sp. из Береговой представляет собой самостоятельный ископаемый вид, но для подтверждения этой гипотезы требуются дополнительные материалы. Из всех изученных представителей Sittidae морфологически *Sitta* sp. из Береговой наиболее схож с *S. europaea*.

Молекулярные данные оценивают время дивергенции между *S. europaea* и южноазиатскими *S. nagaensis* и *S. cashmirensis* ранним плиоценом (~5 млн. л. н.; Pasquet et. al. 14), или, по другим данным, – поздним плиоценом (~3.6 млн. л. н.; Zhao et. al. 19). Вполне возможно, *Sitta* sp. из Береговой имеет отношение к этой позднеплиоценовой дивергенции рода.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: дистальная часть правого тарсометатарсуса (экз. ПИН, №2975/162).

СЕМЕЙСТВО CORVIDAE Leach, 1820

Т и п о в о й р о д – *Corvus* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 21 современный род (del Hoyo, Collar, 2016) и один ископаемый – *Micropica* Kurochkin et Sobolev, 2004.

С р а в н е н и е. Представители Corvidae надежно отличаются от других семейств палеарктических воробьеобразных отчетливо большими абсолютными размерами.

Corvidae gen. indet. 1

Corvidae gen. indet.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 332, fig. 3: 13; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 256, Табл. XXVII, фиг. 13.

С р а в н е н и е. Карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381\477) от такового *Garrulus* отличается коротким передним пястным отростком; от *Cyanopica* – менее выраженным гороховидным отростком; от *Perisoreus* – большими, а от *Pyrhocorax* и *Corvus* – меньшими абсолютными размерами. Размеры карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381\477) и локтевой

кости (экз. ПИН, № 3381\478) схожи с таковыми *Nucifraga caryocatactes* и маленькими особями *Pica pica* (Zelenkov, Kurochkin, 12). Передний пястный отросток карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381\477) незначительно загибается краниально, тогда как у *Pica* и особенно *Nucifraga* этот отросток ориентирован более краниально.

З а м е ч а н и я. Морфологически карпометакарпус (экз. ПИН, № 3381\477) наиболее схож с таковым *Pica*. Локтевая кость (экз. ПИН, № 3381\478) отнесена к данному таксону на основании сопоставимых размеров.

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 3381\477), дистальный фрагмент правой локтевой кости (экз. ПИН, № 3381\478).

Corvidae gen. indet. 2

С р а в н е н и е. Локтевая кость (экз. ПИН, №2614/292) имеет прямой, неизогнутый стержень, ввиду чего отнесена к данному отряду. Локтевая кость представителей других отрядов изогнута. Экз. ПИН, №2614/292 имеет большие абсолютные размеры, на основании чего отнесен к семейству *Corvidae*.

З а м е ч а н и я. По размеру локтевая кость схожа с таковой галки (*Corvus monedula*).

М а т е р и а л. Местонахождение Малые Голы: дистальный фрагмент левой локтевой кости (экз. ПИН, №2614/292).

СЕМЕЙСТВО FRINGILLIDAE Leach, 1820

Т и п о в о й р о д – *Fringilla* Linnaeus, 1758

С о с т а в. По современным представлениям в семейство включают 43 современных родов (del Hoyo, Collar, 2016) и 6 ископаемых – *Rhodacanthis* Rothschild, 1892; *Chloridops* Wilson, 1888; *Dysmorodrepanis* Perkins, 1919; *Akialoa* Olson & James, 1995; *Viridonia*

Rothschild, 1892 и *Ciridops* Newton, 1892, известные с гавайских островов (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е. Коракоид *Fringillidae* от такового *Alaudidae* надежно отличается отсутствием пневматического отверстия на акрокоракоидном отростке при виде с дорсальной стороны и грацильным крючком. От *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae* коракоид *Fringillidae* отличается узкой вырезкой между крючком акрокоракоидного отростка и его «шейкой»; от *Motacillidae* – короткой шейкой и массивной апикальной частью акрокоракоидного отростка; от *Passeridae* – грацильным крючком и отсутствием бугра в каудальной части головки акрокоракоидного отростка; от *Emberizidae* s.l. – как правило, более округлой формой прокоракоидного отростка и в большей степени загнутым каудально крючком.

Плечевая кость *Fringillidae* хорошо отличается от таковой других семейств воробьеобразных – *Paridae*, *Alaudidae*, *Muscicapidae* и *Sylviidae* s.l. – наличием одной хорошо выраженной пневматической впадины, образованной слиянием вентральной и дорсальной впадин (Jánossy, 1983; Moreno, 1985). Кроме этого, от представителей *Muscicapidae* и *Sylviidae* s.l. плечевая кость отличается дорсовентрально более узким проксимальным эпифизом. От *Motacillidae* плечевая кость *Fringillidae* отличается массивным вентральным бугорком и коротким стержнем при равных размерах проксимальных и дистальных эпифизов; от *Paridae* – коротким пекторальным гребнем; от *Emberizidae* s.l. – коротким и, как правило, более толстым стержнем, а также массивными проксимальным и дистальным эпифизами; от *Passeridae* – меньшими размерами вентрального бугорка и менее проксимодистально вытянутой впадиной.

Локтевая кость *Fringillidae* характеризуется следующими особенностями: локтевой отросток тонкий и длинный, пястный бугорок и дорсальный мышцелок массивные, вентральный мышцелок значительно выдается дистально.

Род *Serinus* Koch, 1816

Типовой вид – *Serinus hortulanus* Koch, 1816

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 8 современных видов (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение (рис. 25). Плечевая и локтевая кости *Serinus* отличается от таковых представителей большинства родов – *Coccothraustes*, *Pinicola*, *Eophona*, *Loxia*, *Carpodacus*, *Carduelis*, *Bucanetes*, *Rhodospiza*, *Pyrrhula*, *Chloris*, *Fringilla* и *Leucosticte* отчетливо меньшими, а от *Spinus* (*Spinus spinus*) – большими абсолютными размерами, в связи с чем морфологическое сравнение с перечисленными родами не проводилось. Плечевая кость *Serinus* от таковой *Linaria*, и в особенности *Acanthis*, отличается более длинным и тонким стержнем (при равных размерах проксимального и дистального эпифизов), а также большими относительными размерами пневматической впадины. Локтевая кость *Serinus* от таковой *Acanthis* и *Linaria* отличается более тонким, грацильным стержнем; от *Linaria* – также длинным стержнем.

***Serinus* sp.**

Рис. 25, е, к

Serinus/Carduelis magn. *S. pusillus*: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 330, fig. 3: 21.

Fringillidae gen. indet.: Зеленков, Курочкин, 2015, с. 257, Табл. XXVII, фиг. 21.

Описание. В плечевой кости вентральный бугорок массивный; пекторальный гребень короткий; стержень длинный. Стержень локтевой кости тонкий и грацильный.

Размеры. См. Zelenkov, Kurochkin, 2012.

Сравнение (рис. 25). Плечевая кость *Serinus* sp. из Шамара имеет схожие абсолютные размеры с таковой *S. pusillus*, от которой отличается массивным вентральным бугорком и более коротким пекторальным гребнем. Морфологически локтевая кость *Serinus* sp. из Шамара также схожа с таковой *S. pusillus* (Zelenkov, Kurochkin, 2012).



Рис. 25. Коракоиды, плечевые и локтевые кости Fringillidae: а – *Leucosticte brandti*, современный; б – *Carpodacus erythrinus*, современный; в – Fringillidae gen. indet., экз. ПИН, №2614/296; г – *Chloris sinica*, современный; д, и – *Serinus pusillus*, современный; е, к – *Serinus* sp., верхний плиоцен Северной Монголии: е – экз. ПИН, № 3381/479, к – экз. ПИН, №2614/294; ж, л – *Acanthis flammea*, современный; м – *Linaria cannabina*, современный; з – *L. flavirostris*, современный. а–г – коракоиды с вентральной стороны; д–з – локтевые кости с вентрокаудальной стороны; и–м – плечевые кости с каудальной стороны.

З а м е ч а н и я. В настоящее время в Евразии обитает только два вида канареечных вьюрков – *S. pusillus* и *S. serinus*, имеющие схожие абсолютные размеры (del Hoyo, Collar, 2016). Поскольку морфологическое сравнение с *S. serinus* не проводилось, то вышеописанные костные остатки могут принадлежать этому вьюрку. Однако, также возможно, что *Serinus* sp. из Шамара представляет собой самостоятельный ископаемый вид.

Молекулярно-генетические данные расходятся в оценках времени образования рода *Serinus*. Так, некоторые исследования (Arnaiz-Villena et al., 1999) оценивают это событие концом позднего миоцена (~6 млн. л. н.). Однако в этой работе в род *Serinus* были включены

представители, которых в настоящее время относят к другим самостоятельным родам, что повлияло на древность оценки. Более позднее исследование (Arnaiz-Villena et al., 2008) датирует образование *Serinus* (*sensu stricto*) только ранним плейстоценом (~2–2.5 млн. л. н.), что противоречит палеонтологическим данным, согласно которым самая древняя находка (*Serinus* sp.) датируется поздним плиоценом (Jánossy, 1987). Наиболее достоверные оценки дивергенции рода относительно других групп вьюрковых относятся к позднему плиоцену (~3–3.5 млн. л. н.; Melo et al., 2017). Эта оценка согласуется с возможностью нахождения ископаемого канареечного вьюрка в позднем плиоцене Центральной Азии. Так или иначе, *Serinus* sp. из Шамара – древнейшая находка рода в палеонтологической летописи. Она указывает на более широкое распространение рода в позднем плиоцене, так как в настоящее время ареал обитания канареечных вьюрков не доходит до юга Восточной Сибири (del Hoyo, Collar, 2016).

М а т е р и а л. Местонахождение Шамар: левая (экз. ПИН, №2614/294) и проксимальный фрагмент правой (экз. ПИН, №2614/295) плечевые кости, правая локтевая кость (экз. ПИН, № 3381/479).

Fringillidae gen. indet.

Рис. 25, в

С р а в н е н и е (рис. 25). Коракоид (экз. ПИН, №2614/296) от такового *Fringilla*, *Leucosticte* и *Rhodospiza* отличается почти краниально ориентированной (параллельно оси стержня) апикальной частью головки акрокоракоидного отростка; от *Pyrghula* – также медиолатерально коротким прокоракоидным отростком. От *Bucanetes* коракоид (экз. ПИН, №2614/296) отличается медиолатерально узкой апикальной частью, а от *Linaria* – медиолатерально узким основанием апикальной части акрокоракоидного отростка.

Коракоид (экз. ПИН, №2614/296) от такового представителей *Coccothraustes*, *Pinicola*, *Eophona* и *Loxia* отличаются отчетливо меньшими, а от *Acanthis*, *Spinus* и *Serinus* –

большими абсолютными размерами. Морфологическое сравнение с названными родами не проводилось.

З а м е ч а н и я. Краниальная часть апикальной поверхности акрокоракоидного отростка коракоида (экз. ПИН, №2614/296) ориентирована краниально, что характерно для коракоида представителей *Carpodacus* и *Chloris*.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, №2614/296).

СЕМЕЙСТВО EMBERIZIDAE Vigors, 1825

Т и п о в о й р о д – *Emberiza* Linnaeus, 1758

С о с т а в. Один современный род (del Hoyo, Collar, 2016).

С р а в н е н и е (Паластрова, Зеленков, 2020б; рис. 26, 27). Верхняя челюсть *Emberizidae* отличается от таковой других конусоклювых сжатой с боков роstralной частью и выраженным перегибом на уровне переднего края ноздри; надклювье имеет предвершинную вырезку, его спинка прямая или слабо выпуклая, с горбом над ноздрями и небольшой вогнутостью между ними (Коблик, 1994). От *Fringillidae*, *Passeridae* и *Ploceidae* верхняя челюсть *Emberizidae* надежно отличается грацильностью предчелюстного симфиза; от остальных семейств воробьеобразных близкой размерной группы – *Alaudidae*, *Motacillidae*, *Prunellidae*, *Muscicapidae* и *Sylviidae* s.l. верхняя челюсть отличается изогнутым предчелюстным симфизом; от *Motacillidae* и *Sylviidae* s.l. – также широким.

Коракоид *Emberizidae* отличается от такового большинства семейств воробьеобразных близкой размерной группы – *Fringillidae*, *Muscicapidae*, *Sylviidae* s.l., *Alaudidae* – хорошо выраженным, треугольной формы прокоракоидным отростком (иногда его выступающая медиально вершина может быть сглажена, как у представителей родов *Zonotrichia*, *Melospiza* и *Plectrophenax*). При этом медиолатеральная ширина прокоракоидного отростка имеет внутривидовую вариабельность. От представителей

Alaudidae коракоеид Emberizidae надежно отличается отсутствием пневматического отверстия на акрокоракоеидном отростке при виде с дорсальной стороны. От большинства Fringillidae, Sylviidae s.l. и Muscicapidae отличается узкой вырезкой между крючком акрокоракоеидного отростка и его «шейкой»; от Motacillidae – узкой и грацильной апикальной частью головки акрокоракоеидного отростка.

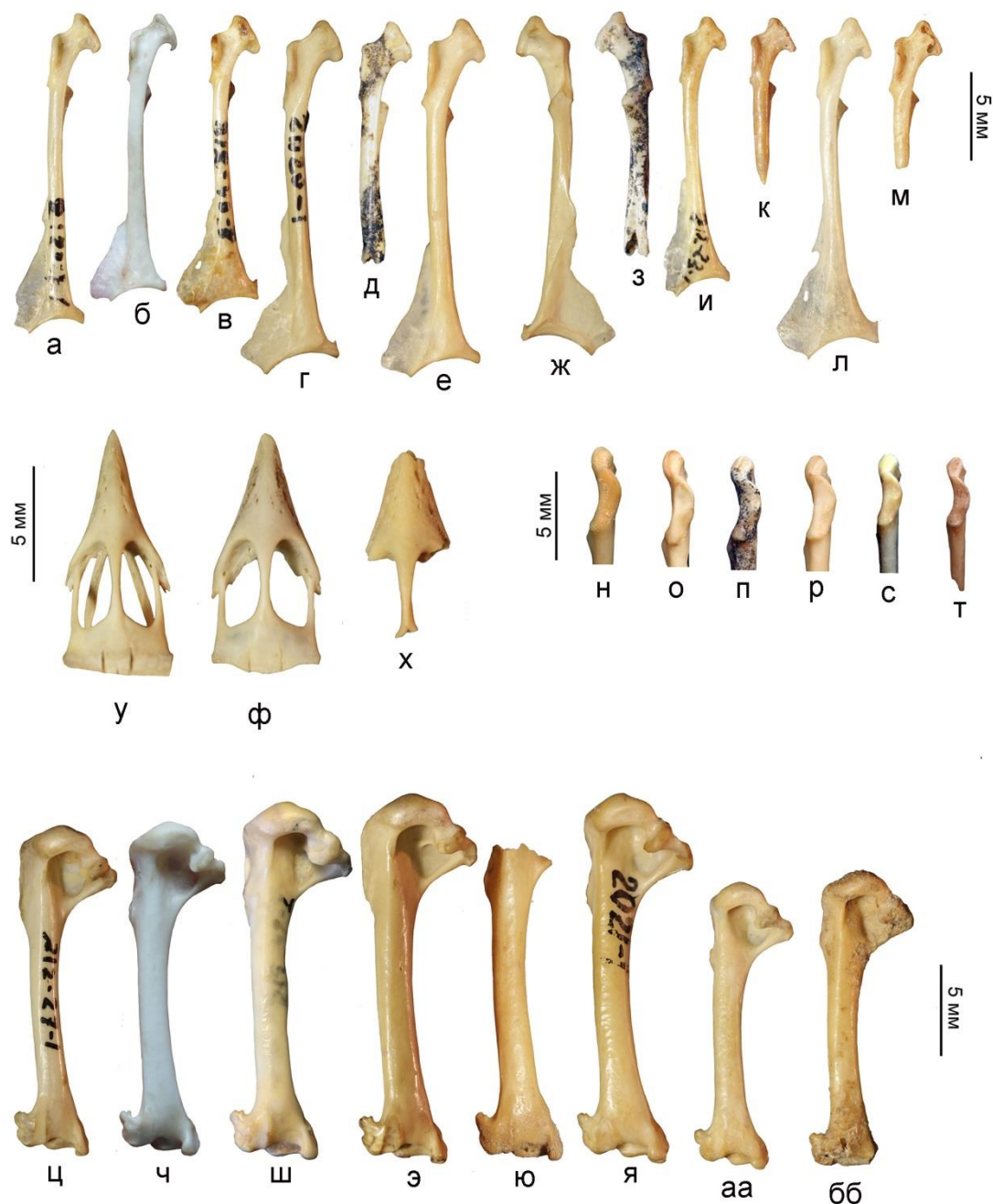


Рис. 26. Нижние челюсти, коракоеиды и плечевые кости Emberizidae и Calcariidae: а, ц – *Emberiza aureola*, современный; б, ч – *E. stewarti*, современный; н – *E. cirrus*, современный; в – *E. shoeniclus*, современный; г, ж, у, о, э – *E. citrinella*, современный; д, з, п, ю – *E.*

shaamarica, верхний плиоцен Забайкалья (экз. ПИН, № 2614/270) и Северной Монголии (экз. ПИН, № 2614/274): д, з, п – экз. ПИН, № 2614/270, ю – экз. ПИН, № 2614/274; е, р, я – *Emberiza leucosephala*, современный; и, аа – *E. pusilla*, современный; к, бб – *Emberiza* sp., верхний плиоцен Забайкалья (экз. ПИН, №2614/300) и Северной Монголии (экз. ПИН, №2614/302): к – экз. ПИН, №2614/300, бб – экз. ПИН, №2614/302; л, с, ф – *Calcarius lapponicus*, современный; м, т, х – *Calcarius latirostris* sp. nov. верхний плиоцен Забайкалья (экз. ПИН №2614/305) и Северной Монголии (экз. ПИН № 2614/304): м, т – экз. ПИН №2614/305, х – экз. ПИН № 2614/304. а–е, и–м – коракоиды с вентральной стороны; ж, з – коракоиды с дорсальной стороны; н–т – коракоиды с медиальной стороны; у–х – верхняя челюсть с дорсальной стороны; ц–бб – плечевые кости с каудальной стороны.

Плечевая кость *Emberizidae* хорошо отличается от таковой других воробьеобразных строением проксимальной части. От *Alaudidae*, *Muscicapidae* и *Sylviidae* s.l. надежно отличается наличием одной пневматической впадины, образованной слиянием вентральной и дорсальной впадинами, а также отсутствием в связи с этим дорсального гребня пневматической впадины (Jánossy, 1983; Moreno, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). От этих же семейств и от некоторых *Motacillidae* (*Anthus trivialis*, *A. pratensis* и *A. godlewskii*) при виде с каудальной стороны отличается наличием продольного утолщения, идущего вдоль биципитального гребня, который у представителей *Motacillidae* к тому же удлинен вентрально. От *Sylviidae* s.l. и *Muscicapidae* проксимальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается длинным пекторальным гребнем, также у представителей первых двух семейств вентральная часть проксимального эпифиза сильнее выдается вентрально. Кроме этого, от *Muscicapidae* проксимальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается более широкой (проксимодистально) головкой; от большинства *Fringillidae* – широким костным мостиком, соединяющим вентральный бугорок и головку (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Дистальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается от такового *Alaudidae* меньшей длиной дорсального надмыщелка с отростком, сильнее выдающимся дистально сгибаемым отростком, более широкой локтевой ямкой, а также в целом дорсовентрально вытянутым и проксимодистально более узким дистальным эпифизом. От *Muscicapidae* и

Sylviidae s.l. дистальная часть плечевой кости отличается коротким сгибабельным отростком и меньшей высотой дорсальной надмышцелки с отростком; также у представителей этих семейств шире локтевая ямка. От *Motacillidae* дистальная часть плечевой кости *Emberizidae* отличается выраженным утолщением, идущим вдоль вентрального края отпечатка *m. pronator superficialis*, и от некоторых представителей семейства (*Motacilla citreola*, *M. flava*, *Anthus campestris*, *A. pratensis*, *A. trivialis* и *A. richardi*) также более массивным дорсальным надмышцелковым отростком. От *Fringillidae* дистальная часть плечевой кости отличается более грацильным и зачастую дорсально изогнутым сгибабельным отростком.

Локтевая кость *Emberizidae* характеризуется следующим комплексом признаков: вентральный мыщелок массивный, вентрокаудально удлинен; вырезка между вентральным и дорсальным мыщелками глубокая; пястный бугорок примерно равен по размеру вентральному мыщелку; дорсальный мыщелок переходит в стержень плавно; локтевой отросток длинный и грацильный. Отдельно названные признаки могут встречаться у представителей других семейств воробьеобразных.

Тарсометатарсус *Emberizidae* отличается от такового *Alaudidae* проксимодистально вытянутыми блоками метатарсалий III и IV, узким блоком метатарсалии IV и более грацильным и изогнутым блоком метатарсалии II. Кроме этого, при виде с дорсальной и вентральной сторон у *Emberizidae* на медиальной стенке блока метатарсалии II в его проксимальной части присутствует выраженный выступ (Пантелеев, 2004). В отличие от представителей *Fringillidae*, межблоковые вырезки у *Emberizidae* зачастую имеют одинаковую глубину (у *Fringillidae* латеральная межблоковая вырезка глубже); блоки метатарсалий II и IV у *Emberizidae*, как правило, имеют одинаковую длину, блок метатарсалии III не расширяется дистально. От представителей семейств *Muscicapidae* и *Sylviidae* s.l. тарсометатарсус *Emberizidae* отличается широкими межблоковыми вырезками и общей относительной массивностью дистального эпифиза; от *Sylviidae* s.l. – также узким блоком метатарсалии III, меньшим размером блока метатарсалии II и ровной медиальной

поверхностью стержня в дистальной части; от Motacillidae – большими размерами и относительной массивностью всех блоков метатарсалий и дистального эпифиза в целом.

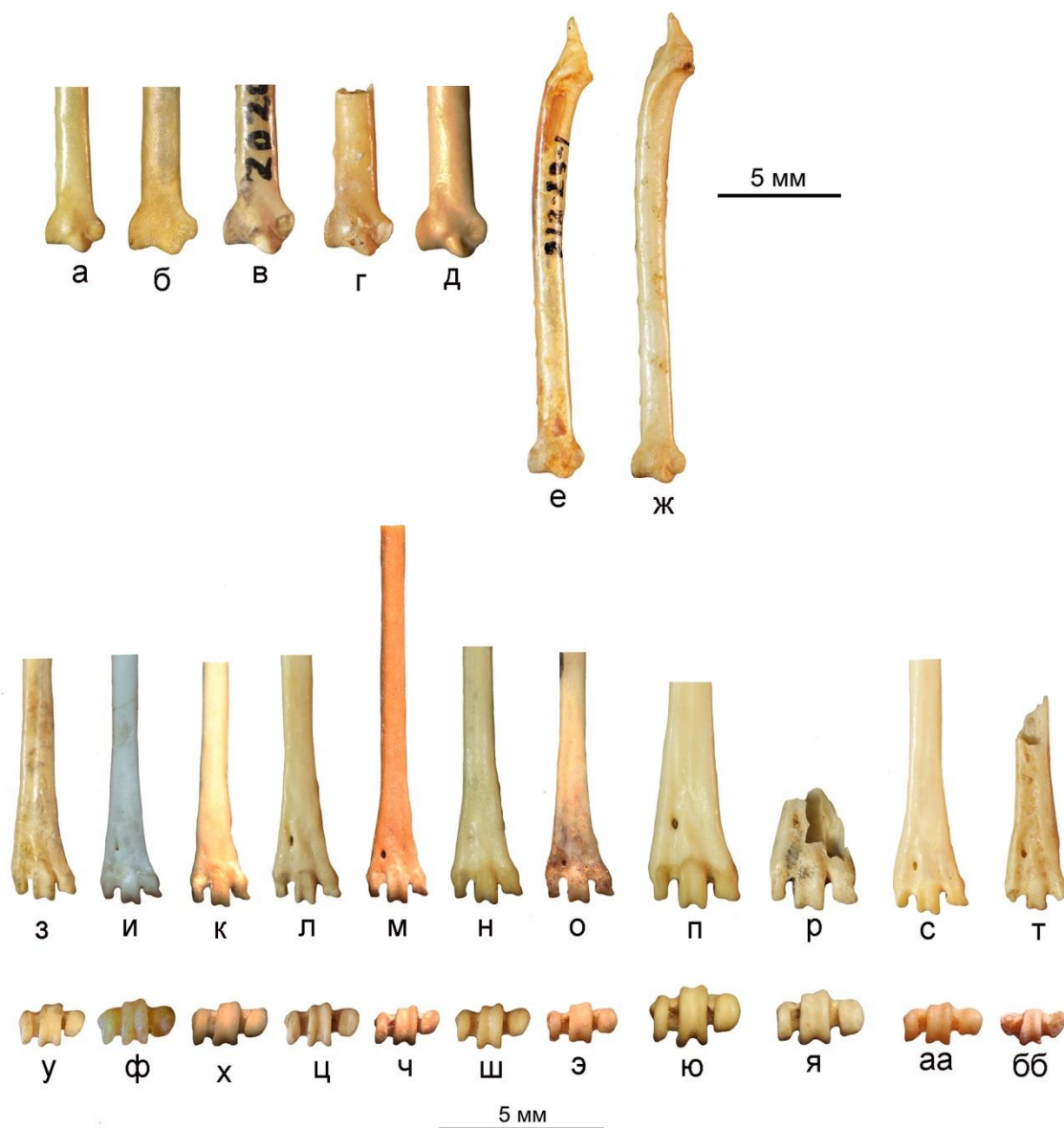


Рис. 27. Локтевые кости и тарсометатарсусы Emberizidae и Calcariidae: а, з, у – *Emberiza aureola*, современный; и – *E. stewarti*, современный; б, ф – *E. cirrus*, современный; к, х – *E. shoeniclus*, современный; в, л, ц – *E. citrinella*, современный; г, м, ч – *E. shaamarica*, верхний плиоцен Северной Монголии: г – экз. ПИН, № 2614/271, м, ч – экз. ПИН, № 3381/47; д, н, ш – *Emberiza leucosephala*, современный; о, э – *Rhodospiza obsoleta*, современный; е – *E. pusilla*, современный; ж – *Emberiza* sp., верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/301; п, ю – *E. calandra*, современный; р, я – *E. aff. calandra*, верхний плиоцен Забайкалья, экз. ПИН, №2614/297; с, аа – *Calcarius lapponicus*, современный; т, бб – *C. latirostris* sp. nov., верхний плиоцен Северной Монголии, экз. ПИН №2614/303. а–ж – локтевые кости с

вентрокаудальной стороны; з-г – тарсометатарсусы с дорсальной стороны; у-бб – тарсометатарсусы с дистальной стороны.

Традиционно семейство Emberizidae также включало группу американских овсянок (Raymond, Paynter, 1970), которые сейчас выделяются в самостоятельное семейство Passerellidae (del Hoyo, Collar, 2016), а также роды *Calcarius* и *Plectrophenax*, которых в настоящее время относят к *Calcariidae* (Grapputo et. al., 2001; Päckert et. al., 2015; del Hoyo, Collar, 2016; Oliveros et. al., 2019).

Верхняя челюсть *Emberiza* отличается от таковой представителей *Passerellidae* (*Ammodramus*, *Zonotrichia*) и *Calcariidae* (*Plectrophenax*, *Calcarius*) узким предчелюстным симфизом относительно его длины; от *Melospiza* (*Passerellidae*) – широко расставленными небными отростками.

Коракоид *Emberiza* отличается от таковой представителей семейств *Passerellidae* (*Ammodramus*, *Zonotrichia* и *Melospiza*) и *Calcariidae* (*Calcarius*, *Plectrophenax*) латерально ориентированной апикальной частью головки акрокоракоида, которая у *Passerellidae* и *Calcariidae*, в отличие от *Emberizidae*, ориентирована параллельно оси стержня. От представителей *Ammodramus* коракоид отличается массивным крючком акрокоракоидного отростка; от *Plectrophenax* и *Zonotrichia* – прямым и неизогнутым прокоракоидным отростком; от *Plectrophenax* – также узкой плечевой суставной поверхностью; от *Zonotrichia* – меньшим размером апикальной части головки акрокоракоида. От представителей *Melospiza* коракоид отличается массивной апикальной частью акрокоракоида, коротким крючком акрокоракоидного отростка, выраженной шейкой и массивной головкой акрокоракоида.

Плечевая кость *Emberiza* хорошо отличается от таковой рода *Melospiza*, у представителей которого дорсальная пневматическая впадина почти отсутствует, и в связи с этим присутствует костный мостик, соединяющий дорсальный гребень пневматической впадины и головку. Кроме этого, от *Melospiza* плечевая кость отличается менее глубокой вырезкой между сгибаемым отростком и дорсальной триципитальной бороздой и

латерально ориентированным сгибательным отростком, который у *Melospiza* ориентирован вентрально. От *Zonotrichia* плечевая кость отличается грацильным сгибательным отростком и массивным дорсальным надмышцелковым отростком; от *Calcarius*, *Plectrophenax* и *Ammodramus* – меньшей высотой дорсального надмышцелка с отростком и при виде с каудальной стороны узкой локтевой ямкой, которая у представителей названных родов шире в области сгибательного отростка. От *Calcarius* и *Plectrophenax* плечевая кость *Emberiza* отличается грацильным сгибательным отростком, от *Calcarius* – менее загнутым сгибательным отростком при виде с дистальной стороны, который у *Calcarius* сильно загнут вентрально, а также коротким дорсальным надмышцелковым отростком при виде с дистальной стороны. От *Ammodramus* плечевая кость отличается широким дорсальным надмышцелком с отростком.

Тарсометатарсус *Emberiza* отличается от такового *Calcarius* и *Plectrophenax* узкими межблоковыми вырезками и длинными суставными поверхностями блоков метатарсалий; от *Zonotrichia* – длинными латеральной межблоковой вырезкой и блоком метатарсалии II; от *Melospiza* – более широкой латеральной межблоковой вырезкой; от *Ammodramus* – длинным блоком метатарсалии II.

Род *Emberiza* Linnaeus, 1758

Типовой вид – *Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758.

Диагноз. Современный род.

Видовой состав. 44 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016) и 4 ископаемых – *E. polgardiensis* Kessler, 2013 из верхнего миоцена Венгрии, а также *E. parva* Kessler, 2013, *E. gaspariki* Kessler, 2013 и *E. media* Kessler, 2013 из верхнего плиоцена Венгрии.

Сравнение. В семействе *Emberizidae* один род.

Замечания. В составе рода было описано несколько видов, однако проведенная нами ревизия показала, что некоторые из них не могут быть отнесены к *Emberiza*. Голотип *E.*

pannonica Kessler, 2013 из верхнего миоцена Венгрии не относится к овсянковым и, по-видимому, принадлежит Muscicapidae (см. ниже). *E. bartkoi* Kessler et Hir, 2012 из среднего миоцена Венгрии представлен недиагностичным материалом, позволяющим рассматривать этот таксон только как *nomen dubium* (Паластрова, Зеленков, 2020б).

***Emberiza shaamarica* (Zelenkov et Kurochkin, 2012)**

Рис. 26, д, з, п, ю; рис. 27, г, м, ч

Rhodospiza shaamarica: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 329, fig. 3: 24, 25; 5; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 256, рис. 88, табл. XXXVI, фиг. 24, 25.

Emberiza shaamarica: Паластрова, Зеленков, 2020б, с. 98, табл. X, фиг. 6.

Г о л о т и п – ПИН, № 3381/475, дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

О п и с а н и е. В коракоиде крючок акрокоракоидного отростка короткий; прокоракоидный отросток крупный, выступает медиально относительно стержня, его основание краниокаудально удлинено; плечевая суставная поверхность короткая, ее краниальная вершина не заостренная; на акрокоракоидном отростке присутствует пневматическая впадина небольшого размера. Локтевая ямка плечевой кости в вентральной части проксимодистально широкая, сгибательный отросток ориентирован дистально (его вершина не загнута дорсально). Пястный бугорок локтевой кости массивный. На латеральной поверхности дистального эпифиза тарсометатарсуса в месте перехода его в блок метатарсалии IV присутствует умеренно выраженный бугор; межблоковые вырезки широкие; при виде с дистальной стороны дистальный эпифиз медиолатерально вытянут, блок метатарсалии II ориентирован косо (его плантарный край наклонен латерально, дорсальный – медиально).

Вышеперечисленные признаки составляют диагноз вида.

Р а з м е р ы. Паластрова, Зеленков, 2020б

С р а в н е н и е (Паластрова, Зеленков, 2020б, в; рис. 26, 27). По комплексу морфологических признаков *E. shaamarica* наиболее близка к группе, включающей *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella* и *E. leucosephala* (монофилия этой группы поддерживается молекулярно-генетическими данными; Packert et. al., 2015). Элементы скелета этих видов несут ряд признаков (см. ниже), в комплексе отличающий их от других представителей рода, но по отдельности эти признаки все же встречаются и у других *Emberiza*. Кроме того, прослеживается сходство между *E. shaamarica* и *E. shoeniclus*, особенно в строении тарсометатарсусов.

Коракоид *E. shaamarica* характеризуется выдвинутым медиально относительно стержня прокоракоидным отростком, немного выступающей медиально каудальной частью головки акрокоракоидного отростка и относительно короткой гленоидной губой, в чем схож с *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala* и *E. shoeniclus*. От этих видов коракоид *E. shaamarica* отличается краниокаудально длинным прокоракоидным отростком. Кроме этого, от *E. cirrus* и *E. stewarti* коракоид *E. shaamarica* отличается коротким и широким крючком; от *E. citrinella* и *E. leucosephala* – более короткой плечевой суставной поверхностью; от *E. shoeniclus* – меньшими абсолютными размерами. По-видимому, узкий и длинный крючок коракоида *E. cirrus* и *E. stewarti* является примитивной чертой, поскольку дивергенция этих видов произошла раньше, чем расхождение *E. citrinella* и *E. leucosephala* (Packert et. al., 2015). Примечательно, что у *E. shaamarica* присутствует небольшое пневматическое отверстие, что, в целом, не характерно для клады *Emberizoidea* (sensu Barker et. al., 2015). Тем не менее, отверстие было найдено у некоторых представителей этой клады: *Piranga olivacea* и *Passerina caerulea* (*Cardinalidae*), а также едва заметное отверстие имеется у *E. citrinella*. При этом у некоторых *Emberizoidea* наблюдается переходное состояние к отверстию: наличие характерного углубления на акрокоракоиде. Пневматическое отверстие, по-видимому, является примитивным признаком, который сохранился лишь у некоторых современных *Emberizoidea*.

Плечевая кость *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala*, *E. shoeniclus* и *E. shaamarica* характеризуется проксимодистально широкой локтевой ямкой в вентральной части и относительно длинным и узким дорсальным надмышцелковым отростком. При этом плечевая кость *E. citrinella*, *E. shoeniclus* и *E. shaamarica* имеет дистально ориентированный (не загнутый вентрально) и более грацильный сгибательный отросток по сравнению с остальными *Emberiza* из рассматриваемой группы, чей отросток массивный и немного загнут вентрально. Кроме этого, плечевая кость *E. shaamarica* отличается от таковой *E. cirrus* длинным стержнем при сходных размерах дистального эпифиза; от *E. shoeniclus* – изогнутым, длинным стержнем и коротким пекторальным гребнем.

Для локтевой кости характерна значительная вариабельность, что не позволяет выявить отличительные признаки, характеризующие рассматриваемую группу видов. Локтевая кость (ПИН № 2614/271) была отнесена к *E. shaamarica* на основании схожей морфологии и размерных характеристик с таковыми *E. citrinella* и *E. leucosephala*. От *E. cirrus* и *E. stewarti* этот экземпляр отличается большим размером пястного бугорка.

Для тарсометатарсуса *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella*, *E. leucosephala*, *E. shoeniclus* и *E. shaamarica* характерен бугор на латеральной поверхности дистального эпифиза в месте перехода его в блок метатарсалии IV, относительно широкие межблоковые вырезки и медиолатерально расширенный дистальный эпифиз при виде с дистальной стороны. При этом тарсометатарсус *E. shaamarica* имеет специфически косо ориентированный (латерально наклоненный) блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны, в чем сходен с тарсометатарсусом *E. shoeniclus*. Кроме этого, от *E. cirrus* тарсометатарсус *E. shaamarica* отличается грацильным блоком метатарсалии II и широкими межблоковыми вырезками; от *E. stewarti* – проксимодистально длинным блоком метатарсалии III; от *E. leucosephala* и *E. shoeniclus* – несколько более широкой медиальной межблоковой вырезкой и проксимодистально коротким блоком метатарсалии IV.

Помимо отмеченных выше морфологических особенностей *E. shaamarica* отличается от *E. cirrus* и *E. stewarti* большими абсолютными размерами. Также *E. shaamarica* надежно отличаются от многих не упомянутых выше представителей *Emberiza* по размерам: от *E. calandra* – отчетливо меньшими, от *E. pusilla*, *E. tristrami*, *E. cioides*, *E. aureola*, *E. elegans*, *E. pallasi*, *E. spodocephala* и *E. yessoensis* – большими.

З а м е ч а н и я. *Emberiza shaamarica* comb. nov. первоначально был описан как представитель рода *Rhodospiza* в составе семейства Fringillidae (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Проведенная нами ревизия показала, что этот вид следует относить к *Emberizidae* на основании типичной морфологии, характеризующей это семейство (Паластрова, 2019а; см. выше). Кроме того, тарсометатарсус *E. shaamarica* отличается от *Rhodospiza* следующими признаками: блок метатарсалии II с дистальной стороны узкий и косо ориентирован, дистальный эпифиз медиолатерально сужен при виде с дистальной стороны и постепенно расширяется в дистальном направлении при виде с дорсальной стороны, дистальное сосудистое отверстие сдвинуто проксимальнее. У *Rhodospiza* дистальный эпифиз тарсометатарсуса расширен при виде с дистальной стороны, неявно расширяется дистально при виде с дорсальной стороны, дистальное питательное отверстие сдвинуто дистально (приближено к латеральной межблоковой вырезке), а блок метатарсалии II ориентирован в значительной степени менее наклонно.

Известен ряд находок ископаемых неогеновых *Emberizidae*. В частности, из верхнего плиоцена (MN 16) Испании описана отнесенная к *E. citrinella* плечевая кость, имеющая наименьшие абсолютные размеры по сравнению с изученными современными экземплярами (Sanchez Marco, 2005). Так, наименьшая ширина стержня испанского экземпляра составляет 1.6 мм (у *Emberiza shaamarica* – 1.7 и 1.9; у современных *E. citrinella* – в среднем 2.1). Не исключено, что эта близкая по возрасту испанская форма также может быть родственна *E. shaamarica*: плечевые кости обеих овсянок схожи морфологически.

Несколько ископаемых представителей *Emberiza* описаны из миоцена и плиоцена Венгрии, однако корректность отнесения отдельных видов к этому роду вызывает сомнения. Так, из среднего миоцена (MN 5) местонахождения Литке 2 по дистальному фрагменту плечевой кости и краниальному фрагменту лопатки описан *E. bartkoi* (Kessler, Hír, 2012). Крайняя фрагментированность материалов не позволяет уверенно диагностировать этот вид как представителя *Emberizidae*. Из верхнего миоцена (MN 13) местонахождений Полгарди 4 и 5 по плечевой и локтевой костям, карпометакарпусу и трем тибиятарсусам описан *E. rannonica* (Kessler, 2013). Голотип этого вида (плечевая кость) характеризуется признаками, позволяющими относить ее к *Muscicapidae sensu lato*: головка своеобразно дорсовентрально вытянута, вентральный гребень пневматической впадины в краниальной части массивный. Отсутствие дорсальной пневматической впадины в особенности не позволяет относить эту кость к *Emberiza*. Дистальный эпифиз тибиятарсуса *E. rannonica* расширен медиолатерально и тем самым кажется прямоугольным, в то время как у *Emberiza* дистальный эпифиз имеет трапециевидную форму (дистальная вырезка между мыщелками составляет меньшее основание трапеции). Подобная форма дистального эпифиза тибиятарсуса, как у *E. rannonica*, в целом характерна для *Alaudidae*. Таким образом, *E. bartkoi* и *E. rannonica* нами из овсянковых исключаются.

Еще одна ископаемая овсянка из верхнего миоцена (MN 13) местонахождений Полгарди 4 и 5 – *E. polgardiensis*, известная по плечевым, локтевым костям, тибиятарсусам и тарсометатарсусам (Kessler, 2013). Голотип этого вида (полная плечевая кость) морфологически сходен с *Emberiza*, но отличается от *E. shaamagica* меньшими абсолютными размерами. Латеральный мыщелок тибиятарсуса *E. polgardiensis* ориентирован параллельно стержню, а у представителей *Emberiza* – обычно под углом, что ставит вопрос о корректности отнесения тибиятарсуса к этому роду и виду.

Из плиоцена (MN15–16) местонахождений Чарнота 2 и Беремэнд 26 описаны три ископаемые овсянки – *E. parva*, *E. gaspariki* и *E. media* (Kessler, 2013). При этом *E. parva*

отличается от *E. shaamarica* значительно меньшими, а *E. gaspariki* – большими абсолютными размерами. *E. media* описана по плечевой и локтевой костям, которые имеют близкие к *E. shaamarica* размеры, но все же отличаются соотношением размерных характеристик (Табл. 2).

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: краниальная половина правого коракоида (экз. ПИН, № 2614/270). Местонахождение Шамар: левая (экз. ПИН, № 2614/273) и правая (экз. ПИН, № 2614/274) плечевые кости без проксимальных эпифизов; дистальный фрагмент левой локтевой кости (экз. ПИН, № 2614/271); два дистальных фрагмента левых (экз. ПИН №№ 3381/476; 2614/272) и правого (экз. ПИН, № 3381/475) тарсометатарсусов.

Таблица 2. Сравнение размерных характеристик *E. shaamarica* и *E. media*.

ПЛЕЧЕВАЯ КОСТЬ	<i>E. media</i>	<i>E. shaamarica</i> (экз. ПИН, №№ 2614/273, 274)
Ширина дистального эпифиза	4.7	4.4, 4.5
Наименьшая поперечная ширина стержня	1.8	1.9
Краниокаудальная высота дистального эпифиза	2.3	2.4
ЛОКТЕВАЯ КОСТЬ		
Ширина дистального эпифиза	3.2	2.9
Краниокаудальная высота дистального эпифиза	2.4	1.9

Emberiza aff. E. calandra

Рис. 27, р, я

О п и с а н и е. Бугор на медиальной поверхности дистального эпифиза тарсометатарсуса плохо выражен; блок метатарсалии IV при виде с дистальной стороны короткий.

С р а в н е н и е (Паластрова, Зеленков, 2019в; рис. 27). Тарсометатарсусы (экз. ПИН, №2614/297–299) от таковых других представителей *Emberiza* (в том числе ископаемых *E. parva*, *E. media* и *E. shaamarica*) надежно отличаются значительно большими абсолютными размерами. От *E. calandra* тарсометатарсусы (экз. ПИН, №2614/297–299) отличаются менее выраженным бугром на медиальной поверхности дистального эпифиза и коротким блоком метатарсалии IV при виде с дистальной стороны.

З а м е ч а н и я. Тарсометатарсусы (экз. ПИН, №2614/297–299) имеют крупные размеры, соответствующие таковым современной *E. calandra*. Сравнимо крупные размеры имеют кости ископаемой овсянки *E. gaspariki* из плиоцена Венгрии (MN 15-16; Kessler, 2013). Однако *E. gaspariki* описана только по дистальному фрагменту плечевой кости и карпометакарпусам, что не позволяет проводить сравнение.

Ископаемая просянка *E. aff. calandra* из Береговой, по-видимому, также представляет собой самостоятельный вымерший вид. Однако эта овсянка остается незазванной, поскольку известна только по тарсометатарсусу. Ископаемые костные остатки *E. calandra* немногочисленны и известны только из раннего плейстоцена Венгрии (Janossy, 1979). Молекулярно-генетические данные оценивают время дивергенции этой овсянки поздним миоценом (~10 млн. л. н.; Räckert et al., 2015), что, несмотря на явно удревненные датировки, все же свидетельствует в пользу ее древнего происхождения. Также примитивная окраска и крайне специализированное строение клюва предполагают раннюю радиацию просянки от других *Emberiza* (Коблик, 2007). На основании этих черт просянку иногда выделяют в самостоятельный монотипический род *Miliaria* (например, Коблик, 1994, 2007). Однако по результатам исследования митохондриальной ДНК просянка находится в пределах рода *Emberiza* (Alström et al., 2008). Вероятным центром происхождения просянок по морфологическим данным считаются аридные и семиаридные открытые пространства Западной Палеарктики, возможно – Восточное Средиземноморье (Коблик, 2007). Находка

этих овсянок в плиоцене Венгрии и Забайкалья указывает на широкое распространение группы в доплейстоценовую эпоху.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: два дистальных фрагмента правых (у одного экземпляра отсутствует блок метатарсалии IV; экз. ПИН, №2614/297, 298) и дистальный фрагмент левого тарсометатарсусов (отсутствует блок метатарсалии IV; экз. ПИН, №2614/299).

Emberiza sp.

Рис. 26, к, бб; рис. 27, ж

О п и с а н и е. В коракоиде головка акрокоракоидного отростка грацильная; вырезка между крючком и шейкой акрокоракоидного отростка узкая; крючок короткий. В плечевой кости стержень короткий и толстый; дорсальный надмышцелковый отросток грацильный. В локтевой кости локтевой отросток при виде с краниальной стороны длинный; вентральная суставная ямка узкая.

С р а в н е н и е (рис. 26, 27). Коракоид, плечевая и локтевая кости *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/300–302) от большинства представителей рода (*E. calandra*, *E. leucosephala*, *E. citrinella*, *E. bruniceps*, *E. cirrus*, *E. buchanani*, *E. chrysophrys*, *E. cia*, *E. elegans*, *E. fucata*, *E. melanocephala*, *E. yessoensis*, *E. hortulana* и ископаемых *E. shaamarica*, *E. gaspariki* и *E. media*) отличается отчетливо меньшими абсолютными размерами, в связи с чем морфологическое сравнение с названными видами не проводилось.

Коракоид *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/300) отличается от такового *E. cioides* длиной, а от *E. aureola* и *E. schoeniclus* – грацильной головкой акрокоракоидного отростка; от *E. tristrami* – узкой вырезкой между крючком и шейкой акрокоракоидного отростка; от *E. godlewskii* и *E. spodocephala* – узкой шейкой акрокоракоидного отростка и грацильностью кости в целом; от *E. pusilla* – в большей степени выдвинутым медиально прокоракоидным отростком и отсутствием бугра на головке акрокоракоидного отростка. От плиоценовой

овсянки *E. parva* коракоид *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/300) отличается коротким крючком, менее выступающей медиально каудальной частью головки акроракоидного отростка, а также более проксимально расположенным прокоракоидным отростком. Остальные кости *E. parva* имеют плохую сохранность, что не позволяет проводить сравнение.

Плечевая кость *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/302) отличается от таковых *E. godlewskii*, *E. rustica*, *E. cioides*, *E. spodocephala*, *E. tristrami* и *E. aureola* коротким стержнем; от *E. tristrami*, *E. stewarti* и *E. aureola* – также более толстым стержнем. Кроме этого, от *E. cioides* плечевая кость отличается грацильным дорсальным надмышцелковым отростком, от *E. pallasi* – более массивным; от *E. pusilla* – массивным проксимальным эпифизом.

Локтевая кость *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/301) отличается от таковых *E. cioides* и *E. rustica* длинным локтевым отростком при виде с краниальной стороны; от *E. aureola* – короткими стержнем; от *E. godlewskii* – более узкой вентральной суставной ямкой и более широкой дорсальной. От *E. tristrami* локтевая кость *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/300) отличается меньшим размером вентральной суставной ямки и вытянутым краниокаудально дистальным эпифизом. Морфологически локтевая кость *Emberiza sp.* (экз. ПИН, №2614/300) схожа с таковыми *E. pusilla*.

З а м е ч а н и я. Все элементы скелета *Emberiza sp.* из Береговой и Шамара представляют мелкую овсянку и схожи по размерам с таковыми современной *E. pusilla*. Найденная овсянка остается незаванной, поскольку требуется сравнение с некоторыми некрупными представителями рода.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальный фрагмент со стержнем левого коракоида (экз. ПИН, №2614/300); левая локтевая кость (экз. ПИН, №2614/301). Местонахождение Шамар: левая плечевая кость (экз. ПИН, №2614/302).

СЕМЕЙСТВО CALCARIIDAE Ridgway, 1901

Типовой род – *Calcarius* Bechstein, 1802

Состав. 3 современных рода (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение (рис. 26, 27). Представители Calcariidae имеют общие морфологические особенности с представителями Emberizidae и Passerellidae, отличающие эти семейства от других семейств воробьеобразных. Эти особенности были описаны выше, и здесь дублироваться не будут (см. рубрику сравнение в семействе Emberizidae).

Верхняя челюсть Calcariidae от таковой Emberizidae и Passerellidae (роды *Ammodramus*, *Zonotrichia*, *Melospiza*) отличается пропорциями предчелюстного симфиза: от Emberizidae – широким, от *Ammodramus* – коротким, от *Zonotrichia* – узким, от *Melospiza* – узким и коротким. Коракоид Calcariidae отличается от такового Emberizidae ориентированной параллельно оси стержня апикальной частью головки акрокоракоидного отростка; от *Melospiza* – массивностью этой части, коротким крючком и выраженной шейкой акрокоракоидного отростка; от *Zonotrichia* – выраженным выступом в краниальной части гленоидной губы; от *Ammodramus* – длинным крючком акрокоракоидного отростка. Тарсометатарсус Calcariidae от такового Emberizidae и Passerellidae (*Ammodramus*, *Zonotrichia*, *Melospiza*) отличается широкими межблоковыми вырезками, в особенности латеральной.

Род *Calcarius* s.l. Bechstein, 1802

Типовой вид – *Fringilla lapponica* Linnaeus, 1758

Диагноз. Современный род.

Состав. 3 современных вида (del Hoyo, Collar, 2016).

Сравнение. Верхнюю челюсть *Calcarius* от таковой *Plectrophenax* можно отличить, только проводя сравнения на видовом уровне, поскольку челюсти представителей этих родов схожи по пропорциям и морфологически. Коракоид *Calcarius* от такового

Plectrophenax отличается широким крючком акрокоракويدного отростка и меньшими абсолютными размерами. Кроме этого, у представителей *Plectrophenax* гленоидная губа коракоида более округлая и в краниальной части формирует выпуклый край. Тарсометатарсус *Calcarius* от такового *Plectrophenax* отличается наличием выступа на медиальной стенке блока метатарсалии II в его проксимальной части при виде с дорсальной и вентральной сторон.

***Calcarius latirostris* sp. nov.**

Рис. 26, м, т, х; рис. 27, т, бб

Calcarius sp.: Zelenkov, Kurochkin, 2012, p. 330, fig. 3: 28; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 258, Табл. XXVII, фиг. 28.

Название вида – от *latus* (лат.) – широкий и *rostrum* (лат.) – клюв.

Голотип – ПИН, № 2614/304, фрагмент верхней челюсти; Северная Монголия, местонахождение Шамар, верхний плиоцен.

Описание. В верхней челюсти предчелюстной симфиз широкий, костная балка длинная, гребень в центре борозды на вентральной стороне предчелюстного симфиза выражен плохо. В коракоиде плечевая суставная поверхность длинная и дорсовентрально узкая, апикальная часть головки акрокоракويدного отростка ориентирована параллельно оси стержня, прокоракويدный отросток медиально выступает и виден с вентральной стороны. В тарсометатарсусе дистальный эпифиз медиолатерально узкий, межблоковые вырезки медиолатерально широкие, дистальное сосудистое отверстие расположено в значительной степени проксимально, на медиальной стенке блока метатарсалии II в его проксимальной части присутствует выступ.

Размеры. Коракоид (мм): медиолатеральная длина акрокоракويدного отростка – 2.7; проксимодистальная длина головки акрокоракويدного отростка – 2.2; наибольшая ширина гленоидной губы – 1.1. Тарсометатарсус: ширина дистального эпифиза – 2.0;

наибольшая длина дистального эпифиза от наиболее дистального края сосудистого отверстия – 1.7. Остальные промеры см. Zelenkov, Kurochkin, 2012.

С р а в н е н и е (Паластрова, Зеленков, 2019в, 2020г; рис. 26, 27). Верхняя челюсть *Calcarius latirostris* отличается от таковой *C. lapponicus* более широким предчелюстным симфизом в каудальной части (Zelenkov, Kurochkin, 2012), широкой костной балкой и менее выраженным гребнем в центре борозды на вентральной стороне предчелюстного симфиза. От *C. ornatus* верхняя челюсть отличается длинным симфизом, а от *C. pictus* – более широким. Верхняя челюсть *C. latirostris* наиболее схожа с таковой *C. mscownii* (*Rhynchophanes mscownii*), от которой отличается узкой и длинной костной балкой. Коракоид *Calcarius latirostris* от такового *C. lapponicus* отличается длинной плечевой суставной поверхностью и меньшими абсолютными размерами. Тарсометатарсус *C. latirostris* от такового *C. lapponicus* отличается медиолатерально узким дистальным эпифизом, проксимодистально длинными межблоковыми вырезками, а также более проксимально расположенным дистальным сосудистым отверстием.

З а м е ч а н и я. Первоначально верхние челюсти *C. latirostris* были отнесены к *Calcarius* sp. (Zelenkov, Kurochkin, 2012), при этом авторы предполагали принадлежность этих материалов к отдельному ископаемому виду. В настоящей работе этот ископаемый вид установлен по верхним челюстям, коракоиду и тарсометатарсусу, а также приведены морфологические отличия от других представителей рода. По современным представлениям (del Hoyo, Collar, 2016) бурогрудого подорожника (*C. mscownii*) относят к самостоятельному монотипическому роду *Rhynchophanes*. В этой работе этот подорожник рассматривается нами в рамках рода *Calcarius* s.l. с номинацией *Rhynchophanes*.

М а т е р и а л. Местонахождение Береговая: проксимальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН №2614/305); дистальный фрагмент правого тарсометатарсуса (отсутствуют блоки метатарсалий II и III; экз. ПИН №2614/303). Местонахождение Шамар: голотип; три фрагмента верхней челюсти (экз. ПИН №№ 3381/480–482).

ГЛАВА 4. РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПТИЦ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ ВОСТОКА ЮЖНОЙ СИБИРИ

4.1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗДНЕКАЙНОЗОЙСКИХ АВИФАУН РЕГИОНА И СТАНОВЛЕНИЕ СОВРЕМЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ РЕГИОНА

Наше исследование выявило присутствие 20 семейств, и, по меньшей мере, 36 родов и 43 видов птиц (рис 28), что позволяет в общих чертах охарактеризовать фауну птиц позднего плиоцена и, в некоторой степени, раннего плейстоцена региона востока Южной Сибири. Сравнение изученных фаун с одновозрастными фаунами Палеарктического региона и с более древними фаунами Центральной Азии, приведенное ниже, позволяет выявить историю формирования изучаемых фаун и их возможную преемственность с плейстоценовыми и современными фаунистическими сообществами.

Позднеплиоценовые авифауны (чикойский комплекс)

Местонахождение Шамар (MN 16a) несколько древнее Береговой (MN 16b), однако фауны птиц из обоих местонахождений довольно схожи по таксономическому составу, что позволяет рассматривать их в составе единого «чикойского» комплекса, выделенного ранее по фаунам млекопитающих (Девяткин и др., 1989; Вангенгейм и др., 1966). Так, в обоих местонахождениях среди материалов по птицам преобладают костные остатки ископаемой серой куропатки *Perdix margaritae*, мелкой фазановой птицы из трибы перепелиных *Coturnicini* gen. indet. (ранее относимой к *Plioperdix ponticus*; Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009), бекасовидного веретенника *Limnodromus primus*, а также ископаемых воробьеобразных – жаворонка *Eremophila orkhonensis*, овсянки *Emberiza shaamarica*, и в меньшей степени, подорожника *Calcarius latirostris*. Кроме этого, в обоих местонахождениях найдены и другие виды, известные по единичным костям (см. Главу 4).

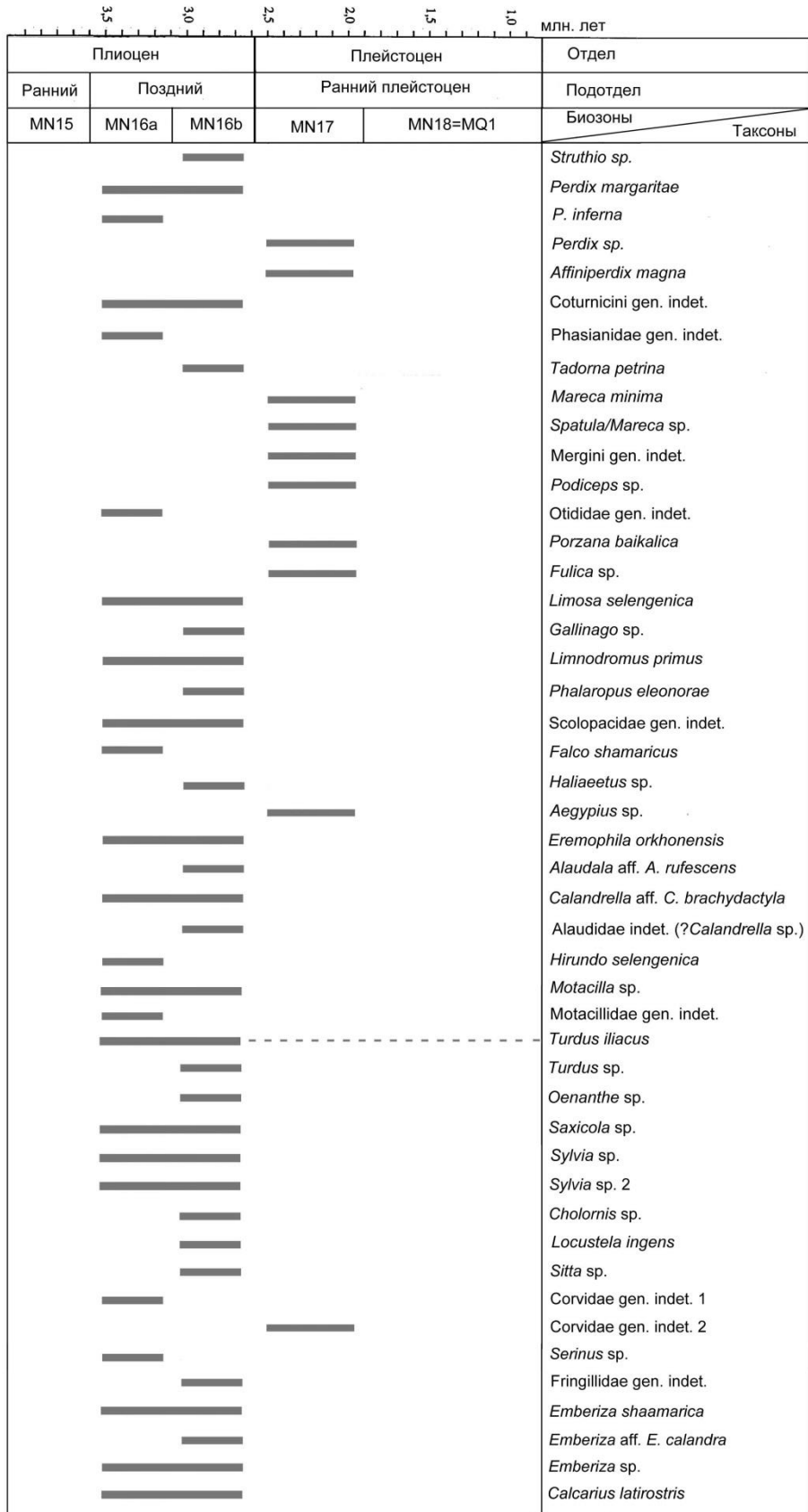


Рис. 28. Стратиграфическое распределение таксонов птиц в позднем плиоцене – раннем плейстоцене востока Южной Сибири.

Объединенная фауна чикойского комплекса разнообразна, в ней доминируют воробьеобразные, представленные различными семействами: жаворонковыми (*Eremophila*, *Alaudala*, *Calandrella*), ласточковыми (*Hirundo*), трясогузковыми (*Motacilla*), дроздовыми (*Turdus*), мухоловковыми (*Oenanthe*, *Saxicola*), славковыми (*Sylvia*), суторовыми (*Paradoxornis*), сверчковыми (*Locustella*), поползневыми (*Sitta*), врановыми неясного систематического положения, вьюрковыми (*Serinus*), овсянковыми (*Emberiza*) и подорожниковыми (*Calcarius*). Неворобьиные фауны представлены страусом *Struthio*, ископаемыми фазановыми (*Perdix*, *Coturnicini* gen. indet.), ископаемой пеганкой рода *Tadorna*, дрофиной птицей неясного систематического положения, бекасовыми (*Limosa*, *Gallinago*, *Limnodromus*, *Phalaropus*) и соколиными (*Falco*). При этом куропатки представлены двумя видами – небольшой *Perdix margaritae* и крупной *P. inferna*, обитавшими совместно. Примечательно, что за исключением фазановой птицы *Coturnicini* gen. indet., в фауне не найдено ископаемых родов, поэтому комплекс выглядит моложе, чем другие одновозрастные комплексы Северного Полушария, обзор которых приводился в Главе 1. Ископаемых форм в чикойском фаунистическом комплексе довольно много (абсолютное большинство найденных таксонов, по-видимому, представлены ископаемыми видами), также найден один предполагаемый современный вид дрозда – *Turdus iliacus/obscurus*.

Птицы Береговой и Шамара подтверждают представления о доминировании открытых ландшафтов в окрестностях местонахождений в позднеплиоценовое время (Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Характерно присутствие страуса (Курочкин, 1985), перепела и ряда воробьеобразных птиц – обитателей полупустынных и степных стадий. Особенно примечательно обилие костей жаворонков, представленных как минимум тремя видами, обитавшими совместно: ископаемым *Eremophila orkhonensis*, серым жаворонком *Alaudala* aff. *A. rufescens* и малым жаворонком *Calandrella* aff. *C. brachydactyla*, при этом остатки ископаемого рогатого жаворонка *E. orkhonensis* численно доминируют. Современный *Eremophila alpestris* предпочитает безлесные ландшафты, на севере ареала –

высокую сухую тундру, в южных областях ареала (в том числе Забайкалье) – сухую каменистую степь, склоны сопок со скудной растительностью (Дементьев и др., 1954). Современный *A. rufescens* предпочитает сухие степные и пустынные пространства с редкой растительностью (Дементьев и др., 1954). Современный *C. brachydactyla* населяет открытые степные и пустынные ландшафты, а также солонцы с чахлой растительностью (там же). Совместное обитание *Eremophila* и *Alaudala*, отмеченное для Береговой, характерно для злаково-полынных полупустынь современной Монголии (Курочкин, 1992). Кроме этого, примечательно присутствие в фауне ископаемого лапландского подорожника *Calcarius latirostris*, потому как современный *C. lapponicus* предпочитает холмистую и каменистую тундру (Дементьев и др., 1954). Сосуществование полупустынных и тундровых видов мелких воробьеобразных указывает на то, что уже в позднем плиоцене в рассматриваемом регионе ландшафт, возможно, был отчасти схож с тундростепью, впоследствии широко распространившуюся по территории Евразии. Кроме этого, фауна воробьеобразных птиц включает и отдельные характерные лесные элементы, такие как дрозд и поползень (Zelenkov, Kurochkin, 2012), а также содержит овсянок *Emberiza*, предпочитающих ландшафты с чередованием открытых и закрытых стадий (Коблик, 2001б). Из этого можно сделать вывод о мозаичности ландшафтов в окрестностях местонахождений в позднем плиоцене.

Фауны мелких млекопитающих (Erbaeva, Alexeeva, 1997, 2000; Алексеева, 2005) также свидетельствуют о мозаичности ландшафтов западного Забайкалья в позднем плиоцене (сочетание степей, лугов и островных лесов). В это время климат в этом регионе становится более континентальным и аридным, что привело к увеличению доли открытых пространств и сокращению лесов (Зубаков, 1990; Demske et al., 2002; Алексеева, 2005; Зыкин, 2012). При этом в фауне млекопитающих Береговой и (в меньшей степени) Шамара преобладают степные виды, тогда как в фауне более древнего местонахождения Удунга, по возрасту близкого Шамару, преобладают лесные виды (Вислобокова и др., 1993). Однако, несмотря на близкий возраст, фауна Удунги выделяется в более древний удунгинский

комплекс. Таким образом, как предыдущие представления по млекопитающим, так и новые данные по птицам указывают на преобладание открытых ландшафтов с небольшими лесными массивами по склонам в районе рассматриваемых местонахождений.

Для выявления истории становления позднеплиоценового разнообразия птиц Центральной Азии и установления возможных эволюционных связей обсуждаемых орнитоккомплексов необходимо сравнить фауну Береговой и Шамара с более древними фаунами региона. На территории рассматриваемого региона богатый материал для сравнительного анализа представляет фауна ископаемых птиц из терминального миоцена – нижнего плиоцена свиты Хиргис-Нур в западной Монголии – единственной представительной ассоциацией ископаемых птиц этого возраста в Центральной Азии (Zelenkov, 2016). Эта довольно цельная по таксономическому составу авифауна происходит из верхов позднего миоцена (MN13) – местонахождения Хиргис-Нур (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009, 2010; Зеленков, 2012, 2016) и Явор (Курочкин, 1985; Зеленков, 2016), а так же из раннего плиоцена – местонахождения Чоно-Хариах (MN14) и Дзогсо-Хайрхан (MN14–15; Курочкин, 1985; Zelenkov, 2013, 2016).

Местонахождение Хиргис-Нур расположено в обширной депрессии Котловины Больших озер, птицы из этого местонахождения представлены преимущественно околородными видами. В этой фауне присутствуют следующие ископаемые формы: страус *Struthio*, поганка *Podiceps*, бакланы *Phalacrocorax*, ночная цапля *Nyctanassa*, аистовые (*Ciconia*, *Ephippiorhynchus*), утиные (*Cygnus*, *Anser*, *Anser*, *Heteroanser*, *Bonibernicla*, *Tadorninae*, *Anas*, *Aythya*), фазановые (*Syrnaticus*, *Bantamux*), пастушковые (*Rallus*, *Palaeoaramides*, *Pastushkinia*), журавль *Balearigrus*, представители ископаемого семейства журавлеобразных (*Ergilornithidae*) *Urmiornis* и *Probalearica*, бекасовые (*Calidris*, *Tringa*), рябковые (*Syrnaptus*, *Palaeosyrnaptus*), орлан *Heliaeetus* и ворон *Corvus* (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009, 2010; Зеленков, 2012). При этом доля ископаемых родов составляет около 30%. Авифауна из свиты Хиргис-Нур кардинальным образом отличается от

чикойской по таксономическому составу и имеет с ними только один общий таксон – страуса из рода *Struthio*. В то же время скорлупа яиц страуса из местонахождений Хиргис-Нур и Явор может принадлежать ископаемому *Struthio asiaticus* (Mikhailov, Zelenkov, 2020), а костные остатки страуса из чикойского комплекса принадлежат другому вымершему виду (Mikhailov, Zelenkov, 2020). Кроме этого, в фауне Хиргис-Нур найден орлан рода *Haliaeetus*, известный также из Тологая.

Примечательно, что типичные для палеонтологической летописи Центральной Азии фазановые птицы, присутствующие как в фаунах позднего миоцена – раннего плиоцена, так и позднего плиоцена, представлены разными таксонами (фазаном *Syrmaticus*, ископаемым родом *Bantamux* в Хиргис-Нуре и куропатками *Perdix* и перепелом *Coturnicini gen. indet.* – в чикойском комплексе). Это может свидетельствовать о значительном преобразовании фаун фазановых в регионе при переходе к позднему плиоцену. Общий отличный облик фаун птиц из Хиргис-Нура (околоводные птицы) в целом не должен определять таксономический состав курообразных птиц, которые не связаны с околоводными местообитаниями. В отношении других групп птиц выявленные существенные различия авифаун Хиргис-Нур и Чикойского комплекса могут, действительно, объясняться не только разным возрастом, но и различным палеоэкологическим составом ассоциаций: околоводных птиц в фауне Хиргис-Нур и воробьеобразных – в Береговой и Шамаре. По этой причине сравнивать рассматриваемые фауны в палеоэкологическом аспекте затруднительно. Неинтразональные птицы Хиргис-Нура представлены только фазановыми и рябковыми, которые свидетельствует о наличии полузакрытых (*Syrmaticus*) и открытых пространств (*Syrrhaptus*, *Palaeosyrrhaptus*). Мозаичность ландшафтов также характерна и для Береговой и Шамара.

Орнитокомплекс раннеплиоценового местонахождения Чоно-Хариах в значительной степени схож с таковым Хиргис-Нур (Курочкин, 1985; Зеленков, 2016), однако в Чоно-Хариахе появляется ряд таксонов, общих с Чикойским комплексом, в чем прослеживается некоторая преемственность между двумя плиоценовыми фаунами. Так, в Чоно-Хариахе

появляются представители групп, известные из чикойской фауны: дрофиные *Otididae* gen. indet. и ископаемый веретенник *Limosa* (Курочкин, 1985; Zelenkov, 2013, 2016). Родственные отношения веретенника *Limosa lacrimosa* из Чоно-Хариаха и *L. selengica* из чикойского комплекса остаются неясными, так как перекрывающийся материал по этим видам отсутствует; при этом *L. selengica* меньше *L. lacrimosa*. Остальные птицы местонахождения Чоно-Хариах, в основном, аналогичны птицам Хиргис-Нур. Также как и в Хиргис-Нуре, в Чоно-Хариахе доминирует группа околородных таксонов, представленная утиными, баклановыми, аистовыми, пастушковыми, журавлиными; сохраняется ископаемое семейство *Ergilornithidae*, отсутствующее в позднеплиоценовых сообществах (род *Urmiornis*; Курочкин, 1985; Zelenkov, 2013, 2016). Кроме этого, в фауне Чоно-Хариах появляются чибисы *Vanellus* и чайки *Larus*. В палеоэкологическом аспекте, за исключением интразональной группы, в фауне раннего плиоцена (как и в фаунах верхов миоцена) найдены виды, приуроченные как к закрытым, так и открытым пространствам, также как и в чикойском комплексе.

Сравнение авифауны чикойского комплекса с позднеплиоценовыми фаунами птиц Европы выявило присутствие очень незначительного числа общих таксонов. В чикойском комплексе отсутствуют ископаемые турачи (*Francolinus*) – типичные элементы европейских фаун, остатки которых сильно доминируют в некоторых местонахождениях (например, *Rebielice Krolewskie, Węże*; см. Главу 1). Также отсутствуют и характерные для фаун Европы ископаемые глухари (*Tetrao*) и тетерева (*Lyrurus*). В Береговой и Шамаре из фазановых представлены ископаемые куропатки *Perdix* (причем *P. margaritae* известна только из данных местонаждений), и перепел *Coturnicini* gen. indet. Отнесение последней формы к европейскому роду *Plioperdix* не подтверждается (см. выше). Отличаются европейские фауны также наличием разнообразных совиных, остатки которых пока в чикойской фауне не найдены. Сходство рассмотренных европейских фаун с чикойским комплексом заключается в присутствии общих родов воробьеобразных: поползней (*Sitta*) и дроздов (*Turdus*). Кроме этого, в двух позднеплиоценовых фаунах Венгрии (Чарнота и Беремед; Jánossy, 1977, 1979,

1987; Kessler, 2013) также найдены ископаемая каменка (*Oenanthe*) и нескольких ископаемых овсянок (*Emberiza*), а в фауне Беременд еще и ископаемый сверчок (*Locustella*) и канареечный вьюрок (*Serinus*). Два общих таксона для сравниваемых фаун известны среди неворобьеобразных. В фауне Этулия (Молдова) присутствуют ископаемые дрофы *Otis* (Bocheński, Kurochkin, 1987), а также страус *Struthio* (Mlíkovský, 1995a). Страус и какая-то дрофиная птица *Otididae* gen. sp. найдены и в чикойском комплексе.

Несмотря на отличие по таксономическому составу, общий эволюционный уровень фаун Береговой и Шамара схож с таковым одновозрастных европейских фаун (см. Главу 1), за исключением местонахождения Чарнота (которое несколько старше), откуда было описано множество ископаемых видов и несколько ископаемых родов. В палеоэкологическом аспекте фауна чикойского комплекса включает меньше лесных элементов и больше обитателей открытых ландшафтов, в отличие от одновозрастных позднеплиоценовых фаун Европы, в которых многочисленны лесные виды. Это свидетельствует о более засушливом климате в Центральной Азии в эпоху позднего плиоцена.

Фауны позднего плиоцена Северной Америки отличаются от фауны Береговой и Шамара еще более значительно, чем европейские. Сравнимые орнитокомплексы (чикойский и североамериканские) не имеют общих видов; имеется только три общих рода (соколы *Falco*, ласточки *Hirundo* и дрозды *Turdus*). При этом ласточка *Hirundo* найдена только в фауне Фокс Каньон (Канзас; Ford, 1966; Feduccia, 1967; Murray, 1967; Becker, 1987), а дрозд *Turdus* известен только из формации Сан-Диего (Калифорния; Chandler, 1990). Воробьеобразные хуже представлены в североамериканских орнитокомплексах, в которых доминируют морские и околородные птицы, что несколько затрудняет сравнение. Наибольшее количество таксонов воробьеобразных найдено в фауне Бенсон в Аризоне (Wetmore, 1924; Becker, 1987). В ней найдены ворона (*Corvus*), юнко (*Junco*; в настоящее

время обитает только в Северной Америке), и вьюрковая птица неясного систематического положения.

Множество таксонов, найденных в фаунах Северной Америки, в настоящее время распространены только в Новом Свете – западноамериканские поганки *Aechmophorus*, американские куропатки *Colinus*, индейки *Meleagris*, сычи *Speotyto*, ибисы *Eudocimus* и *Mesembrinibis*, пастушковые птицы *Laterallus*, горлицы-зенайы *Zenaida*, песочники *Micropalama*. Ископаемые рода – *Pliolymbus*, *Pliogyps*, *Olor*, *Neophrontops*, *Protocitta*, также были характерны только для Нового Света. Из этого можно сделать вывод об изолированности авифаун континентальной Азии и Америки относительно друг друга к позднему плиоцену. Имеющиеся палеонтологические данные, таким образом, не позволяют утверждать наличие интенсивного фаунистического обмена между континентами в эту эпоху, хотя отдельные случаи дисперсии, несомненно, могли иметь место. Присутствие в чикойском комплексе исконно североамериканского представителя – подорожника из рода *Calcarius* – может быть примером такой дисперсии; в Северной Америке род известен с раннего плиоцена (Emslie, 2007). В палеоэкологическом аспекте птицы из местонахождений Северной Америки, за исключением околородных групп, приурочены к закрытым лесным ландшафтам, тогда как в Чикойском комплексе доминируют виды открытых пространств. Как и в случае с природными условиями позднего плиоцена Европы, можно предположить, что в Центральной Азии климат был в целом более засушливым, чем на территории Северной Америки. Еще одна отличительная особенность североамериканских фаун – их архаичность; в орнитокомплексах позднего плиоцена Северной Америки присутствует заметное число ископаемых родов, что резко контрастирует с фаунами птиц Береговой и Шамара.

Авифауна гелазия из местонахождения Малые Голы

На сегодняшний день птицы из местонахождения Малые Голы представлены в основном околоводной группой: утиными (*Mareca*, *Spatula/Mareca*, *Mergini* gen. indet.), ископаемой поганкой *Podiceps*, пастушковыми (*Porzana*, *Fulica*), бекасовыми неясного систематического положения, а также фазановыми (*Perdix*, *Affiniperdix magna*) и врановой птицей неясного систематического положения. Несмотря на небольшой объем по числу таксонов, фауна Малых Гол интересна присутствием нескольких впервые установленных ископаемых видов и одного вымершего рода. Ископаемый вид *Mareca minima* – самая маленькая (меньше современных чирков) утка из представителей своего рода и первый несомненный ископаемый вид *Mareca*. В настоящее время связи широко распространены в Европе, Азии, Северной и Южной Америке (del Hoyo, Collar, 2016), однако из-за отсутствия достоверных остатков ископаемых *Mareca* в палеонтологической летописи их происхождение и ранняя эволюция остаются неясными. Самые древние несомненные представители рода (кроме *Mareca minima*) найдены в раннем плейстоцене Европы (Mlíkovský, 2002; Tugberg, 2008), что пока не позволяет делать предположение о центре происхождения рода.

Примечательна находка куропатки *Perdix* sp., лишь незначительно отличающейся от *P. margaritae*, известной из позднего плиоцена Береговой и Шамара. Вероятнее всего, малогольская куропатка представляет собой потомка *P. margaritae*; это указывает на преемственную связь малогольской фауны с авифаунами позднего плиоцена Центральной Азии (Береговая и Шамар), что ранее было отмечено и для мелких млекопитающих (Ербаева и др., 2017). Кроме этого, представляет интерес находка в Малых Голах еще одной фазановой птицы – *Affiniperdix magna*. Этот ископаемый род, несмотря на крупные размеры, морфологически схож с серыми куропатками (*Perdix*) и, по-видимому, родственен им. Примечательно, что из плиоцена Евразии (в том числе из Шамара) уже описывалась крупная куропатка *Perdix inferna* (Зеленков, Курочкин, 2015). Это говорит о том, что наиболее

архаичные формы в данной филогенетической линии имели крупные размеры. Также обращает на себя внимание присутствие в фауне Малых Гол лысухи *Fulica* sp., которая является первой находкой рода в палеонтологической летописи Центральной Азии. В настоящее время наибольшее разнообразие представителей рода *Fulica* наблюдается в Южной Америке (del Noyo, Collar, 2016; по-видимому, этот регион является центром происхождения рода), тогда как в Евразии обитает только один вид – *Fulica atra* (там же). В плейстоцене Евразии лысухи были более разнообразны и представлены как минимум тремя видами (Mlíkovský, 2002; Tyrberg, 2008). По-видимому, предки современных евроазиатских лысух мигрировали в Евразию через Берингию.

Анализировать авифауну Малых Гол в палеоэкологическом аспекте затруднительно, потому как, за исключением интразональных видов, показательна только находка куропатки *Perdix* sp. В то же время можно отметить, что куропатка приурочена к открытым ландшафтам. По фауне млекопитающих, рептилий, амфибий, моллюсков, а также споропыльцевому анализу в районе местонахождения реконструируются мозаичные ландшафты: открытые пространства чередовались с приречными кустарниками и древесной растительностью на водоразделах (Адаменко, 1975, 1980; Сизов и др., 2017). Кроме этого, для данного временного этапа (позднехапровское время) отмечено локальное увеличение влажности климата, а также увеличение доли лесных пространств (там же). В это время в Прибайкалье были широко распространены смешанные елово-сосновые леса со значительным участием березы и примесью широколиственных пород (Логачев и др., 1964).

Для выявления истории становления раннеплейстоценового разнообразия птиц Центральной Азии следует сравнить фауну Малых Гол с более древними фаунами региона. Из позднего плиоцена Центральной Азии известна только авифауна чикойского комплекса (см. выше). Фауна Малых Гол отличается от птиц Чикойского комплекса и не имеет с ним общих видов и родов, за исключением куропаток *Perdix* (см. выше). Околоводные птицы, доминирующие в Малых Голах, таксономически менее разнообразны в Береговой и Шамаре,

в которых доминируют воробьеобразные, что затрудняет сравнение. Установлено только три общих семейства для рассматриваемых фаун – бекасовые, утиные и врановые.

Эволюционный облик сравниваемых фаун, несмотря на разный возраст, довольно схож: и в раннем плейстоцене и в позднем плиоцене были найдены ископаемые виды, а также один ископаемый род. При этом в фаунах позднего плиоцена был найден один современный вид. Это говорит о неожиданной архаичности авифауны Малых Гол (можно было бы ожидать ее эволюционной продвинутости, учитывая более молодой возраст сообщества), о чем уже сообщалось ранее (Сизов и др., 2017). Реконструированные ландшафты для Малых Гол и для Береговой и Шамара схожи – это чередование открытых и закрытых пространств. Однако для Малых Гол характерен более влажный климат и увеличение доли лесных биотопов (Адаменко, 1975, 1980). Таким образом, на таксономический состав малогольской авифауны могли оказать влияние лесные элементы сибирского фаунистического комплекса, эволюционная история которых пока остается неизученной. При этом из околотовных птиц, географически связанных с областью тайги, для сибирского фаунистического комплекса характерны представители *Mareca* и *Mergini* (Штегман, 1938), что соответствует сибирскому происхождению малогольской фауны. По представлениям орнитологов, авифауна тайги распространилась из области Берингии на территорию более южных регионов Восточной Сибири сравнительно недавно (очевидно, не ранее позднего миоцена – плиоцена) вследствие похолодания климата (основная часть этой авифауны формировалась в общем азиатско-американском ареале; Штегман, 1938; Кищинский, 1988).

Для более полного представления об эволюционном уровне авифауны Малых Гол, а также для понимания биогеографических связей между малогольской и другими раннеплейстоценовыми фаунами птиц Северного полушария необходимо провести их сравнение. Фауна Малых Гол почти не содержит воробьеобразных (за исключением дрозда и врановой птицы *Corvidae* gen. indet.), что несколько ограничивает возможность сравнения с

другими фаунами Северного полушария. Неворобьиные Малых Гол, как по таксономическому составу, так и по эволюционному уровню, наиболее схожи с таковыми орнитокомплексов Центральной и Восточной Европы (рассмотренных в Главе 1), хотя таксономически несколько отличаются от них. При этом примечательно, что с азиатской фауной из пещеры Чжоукоудянь (Ноц, 1993) малогольская имеет только один общий род – куропаток *Perdix*. В европейских фаунах также найдены куропатки *Perdix*, причем в фаунах Украины (местонахождения Крыжановка, Обиточное) куропатка не подтвержденно идентифицирована как современная серая куропатка *Perdix cf. perdix* по одним данным (Дуброво, Капелист, 1979), или же как современная форма по другим (Mlíkovský, 2002). В конце раннего плейстоцена Украины (местонахождение Приморск) появляется современная форма *Perdix perdix* (Дуброво, Капелист, 1979). Другие фазановые в европейских местонахождениях представлены турачами *Francolinus*, глухарями *Tetrao*, тетеревами *Lyrurus* и фазанами *Phasianus*, отсутствующими в Малых Голах. В болгарских фаунах найден вымерший род фазановых *Chauvireria balcanica*, эндемичный только для данной территории (Воев, 2002). В свою очередь в Малых Голах также присутствует эндемичный вымерший род фазановых *Affiniperdix*, обнаруженный пока только в составе этой фауны.

Еще одна группа птиц, общая для Малых Гол и европейских местонахождений – пастушковые. Ископаемые погоньши рода *Porzana* найдены в фауне Болгарии (Выршец; Воев, 2002) и Малых Гол. В последнем местонахождении также найдена лысуха *Fulica*, не известная пока для раннеплейстоценовых фаун Европы. Утиные сравниваемых фаун несколько различаются по таксономическому составу. В европейских фаунах обычны утки *Anas*, а в Малых Голах найдены мелкие связи *Magasa*, утки рода *Spatula* и представители трибы *Mergini*. Однако, как было отмечено выше (см. Главу 4), представителей *Magasa* и *Spatula*, ранее относимых к *Anas*, начали выделять в самостоятельные рода недавно (Gonzalez et al., 2009). В связи с этим, некоторые представители *Anas* из европейских фаун могут в действительности принадлежать другим родам. Кроме этого, в некоторых фаунах Европы

также присутствуют представители *Mergini*: крохаль *Mergus* (Betfia, Венгрия; Jánossy, 1979) и гоголь *Vicserhala* (Шийак, Франция; Voeuf, 1992). Последняя общая группа для рассматриваемых фаун – бекасовые. К сожалению, установить точный таксономический статус бекасовой птицы из фауны Малых Гол не удалось (известна только одна кость). В европейских фаунах остатки этой группы также скудны; известны единичные находки бекаса, перевозчика, веретенника, вальдшнепа и коростели (см. Главу 1).

Характерно, что в фауне Малых Гол пока не найдено ни одного представителя дрофиных, тогда как в европейских фаунах дрофы *Otis*, в том числе ископаемые, довольно обычны. В частности, остатки дроф численно доминируют в сборах из недавно открытого местонахождения Таврида в Крыму. Кроме этого, в фаунах Европы представлены соколиные, совиные, ястребиные и дятловые, отсутствующие в Малых Голах.

С палеоэкологической точки зрения фауны Европы и Малых Гол (учитывалась вся фауна местонахождения) схожи – они представлены обитателями как открытых, так и закрытых пространств, что говорит о мозаичности ландшафтов. По эволюционному уровню птицы Малых Гол, в целом, соответствуют европейским орнитокомплексам. Характерно присутствие ископаемого рода, нескольких вымерших видов, при этом современные виды все еще отсутствуют.

Из раннего плейстоцена Северной Африки, в настоящее время также относимой к палеарктической зоогеографической провинции, известна только одна раннеплейстоценовая фауна – таковая из местонахождения Ахл ал Улам (Ahl al Oughlam; Марокко; Mourer-Chauviré, Geraads, 2010). Эта фауна имеет только один общий на родовом уровне таксон с фауной Малых Гол – погоньша *Porzana*. Также в фауне Ахл ал Улам найден представитель *Mergini* – крохаль *Mergus*. Остальные птицы этой африканской фауны представлены видами, относимыми к морской, околородной и наземной экологическим группам (подробнее см. Главу 1). Как и в случае с европейскими орнитокомплексам, палеоэкологический облик

фауны Ахл ал Улам смешанный (присутствуют птицы открытых и закрытых ландшафтов), в чем проявляется сходство с фауной Малых Гол.

Североамериканские фауны раннего плейстоцена отличаются от фауны Малых Гол как таксономически, так и большей архаичностью. Тем не менее, сравниваемые фауны имеют несколько общих на родовом уровне таксонов. Во Флориде (Инглиш; Emslie, 1998) и в Колорадо (Поркупайн Кейв; Emslie, 2004) также найдены поганки *Podiceps*. При этом чаще в Североамериканских фаунах встречаются другие, эндемичные для данного региона представители поганковых – американские поганки *Podilymbus* (см. Главу 1). Погоньши *Porzana* – еще один общий таксон для сравниваемых фаун. Кроме погоньша, в североамериканских фаунах встречается пастушок *Rallus*, широко распространенный в Старом и Новом Свете. Бекасовые, представленные в фауне Малых Гол птицей неясного систематического положения, разнообразны в фаунах Северной Америки. Среди них встречаются перевозчики *Actitis*, бекасовидные веретенники *Limnodromus*, бекасы *Gallinago*, вальдшнепы *Scolopax*, кроншнепы *Numenius* и плавунчики *Phalaropus*. Пока остается неясным, есть ли общие таксоны в сравниваемых фаунах среди утиных. Для североамериканских фаун типичны утки *Anas s.l.*, возможно, некоторые из них могут принадлежать родам *Mareca* или *Spatula* (см. выше). Также во Флориде найден представитель *Mergini* – крохаль *Mergus* (Макасфальт Шелл Пит; Emslie, 1998). Таким образом, сходство малогольской фауны с североамериканскими прослеживается только по некоторым околводным птицам. Североамериканские авифауны фазановых таксономически сильно отличаются от таковых Малых Гол и представлены эндемичными для данной территории родами: индейкой *Meleagris*, куропаткой *Colinus*, шалфейным *Centrocercus* и голубым *Dendragapus* тетеревами. Кроме этого, в раннеплейстоценовых орнитокомплексах Северной Америки распространены баклановые, цаплевые, ибисовые, журавлиные, ястребиные, совиные и дятловые, пока не найденные в Малых Голах. В североамериканских фаунах, как и в Малых Голах, доминируют околводные птицы, однако в целом, они имеют

смешанный облик. Следует отметить большую архаичность североамериканских раннеплейстоценовых фаун (они содержат заметное число вымерших видов и родов) по сравнению с европейскими и фауной Малых Гол (за исключением Поркупайн Кейв в Колорадо (Emslie, 2004), что, вероятно, объясняется философскими взглядами автора (см. Главу 3)). Ранее уже отмечалось, что современный облик авифауна Северной Америки приобрела позднее, чем фауна Евразии (Курочкин, 1971).

Замечания по исторической биогеографии обсуждаемых фаун

Приведенный анализ позднеплиоценовых авифаун (Береговая, Шамар) показал, что они имеют смешанное происхождение, однако азиатские формы (в том числе, обитатели аридных ландшафтов) все же доминируют. Так, эволюционное формирование ископаемого рогатого жаворонка *Eremophila orkhonensis* и, по-видимому, рода *Eremophila* происходило на просторах Внутренней Азии (см. Замечания по эволюции отдельных групп птиц). Одним из возможных центров происхождения жаворонков *Calandrella* также рассматривается азиатский регион (там же). Дрозды рода *Turdus* по молекулярно-генетическим данным произошли в восточной Палеарктике (Nylander et al., 2008; Nagy et al., 2019), что на данный момент не зафиксировано палеонтологической летописью (самые ранние находки рода относятся к позднему миоцену Венгрии; Janossy, 1991), но и не противоречит ей. Эволюция рода *Emberiza* (после проникновения предка из Северной Америки в среднем миоцене), согласно молекулярно-генетическим данным, проходила на территории Центральной Азии и Тибетского нагорья (Cai et al., 2021). Из неворобьиных центральноазиатское происхождение имеет ископаемая куропатка *Perdix margaritae*, при этом род в целом также имеет азиатское происхождение (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018). Кроме этого, находки суторы *Cholornis* и бекасовидного веретенника *Limnodromus* в позднем плиоцене Центральной Азии – древнейшие в ископаемой летописи птиц, а потому этот регион может быть центром их происхождения.

Кроме названных, в чикойском комплексе установлено присутствие вероятных вселенцев с запада – ископаемой куропатки *Perdix inferna* (известна из раннего плиоцена Молдовы), а также славки *Sylvia* sp. Для рода *Sylvia* реконструировано два вероятных региона происхождения – Средиземноморье (Коблик, 2001б) и Азия (Voelker, Light, 2011). Однако так как древнейшая находка рода относится к позднему миоцену Венгрии (Kessler, 2013), азиатское происхождение кажется менее правдоподобным. Также в чикойском комплексе присутствует представитель североамериканской по происхождению группы – ископаемый подорожник *Calcarius latirostris*.

Связь позднеплиоценовых авифаун региона с более ранними авифаунами Монголии слабая, что может объясняться разными природными условиями (в позднем плиоцене увеличилась аридизация климата). По-видимому, эта перестройка природной среды привела к интенсивному видообразованию.

Авифауна раннего плейстоцена из Малых Гол также имеет смешанное происхождение, при этом азиатских форм, связанных с аридными ландшафтами, в ней не много. Происхождение ископаемой куропатки *Perdix* sp. (родственной позднеплиоценовой центральноазиатской *P. margaritae*) связано с территорией Центральной Азии. Происхождение еще одной фазановой птицы – *Affiniperdix magna* (первое появления рода в палеонтологической летописи) связано с азиатским регионом. Следует отметить, что центром происхождения рода (а может быть и вида), вероятно, следует считать северные регионы Азии (Восточную Сибирь), откуда остатки птиц почти неизвестны. Происхождение связей *Meagasa*, вероятно, связано с территорией Евразии, а происхождение ископаемой *Meagasa minima*, возможно, связано с азиатским регионом. Кроме названных форм в авифауне Малых Гол присутствует североамериканский род *Fulica*, при этом центр происхождения малокольской лысухи *Fulica* sp. остается неясным.

Архаичность малокольской фауны по сравнению с более древними позднеплиоценовыми, а также отсутствие преемственной связи между этими фаунами (за

исключением куропатки *Perdix*) указывает на их различное происхождение. По-видимому, фауна Малых Гол не автохтонна, но ее происхождение может быть связано с сибирскими лесными фаунами, распространившимися вслед за лесными массивами на территорию востока Южной Сибири в позднехапроевское время (см. выше). В то же время других сведений о сибирских плиоценовых и раннеплейстоценовых авифаунах к настоящему времени нет.

4.2. ЗАМЕЧАНИЯ ПО ЭВОЛЮЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП PASSERIFORMES

Семейство *Alaudidae*

По нашим данным, жаворонки в позднем плиоцене долины реки Селенга (современная северная Монголия и юг западного Забайкалья) были представлены как минимум тремя видами: ископаемым *E. orkhonensis*, серым жаворонком *Alaudala* aff. *A. rufescens* и малым жаворонком *Calandrella* aff. *C. brachydactyla*. При этом две последние формы также, по-видимому, относятся к ископаемым видам. Возможно присутствие в фауне местонахождения Береговая еще одного вида (*Alaudidae* indet.). Найденная в местонахождении Береговая ассоциация, включающая не менее 3 видов из 3 родов, показывает, что уже в плиоценовое время разнообразие жаворонков в Центральной Азии было велико. В настоящее время в щебнистых пустынях и злаково-полынных полупустынях Монголии обитают до 5 видов жаворонков, относящихся к 5 родам (Курочкин, 1992). В Селенгинском лесостепном районе (Селенгинское Забайкалье) также встречаются 5 видов жаворонков, при этом *E. alpestris* имеет наиболее обширное распространение (Доржиев, 2011). Присутствие в авифауне несколько более древнего местонахождения Шамар только двух видов, вероятнее всего, связано с меньшим объемом доступного материала.

Ископаемый *E. orkhonensis* представляет собой древнейшую находку *Eremophila* в палеонтологической летописи. При этом *E. orkhonensis* морфологически ближе к *Calandrella*, чем современные рогатые жаворонки (см. выше; Zelenkov, Kurochkin, 2012) и, таким

образом, по-видимому, базален по отношению к современным *Eremophila*. Примечательно, что установленное молекулярными методами (Alström et al., 2013; Drovetski et al., 2014) близкое родство современных родов *Eremophila* и *Calandrella* не было выявлено при изучении внешней морфологии жаворонков (Козлова, 1975), но впервые было предположено на основании данных остеологии и палеонтологии (Zelenkov, Kurochkin, 2012).

Представители рода *Calandrella*, сестринского к *Eremophila*, в настоящее время населяют как Африку, так и внутреннюю Азию, в результате чего оба этих региона могли быть историческим центром происхождения рода *Eremophila*. Но появление древнейших представителей *Eremophila* в плиоцене северной Монголии позволяет считать именно Внутреннюю Азию центром происхождения рода (см. Zelenkov, Kurochkin, 2012). Ранее к подобному выводу пришла Е.В. Козлова (1975) на основе изучения внешней морфологии. По ее представлениям, древней родиной рода *Eremophila* могла быть область сухих прерий или полупустынь на холмистых равнинах и предгорий горных хребтов палеарктической Азии. По молекулярным данным, дивергенция *Eremophila* и сестринского *Calandrella* датируется или средним–поздним миоценом (12–7.5 млн. л.; Alström et al., 2013), или же поздним миоценом – серединой плиоцена (6.4–3.7 млн. л.; Drovetski et al., 2014). Экология современных рогатых жаворонков указывает на то, что происхождение этой группы могло быть приурочено к одному из исторических эпизодов нарастания аридности климата. С учетом молекулярных свидетельств, можно было бы связывать происхождение этой эволюционной линии с этапом аридизации климата позднего миоцена (7.2–5.3 млн. л), однако *Eremophila* пока не найдены в фаунах птиц Центральной Азии, относящихся к этому временному интервалу. Поэтому более вероятно, что род *Eremophila* имеет горное плиоценовое происхождение, как и ряд других элементов арктической фауны (Deng et al., 2011; Wang et al., 2014).

Происхождение современных *E. alpestris*, как и рода в целом, также несомненно связано с горной/аридной зоной Центральной Азии, откуда этот вид расселялся на запад и впоследствии (в плейстоцене) заселил зону тундры северной Голарктики. Эту гипотезу

подтверждают морфологические (Козлова, 1975), биогеографические (Кищинский, 1974) и палеонтологические данные. Согласно молекулярно-генетическим данным, наиболее древним из современных форм рогатых жаворонков является тибетская раса *elwesi*, которая дивергировала относительно остальных рас (подвидов) в раннем плейстоцене (1.8–1.1 млн. л.; Drovetski et al., 2014). По другим же данным, тибетские жаворонки *Eremphila elwesi* и *E. deosaiensis* представляют собой самостоятельные виды, дивергировавшие относительно других *Eremophila* в позднем плиоцене (3.5–3 млн. л.; Ghorbani et al., 2019), а дивергенция *E. alpestris* и африканского жаворонка *E. bilopha* датируется средним–поздним плиоценом (3–2.5 млн. л.; Alström et al., 2013; Ghorbani et al., 2019). По предположению Козловой (1975), в доледниковое время территория современных тундр Евразии была занята ближайшими предками *E. alpestris*, которые с наступлением четвертичного похолодания мигрировали на юг. Этим предковым видом, возможно, и является *E. orkhonensis*.

В палеонтологической летописи Северной Америки *E. alpestris* появляется только в среднем плейстоцене (Emslie, 2004). По молекулярным данным, дивергенция подвидов *E. alpestris* в Неарктике произошла только в позднем плейстоцене (Drovetski et al., 2014).

Семейство **Turdidae**

Молекулярно-генетические данные предполагают, что дрозды *Turdus* появился в позднем миоцене в восточной Палеарктике (Nylander et al., 2008; Nagy et al., 2019). После этого представители рода проникли в Африку, откуда широко расселились по другим континентам (Nylander et al., 2008). По другой версии расселение происходило из более обширного региона – Старого Света (Batista et al., 2020). Основная диверсификация в пределах рода, согласно молекулярно-генетическим данным, происходила в течение короткого периода времени в позднем плиоцене (Nylander et al., 2008; Batista et al., 2020).

Палеонтологические данные, в целом, согласуются с молекулярно генетическими. Так, самая ранняя достоверная находка рода – *Turdus* sp. из позднего миоцена Венгрии

(Полгарди 4; Jánossy 1991). Кроме этого, известно несколько сомнительных определений – *Turdus miocaenicus* Kessler 2013 и *Turdus polgardiensis* Kessler 2013 из позднего миоцена Венгрии (MN 13; Полгарди 4, 5). Локтевые кости (голотипы *T. miocaenicus* и *T. polgardiensis*) являются недиагностичными элементами скелета, поскольку локтевая кость воробьеобразных не позволяет идентифицировать виды.

Сведений о плиоценовом этапе эволюции *Turdus* накоплено больше. Известны находки дроздов *Turdus* sp. в раннем плиоцене Словакии (MN 15; Ивановцы; Mlíkovský et al., 2002), позднем плиоцене Польши (MN 16; Rebielice Królewskie 1; Jánossy 1974a) и позднем плиоцене Флориды (Emslie, 1998; Emslie, 2007). Кроме этого, три ископаемых вида описано из плиоцена Венгрии – *T. major* Kessler, 2013; *T. medius* Kessler, 2013 и *T. minor* Kessler, 2013 (Чарнота 2, Беременд 26; MN 15–16). Однако, как показала ревизия, *T. major* и *T. minor* – невалидные виды, поскольку голотипы (проксимальные концы плечевых костей) имеют плохую сохранность. Тарсометатарсус *T. major* характеризуется проксимодистально длинными межблоковыми вырезками, узкой медиальной межблоковой вырезкой, грацильным блоком метатарсалии II и значительно более длинным блоком метатарсалии III по сравнению с блоками II и IV. Описанные морфологические особенности не встречаются у *Turdus*, но характеризуют представителей *Sturnidae*. Тарсометатарсус *T. minor* имеет плохую сохранность, но имеет узкую латеральную межблоковую вырезку, что нехарактерно для представителей *Turdus*. Тарсометатарсус ископаемого дрозда *T. medius* (Kessler, 2013) также определен ошибочно, поскольку отличается от такового представителей *Turdus* проксимодистально длинной медиальной межблоковой вырезкой, однако этот вид остается валидным.

Многочисленные находки дроздов *Turdus* sp. известны из раннего – среднего плейстоцена Европы, а также одна – из Ближнего Востока. Так, дрозды найдены в Хорватии (MN 17; Šandalja 1), Болгарии (MN 17; Выршец), Германии (MQ 1a; Унтермасфельд), Чехии (MQ 1b; Конепрусы C-718), Греции (Петралона), Израиле (MN19; Убейдия) и на Мальорке

(MN 18; Бинигаус; Mlíkovský et al., 2002; Tyrberg, 2008), а также на Канарских островах (Гомера; Jaume et al., 1993). Кроме этого, *Turdus cf. viscivorus*, *T. cf. philomelos* и *T. cf. iliacus* известны из плейстоцена Австрии (MQ 1a; Дойч-Альтенбург 4В; Jánossy 1981). Также множество находок *Turdus sp.* известно из позднего плейстоцена и голоцена Европы (Tyrberg, 2008). Самые ранние достоверные находки современных видов *Turdus* в Европе датируются ранним плейстоценом (Tyrberg, 2008).

Находка современного *T. iliacus/obscurus* в позднем плиоцене востока Южной Сибири (Береговая, Шамар) не противоречит молекулярно-генетическими данными, указывающим на высокую скорость видообразования в роде *Turdus* на этом временном отрезке (см. выше). *T. iliacus/obscurus* из Береговой и Шамара – самая древняя находка этой группы в палеонтологической летописи. Вероятно, что азиатский регион является центром ее происхождения, а также центром происхождения рода, на что указывают и молекулярно-генетические данные (Nylander et al., 2008; Nagy et al., 2019).

Семейство *Sylviidae*

Самая ранняя находка славок *Sylvia* в палеонтологической летописи – *S. intermedia* из верхнего миоцена (MN13) Венгрии (Полгарди; Kessler, 2013). Однако отнесение этой птицы к *Sylvia* вызывает сомнения (Tesakov et al., 2017). Из позднего миоцена Адыгеи (Волчья Балка; Tesakov et al., 2017) известна птица неясного таксономического статуса из надсемейства *Sylvioidea*, морфологически наиболее близкая к *Sylviidae* и сходная с венгерской *S. intermedia*. По-видимому, эти птицы принадлежат к близкородственным таксонам, филогенетическое положение которых в составе *Sylvioidea* остается неясным (Tesakov et al., 2017).

Кроме этого, из позднего миоцена известны другие славки неясного таксономического статуса – *Sylvia sp.* из Венгрии (Полгарди 4,5; MN13; Jánossy, 1991) и *Sylvia aff. atricapilla* из юга европейской России (Морская 2; Titov et al., 2006). Плиоценовый

этап эволюции *Sylvia* остается почти неизученным. Помимо описанных в настоящей работе славков, для плиоцена указана только одна ископаемая славка – *Sylvia pusilla* Kessler 2013 из Венгрии (Беременд 26 и Чарнота 2), но это определение ошибочно. Голотип (проксимальный конец карпометакарпуса) недиагностичен, а тарсометатарсус, в действительности, принадлежит «лазающей» птице – поползню (*Sittidae*) или пищухе (*Certhiidae*), так как имеет характерно глубокую вырезку на блоке метатарсалии III. Таким образом, позднеплиоценовые *Sylvia* sp. 1 и *Sylvia* sp. 2 из Береговой и Шамара на сегодняшний день являются единственными находками рода для плиоцена. Плейстоценовый этап эволюции *Sylvia* также плохо изучен. Известна только *Sylvia* aff. *atricapilla* из раннего плейстоцена Австрии (MQ 1a; Дойч-Альтенбург 4B; Jánossy, 1981).

Молекулярно-генетические данные оценивают происхождение *Sylvia* ранним миоценом (Voelker, Light, 2011; Brambilla et al., 2008). В среднем миоцене (~12.6 млн. л. н.), по одним данным (Voelker, Light, 2011; Blondel et al., 1996), или же в позднем миоцене – раннем плиоцене по другим (Brambilla et al., 2008), славки разделились на 3 основные клады (Африка-Европа, Средиземноморье и Африка-Азия). При этом уже в конце позднего миоцена (~ 6.5 млн. л.н.) произошла дивергенция «древних» современных видов *S. borin* и *S. atricapilla* (Brambilla et al., 2008). Видообразование в более молодых линиях (в основном Средиземноморская) происходило в течение плейстоцена (2.5–0.4 млн. л.н.; Blondel et al., 1996; или 2.5–1.7 млн. л.н.; Brambilla et al., 2008). На крупные события видообразования, в том числе на плейстоценовый этап дивергенции славков, вероятно, повлияли изменения природной среды (Voelker, Light, 2011; Blondel et al., 1996).

Вопрос о центре происхождения *Sylvia* до конца не разрешен. Так, Средиземноморье является одним из возможных центров происхождения рода (Коблик, 2001б). Молекулярно-генетические данные, в свою очередь, реконструируют Азию или же Азию или Европу (откуда известны древнейшие находки рода) как центр происхождения рода (Voelker, Light, 2011). Учитывая положение *Sylviidae* на филогенетическом древе внутри азиатского

семейства тимелиевых Timaliidae (Gelang et al., 2009; Johansson et al., 2008) или, по другим данным, вблизи белоглазковых Zosteropidae (Lei et al., 2010), наиболее вероятно азиатское происхождения *Sylvia*.

Семейство Emberizidae

Emberiza shaamarica – первый ископаемый вид овсянок с территории Азии, а также первая достоверная находка рода в плиоценовой летописи этого региона. Остеологически *E. shaamarica* наиболее схожа с представителями древней филогенетической группы, включающей *E. cirrus*, *E. stewarti*, *E. citrinella* и *E. leucoccephala* (см. рубрику сравнение). Дивергенция этой группы относительно других *Emberiza* датируется еще поздним миоценом (Päckert et. al., 2015). Названные овсянки имеют похожие биотопические предпочтения и населяют полуоткрытые ландшафты: разреженные леса, опушки, степные колки, редколесья (Дементьев и др., 1954), что типично для подавляющего большинства представителей *Emberiza*, населяющих семиаридные и аридные, открытые и полуоткрытые ландшафты (Коблик, 2001б; Коблик, 2007). При этом примечательно, что тарсометатарсус *E. shaamarica* имеет специфически косо ориентированный блок метатарсалии II при виде с дистальной стороны. Такая необычная ориентация встречается редко у воробьеобразных птиц и у овсянок в частности. Среди изученных нами овсянковых косо ориентированный блок найден только у тростниковой (*E. schoeniclus*). Такая необычная для воробьеобразных птиц ориентация блока может быть связана с образом жизни птиц, что позволяет предполагать схожие экологические предпочтения для *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*. Однако сходная морфология блока иногда встречается и среди других воробьеобразных – в частности, она обнаружена нами у некоторых вьюрковых (Fringillidae): королькового (*Serinus pusillus*) и мозамбикского (*S. mozambicus*) вьюрков, а также у американской овсянки *Melospiza georgiana* (Passerellidae). Это обстоятельство ставит под сомнение предположение о схожем образе жизни для *E. shaamarica* и *E. schoeniclus*. В то же время стоит отметить, что все

перечисленные виды воробьеобразных имеют общую особенность – избегают сплошных лесных массивов, предпочитая полуоткрытые пространства с кустарничковой или злаковой растительностью (Дементьев и др., 1954; Clement, 2019).

Эволюционная история Emberiza. Сведения об ископаемом разнообразии овсянковых весьма скудны и обрывочны. Древнейшая несомненная (см. выше рубрику замечания) ископаемая овсянка – *E. polgardiensis* из верхнего миоцена Венгрии (MN 13; Kessler, 2013). Достоверные находки овсянок (*Emberiza* sp.) также известны из верхнего миоцена местонахождений Павлодар (северо-восточный Казахстан; Курочкин, 1985) и Морская 2 (Ростовская обл.; Пантелеев, 2005б). Несколько таксонов ископаемых овсянок – *E. parva*, *E. gaspariki*, *E. media* – описано из плиоцена Венгрии (MN15–16; Kessler, 2013). Кроме этого овсянки, отнесенные в основном к *Emberiza* sp., известны из нижнего плейстоцена различных местонахождений Европы (Jánossy, 1979; Voev, 1997, 2000; Mlíkovský, 2002; Sanchez Marco, 2005) и одна *Emberiza* sp. – из Ближнего Востока (Tyrberg, 1998). Некоторые из этих форм также могут представлять собой самостоятельные ископаемые виды.

Таким образом, палеонтологическая летопись свидетельствует о миоценовом происхождении овсянок и широком распространении группы в умеренных широтах Евразии уже в позднем миоцене. Это соответствует общим представлениям о времени формирования большинства современных родов птиц (Зеленков 2014, 2015) и молекулярно-генетическим данным, датирующим происхождение *Emberiza* средним миоценом (~ 13 млн. л. н.; Päckert et al., 2015; Oliveros et al., 2019) и связывающим основные этапы дивергенции внутри рода с поздним миоценом (Päckert et al., 2015).

Согласно молекулярным данным (Barker et al., 2015; Oliveros et al., 2019; Cai et al., 2021), *Emberizidae* представляют собой часть радиации крупной клады воробьеобразных птиц Нового Света *Emberizoidea* и, таким образом, несомненно, имеют американское происхождение (см. также Коблик, 2001б). Е.А. Коблик (2001б) предполагает существование

в прошлом двух волн вселения представителей *Emberizidae s.s.* в Старый Свет: в среднем–позднем миоцене (ядро рода *Emberiza* – виды открытых пространств) и в плиоцене (таежные виды *Ocyris*, родственные некоторым североамериканским *Passerellidae*). Однако монофилия *Emberizidae s.s.* (в том числе, помещение *Ocyris* внутрь радиации остальных *Emberiza*; см. Barker et al., 2015; Päckert et al., 2015) и их исключительно старосветское распространение свидетельствуют о том, что дивергенция *Emberiza* происходила уже в Старом Свете – после проникновения общего предка в Евразию через Берингию на рубеже среднего и позднего миоцена или уже в позднем миоцене. В недавнем молекулярно-генетическом исследовании подтверждается это предположение, а центром происхождения *Emberiza* реконструируется территория Центральной Азии и Тибетского нагорья (Cai et al., 2021).

Семейство *Calcariidae*

Самое раннее появление подорожников (*Calcarius s.l.*) в палеонтологической летописи датируется ранним плиоценом Канзаса (Emslie, 2007). Причем разнообразие подорожников уже в то время было представлено тремя видами – широко распространенным в настоящее время в Палеарктике лапландским подорожником (*C. lapponicus*) и двумя североамериканскими подорожниками – украшенным (*C. ornatus*) и бурогрудым (*C. mscownii*). Последний вид также выделяют в самостоятельный род *Rhynchophanes* (del Hoyo, 2016). Молекулярно-генетические данные согласуются с палеонтологическими и оценивают появление рода *Calcarius* (дивергенция *Calcarius* и близкородственного *Plectrophenax*) поздним миоценом (~ 8 млн. л. н.; Päckert et al., 2015). По результатам другого исследования (Klicka et al., 2003) дивергенция клад рода *Calcarius* датируется концом позднего миоцена – ранним плиоценом (6.2–4.2 млн. л. н.). Как было отмечено выше, *Calcarius* – не монофилетический род, поскольку некоторые представители (*C./ R. mscownii*) генетически ближе к пуночкам (*Plectrophenax*; Klicka et al., 2003).

Подорожники, без сомнений, имеют североамериканское происхождение (где происходила основная радиация), о чем свидетельствуют как палеонтологические, так и молекулярные данные (Emslie, 2007; Klicka et. al., 2003). При этом проникновение в Евразию представителей этого рода происходило независимо для 2-х клад: *Calcarius* и *Plectrophenax* s.l. (Klicka et. al., 2003).

Находка ископаемого *Calcarius latirostris* – древнейшая для палеонтологической летописи Азии и Евразии в целом. Поскольку появление этого подорожника не зафиксировано в Северной Америки, его происхождение может быть связано с азиатским регионом. *Calcarius latirostris* имеет схожее строение верхней челюсти с таковой *C./R. mscowii*, что может отражать либо одинаковую пищевую специализацию, либо близкие родственные связи между этими видами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения новых и ревизии ранее описанных материалов из позднего плиоцена – раннего плейстоцена востока Южной Сибири установлено присутствие 49 форм птиц, относящихся к 10 отрядам и 20 семействам. Из них 15 описаны как ископаемые виды и 1 – в качестве ископаемого рода.

Позднеплиоценовая авифауна чикойского комплекса из Забайкалья (Береговая) и Северной Монголии (Шамар) богата воробьеобразными и представлена, по-видимому, преимущественно ископаемыми видами, а также включает один предполагаемый современный вид дрозда – *Turdus iliacus/obscurus*. Авифауна чикойского комплекса состоит из видов, предпочитающих открытые местообитания, однако в авифауне найдены и лесные элементы, что свидетельствует о мозаичности представленных в регионе ландшафтов. Авифауна Береговой и Шамара имеет смешанное географическое происхождение, однако азиатские формы (в том числе, обитатели аридных ландшафтов) все же доминируют. Преемственная связь позднеплиоценовых авифаун с более ранними авифаунами Монголии слабая, что свидетельствует о существенной реорганизации птичьих сообществ региона на рубеже раннего и позднего плиоцена. Сходство чикойской авифауны с одновозрастными авифаунами Северного полушария также слабое, что указывает на высокий уровень эндемизма позднеплиоценовых авифаун региона.

Авифауна раннего плейстоцена местонахождения Малые Голы в Прибайкалье состоит в основном из околородных птиц и представлена ископаемыми видами. Эта авифауна по эволюционному уровню схожа с таковой более древнего позднеплиоценового чикойского комплекса. Архаичность малогольской фауны наряду с отсутствием преемственной связи между ней и позднеплиоценовыми фаунами региона (за исключением куропатки *Perdix*) указывает на их вероятно различное географическое происхождение. По-видимому, происхождение авифауны Малых Гол связано с сибирскими лесными фаунами, распространившимися вслед за лесными массивами на территорию востока Южной Сибири в

позднехазарское время. Отсутствие явного сходства между малогольской авифауной и одновозрастными авифаунами Северного полушария свидетельствует об эндемичном характере авифаун по меньшей мере востока Южной Сибири (а, возможно, и Сибири в целом) в гелазии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Адаменко О.М., Адаменко, Р.С., Кульчицкий, А.А.* Опорные разрезы и фауна мелких млекопитающих эоплейстоценовых отложений Прибайкалья // Кочковский горизонт Западной Сибири и его возрастныe аналоги в смежных районах / Ред. С. А. Архипов, В. А. Мартынов. М.: Наука, 1980. С. 81–90.
2. *Адаменко Р. С.* Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие из новых местонахождений в верховьях Лены // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода №43 / Ред. В.И. Громов, И.К. Иванова. М.: Наука, 1975. С.
3. *Алексеева Н.В.* Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 141 с.
4. *Вангенгейм В.А., Певзнер М.А.* Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2005. Т. 13. №5. С. 78–95.
5. *Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е., и др.* Млекопитающие эоплейстоцена западного Забайкалья. М.: Наука, 1966. 164 с.
6. *Вислобокова И.В., Ербаева М.А., Сотникова М.В.* Ранневиллафранкский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т.1. №5. С. 87–96.
7. *Воинственский М.А.* Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. №3. 1967. С. 3–76.
8. *Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.* Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Мысль, 1978. 512 с.
9. *Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др.* Поздний кайнозой Монголии (стратиграфия и палеогеография). М.: Наука, 1989. 213 с.
10. *Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судилова А.М. и др.* Птицы Советского Союза. Том 5. М.: Советская наука, 1954. 808 с.

11. *Доржиев Ц.З.* Птицы Байкальской Сибири: систематический состав, характер пребывания и территориальное размещение // Байкальский зоологический журнал. 2011. Вып. 6. С. 30–54.
12. *Дуброво И. А., Капелист К.В.* Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. М.: Наука, 1979. 155 с.
13. *Ербаева М.А., Щетников А.А., Филинов И.А. и др.* Новые данные по геологии и палеонтологической характеристике плейстоценового местонахождения Малые Голы (Предбайкалье) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2017. V. 92. №4. Р. 27–33.
14. *Зеленков, Н.В.* Птицы неогена центральной Азии // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 2011.
15. *Зеленков Н.В.* Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 2012. V. 6. Р. 59–71.
16. *Зеленков Н.В.* Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоологический журнал. 2013. Вып. 92. № 9. Р. 1077–1087.
17. *Зеленков Н.В.* Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.
18. *Зеленков Н.В.* Авифауны Азии в мезозое и кайнозое (история становления современных сообществ птиц) // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии II. Алматы, 2015а. С. 37–74.
19. *Зеленков Н.В.* Номенклатура скелета птиц // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2015б. С. 61–85.
20. *Зеленков Н.В.* Ископаемые птицы Монголии: история изучения и эволюция фаунистических комплексов // Палеонтология, палеобиогеография и биостратиграфия

- Монголии / Ред. А.В. Лопатин. М., ПИН РАН, 2019. С. 76–103. (Тр. Совм. Рос.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 48.)
21. *Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Vantamux* // Палеонтол. журн. 2009. Т. 3. С. 79–86.
 22. *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.
 23. *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.
 24. *Зубаков В.А.* Глобальные климатические события неогена. Ленинград: Гидрометеиздат, 1990. 224 с.
 25. *Зыкин В.С.* Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири / В.С. Зыкин; науч. ред. М.И. Кузьмин. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. 487 с.
 26. *Кищинский А.А.* Арктоальпийская фауна и ее происхождение // Зоологический журнал. 1974. Т. 53. Вып. 7. С. 1036–1051.
 27. *Кищинский А.А.* Орнитофауна северо-востока Азии. М: Наука, 1988. 288 с.
 28. *Коблик Е.А.* Сравнительный анализ типов неба палеарктических овсянок рода *Emberiza* // Современная орнитология / Ред. Е.Н. Курочкин. М.: Наука, 1994. С. 7–30.
 29. *Коблик Е.А.* Разнообразие птиц. Часть 2 (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2001а. 400 с.
 30. *Коблик Е.А.* Разнообразие птиц. Часть 4 (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ, 2000б1. 384 с.
 31. *Коблик Е.А.* Таксономическая ревизия рода *Emberiza sensu lato* L. (Emberizidae, Aves). Комментарии к списку птиц Российской Федерации // Орнитология. 2007. Вып. 34. С. 141–162.

32. *Козлова Е.В.* Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 59). М.: Наука, 1975. 253 с.
33. *Курочкин Е.Н.* Опыт анализа авифауны Гобийских пустынь Монголии // Современная орнитология. М.: Наука, 1992. С. 125–153.
34. *Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с.
35. *Курочкин Е.Н.* Состояние и задачи палеорнитологии // Transactions of Paleontological institute AN SSSR. 1971. Т. 130. С. 347–355.
36. *Курочкин Е.Н.* Этапы развития отечественной палеорнитологии // Труды Мензбирова орнитологического общества. 2011. V. №1. С. 79–102.
37. *Курочкин Е.Н., Карху А.А.* Геохронологическая этапность в эволюции класса птиц // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Минск: Навука і тэхніка, 1991. С. 18–19.
38. *Паластрова Е.С.* О разнообразии ископаемых овсянок (Passeriformes, Emberizidae). Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 16 Всероссийская науч. Школа молодых ученых-палеонтологов: тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2019а. С. 20–21.
39. *Паластрова Е.С., Волкова Н.В., Зеленков Н.В.* Авифауна раннеплейстоценового местонахождения Малые Голы (Прибайкалье) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Материалы LXVII сессии Палеонтологического общества при РАН. Спб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 123.
40. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемые жаворонки (Aves, Passeriformes) из позднего плиоцена Центральной Азии. Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 15 Всероссийская науч. Школа молодых ученых-палеонтологов: тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2018а. С. 29–30.
41. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Разнообразие жаворонковых (Alaudidae) из позднеплиоценовых местонахождений Центральной Азии // Орнитология: история,

- традиции, проблемы и перспективы. Матер. Всерос. конф. посв. 120-лет. со дня рожд. проф. Г.П. Дементьева: тезисы докладов. М.: КМК, 2018б. С. 298–299.
42. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Морфологические особенности посткраниального скелета жаворонков (Passeriformes, Alaudidae) // Русский орнитологический журнал (Экспресс-выпуск 1736). 2019б. Т. 28. С. 863–870.
43. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Овсянки и жаворонки из позднего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН: тезисы докладов. Спб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2019в. С. 256–257.
44. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемый вид *Egymophila* и другие жаворонки (Aves, Alaudidae) из верхнего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Палеонтол. журн. 2020а. №. 2. С. 94–110.
45. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемая овсянка *Emberiza shaamarica* (Aves, Emberizidae) из верхнего плиоцена Центральной Азии // Палеонтол. журн. 2020б. №. 6. С. 96–104.
46. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемая овсянка *Emberiza shaamarica* (Aves, Passeriformes) из позднего плиоцена Центральной Азии // Биогеография и эволюционные процессы. Материалы LXVI сессии Палеонтологического общества при РАН: тезисы докладов. Спб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020в. С. 265–266.
47. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Фауна Passeriformes позднего плиоцена Центральной Азии // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии. Тезисы XV Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Минск: Беларуская навука. 2020г. С. 362–363.
48. *Пантелеев А.В.* Основные признаки для определения дистальных частей цевок воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13. Вып. 275. С. 961–965.

49. *Пантелеев А.В.* Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // Русский орнитологический журнал. 2005а. Т. 14. Вып. 304. С. 1033–1038.
50. *Пантелеев А.В.* Изучение миоценовых птиц юга Европейской России // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Матер. междунар. конф. Ростов-на-Дону: Южный научный центр, 2005б. С. 73–74.
51. *Пантелеев А.В., Саблин М.В., Забелин В.И.* Находка остатков птиц и млекопитающих в неогене Тувы // Позднекайнозойская геологическая история севера Аридной зоны. (Ред. Матишов Г.Г.). Ростов-На-Дону: Изд-во Южного Научного Центра, 2006. С. 246–248.
52. *Рубцов А.С.* Репродуктивная изоляция и понятие вида у птиц. Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 7. С. 816–831.
53. Стратиграфический кодекс России. Издание третье, исправленное и дополненное. – СПб.: Издательство ВСЕГЕИ, 2019. 96 с.
54. Стратиграфический кодекс России. Издание третье. СПб.: Издательство ВСЕГЕИ, 2006. 96 с.
55. *Тесаков А.С.* Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы. М.: Наука, 2004. 247 с.
56. *Тесаков А.С., Титов В.В.* Биостратиграфическая основа расчленения континентального нижнего плейстоцена (гелазий + калабрий) России // VIII Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода «Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований» / Ред. Г.Г. Матишов. Ростов н/Д.: Издательство Юнц РАН, 2013. С. 628–630.
57. *Штегман Б.К.* Основы орнитологического деления Палеарктики. М.-Л., 1938. 162 с.

58. *Alaei Kakhki N., Aliabadian M., Schweizer M.* Out of Africa: biogeographic history of the open-habitat chats (Aves, Muscicapidae: Saxicolinae) across arid areas of the old world // *Zoologica Scripta*. 2016. V. 45. № 3. P. 237–251.
59. *Alström P., Barnes K.N., Olsson U., et al.* Multilocus phylogeny of the avian family Alaudidae (larks) reveals complex morphological evolution, non-monophyletic genera and hidden species diversity // *Mol. Phyl. Evol.* 2013. V. 69. P. 1043–1056.
60. *Alström P., Ericson P.G.P., Olsson U., Sundberg P.* Phylogeny and classification of the avian superfamily Sylvioidea // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. V. 38. P. 381–397.
61. *Alström P., Fregin S., Norman J.A., et al.* Multilocus analysis of a taxonomically densely sampled dataset reveal extensive non-monophyly in the avian family Locustellidae // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2011. V. 58. № 3. P. 513–526.
62. *Alström, P., Olsson U., Lei F.-M., et al.* Phylogeny and classification of the Old World Emberizini (Aves, Passeriformes) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2008. V. 47. P. 960–973.
63. *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.
64. *Arcones A., Ponti R., Vieites D.R.* Mitochondrial substitution rates estimation for divergence time analyses in modern birds based on full mitochondrial genomes // *Ibis*. 2021. (In print)
65. *Arnaiz-Villena A., Alvarez-Tejado M., Ruiz-del-Valle V., et al.* Rapid Radiation of Canaries (Genus *Serinus*). *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. № 1. P. 2–11.
66. *Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., et al.* Mitochondrial DNA Phylogenetic Definition of a Group of ‘Arid-Zone’ Carduelini Finches // *Open Ornithology Journal*. 2008. V. 1. P. 1–7.
67. *Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Gomez-Prieto P., et al.* Carduelini New Sistematics: Crimson-winged Finch (*Rhodopechys sanguineus*) is Included in “Arid-Zone” Carduelini

- Finches by Mitochondrial DNA Phylogeny // The Open Ornithology Journal. 2014. V. 7. P. 55–62.
68. *Baker A.J., Pereira S.L., Paton T.A.* Phylogenetic relationships and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds // *Biology Letters*. 2007. V. 3. № 2. P. 205–209.
69. *Bao X-k., Liu N-f., Qu J-y., et al.* The phylogenetic position and speciation dynamics of the genus *Perdix* (Phasianidae, Galliformes) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. V. 56. № 2. P. 840–847.
70. *Barker F.K., Burns K.J., Klicka J., et al.* New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies. *The Auk*. 2015. V. 132. № 2. P. 333–348.
71. *Batista R., Olsson U., Andermann T., et al.* Phylogenomics and biogeography of the world's thrushes (Aves, Turdus): new evidence for a more parsimonious evolutionary history // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020. V. 287. № 1919. P. 20192400.
72. *Becker J.* Neogene avian localities of North America. Smithsonian Institution Press, 1987. 171 p.
73. *Blondel J., Catzeflis F., Perret P.* Molecular phylogeny and the historical biogeography of the warblers of the genus *Sylvia* (Aves) // *Journal of Evolutionary Biology*. 1996. V. 9. № 6. P. 871–891.
74. *Bocheński Z., Kurochkin E. N.* Pliocene bustards (Aves: Otididae and Gryzajidae) of Moldavia and S. Ukraine // *Documents des Laboratoires de Geologie, Lyon*, 1987a. P. 173–186.
75. *Bocheński Z., Kurochkin E.N.* New data on Pliocene phasianids (Aves: Phasianidae) of Moldavia and S. Ukraine. // *Acta zoologica cracoviensia*. 1987b. V. 30. P. 81–96.

76. *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. P. 1091–1096.
77. *Boev Z. N.* Falco bakalovi sp. n. - a late Pliocene falcon (Falconidae, Aves) from Varshets (W Bulgaria) // Geologica Balcanica. 1999. V. 29. № 1-2. P. 131–135.
78. *Boev Z. N.* Neogene Avifauna of Bulgaria. In Z. Zhou & F. Zhang (Eds.), Proceedings of the 5th symposium of the society of Avian Paleontology and Evolution. 2002. P 29–40.
79. *Boev Z. N.* Porzana botunensis sp. n., a New Early Pleistocene Crake (Aves: Rallidae) from Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 2015. V. 67. №2. P. 283–290.
80. *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 / Eds. D. Bechev, D. Georgiev. Plovdiv: Plovdiv University Press, 2016. P. 299–323.
81. *Boev Z.N.* Chauvireria balcanica gen. n., sp. n. (Phasianidae – Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // Geologica Balcanica. 1997. V. 27. № 3–4. P. 69–78.
82. *Boev Z.N.* Neogene avifaunas of Bulgaria // Vertebrata Palasiatica. 2000. V. 38. P. 2–3.
83. *Boev Z.N.* Neogene Larks (Aves: Alaudidae (Vigors, 1825)) from Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 2012. V. 64. № 3. P. 295–318.
84. *Brambilla M., Vitulano S., Spina F., et al.* A molecular phylogeny of the Sylvia cantillans complex: Cryptic species within the Mediterranean basin // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. V. 48. № 2. P. 461–472.
85. *Broders O., Osborn T., Wink M.* A mtDNA phylogeny of bustards (family Otididae) based on nucleotide sequences of the cytochrome b-gene // Journal of Ornithology. 2003. V. 144. 176–185.
86. *Brodkorb P.* Birds from the pliocene of Juntura, Oregon // Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences. 1961. V. 24. № 3. P. 169–184.

87. *Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences. 1964. V. 8. № 3. P. 195–335.
88. *Brodkorb P.* Fossil birds from Idaho // *Wilson Bulletin*. 1958. V. 70. № 3. P. 237–242.
89. *Brodkorb P.* The pleistocene avifauna of Arredondo, Florida // *Bull. Florida State Mus. Biol. Sci.* 1959. V. 4. № 9. P. 269–291.
90. *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 // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2018. V. 122. P. 102–109.
91. *Cai T., Fjeldsa J., Wu Y., et al.* What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? // *Journal of Biogeography*. 2018. V. 45. № 3. P. 640–651.
92. *Cai T., Wu G., Sun L. et al.* Biogeography and diversification of Old World buntings (Aves: Emberizidae): radiation in open habitats // *Journal of Avian Biology*. 2021. e02672.
93. *Chandler R.M.* Fossil birds of the San Diego Formation, Late Pliocene, Blencoe, San Diego County, California // *Ornithological Monographs*. 1990. V. 44. P. 73–161.
94. *Clement, P.* Yellow-fronted Canary (*Crithagra mozambica*), 2019. In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/61308> on 28 October 2019).
95. *del Hoyo J., Collar N.G.* *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 2: Passerines*. Barcelona: Lynx Edicions, 2016. 1013 p.
96. *Demske D., Mohr B., Oberhänsli H.* Late Pliocene vegetation and climate of the Lake Baikal region, southern East Siberia, reconstructed from palynological data // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2002. V. 184. P. 107–129.
97. *Deng T., Wang X., Fortelius M., et al.* Out of Tibet: Pliocene woolly rhino suggests high-plateau origin of ice age megaherbivores // *Science*. 2011. V. 333. P. 1285–1288.

98. *do Amaral F.R., Sheldon F.H., Gamauf A., et al.* Patterns and processes of diversification in a widespread and ecologically diverse avian group, the buteonine hawks (Aves, Accipitridae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009. V. 53. № 3. P. 703–715.
99. *Drovetski S.V., Raković M., Semenov G. F., et al.* Limited Phylogeographic Signal in Sex-Linked and Autosomal Loci Despite Geographically, Ecologically, and Phenotypically Concordant Structure of mtDNA Variation in the Holarctic Avian Genus *Eremophila* // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. №. 1. P. e87570.
100. *Emslie S.D.* Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula // *Ornithological Monographs*. 1998. V. 50. P. 1–113.
101. *Emslie S.D.* Two new late blancan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the plio-pleistocene // *Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser.* 1992. V. 36. P. 249–269.
102. *Emslie S.D.* Fossil passerines from the early pliocene of Kansas and the evolution of songbirds in North America // *Auk*. 2007. V. 124. № 1. P. 85–95.
103. *Emslie S.D.* The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // *Biodiversity response to climate change in the Middle Pleistocene* / Ed. Barnosky A.D. Berkeley, Los Angeles, London: Univ. California Press, 2004. P. 127–140.
104. *Erbajeva M.A., Alexeeva N.V.* Neogene mammalian sequence of the Eastern Siberia // *Actes du Congres Biochrom'97, Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*. 1997. V. 21. P. 241–258.
105. *Erbajeva M.A., Alexeeva N.V.* Pliocene and Pleistocene biostratigraphic succession of Transbaikalia with emphasis on small mammals // *Quaternary International*. 2000. V. 68. P. 67–75.
106. *Ericson P.G.P., Anderson C.L., Britton T., et al.* Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils // *Biol. Lett.* 2006. V. 2. № 4. P. 543–547.

107. *Feduccia A.* A New Swallow from the Fox Canyon Local Fauna (Upper Pliocene) of Kansas // *Condor*. 1967. V. 69. P. 526–527.
108. *Ford N. L.* Fossil owls from the Rexroad fauna of the Upper Pliocene of Kansas // *Condor*. 1966. V. 68. P. 472–475.
109. *Fuchs J., Johnson J.A., Mindell D.P.* Molecular systematics of the caracaras and allies (Falconidae: Polyborinae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data // *Ibis*. 2012. V. 154. P. 520–532.
110. *Fuchs J., Johnson J.A., Mindell D.P.* Rapid diversification of falcons (Aves: Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. V. 82. P. 166–182.
111. *Gál E., Hír J., Kessler E., et al.* Middle miocene fossils from the sections at the Rákóczi chapel at Mátraszőlős // *Folia historico naturalia musei Matraensis*. 1998 – 1999. V. 23. P. 33–78.
112. *Gelang M., Cibois A., Pasquet E., et al.* Phylogeny of babblers (Aves, Passeriformes): major lineages, family limits and classification // *Zoologica Scripta*. 2009. V. 38. P. 225–236.
113. *Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C.* Revision of the phasianids (Aves: Galliformes) from the Lower Miocene of Saint-Gerand-Le-Puy (Allier, France) // *Palaeontology*. 2005. V. 48. № 6. P. 1331–1350.
114. *Gonzalez J., Düttman H., Wink.* Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae // *Journal of Zoology*. 2009. V. 279. № 3. P. 310–318.
115. *Grapputo A., Pilastro A., Baker A.J., Marin G.* Molecular evidence for phylogenetic relationships among buntings and American sparrows (Emberizidae) // *Journal of Avian Biology*. 2001. V. 32. № 2. P. 95–101.

116. *Haffer J.* Species Concepts and Species Limits in Ornithology // Handbook of the birds of the World. Vol. 4. / Eds. J. del Hoyo, A. Elliot, J. Saragatal. Barcelona: Lynx Edicions, 1997. P. 11–24.
117. *Helbig A.J., Kocum A., Seibold I., Braun M.J.* A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2005. V. 35. P. 147–164.
118. *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) // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2017. V. 284. № 1854. P. 20170210.
119. *Hou L.* Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Academia Sinica. 1993. № 19. P. 165–297.
120. *Howard H.* Fossil Anseriformes // Waterfowl of the World / Eds. J. Delacour. London: Country Life, 1964. P. 233–326.
121. *Howard H.* New records and a new species of *Chendytes*, an extinct genus of diving geese // Condor. 1955. V. 57. P. 135–143.
122. *Jánossy D.* Ältestpleistozäne Vertebratenfauna von Beremend 15 (Süd-Ungarn). Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica. 1987. V. 13. P. 89–96.
123. *Jánossy D.* Die altpleistozänen Vogelfaunen von Deutsch-Altenburg 2 und 4 (Niederösterreich) // Beiträge zur Paläontologie. 1981. V. 8. P. 375–381.
124. *Jánossy D.* Humeri of Central European Smaller Passeriformes // Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica. 1983. V. 11. P. 85–112.
125. *Jánossy D.* Late Miocene bird remains from Polgárdi (W-Hungary) // Aquila. 1991. V. 98. P. 13–35.

126. *Janossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. V. Podicipediformes, Ciconiiformes, Otidiformes, Columbiformes, Piciformes. *Aquila*. 1980. V. 85. P. 11–39.
127. *Janossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin III. Strigiformes, Falconiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes // *Aquila*. 1977. V. 84. P. 9–36.
128. *Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin. IV. Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes // *Aquila*. 1979. V. 85. P. 11–39.
129. *Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin I. Galliformes. 1. Tetraonidae // *Aquila*. 1976a. V. 82. P. 13–36.
130. *Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin II. Galliformes 2. Phasianidae // *Aquila*. 1976b. V. 83. P. 29–42.
131. *Jánossy D.* Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland // *Acta Zoologica Cracoviensia*. 1974. V. 19. № 21. P. 531–564.
132. *Jaume D., McMinn M., Alcover J.A.* Fossil birds from the Bujero del Silo, la Gomera (Canary islands), with a description of a new species of quail (Galliformes: Phasianidae) // *Bol. Mus. Mun. Funchal*. 1993. Suppl 2. 147–165.
133. *Johansson U, Fjeldså J., Bowie R.* Phylogenetic relationships within Passerida (Aves: Passeriformes): A review and a new molecular phylogeny based on three nuclear intron markers // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2008. V. 48. P. 858–876.
134. *Kayvanfar N., Aliabadian M., Niu X., et al.* Phylogeography of the Common Pheasant *Phasianus colchicus* // *Ibis*. 2017. V. 159. № 2. P. 430–442.
135. *Kessler E.* Neogene songbirds (Aves, Passeriformes) from Hungary // *Hantkeniana*. 2013. V. 8. P. 37–149.
136. *Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin, Part III // *Földtani Közlöny*. 2010. V. 140. № 1. P. 53–72.

137. *Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin, Part I // *Földtani Közlöny*. 2009a. V. 139. № 1. P. 445–468.
138. *Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary Avifauna of the Carpathian Basin // Part II. *Földtani Közlöny*. 2009b. V. 139. № 3. P. 251–271.
139. *Kessler E., Hír J.* The avifauna in North Hungary during the Miocene. Part II // *Földtani Közlöny*. 2012. V. 142. № 2. P. 149–168.
140. *Kimball R.T., Hosner P.A., Braun E.L.* A phylogenomic supermatrix of Galliformes (Landfowl) reveals biased branch lengths // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2021. (In print)
141. *Klicka J., Zink R.M., Winker K.* Longspurs and snow buntings: phylogeny and biogeography of a high-latitude clade (Calcarius) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2003. V. 26. P. 165–175.
142. *Korrida A., Schweizer M.* Diversification across the Palaeartic desert belt throughout the Pleistocene: phylogeographic history of the Houbara–Macqueen's bustard complex (Otididae: Chlamydotis) as revealed by mitochondrial DNA // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2014. V. 52. № 1. P. 65–74.
143. *Kurochkin E. N.* Middle Pliocene rails from Western Mongolia // *Contrib. Sci. Natur. History. Museum. Los Angeles Country*. 1980. № 330. P. 69–73.
144. *Lei X., Yin Z-H., Lian Z-M., et al.* Phylogenetic relationships of some Sylviidae species based on complete mtDNA cyt b and partial COI sequence data // *Chinese Birds*. 2010. V. 1. № 3. P. 175–187.
145. *Livezey B.C.* Morphology of Flightlessness in Chendytes, Fossil Seaducks (Anatidae: Mergini) of Coastal California // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1993. V. 13. № 2. P. 185–199.

146. *Lopatin A.V., Lavrov A.V., Gimranov D.O., et al.* New Discoveries from Taurida Cave, a Locality of the Early Pleistocene Vertebrates in Crimea // Acta Speleo Congress, 2022 (In print).
147. *Manegold A.* Two Swallow Species from the Early Pliocene of Langebaanweg (South Africa) // Acta Palaeontologica Polonica. 2010. V. 55. № 4. P. 765–768.
148. *Manegold A., Pavia M., Haarhoff P.* A new species of Aegyptius vulture (Aegypiinae, Accipitridae) from the early Pliocene of South Africa // Journal of Vertebrate Paleontology. 2014. V. 34. № 6. P. 1394–1407.
149. *Manegold A., Zelenkov N.* A new species of Aegyptius vulture from the early Pliocene of Moldova is the earliest unequivocal evidence of Aegypiinae in Europe // Paläontologische Zeitschrift. 2015. V. 89. № 3. P. 529–534.
150. *Mayr G.* The age of the crown group of passerine birds and its evolutionary significance – molecular calibrations versus the fossil record. Systematics and Biodiversity. 2013. V. 11. P. 7 – 13.
151. *Melo M., Stervander M., Hansson B., Jones P.J.* The endangered São Tomé Grosbeak *Neospiza concolor* is the world's largest canary. Ibis. 2017. V. 159. № 3. P. 673–679.
152. *Mikhailov K.E., Zelenkov N.V.* The late Cenozoic history of the ostriches (Aves: Struthionidae), as revealed by fossil eggshell and bone remains // Earth-Science Reviews. 2020. V. 208. P. 103270.
153. *Miller A.H., Bowman R.I.* Fossil birds of the late Pliocene of Cita Canyon, Texas // Wilson Bulletin. 1956. V. 68. P. 38–46.
154. *Miller L.* The Falcons of the Mckittrick Pleistocene. Condor. 1927. V. 29. № 3. P. 150–152.

155. *Miller L., Bowman R. I.* Further bird remains from the San Diego Pliocene // Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History. 1958. V. 20. P. 1–15.
156. *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 // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2014. V. 70. P. 420–428.
157. *Mitchell K.J., Cooper A., Phillips M.J.* Comment on “Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds”. Science. 2015. V. 349. P. 1460–1460.
158. *Mlíkovský J.* Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Praha: Ninox press, 2002a. 406 p.
159. *Mlíkovský J.* Early Pleistocene birds of Stránská skála, Czech Republic: 2. Absolon’s cave // Sylvia. 2002b. V. 38. P. 19–28.
160. *Mlíkovský J.* Tertiary avian localities of Moldavia // Acta Univ. Carol. Geol. 1995a. V. 39. P. 685–691.
161. *Mlíkovský J.* Tertiary avian localities of Russia (European part) // Acta Universitatis Carolinae Geologica. 1995b. V. 39. P. 711–713.
162. *Moreno E.* Clave osteologica para la identificacion de los Passeriformes Ibericos. I. Aegithalidae, Remizidae, Raridae, Emberizidae, Passeridae, Frigillidae, Alaudidae // Ardeola. 1985. V. 32. № 2. P. 295–377.
163. *Mourer-Chauviré C.* A peafowl from the Pliocene of Perpignan, France // Palaeontology. 1989. V. 32. №2. P. 439–446.
164. *Mourer-Chauviré C., Sánchez M. A.* Pre'sence de *Tyto balearica* (Aves, Strigiformes) dans des gisements conti-nen-taux du Pliocè`ne de France et d'Espagne // Geobios. 1988. V. 21. P. 639–644.

165. *Mourer-Chauviré C., Geraads D.* The upper pliocene avifauna of Ahl al Oughlam, Morocco. Systematics and biogeography // Records of the Australian Museum. 2010. V. 62. P. 157–184.
166. *Murray B.G.Jr.* A redescription of two Pliocene cormorants // The Condor. 1970. V. 72. P. 293–298.
167. *Murray B.G.Jr.* Grebes from the late Pliocene of North America // The Condor. 1967. V. 69. P. 277–288.
168. *Nagy J., Tökölyi J.* Phylogeny, historical biogeography and the evolution of migration in accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes) // Ornis Hungarica. 2014. V. 22. № 1. P. 15–35.
169. *Nagy J., Végvári Z., Varga Z.* Phylogeny, migration and life history: filling the gaps in the origin and biogeography of the Turdus thrushes // Journal of Ornithology. 2019. V. 160. № 2. P. 529–543.
170. *Nylander J.A.A., Olsson U., Alstrom P. Sanmartin I.* Accounting for Phylogenetic Uncertainty in Biogeography: A Bayesian Approach to Dispersal-Vicariance Analysis of the Thrushes (Aves: Turdus) // Systematic Biology. 2008. V. 57. № 2. P. 257–268.
171. *Oliveros C.H., Field D.J., Ksepka D.T., et. al.* Earth history and the passerine superradiation // PNAS. 2019. V. 116. № 16. P. 7916–7925.
172. *Olson S.L.* A synopsis of the fossil Rallidae // Rails of the World. A monograph of the family Rallidae / Ed. S. D. Ripley (Ed.). Boston. Massachusetts: David R. Godine, 1977. P. 339–373.
173. *Olson S. L.* The Generic Allocation of *Ibis pagana* Milne-Edwards, with a Review of Fossil Ibises (Aves: Threskiornithidae) // Journal of Vertebrate Paleontology. 1981. V. 1. № 2. 165–170.
174. *Olson S. L.* The Pleistocene rails of North America // Condor. 1974. V. 76. № 2. P. 169–175.

175. *Olson S.L., Rasmussen P.C.* Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek mine, North Carolina. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. 2001. V. 90. P. 233–365.
176. *Outlaw R.K., Voelker G., Bowie R.C.K.* Shall we chat? Evolutionary relationships in the genus *Cercomela* (Muscicapidae) and its relation to *Oenanthe* reveals extensive polyphyly among chats distributed in Africa, India and the Palearctic // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. V. 55. № 1. P. 284–292 .
177. *Päckert M., Sun Y.-H., Strutzenberger P., et al.* Phylogenetic relationships of endemic bunting species (Aves, Passeriformes, Emberizidae, *Emberiza*) from the eastern Qinghai-Tibet Plateau // *Vertebrate Zoology*. 2015. V. 65. № 1. P. 135–150.
178. *Pasquet E., Barker F.K., Martens J., et al.* Evolution within the nuthatches (Sittidae: Aves, Passeriformes): molecular phylogeny, biogeography, and ecological perspectives. *Journal of Ornithology*. 2014. V. 155. № 3. P. 755–765.
179. *Paton T., Haddrath O., Baker A.J.* Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2002. V. 269. P. 839–846.
180. *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 // *Comptes Rendus Palevol*. 2012. V. 11. P. 257–263.
181. *Pitra C., Lieckfeldt D., Frahnert S., Fickel J.* Phylogenetic Relationships and Ancestral Areas of the Bustards (Gruiformes: Otididae), Inferred from Mitochondrial DNA and Nuclear Intron Sequences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2002. V. 23 № 1. P. 63–74.
182. *Qu Y., Ericson P.G.P., Lei F.-M., et al.* Molecular phylogenetic relationship of snow Wnch complex (genera *Montifringilla*, *Pyrgilauda*, and *Onychostruthus*) from the Tibetan plateau // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. V. 40. 218–226.

183. *Raymond A., Paynter, JR.* Check-List of Birds of the World. Volume. XIII: A Continuation of the Work of James L. Peters. Cambridge, Mass.: Museum of comparative zoology, 1970. 443 p.
184. *Sánchez Marco A.* Aves del plioceno superior de la meseta sur ibérica: una asociación ornítica aparentemente cuaternaria // *Revista Española de Paleontología*. 2005. V. 20. № 2. 143–157.
185. *Sánchez Marco A.* New Occurrences of the Extinct Vulture *Gyps Melitensis* (Falconiformes, Aves) and a Reappraisal of the Paleospecies // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2007. V. 27. № 4. P. 1057–1061.
186. *Sánchez Marco A.* Tertiary avian localities of Spain // *Acta Universitatis Carolinae Geologica*. 1995. V. 39. P. 719–732.
187. *Schweizer M., Shirohai H.* Phylogeny of the *Oenanthe lugens* complex (Aves, Muscicapidae: Saxicolinae): Paraphyly of a morphologically cohesive group within a recent radiation of open-habitat chats // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2003. V. 69. № 3. 450–461.
188. *Sobolev D.V.* New Species of the Pliocene Hawk (Falconiformes, Falconidae) // *Vestnik zoologii*. 2003. V. 37. № 6. P. 85–87.
189. *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) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. V. 92. P. 155–164.
190. *Stervander M., Alstrom P., Olsson U., et al.* Multiple instances of paraphyletic species and cryptic taxa revealed by mitochondrial and nuclear RAD data for *Calandrella* larks (Aves: Alaudidae) // *Molecular phylogenetics and evolution*, 2016. V. 102. P. 233–245.

191. *Suárez W., Olson S.L.* A remarkable new species of small falcon from the Quaternary of Cuba (Aves: Falconidae: Falco) // Proceedings of the Biological Society of Washington. 2001. V. 114. № 1. P. 34–41.
192. *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. № 9. e0184529.
193. *Švec P.* Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia, part II // Časopis pro mineralogii a geologii. 1981. V. 26. № 1. P. 45–56.
194. *Tesakov A.S., Titov V.V., Simakova A.N. et al.* Late Miocene (early Turolian) vertebrate faunas and associated biotic record of the Northern Caucasus: geology, taxonomy, palaeoenvironment, biochronology // Fossil Imprint. 2017. V. 71. P. 383–444.
195. *Titov V.V., Tesakov A.S., Danilov I.G, et al.* The First Representative Vertebrate Fauna from the Late Miocene of Southern European Russia // Doklady Biological Sciences. 2006. V. 411. P. 508–509.
196. *Tugarinov A. Ya.* New data on the Tertiary ornithofauna of USSR – part 2. // Doklady Akademii Nauk SSSR. 1940. V. 26. № 3. P. 314–316.
197. *Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue. Cambridge, Mass: Nuttall Ornithological Club, 1998.
198. *Umanskaya A.S.* Miocene birds from the Western Black Sea Region of USSR. Communication II // Vestnik zoologii. 1981. V. 3. P. 17–21.
199. *Voelker G., Light J.E.* Palaeoclimatic events, dispersal and migratory losses along the Afro-European axis as drivers of biogeographic distribution in *Sylvia* warblers // BMC Evolutionary Biology. 2011. V. 11. P. 163.
200. *Wang N., Kimball R.T., Braun E.L., et al.* Ancestral range reconstruction of Galliformes: the effects of topology and taxon sampling // Journal of Biogeography. 2017. V. 44. № 1. P. 122–135.

201. Wang X., Tseng Z.J., Li Q., et al. From 'third pole' to north pole: a Himalayan origin for the arctic fox // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014. V. 281. № 1787. P. 20140893.
202. Wen L-y., Zhang L-x., Liu N-f. Phylogenetic relationship of *Perdix dauricae* inferred from Mitochondrial Cytochrome b Gene // *Zoological Research*. 2005. V. 26. № 1. P. 69–75.
203. Wetmore A. A record of the fossil grebe, *Colymbus parvus*, from the Pliocene of California, with remarks on other American fossils of this family // *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 4th series. 1937. V. 23. № 13. P. 195–201.
204. Wetmore A. Fossil birds from Southeastern Arizona // *Proc. U.S. National Mus.* 1924. V. 64. № 5. P. 1–18.
205. Wetmore A. Pliocene bird remains from Idaho // *Smithsonian Misc. Coll.* 1933. V. 87. № 20. P. 1–12.
206. Winker K. An overview of speciation and species limits in birds // *Ornithology*. 2021. V.138. (In print)
207. Zamora J., Lowy E., Ruiz-del-Valle V., et al. *Rhodopechys obsoleta* (desert finch): a pale ancestor of greenfinches (*Carduelis* spp.) according to molecular phylogeny // *J. Ornithol.* 2006. V. 147. P. 448–456.
208. Zelenkov N.V. Neogene Geese and Ducks (Aves: Anatidae) from Localities of the Great Lakes Depression, Western Mongolia // *Paleontological Journal*. 2012. V. 46. № 6. P. 607–619.
209. Zelenkov N.V. New finds and revised taxa of Early Pliocene birds from Western Mongolia // *Proceed. 8th Internat. Meeting Society of Avian Paleontology and Evolution / Eds. U. B. Göhlich, A. Kroh. Wien: Verlag Naturhistorisches Museum Wien, 2013. P. 153–170.*

210. *Zelenkov N.V.* Revision of non-passeriform birds from Polgárdi (Hungary, Late Miocene): 2. Galliformes // *Paleontological Journal*. 2016a. V. 50. № 6. P. 623–634.
211. *Zelenkov N.V.* Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds // *Paleontological Journal*. 2016b. V. 50. №12. P. 1421–1433.
212. *Zelenkov N.V., Kurochkin E.N.* The first representative Pliocene assemblages of passerine birds in Asia (Northern Mongolia and Russian Transbaikalia) // *Geobios*. 2012b. V. 45. P. 323–334.
213. *Zelenkov N.V., Panteleyev A.V.* Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // *Paläontologische Zeitschrift*. 2015. V. 89. №3. P. 515–527.
214. *Zhao M., Chang Y., Kimball R.T., et al.* Pleistocene glaciation explains the disjunct distribution of the Chestnut-vented Nuthatch (Aves, Sittidae). *Zoologica Scripta*. 2019. V. 48. № 1. P. 33–45.