

*На правах рукописи*



**ЗЕЛЕНКОВ Никита Владимирович**

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

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

**Официальные оппоненты:**

**Павел Петрович Скучас**

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии позвоночных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

**Андрей Валерьевич Зиновьев**

доктор биологических наук, заведующий кафедрой зоологии и физиологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Тверской государственной университет»

**Геннадий Федорович Барышников**

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук

**Ведущая организация:**

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

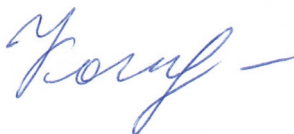
Защита состоится 26 апреля в 14:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН:  
<https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/049/pzm08xykb6k6fy1w5dsu0x71fczm7wpv.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан «    » февраля 2023 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
к. г.-м. н.



В.А. Коновалова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Курообразные (отряд Galliformes) и гусеобразные, или пластинчатоклювые (отряд Anseriformes) – близкородственные группы современных птиц, объединяемые в парвкласс Galloanseres, включающий более 450 ныне живущих видов в составе 130 родов (Dickinson, Remsen, 2013). Современные Galloanseres разнородны экологически: гусеобразные в своем распространении тесно связаны с околородными местообитаниями и населяют практически все их разнообразие – от берегов морей (в том числе, арктических) до горных и пустынных рек и озер. Курообразные, напротив – наземные или древесные птицы, сумевшие адаптироваться практически ко всем континентальным биотомам: от дождевых тропических лесов (где их разнообразие наибольшее) до каменистых высокогорий. Одна из групп курообразных (тетеревиные) – ярчайшие представители бореальных фаун высоких широт Голарктики. В совокупности гусеобразные и курообразные характеризуют самые разнообразные континентальные (и отчасти прибрежно-морские) фаунистические сообщества позвоночных.

Взаимодополняющая экология Galloanseres делает таксономическую совокупность представителей этой группы емким индикатором экологических обстановок, удобным для изучения древних экосистем. Способность к быстрому (по геологическим меркам – фактически, мгновенному) расселению и преодолению значительных географических преград определяет перспективность использования материалов по птицам для биостратиграфии и межрегиональной корреляции кайнозойских отложений. В то же время птицы до настоящего времени практически не учитывались ни в общих исследованиях по эволюции биоты кайнозоя, ни при разработке биостратиграфических схем – в первую очередь, ввиду их ограниченной представленности в палеонтологической летописи, а также по причине слабой разработанности систематики ископаемых форм в сравнении с другими группами позвоночных. Однако в отличие от подавляющего большинства остальных птиц, Anseriformes и Galliformes относительно хорошо (можно сказать, исключительно) представлены в ископаемом состоянии в обширном географическом регионе, сопоставляемом с южной частью современного умеренного пояса Евразии. Зачастую курообразные и гусеобразные – чуть ли не единственные представители авифауны в местонахождениях ископаемых позвоночных. К настоящему времени описаны десятки ископаемых видов и родов палеогеновых и неогеновых представителей изучаемых отрядов, рассмотрены общие и частные вопросы систематики и филогении, их эволюции и взаимосвязей с современными группами. При этом достаточно полно изучены разнообразие и эволюция Galloanseres в палеогене – раннем неогене Западной Европы (Франция, Германия; см. Mourer-Chauvire, 1992; Göhlich, Mourer-Chauvire, 2005; Mayr, 2009, 2017), в то время как данные по Центральной и Восточной Европе, а также по Азии, оставались во многом отрывочными (Куручкин, 1985), а многие находки, описанные с этой территории в начале – середине

XX столетия (до широкого распространения филогенетического мышления у систематиков), требовали существенной ревизии. В связи с этим до настоящего времени не существовало общей концепции эволюции группы в Евразии, а вопросы становления современных фаун прорабатывались только на примере плейстоценовых фаунистических комплексов Европы (например, Mouget-Chauviré, 1993). Систематическое рассмотрение всех доступных материалов по ископаемым Anseriformes и Galliformes в масштабах современного умеренного пояса Евразийского континента на протяжении всей истории их существования – от раннего палеогена до плейстоцена – впервые представлено в данной работе.

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

- определение таксономического разнообразия ископаемых представителей курообразных и гусеобразных птиц в фаунах отдельных эпох кайнозоя указанного региона на основании систематической ревизии ранее описанных материалов и таксонов, а также изучения новых материалов (с описанием, при необходимости, новых форм);

- определение параметров временного и географического распространения отдельных таксонов;

- реконструкция филогенетического положения ключевых ископаемых представителей курообразных и гусеобразных птиц;

- оценка размаха индивидуальной изменчивости у избранных современных представителей;

- морфофункциональный анализ важнейших адаптаций.

**Научная новизна.** Работа представляет собой первое исследование, обобщающее данные по таксономическому разнообразию и эволюции крупной группы птиц (в данном случае, курообразных и гусеобразных; клада Galloanseres) в обширном регионе Евразии на протяжении всего кайнозоя и с включением большого числа новых палеонтологических материалов. Впервые детально изучены и описаны таксономические комплексы Galloanseres из раннего миоцена Северной Азии (фауна из местонахождения Тагай в Прибайкалье), среднего миоцена Центральной Азии (фауна из местонахождения Шарга в Монголии), ряда местонахождений позднего миоцена – плейстоцена Восточной Европы и Азии (Причерноморье, Казахстан, Западная и Восточная Сибирь, Таджикистан). Изучены отдельные новые находки представителей Galloanseres из ряда местонахождений Европейской части России, Китая и Узбекистана, откуда ранее остатки птиц не описывались. Всего установлено 25 новых родов и 35 новых видов. Ревизованы таксономический статус и систематическое положение 40 ископаемых таксонов, описанных предшествующими исследователями: в том числе с территории Франции, Германии, Венгрии, Польши, Казахстана, Монголии и Китая. В результате систематическо-

го обобщения приведенных выше данных впервые реконструированы детали геохронологического и географического распространения ряда таксонов и фаунистических ассоциаций курообразных и гусеобразных; впервые проанализирована эволюция и динамика фаун Galloanseres в Евразии с раннего эоцена по плейстоцен. Сконструирована новая таксон-признаковая матрица курообразных птиц по остеологическим данным, впервые показавшая разрешающую способность, на общем уровне сопоставимую с молекулярно-генетическими данными. Впервые реконструировано филогенетическое положение ряда ключевых ископаемых форм Galloanseres; установлена принадлежность ископаемого семейства *Paraortygidae* к кроновой радиации Galliformes. Впервые детально изучены размах и вариативность индивидуальной изменчивости птиц на примере речных уток; установлено наличие устойчивых и изменчивых остеологических параметров и элементов посткраниального скелета. Впервые проведен морфофункциональный анализ устройства челюстного аппарата древнейших гусеобразных *Presbyornithidae*; установлены их основные трофические адаптации, показано отсутствие характерных для утиных адаптаций к высокочастотному фильтрационному питанию мелкими частицами, что предполагалось ранее; разработана концепция эволюции утиных на основе базового морфологического типа пресбиорнитид.

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

**Материал и методы.** Материалом послужили ископаемые костные остатки Anseriformes и Galliformes из Западной (Франция, Германия), Центральной (Австрия, Венгрия) и Восточной (Польша, Северное Причерноморье, Балканы, Северный Кавказ) Европы, а также из Азии (Казахстан, Южная Сибирь, Монголия, Таджикистан, Узбекистан, Китай). Исследуемый регион можно сопоставить с южной половиной современного умеренного и отчасти субтропического географических поясов Евразии. Временные границы исследования определяются, с одной стороны, появлением представителей Anseriformes и Galliformes в палеонтологической летописи (палеоцен или, возможно, конец мела), а с другой – четвертичным периодом (ранний–средний плейстоцен), когда формирование современного таксономического разнообразия в обеих группах птиц уже было в целом завершено (Зеленков, 2013б, 2014, 2020). Для среднего и позднего плейстоцена приведено описание только ископаемых видов или же находок, важных с палеобиогеографической точки зрения.

Были непосредственно изучены материалы, хранящиеся в коллекциях Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН; Москва) и Зоологического института РАН (ЗИН РАН; Санкт-Петербург), а также в ряде зарубежных учреждений: Национальный научно-природоведческий музей НАН (ННПМ; Киев, Украина), Институт систематики и эволюции животных (Краков, Польша), Геологический институт (Будапешт, Венгрия), Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии (Пекин, Китай), Национальный музей естественной истории (USNM; Вашингтон, США), Американский музей естественной истории (AMNH; Нью-Йорк, США), Музей естественной истории им. Бернадро Ривадавиа в Буэнос-Айресе (Аргентина), музей Ла-Платы (Аргентина), Музей естественной истории Барселоны (Испания), Национальный музей естественной истории (MNHN; Париж, Франция), Университет Лиона (UL; Франция), Университет Монпелье (Франция), Музей естественной истории (Штутгарт, Германия), Музей естественной истории (Берлин, Германия), Зенкенбергский музей (Франкфурт-на-Майне, Германия), Палеонтологическая коллекция Мюнхена (Германия), а также Музей естественной истории Вены (Австрия). Для сравнительно-морфологического анализа использовались остеологические коллекции современных птиц ПИН РАН, ЗИН РАН, лаборатории исторической экологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, ННПМ, USNM, AMNH, MNHN, UL, Зенкенбергского музея, Музея естественной истории в Штутгарте, Музея естественной истории им. Бернадро Ривадавиа в Буэнос-Айресе, а также Музея естественной истории в Барселоне.

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

В основу разработанной системы положены представления (в том числе, оригинальные) о филогенетических взаимоотношениях между отдельными представителями изучаемых групп птиц: таким образом, применяемая в этой работе система филогенетична, т.е. построена на принципе иерархической классификации последовательных монофилетических групп («клад»). Топология родственных отношений определяется филогенетическим анализом; положение отдельных таксонов, не включенных в анализ, определяется по наличию эволюционно продвинутых (апоморфных) сходств, или, при отсутствии таковых, по общему сходству. Очевидные парафилетические группы (исключающие хотя бы часть потомков одной филогенетической линии и объединенные плезиоморфным сходством), как правило, не использовались. Стволовым таксонам (“stem taxa”) априори не придается отдельного таксономического ранга: стволовые представители семейств включаются в современные семейства в качестве базальных родов, а стволовые представители родов – в современные роды в качестве базальных видов, даже если есть понимание, что эти вымершие формы дивергировали раньше, чем ныне живущие члены таксона. Структура классификации строится по традиционной схеме: от глубоких дивергенций к недавним. Плезиоморфность морфологических черт устанавливается по сходству с более глубоко дивергировавшими кладами относительно изучаемой (т.н. «внешними группами»). Принцип строгий дихотомии в применяемой классификации не считается необходимым – используемые таксоны (роды, семейства, надсемейства) могут включать любое число подчиненных таксонов, что определяется только морфологической общностью последних и их предполагаемой принадлежностью к единому эпизоду в эволюционной истории группы.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

- значительно расширены знания о таксономическом разнообразии ископаемых курообразных и гусеобразных птиц из кайнозойских отложений Внутренней Азии, Центральной и Восточной Европы; выделено 2 новых подсемейства, 25 новых родов и 35 новых для науки видов; ревизованы таксономический статус и систематическое положение 40 ранее описанных таксонов;

- разработаны новая остеологическая таксон-признаковая матрица и филогенетическая гипотеза для Galliformes, впервые показавшая сопоставимые с молекулярно-генетическими данными топологию и разрешающую способность на надродовом уровне; впервые реконструировано филогенетическое положение ключевых ископаемых представителей курообразных; показана принадлежность ископаемого семейства Paraortygidae к кроновой радиации Galliformes;

- разработана концепция адаптивной эволюции гусеобразных, включающая формирование адаптивного типа современных утиных на основе специализированного челюстного и локомоторного аппаратов ранних гусеобразных Presbyornithidae;

- на примере современных речных уток впервые детально оценен размах индивидуальной изменчивости посткраниального скелета птиц; выяв-

лена ярко выраженная вариативность структурной изменчивости скелета в различных отделах их локомоторного аппарата;

- установлены новые фауны курообразных и гусеобразных, впервые характеризующие отдельные геохронологические этапы эволюции Galloanseres в различных регионах Евразии; охарактеризована эволюционная смена фаунистических ассоциаций курообразных и гусеобразных в пределах современного умеренного пояса Евразии с раннего эоцена по четвертичный период: в том числе, реконструирована эволюция фаун современного типа.

**Апробация работы и публикации.** Основные результаты и теоретические положения, изложенные в диссертации, были опубликованы в 76 работах, в том числе – в одной коллективной монографии, одной главе в монографии, 57 статьях (в том числе 40 – в изданиях из списка ВАК) и 19 тезисных сообщениях по материалам докладов. Основные результаты были представлены на всероссийских и международных конференциях и совещаниях: конференциях международного общества по изучению палеонтологии и эволюции птиц («SAPE»: Киян, Франция, 2004; Вена, Австрия, 2012; Диаманте, Аргентина, 2016), всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, ПИН РАН: 2004, 2007, 2009, 2012, 2013, 2014, 2015), международных симпозиумах и конференциях по гусеобразным Северной Евразии (Санкт-Петербург, 2005; Элиста, 2011), международной конференции «Палеонтология Центральной Азии» к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (Москва, 2009), всероссийском совещании «200 лет отечественной палеонтологии» (Москва, 2009), Международных орнитологических конференциях Северной Евразии (Оренбург, 2010; Алматы, Казахстан: 2015), всероссийских конференциях с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2011, 2016), международной конференции Европейского общества палеонтологии позвоночных (EAVP; Вилье-сюр-Мер, Франция, 2013; Турин, Италия: 2014; Капарика, Португалия: 2018), международной конференции памяти Е.Н. Курочкина (Звенигород, 2013), международных конференциях по современному проблеме биологической эволюции (Москва: 2014, 2017, 2022), сессиях Палеонтологического общества при РАН (ВПО; Санкт-Петербург: 2014, 2015, 2016), четвертом Международном палеонтологическом конгрессе (Мендоса, Аргентина: 2014), международной конференции к 45-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (Москва, 2014), симпозиуме «Яйца и детеныши динозавров» (Капарика, Португалия: 2017), всероссийских конференциях и школах молодых ученых памяти Ф.Я. Дзержинского (Звенигород, 2017, 2022); всероссийских совещаниях по изучению четвертичного периода (Иркутск, 2015; Москва, 2017), всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения Г.П. Дементьева (Звенигород, 2018), Международном морфологическом конгрессе



се (Прага, Чехия: 2019), а также на морфологическом семинаре МГУ, ряде семинаров на кафедре зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова и сектора позвоночных ПИН РАН.

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

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

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

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ОБЗОР ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О РАЗНООБРАЗИИ, ФИЛОГЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ GALLIFORMES И ANSERIFORMES

В главе представлено введение в проблему и обзор современных представлений о разнообразии и эволюционной истории современных курообразных и гусеобразных. Для каждой надродовой группы (семейство, подсемейство, триба) приведены обобщенные данные о филогенетическом положении отдельных представителей (по молекулярным данным) и предполагаемом геологическом времени их дивергенции. Приведены наиболее существенные палеонтологические находки, подтверждающие или опровергающие представления молекулярной филогении. Также приведены данные по географическому распространению ископаемых представителей. В заключительной части главы приведена классификация Galliformes и Anseriformes, обобщающая всю палеонтологическую летопись отрядов (в том числе, данные настоящего исследования) и включающая все валидные современные и ископаемые роды с учетом разработанных в данной работе представлений о филогении изучаемых групп (знаком † отмечены ископаемые таксоны):

#### ОТРЯД GALLIFORMES Temminck, 1820, курообразные

##### †НАДСЕМЕЙСТВО GALLINULOIDEA LUCAS, 1900

Роды *incertae sedis*: †*Argillipes* Harrison et Walker, 1977; †*Percolinus* Harrison et Walker, 1977; †*Namaortyx* Mourer-Chauvire et al., 2013; †*Chambiorityx* Mourer-Chauvire et al., 2013; †*Bumbanortyx* Zelenkov, 2021; †*Bumbanipodius* Zelenkov, 2021; †*Sobniogallus* Tomek et al., 2014 – ранний эоцен – ранний олигоцен Северного полушария.

†Семейство **Gallinuloididae Lucas, 1900**. Роды: †*Gallinuloides* Eastman, 1900; †*Paraortygoides* Mayr, 2000 – ранний эоцен США и Европы.

†Семейство **Quercymegapodiidae Mourer-Chauviré, 1992**. Роды: †*Quercymegapodius* Mourer-Chauviré, 1992; †*Ludiortyx* Brodkorb, 1964; †*Taubacrex* Alvarenga, 1988; †*Ameripodius* Mourer-Chauviré, 1992 – поздний эоцен – ранний миоцен Франции, поздний олигоцен Бразилии.

##### НАДСЕМЕЙСТВО MEGAPODIIDEA LESSON, 1831

Семейство **Megapodiidae Lesson, 1831, сорные куры**. Роды: †*Progura* De Vis, 1888; †*Latagallina* Shute, Prideaux et Worthy, 2017; †*Garrdimalga* Shute, Prideaux et Worthy, 2017; †*Mwalau* Worthy et al., 2015 – все: поздний плиоцен – голоцен Австралии и Океании; 7 современных родов – плиоцен – современность Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании.

##### НАДСЕМЕЙСТВО CRACOIDEA RAFINESQUE, 1815

Семейство **Cracidae Rafinesque, 1815, краксовые**. Род †*Boreortalis* Brodkorb, 1954 – миоцен Северной Америки; 11 современных родов – миоцен – современность Центральной и Южной Америки.

##### НАДСЕМЕЙСТВО PHASIANOIDEA HORSEFIELD, 1821

Роды *incertae sedis*: †*Telecrex* Wetmore, 1934 – поздний эоцен Китая; †*Palaelectoris* Wetmore, 1930 – ранний миоцен США; †Род *Archaeophasianus* Lambrecht, 1933 –

ранний–средний миоцен США; †Род *Nanortyx* Weigel, 1963, олигоцен Северной Америки; †Род *Palaeolectoris* Hou, 1987 – средний миоцен Китая.

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

Роды *incertae sedis*: †*Procrax* Tordoff et Macdonald, 1957 – поздний эоцен США; †*Archaelectornis* Crowe et Short, 1992 – ранний олигоцен США; †*Palaeonossax* Wetmore, 1956 – ранний олигоцен США.

†Подсемейство Scopelortyginae subfam. nov. Роды: †*Scopelortyx* Murer-Chauviré et al., 2015 – эоцен Намибии; †*Xorasmortyx* Zelenkov et Panteleyev, 2019 – эоцен Узбекистана.

†Подсемейство Paraortyginae Murer-Chauviré, 1992. Роды: †*Taoperdix* Milne-Edwards, 1869; †*Paraortyx* Gaillard, 1908; †*Pirortyx* Brodkorb, 1964 – все: поздний олигоцен – ранний миоцен Европы.

**Семейство Numididae Longchamps, 1842, цесарковые.** 4 современных рода – поздний плиоцен – современность Африки.

**Семейство Odontophoridae Gould, 1844, зубчатоклювые куропатки.**

Подсемейство Ptilopachinae Bowie, Cohen et Crowe, 2013. Род *Ptilopachus* Swainson, 1837 – современность Африки.

Подсемейство Odontophorinae Gould, 1844. Роды: †*Miortyx* Miller, 1944 – ранний–средний миоцен Северной Америки; †*Neortyx* Holman, 1961 – плейстоцен Северной Америки; 9 современных родов – плиоцен–современность Северной и Центральной Америки.

**Семейство Phasianidae Horsfield, 1821, фазановые.**

Род *incertae sedis* †*Shandongornis* Yeh, 1977 – средний миоцен Китая.

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

Подсемейство Rollulinae Bonaparte, 1850, джунглевые куропатки. Роды: †*Baikalorollulus* gen. nov. – ранний миоцен Прибайкалья; 6 современных родов – современность Юго-Восточной Азии и Восточной Африки.

Подсемейство Phasianinae Horsfield, 1821, фазановые.

Роды *incertae sedis*: †*Miogallus* Lambrecht, 1933 – весь миоцен Евразии; †*Robustogalla* gen. nov.; †*Graciligalla* gen. nov. – оба: миоцен Европы; †*Lophogallus* Zelenkov et Kurochkin, 2010 – средний миоцен Монголии; †*Linquornis* Yeh, 1980 – средний миоцен Китая; †*Diangallus* Hou, 1985 – поздний миоцен Китая; †*Rustaviornis* Burchak-Abramovich et Meladze, 1972 – миоцен Грузии; *Rhizothera* Gray, 1841 – современность Юго-Восточной Азии.

Триба Coturnicini Reichenbach, 1848, перепелиные. Роды: †*Palaeocryptonyx* Deréget, 1892 – средний миоцен – ранний плейстоцен Европы; †*Mioryaba* Zelenkov, 2016 – поздний миоцен Венгрии; †*Bantamux* Kurochkin, 1982 – поздний миоцен Монголии; †*Lambrechtia* Jánossy, 1974 – плиоцен – ранний плейстоцен Центральной Европы; †*Tologuica* Zelenkov et Kurochkin, 2009 – ранний–средний миоцен Монголии и Прибайкалья; †*Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1869 – средний–поздний миоцен Европы; †*Megalocoturnix* Sanchez Marco, 2009 – ранний плиоцен Испании; †*Chauvireria* Voev, 1997 – поздний миоцен – ранний плейстоцен Восточной Европы и поздний плиоцен Монголии и Забайкалья; †*Plioperdix* Kretzoi, 1955 – плиоцен Восточной Европы; 9 современных родов – плиоцен–современность Восточного полушария.

Триба Raponini Rafinesque, 1815, павлиновые. 4 современных рода – плиоцен – современность Европы, Африки и Юго-Восточной Азии.

- Триба Polyplectronini Blyth, 1852, павлиньефазановые. 4 современных рода – современность Южной и Юго-Восточной Азии.
- Триба Gallini Brehm, 1831, куриные. Роды: †*Eurobambusicola* Zelenkov, 2016 – поздний миоцен – ранний плиоцен Венгрии и Украины; 6 современных родов – плиоцен–современность Африки, Южной и Юго-Восточной Азии.
- Триба Ithaginini Wolters, 1976, итагиновые. 2 современных рода из Южной Азии.
- Триба Lophophorini G.R. Gray, 1841, моналовые. 3 современных рода из Южной Азии.
- Триба Perdiciini Blyth, 1833, серые куропатки. Род *Perdix* Brisson, 1760 – ранний плиоцен – современность Евразии.
- Триба Phasianini Horsfield, 1821, фазановые. Роды: †*Umbroperdix* gen. nov. – поздний миоцен Украины; †*Panraogallus* Li et al., 2018 – поздний миоцен Китая; 6 современных родов – миоцен–современность Европы, Южной и Юго-Восточной Азии.
- Триба Pucrasini Wolters, 1976, кокласовые. Род *Pucrasia* G.R. Gray, 1841 – современность Южной Азии.
- Триба Meleagridini G.R. Gray, 1840, индейковые. Роды: †*Rhegminornis* Wetmore, 1943; †*Proagriocharis* Martin et Tate, 1970 – оба: миоцен США; *Meleagris* Linnaeus, 1758 – поздний миоцен – современность Северной и Центральной Америки.
- Триба Tetraopini Leach, 1820, тетеревиные. 8 современных родов – ранний миоцен – современность Северного полушария.

## ОТРЯД ANSERIFORMES Wagler, 1831, гусеобразные

- Роды *INCERTAE SEDIS*: †*Tevionis* Kurochkin et al., 2002 – поздний мел Монголии; †*Conflicto* Tambussi et al., 2019 – ранний палеоцен Антарктиды; †*Anatalavis* Olson et Parris, 1987 – поздний мел – ранний палеоцен США и ранний эоцен Великобритании; †*Naranbulagornis* Zelenkov, 2019 – поздний палеоцен Монголии; †*Cousteauvia* Zelenkov, 2020 – поздний эоцен Казахстана; †*Eoneornis* Ameghino, 1895 – ранний миоцен Аргентины.

### ПОДОТРЯД ANHIMAE WETMORE ET MILLER, 1926

- Семейство Anhimidae Stejneger, 1885, паламеден.** Роды: †*Loxornis* Ameghino, 1895 – поздний олигоцен Аргентины; †*Chaunoides* Alvarenga, 1999 – поздний олигоцен – ранний миоцен Бразилии; 2 современных рода из Южной Америки.

### ПОДОТРЯД ANSERES WAGLER, 1831

#### †НАДСЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHOIDEA WETMORE, 1926

- †**Семейство Presbyornithidae Wetmore, 1926.** Роды: †*Presbyornis* Wetmore, 1926 – палеоцен – ранний эоцен Северной Америки и Монголии; †*Telmabates* Howard, 1955 – ранний эоцен Аргентины; †*Bumbalavis* Zelenkov, 2021 – ранний эоцен Монголии; †*Wilaru* Boles et al., 2013 – поздний олигоцен – ранний миоцен Австралии.

#### НАДСЕМЕЙСТВО ANSERANATOIDEA LEACH, 1820

- Семейство Anseranatidae Sclater, 1880, полулапчатые гуси.** Роды: †*Eoanseranas* Worthy et Scanlon, 2009 – поздний олигоцен – ранний миоцен Австралии; *Anseranas* Lesson, 1828 – плиоцен–современность Австралии.

#### НАДСЕМЕЙСТВО ANATOIDEA LEACH, 1820

- †**Семейство Paranyrociidae Miller et Compton, 1939.** Роды: †*Cygnopterus* Lambrecht, 1931 – ранний олигоцен – ранний миоцен Бельгии и Франции; †*Paranyroca* Miller et Compton, 1939 – ранний миоцен США

- †**Семейство Romainvillidae Lambrecht, 1933.** Роды: †*Romainvillia* Lebedinsky, 1927; †*Saintandrea* Mayr et De Pietri, 2013; †*Paracygnopterus* Harrison et Walker, 1979 – все: поздний эоцен – олигоцен Евразии.

## Семейство Anatidae Leach, 1820, утиные

Роды *incertae sedis*: †*Teleornis* Ameghino, 1899 – поздний олигоцен Аргентины; †*Pinpanetta* Worthy, 2009 – поздний олигоцен Австралии; †*Australotadorna* Worthy, 2009 – поздний олигоцен Австралии; †*Eutelornis* Ameghino, 1894 – ранний миоцен Аргентины; †*Cygnavus* Lambercht, 1931 – ранний миоцен Германии; †*Miotadorna* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии; †*Ankonetta* Cenizo et Agnolin, 2010 – ранний миоцен Аргентины; †*Sinanas* Yeh, 1980 – средний миоцен Китая; †*Megalodytes* Howard, 1992 – средний миоцен США; †*Sharganetta* Zelenkov, 2011 – средний миоцен Монголии; †*Nogusunna* Zelenkov, 2011 – средний миоцен Евразии; †*Heterochen* Short, 1970 – поздний миоцен США; †*Wasonaka* Howard, 1966 – поздний миоцен – ранний плиоцен Мексики; †*Garganornis* Meijer, 2013 – поздний миоцен – ранний плиоцен Италии; †*Bambolinetta* Mayr et Pavia, 2014 – поздний миоцен Италии; †*Centronis* Andrews, 1897 – поздний плейстоцен Мадагаскара; †*Talpanas* Olson et James, 2009 – голоцен Гавайев; *Stictonetta* Reichenbach, 1853 – современность Австралии; *Biziura* Stephens, 1824 – плейстоцен–современность Австралии.

Подсемейство Dendrocygninae Reichenbach, 1850, свистящие утки. 2 современных рода – поздний миоцен – современность, тропики всесветно.

†Подсемейство Dendrocheninae Livezey et Martin, 1988. Роды: †*Mionetta* Livezey et Martin, 1988; †*Dendrochen* Miller, 1944 – олигоцен – средний миоцен Старого Света и США.

Подсемейство Oxyurinae Swainson, 1831, савковые. Роды: †*Cayaoa* Tonni, 1979 – ранний миоцен Аргентины; †*Dunstanetta* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии; †*Manuherikia* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии; †*Lavadytis* Stidham et Hilton, 2016 – средний миоцен США; 3 современных рода – поздний миоцен – современность, всесветно.

Подсемейство Anserinae Vigors, 1825, гусиные.

Роды *incertae sedis*: †*Presbychen* Wetmore, 1930 – средний миоцен США; †*Anserobranta* Kurochkin et Ganya, 1972 – поздний миоцен Молдовы; †*Cygnanser* Kretzoi, 1957 – поздний миоцен Венгрии; †*Paracygnus* Short, 1969 – поздний миоцен США; *Malacorhynchus* Swainson, 1831 – современность Австралии.

Триба Cereopsini Vigors, 1825. Роды: †*Cnemiornis* Owen, 1866 – голоцен Новой Зеландии; *Cereopsis* Latham, 1801 – ранний плиоцен – современность Австралии; *Coscoroba* Reichenbach, 1853 – современность Южной Америки.

Триба Cygnini Vigors, 1825, лебединые. Роды: †*Afrocygnus* Louchart et al., 2005 – поздний миоцен Чада; *Cygnus* Bechstein, 1803 – поздний миоцен – современность Голарктики, Южной Америки и Австралии.

Триба Anserini Vigors, 1825, гусиные. Роды: †*Ermochen* Brodkorb, 1961 – поздний миоцен США; †*Heteroanser* Zelenkov, 2012 – поздний миоцен Монголии; †*Bonibernicla* Kurochkin, 1985 – поздний миоцен Монголии; 2 современных рода – поздний миоцен – современность Голарктики.

Подсемейство Anatinae Leach, 1820, утиные.

Роды *incertae sedis*: †*Aminornis* Ameghino, 1899 – поздний олигоцен Аргентины; †*Matanas* Worthy et al., 2007 – ранний миоцен Новой Зеландии; †*Chenoanas* Zelenkov, 2012 – ранний/средний миоцен Евразии; †*Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012 – ранний/средний миоцен Евразии; †*Helonetta* Emslie, 1992 – ранний плейстоцен США; 8 современных родов из тропиков Южного полушария.

Триба Tadornini Reichenbach, 1849, пеганковые. Роды: †*Proanser* Umanskaya, 1979 – поздний миоцен Украины; †*Brantadorna* Howard, 1964 – плиоцен США; †*Anabernicula* Ross, 1935 – ?поздний миоцен – плейстоцен США; †*Nannonetta* Campbell, 1979 – поздний плейстоцен Перу; 4 современных рода – средний миоцен – современность, всесветно.

Триба Cairinini Boetticher, 1936. 2 современных рода – ранний/средний миоцен – современность Азии, Южной и Северной Америки.

Триба Mergini Rafinesque, 1815, морские утки (крохалиные). Роды: †*Protomelanitta* Zelenkov, 2012 – средний миоцен Монголии и США; †*Shiriyannya* Watanabe et Matsuoka, 2015 – средний–поздний плейстоцен Японии; †*Thambetochen* Olson et Wetmore, 1976; †*Chelychelynechen* Olson et James, 1991; †*Ptaiochen* Olson et James, 1991 – все: голоцен Гавайев; †*Ocyplonessa* Brodkorb, 1961 – средний–верхний миоцен США; †*Camptorhynchus* Vonnard, 1838 – голоцен Северной Америки; 9 современных родов – поздний миоцен – современность Голарктики и отчасти Южного полушария.

Триба Aythyini Delacour et Maug, 1945, нырковые. 7 современных родов – поздний миоцен – современность, всесветно.

Триба Anatini Vigors, 1825, речные утки. Роды: †*Chendytes* Miller, 1925 – ранний плейстоцен – голоцен Северо-Восточной Пацифики; 8 современных родов – поздний миоцен – современность, всесветно.

## Глава 2. ОСНОВНЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ GALLOANSERES СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

В разделе приведен обзор важнейших местонахождений с наиболее репрезентативными ископаемыми остатками курообразных и гусеобразных, изученных в этой работе (рис. 1, 2). Для каждого местонахождения приведено обоснование возраста, краткие данные по геологии и авифауне. Основные местонахождения палеогена: Мессель (Германия, нижний эоцен; № 3, рис. 1), Керси (Франция, верхний эоцен – олигоцен; № 1), Наран-Булак и Цаган-Хушу

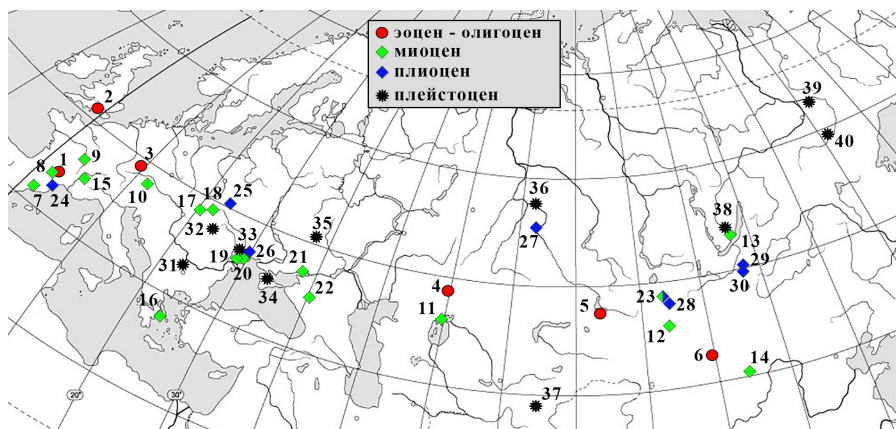


Рис. 1. Основные местонахождения ископаемых Galloanseres кайнозоя Евразии.

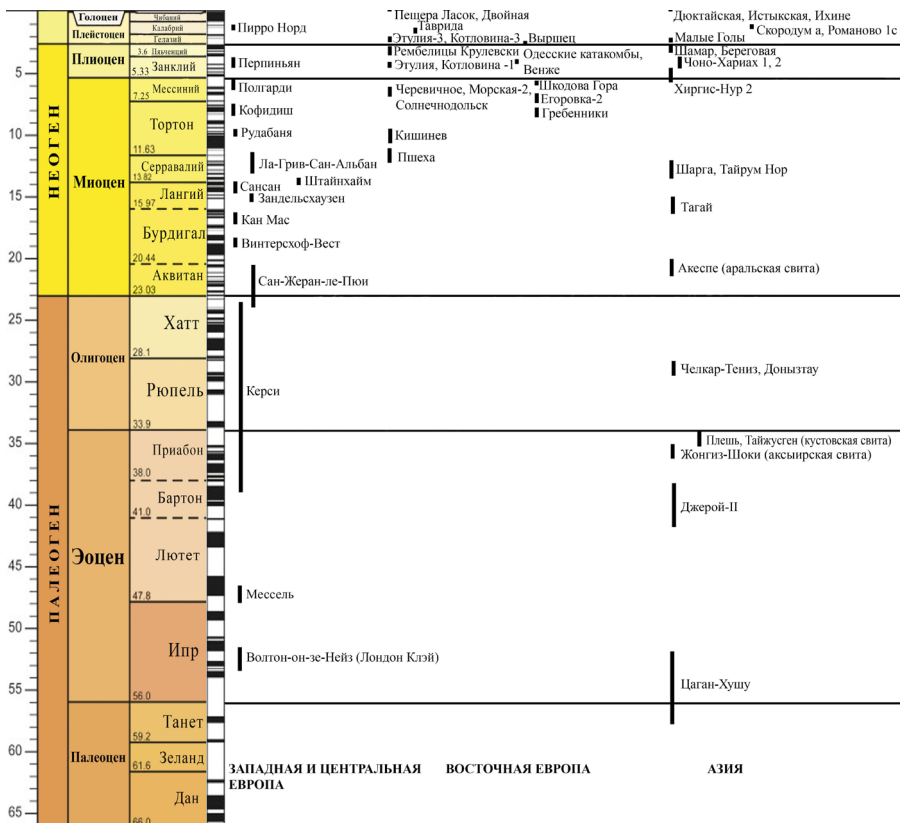


Рис. 2. Стратиграфическое положение изученных в работе и важнейших референсных местонахождений Galloanseres кайнозоя Евразии.

(Монголия, нижний эоцен; № 6), Челкар-Тениз, Донгузтау (Казахстан, олигоцен; № 4). Местонахождения нижнего и среднего миоцена: Сен-Жеран-ле-Пюи, Сансан, Ла-Грив-Сен-Альбан (Франция; №№ 8, 9, 15), Винтерсхоф-Вест, Зандельсхаузен, Штайнхайм (Германия; №№ 10), Тагай (Прибайкалье; № 13), Шарга (Монголия; № 12). Местонахождения верхнего миоцена: Рудабанья, Польшгарди (Венгрия; №№ 17, 18), Черевичное (Украина; № 20), Морская-2, Солнечнодольск (Россия; № 22), Хиргис-Нур 2 (Монголия; № 23). Местонахождения плиоцена: Венже, Рембеллицы Крулевски 1 и 2 (Польша; № 25), Этулия (Молдова; № 26), Котловина, Одесские катакомбы (Украина; № 26), Чоно-Хариах (Монголия; № 28), Шамар (Монголия; № 30), Береговая (Забайкалье; № 29). Местонахождения нижнего плейстоцена: Выршец (Болгария; № 31), Этулия 3 (Молдова; № 33), Котловина 3, Крыжановка (Украина; № 33), Малые Голы 1 (Прибайкалье; № 38), Таврида (Крым; № 34).

### Глава 3. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА GALLOANSERES НА ПРИМЕРЕ РЕЧНЫХ УТОК (*ANAS S.L.*)

**3-1. Вводные замечания.** Ископаемые материалы по многим группам птиц по большей части представлены изолированными фрагментами длинных костей конечностей – при этом диагностичность посткраниального скелета птиц такова, что позволяет, при сохранении некоторых значимых структур, определять даже сильно фрагментированные остатки до рода, а в ряде случаев – и до вида. В то же время специальных исследований по индивидуальной изменчивости у Galloanseres ранее не проводилось (за исключением размерной). В этой работе предпринята первая известная нам попытка оценить размах структурной изменчивости костей посткраниального скелета птиц на примере одной морфологически гомогенной группы – европейских речных уток (род *Anas s.l.*).

**3-2. Материал и методы.** Были изучены посткраниальные скелеты 243 экз. 7 видов европейских представителей рода *Anas s.l.* из ряда европейских музеев и научных организаций. Кряква (*Anas platyrhynchos*) – 74 полных и 7 частичных скелетов; чирок-трескунок (*Spatula querquedula*) – 14 полных и 6 частичных; чирок-свистунок (*Anas crecca*) – 31 полный и 2 частичных; свиязь (*Mareca penelope*) – 23 полных и 4 частичных; широконоска (*Spatula clypeata*) – 25 полных и 3 частичных; серая утка (*Spatula strepera*) – 16 полных и 2 частичных; шилохвость (*Anas acuta*) – 17 полных и 5 частичных. Оба пола рассматривались в составе общей выборки, поскольку у речных уток имеется существенное перекрывание между полами по всем метрическим параметрам длинных костей (Woelfle, 1967; Livezey, 1993) и достоверное определение пола у ископаемых представителей утиных едва ли возможно (за исключением строго диморфных видов). Изученные скелеты происходят из различных географических регионов Евразии. Выборка изучалась без привязки к географическому происхождению отдельных экземпляров, поскольку для работы с ископаемыми необходимо понимание возможного размаха изменчивости в пределах ареала. Для длинных костей посткраниального скелета были взяты несколько измерений, отражающих общие пропорции элемента и его отдельных частей. Также рассчитывался и анализировался большой ряд возможных соотношений.

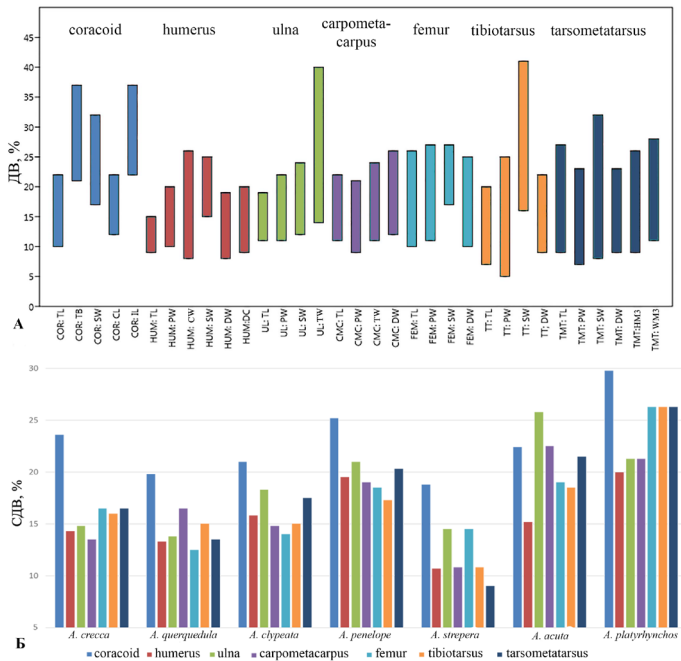
Стандартные статистические показатели, такие как стандартное отклонение и коэффициент вариации, не несут необходимой информации об абсолютных показателях и пределах изменчивости, которые, в свою очередь, представляют наибольший интерес с точки зрения палеорнитологии. В связи с этим в этой работе для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

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

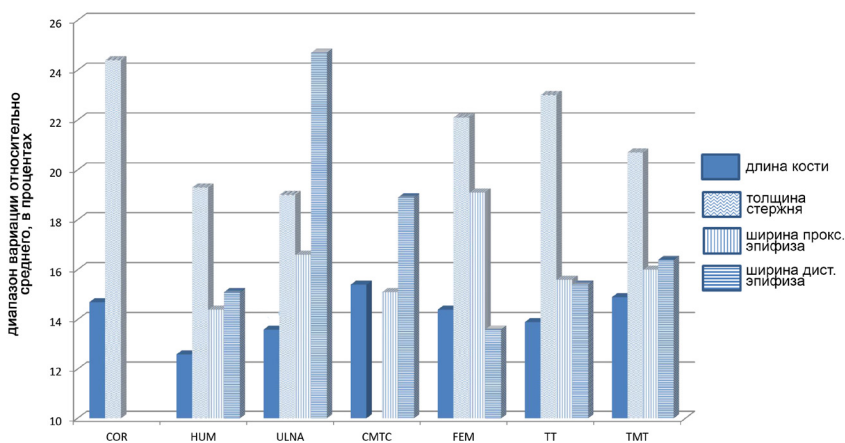


Так, если максимальное (MAX) и минимальное (MIN) значение оба отклоняются от среднего на 10%, то ДВ для данного показателя составляет 20. ДВ, оценивающий реализованные в природе пределы размерной изменчивости, представляется параметром, отвечающим задачам настоящей работы (по причине того, что различия в ДВ могут быть использованы для интерпретации наблюдаемых различий при работе с ископаемым материалом). Для сравнения вариабельности различных показателей или видов рассчитывались средние ДВ (далее «СДВ») и общие ДВ (далее «ОДВ»); последний представляет собой арифметическую сумму отдельных ДВ для отдельно взятого измерения/вида. Коэффициенты вариации использовались в данной работе только в качестве вспомогательной оценки относительной стабильности индексов – в связи с малой амплитудой изменчивости последних по сравнению с линейными размерами. При сравнении коэффициентов вариации у разных видов оценивался только общий размах изменчивости коэффициентов вариации по каждому индексу; значение придавалось только существенному различию в индексах (при разнице показателей в 200–300%).

**3-3. Результаты. Линейные измерения.** ДВ линейных измерений различных элементов посткраниального скелета утиных варьировали (рис. 3, 4)



**Рис. 3.** Индивидуальная изменчивость параметров посткраниального скелета речных уток (*Anas* s.l.): А – амплитуда диапазонов вариации (ДВ; см. текст) остеологических параметров у разных видов. Границы каждого столбика определяются минимальным и максимальным показателями ДВ у изученных видов; Б – СДВ по всем промерам каждой из изучаемых костей, сгруппированные по видам.



**Рис. 4.** СДВ остеологических параметров, рассчитанные по изученным видам *Anas s.l.*. Обозначения: COR – кораконд, HUM – плечевая кость; ULNA – локтевая кость; CMTC – карпо-метакарпус; FEM – бедренная кость; TT – тибитарсус; TMT – тарсометатарсус

от минимальных 5% (ширина проксимального эпифиза тибитарсуса у *A. strepera*) до максимального 41% (ширина стержня тибитарсуса у *A. platyrhynchos*). Для большинства измерений ДВ составляли 7–27%. Заметно увеличенные ДВ отмечены для трех измерений кораконда: 21–37% (в зависимости от вида) для высоты *facies articularis clavicularis* (ОДВ=192), 16–32% для ширины стержня (ОДВ=171) и 22–37% для длины *impressio lig. acrosacoracohumeralis* (ОДВ=222). Длины кораконда и его краниальной части демонстрировали заметно меньшую изменчивость, сравнимую с таковой у большинства других изученных размерных параметров. Наименее вариабельным параметром у всех костей оказалась общая длина: СДВ длины костей по всем элементам скелета был наименьшим, при этом ДВ длины проксимальных элементов крыла (плечевая и локтевая кость) показали наименьшие абсолютные значения из всех изученных параметров. ДВ длины плечевой кости варьировал у разных видов от 9 до 15%; ОДВ=88, что составляет наименьший показатель, полученный в данной работе. Наиболее вариабельным параметром у всех изученных элементов скелета оказалась ширина стержня.

*Средние показатели по видам и элементам скелета.* Во всех случаях кроме шилохвосты наибольший СДВ (20–30%) был характерен для кораконда – в ряде случаев он заметно превышал обобщенные СДВ по другим костям (рис. 3). В целом тарсометатарсус также характеризуется повышенной изменчивостью. Сравнение СДВ отдельных элементов скелета у разных видов показывает, что кряква, в целом, самый вариабельный вид.

*Отношения и корреляции.* Все линейные измерения статистически достоверно позитивно коррелировали между собой, при этом коэффициент корреляции был довольно высок. Хуже всего прослеживалась корреляция между отдельными измерениями и шириной стержня. Все исследованные отноше-

ния (индексы) не показали зависимость от размера. Вариация отдельных отношений оказалась очень мала и в большинстве случаев не превышала 10% относительно среднего. Так, в плечевой кости индекс робустности варьировал от 0.07 до 0.08; отношение «дорсальный мыщелок/общая длина» составляло 0.08–0.10, а отношение «проксимальная ширина/общая длина» – 0.20–0.25 у всех видов. Значительно более вариабельны индексы, учитывающих ширину стержня: так, индекс «дистальный мыщелок/ширина стержня» плечевой кости варьировал у изученных видов в широких пределах: от 1.06 до 1.47. В тарсометатарсусе индекс «ширина стержня/ширина дистального эпифиза» также показал заметную вариацию: 0.42–0.58. Заметная вариация отмечена для индекса «ширина проксимального эпифиза/ширина дистального эпифиза» бедренной кости, который варьировал от 0.86 до 1.14 (то есть проксимальный эпифиз мог либо превышать дистальный по ширине, либо уступать ему).

Индексы характеризовались различными коэффициентами вариации, что соответствует различной дисперсии абсолютных значений индекса внутри диапазона его значений. Наименьший коэффициент вариации (2.47–2.88 у разных видов) был характерен для соотношения «проксимальная ширина/общая длина» плечевой кости ( $H:PW/TL$ ), за которым следовало отношение «дорсальный мыщелок/проксимальная ширина» плечевой кости ( $H:DC/PW$ , 2.56–3.76). Наибольший коэффициент вариации был характерен для индексов, учитывающих ширину стержня (за исключением локтевой кости, у которой ширина стержня относительно стабильна). Примечательно уменьшение коэффициента вариации «индекса робустности» в последовательности коракоид–плечевая кость–локтевая кость, то есть по направлению от плечевого пояса к дистальной части свободной передней конечности; для костей задней конечности подобной зависимости не выявлено.

**3-4. Общая оценка размаха изменчивости и его вариации.** Суммарный диапазон изменчивости по линейным параметрам основных длинных костей посткраниального скелета европейских видов речных уток составляет около 10–25% относительно среднего (5–12% в каждую сторону). Выявлена неоднородность изменчивости: толщина стержня варьирует наибольшим образом, а длина костей – наименьшим. Наиболее стабильны длины костей передней конечности, задняя конечность у уток более вариабельна. Самые стабильные показатели характеризуют плечевую кость, а коракоид оказывается наиболее вариабельным элементом скелета (при этом и для коракоида имеются стабильные промеры). Подавляющее большинство исследованных индексов (соотношений) крайне стабильны и не показывают зависимости от размера кости, что указывает на постоянство основных пропорций длинных костей посткраниального скелета уток независимо от размера. Вариабельность индекса робустности снижается от проксимальных элементов передней конечности к дистальным: в результате наименее вариабельная плечевая кость характеризуется наибольшим диапазоном изменчивости по своей робустности, в то время как очень вариабельная по сумме параметров локтевая кость – наименьшим.

Таким образом, плечевая кость – наиболее надежный диагностический элемент, при этом робустность ее стержня может существенно варьировать. Стабильность пропорций мышечков плечевой кости указывает на возможность идентификации даже по крайне фрагментарным остаткам. Соответствие проксимальных и дистальных структурных элементов плечевой кости указывает на возможность сопоставления изолированных проксимальных и дистальных эпифизов – с учетом того, что эти показатели также хорошо коррелируют с общим размером. В целом, длина костей передней конечности – один из наиболее стабильных параметров. В задней конечности наиболее стабильны соотношения суставных поверхностей; в случае тарсометатарсуса имеет значение только общая ширина дистального сочленения.

**3-5. Эволюционная интерпретация.** Выявленная неоднородность изменчивости в посткраниальном скелете уток позволяет предполагать, что более стабильные параметры находятся под большим контролем естественного отбора. Выраженные различия по изменчивости отдельных показателей характерны для коракоида: низкая изменчивость длины свидетельствует о важности точной фиксации плечевого сустава относительно грудины. Подобное устойчивое положение плечевого сустава, по всей видимости, обеспечивает стабильность кинематических параметров взмаха. Наименьший разброс индивидуальной изменчивости обнаружен у длин плечевой и локтевой костей. Таким образом, общие пропорции крыла представляются наиболее стабилизированным параметром в конструкции передних конечностей утиных – это может отражать адаптивную отточенность устройства их летательного аппарата, что, в свою очередь, указывает на важную роль полета для выживания отдельных особей. Ключевой полетной специализацией речных уток, определяющей специфику именно этой группы, может оказаться их способность к практически вертикальному взлету (Raikow, 1973) без разбега. Длины элементов задней конечности варьируют заметно большим образом. Особенно вариабельна длина цевки – основного движущегося отдела задней конечности при плавании. Из этого следует, что наземная (или водная) локомоция не играет такой критической роли в выживании речных уток, как полет – во всяком случае, устройство задней конечности слабее контролируется отбором. Необычайно высокую изменчивость проксимального эпифиза бедренной кости удается связать с незначительной амплитудой движения в тазобедренном суставе (Provini et al., 2012).

Повышенная изменчивость параметров робустности кости (вариации в толщине стержня) указывает на то, что необходимость воспроизвести стабильную по пропорциям элементов конструкцию имеет приоритет над контролем вовлеченных в реализацию этой программы ресурсов. Более толстые кости при равной длине требуют большего объема строительного материала, что, очевидно, не является критическим ограничивающим фактором для речных уток. По всей видимости, популяции речных уток весьма незначительно контролируются доступностью ресурсов в сравнении с давлением отбора со

стороны хищников – это также косвенно подтверждается масштабной изменчивостью задней конечности как локомоторного аппарата, обеспечивающего непосредственный доступ организма к пищевым ресурсам.

Разные виды речных уток демонстрируют неравномерный размах изменчивости. Наиболее изменчива кряква; в наименьшей степени – серая утка (самые близкие среди изученных видов по размерам). Высокая изменчивость кряквы может быть связана с активным освоением этим видом антропогенных ландшафтов (предпосылка или следствие). Низкую изменчивость серой утки можно связать с относительно узкой биотопической приуроченностью, самым ограниченным и наиболее южным ареалом этого вида. Напротив, сильной изменчивостью характеризуются северные виды – шилохвость и связь. Неустойчивость климатических условий в высоких широтах может способствовать поддержанию относительно высокой морфологической изменчивости у северных видов в сравнении с южными.

## **Глава 4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВНУТРИ GALLOANSERES**

**4-1. Общие замечания.** На современном этапе филогенетики необходимо признать приоритет молекулярных данных над морфологическими (по крайней мере, для таксономически богатых кроновых радиаций), что объясняется значительным таксономическим разнообразием, доступным для анализа молекулярным филогенетикам, и доступным для этого анализа разнообразием генетических маркеров. Реконструкция иерархичных изменений в эволюции морфологических структур обуславливает потенциал морфологической филогенетики, хотя ее наиболее сильная сторона (возможность включения в анализ «промежуточных» форм) в то же время и является наиболее уязвимой – лишь небольшая часть промежуточного разнообразия доступна для полноценного анализа. С учетом вышесказанного представляется обоснованным использование филогенетических деревьев, полученных молекулярными методами, для формирования общей рамочной топологии в морфологических анализах.

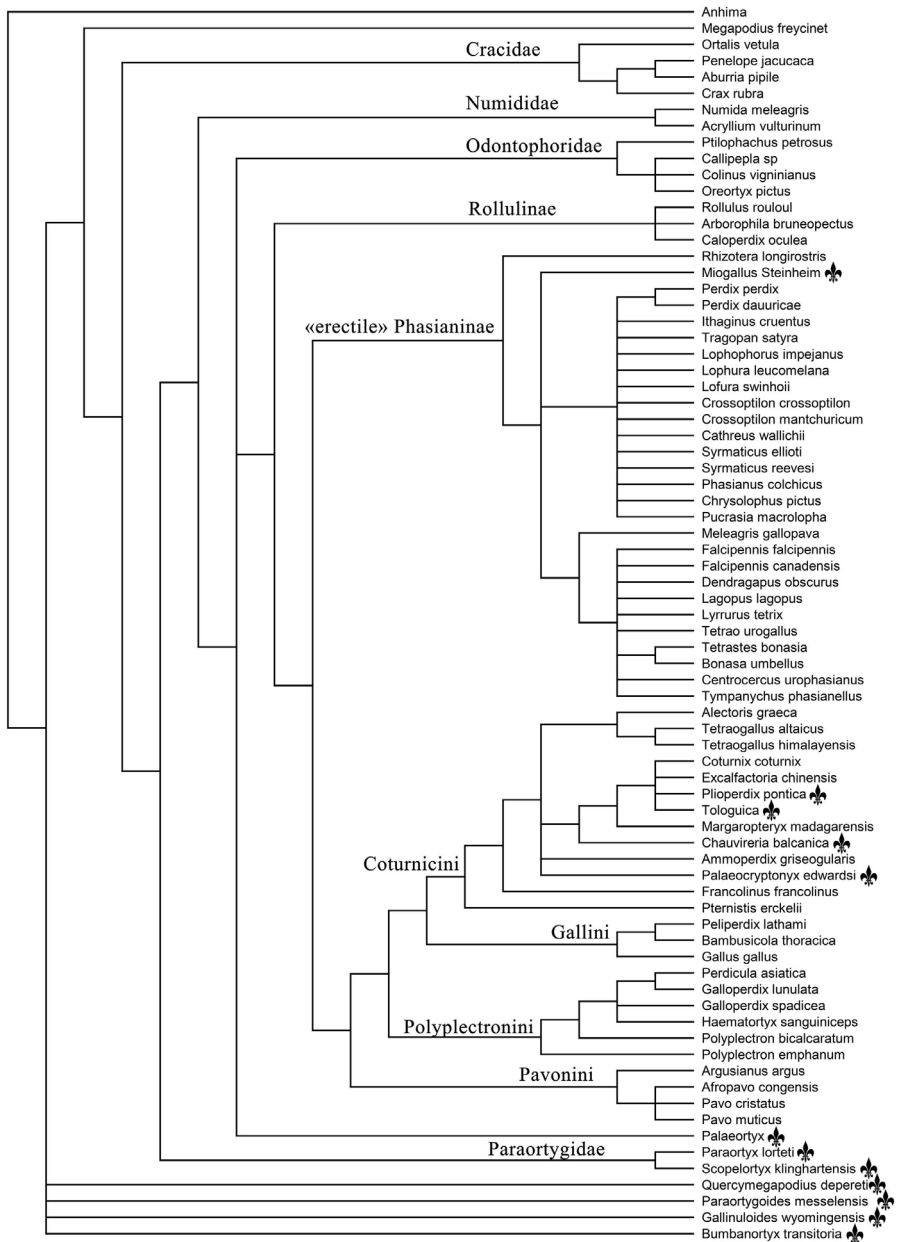
**4-2. Филогения Galliformes.** Представления о филогенетических взаимоотношениях ныне живущих курообразных достаточно хорошо разработаны (Kimball et al., 2021a, b). В предыдущих остеологических исследованиях (Duke et al., 2003; Ksepka, 2009) не удалось добиться минимально удовлетворительного разрешения и минимального соответствия молекулярной топологии внутри Phasianidae. В рамках этой работы был проведен новый филогенетический анализ. В наши задачи входило формирование таксон-признаковой матрицы, которая позволила бы реконструировать топологию современных Galliformes с минимальной коррекцией по молекулярными данным. Это необходимо для достаточно надежного определения филогенетического положения ископаемых форм в тех частях дерева, где применение рамочной топологии, заданной генетическими данными, ограничено. Скрининг остеологии курообразных на предмет выявления устойчивых надвидовых различий по-

зволил сформировать новую таксон-признаковую матрицу, включающую 78 исключительных скелетных признаков, закодированных для 77 современных и 12 ископаемых видов Galliformes (68 родов, преимущественно Phasianidae).

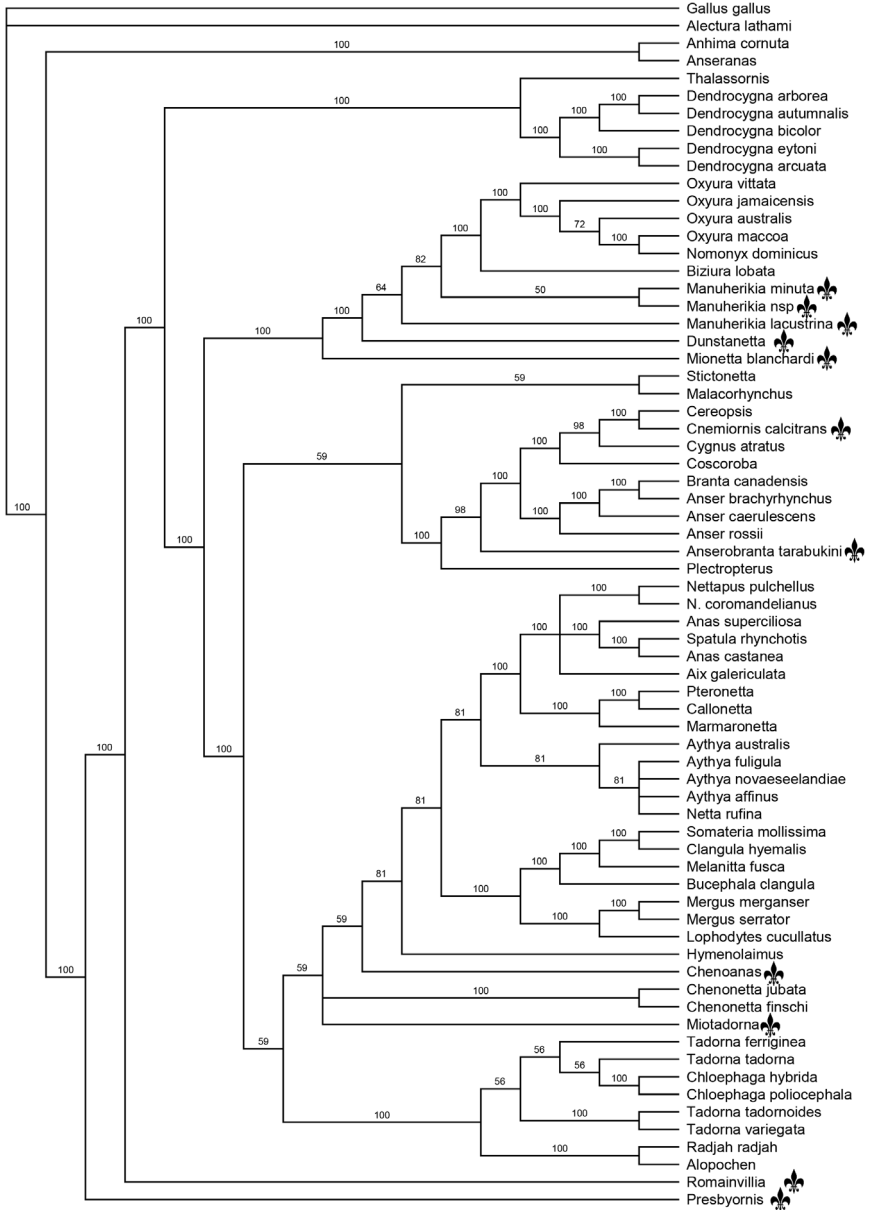
Для оценки надежности филогенетического сигнала был проведен анализ без топологических ограничений. Строго консенсусное дерево, полученное в результате эвристического анализа в PAUP, в значительной степени соответствует топологии, полученной при анализе молекулярных данных. Выявляется монофилия Tetraonini+*Meleagris*, а также Pavonini; в составе одной клады оказываются представители трибы Polyplectronini; находит поддержку крупная клада, включающая Gallini, Polyplectronini и Coturnicini – противопоставление этой группы (Kimball et al., 2021a) другим фазановым впервые удалось показать на основании остеологии. Однако несколько таксонов (Pavonini, Polyplectronini, Odontophoridae) реконструируется в позициях, не соответствующих молекулярной топологии. Расхождения вызваны сохранением плезиоморфной организации у Rollulinae и Coturnicninae, а также, по-видимому, педоморфностью павлиновых. Таким образом, можно отметить достаточно высокий уровень соответствия между молекулярными данными и филогенетическим сигналом в разработанной остеологической матрице, чего не удавалось достичь в предыдущих работах.

На следующем этапе был проведен эвристический анализ с включением ряда ископаемых таксонов: *Gallinuloides wyomingensis*, *Paraortygoides messelensis*, *Quercymegapodius depereti*, *Bumbanortyx transitoria*, *Paraortyx lorteti*, *Scopelortyx klinghartensis*, *Miogallus altus* (Штайнхайм), *Palaeocryptonyx edwardsi*, *Palaeortyx* spp., *Chauvireria balcanica*, *Tologuica* spp., *Plioperdix pontica*. На строго консенсусном дереве *Gallinuloides wyomingensis*, *Paraortygoides messelensis*, *Quercymegapodius depereti*, *Bumbanortyx transitoria* оказываются за пределами кроновой группы Galliformes (см. Mourer-Chauviré, 1992; Mayr, 2006; Ksepka, 2009). *Paraortyx lorteti* и *Scopelortyx klinghartensis* формируют кладу терминальное Megapodiidae и Scacidae. Таким образом, впервые кладистически подтверждается отнесение этих двух форм, довольно разнородных морфологически, к одному семейству. Наш анализ впервые показал принадлежность Paraortygidae к кроновой радиации курообразных. *Plioperdix*, *Tologuica* и *Chauvireria* реконструируются как члены Coturnicini.

Также была проведена серия анализов с топологическими ограничениями для реконструкции филогенетического положения *Palaeortyx* и *Miogallus*. В результате анализа с рамочной топологией, соответствующей ядерной филогении (Kimball et al., 2021a), было получено консенсусное дерево, демонстрирующее удовлетворительное разрешение и достаточно высокую степень согласия с молекулярными данными (рис. 5). На этом дереве *Palaeortyx* занимает неразрешимое положение в основании клады Phasianidae+Odontophoridae, что соответствует и морфологическому анализу (Зеленков, 2019). *Miogallus* реконструируется в базальной позиции относительно всех т.н. «эректильных» Phasianinae (Kimball et al., 2021a), что соответствует древности этой



**Рис. 5.** Строгий консенсус из 24 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе новой таксон-признаковой матрицы Galliformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «ядерного» топологического ограничения.



**Рис. 6.** Консенсус по преобладающей топологии (“50% majority-rule”) из 125 наиболее парсимоничных деревьев, полученных при анализе таксон-признаковой матрицы Anseriformes с включением ископаемых таксонов (обозначены символом) и с применением «релаксированного» топологического ограничения.



формы. *Palaeocryptonyx* реконструируется как представители Coturnicini. На консенсусном дереве, построенном по преобладающей топологии, *Palaeortyx* реконструируется как базальный таксон Odontophoridae (79% деревьев), а *Miogallus* реконструируется как сестринский таксон к *Meleagris*+*Tetraonini* (71% деревьев).

**4-3. Филогения Anseriformes.** В работе использована последняя версия таксон-признаковой остеологической матрицы (Worthy et al., 2022) с добавлением нескольких современных (*Coscoroba coscoroba*, *Callonetta leucophrys*, *Pteronetta hartlaubii*, *Marmaronetta angustirostris*) и ископаемых (*Anserobranta tarabukini*, *Chenoanas* spp.) таксонов утиных (Zelenkov et al., 2018). В итоговом виде матрица включает 152 признака и 66 таксонов. Таксономический охват матрицы покрывает подавляющую часть современного разнообразия гусеобразных на родовом уровне. Для коррекции гомопластического сходства у ныряющих утиных (см. Worthy, Lee, 2008) проводился анализ с топологическими ограничениями по молекулярным данным. Как и в случае с курообразными, использовались максимально «релаксированные» (фиксирующие минимальную топологию) ограничения (Worthy et al., 2022).

В результате филогенетических анализов *Presbyornis* устойчиво реконструируется как сестринский таксон к *Romaninivillia*+*Anatidae*. Ископаемые формы *Manuherikia* spp., *Dunstanetta* и *Pinpanetta* устойчиво реконструируются как базальные представители линии Охуцинае (см. Worthy et al., 2022), а *Anserobranta robusta* во всех анализах помещается в основании клады Anserinae. Добавленные современные таксоны реконструируются в положениях, соответствующих молекулярным данным. При эвристическом анализе с использованием наиболее релаксированного ограничения было получено строго консенсусное дерево, на котором *Mionetta* реконструируется как сестринский таксон ко всем Охуцинае, а *Miotadorna* и *Chenoanas* занимают неразрешенное положение в политомии утиных, более продвинутых чем Охуцинае. При этом на большинстве деревьев *Miotadorna* и *Chenoanas* помещаются в основание клады, включающей Mergini+Anatini+Aythyini (рис. 6). Положение *Chenoanas* между Tadorhini и Anatini в целом соответствует некластическому морфологическому анализу (Зеленков, 2012) и поэтому может рассматриваться как более достоверное.

## Глава 5. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В главе приведено монографическое описание остатков ископаемых Galloanseres, изученных или ревизованных в настоящей работе (рис. 7). Приведены ревизованные диагнозы таксонов, их состав, перечень материалов с коллекционными номерами, номенклатурная синонимика, морфологическое сравнение, обоснование для каждого номенклатурного и таксономического решения, эволюционные и таксономические замечания, промеры.

### 5-1. Отряд GALLIFORMES Temminck, 1820

†НАДСЕМЕЙСТВО GALLINULOIDEA LUCAS, 1900. Описаны новые роды и виды из раннего эоцена Монголии – представители базальных курообраз-

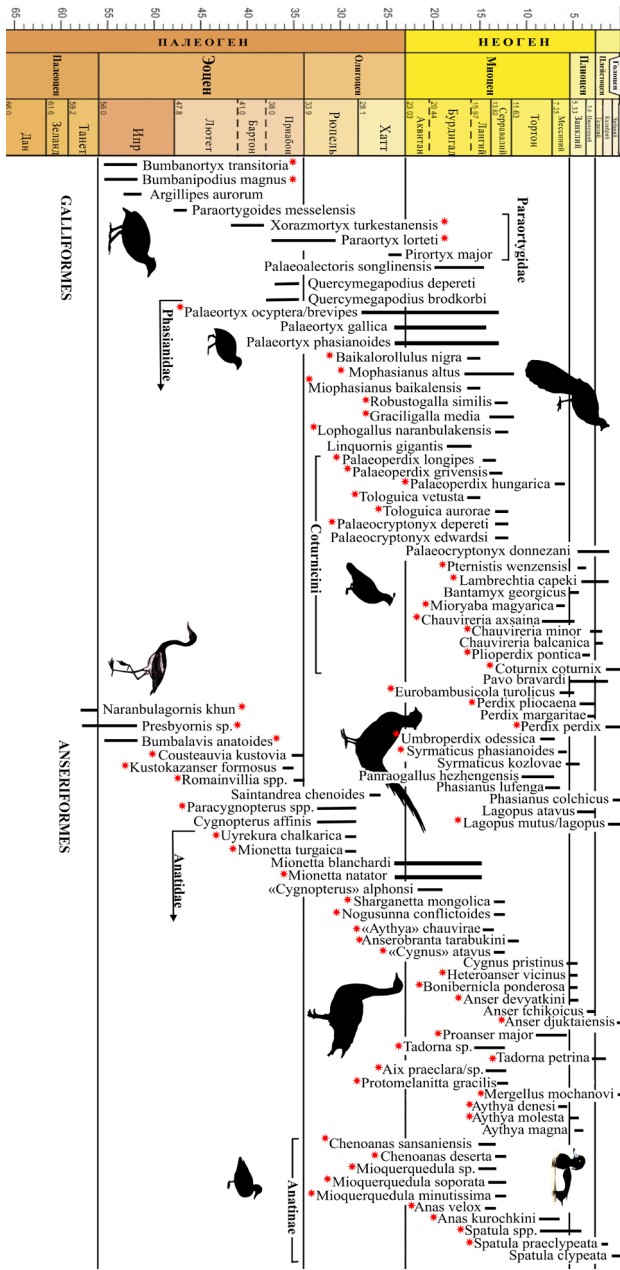


Рис. 7. Стратиграфическое распределение ископаемых Galliformes и Anseriformes кайнозоя Евразии. Звездочкой отмечены таксоны, установившие или ревизованные в данной работе.

ных: †*Bumbanortyx* Zelenkov, 2021 и †*Bumbanipodius* Zelenkov, 2021, демонстрирующие переходную морфологию между представителями семейств †Gallinuloididae и †Quercymegapodiidae.

## НАДСЕМЕЙСТВО PHASIANOIDEA HORSEFIELD, 1821

†Семейство *Paraortygidae* Mourer-Chauviré, 1992. Из среднего эоцена (лютет–бартона) Узбекистана описан новый род и вид †*Xorazmortyx turkestanensis* Zelenkov et Panteleyev, 2019, проявляющий сходство с африканским родом *Scopelortyx*. Таким образом, подтверждается наличие отдельной филогенетической линии *Paraortygidae*, общей для Африки и Южной Азии в эоценовое время.

### Семейство *Phasianidae* Horsefield, 1821

†Подсемейство *Palaeortyginae* subfam. nov. Ревизован состав мелкоразмерных представителей рода †*Palaeortyx* Milne-Edwards, 1869. Восстановлена валидность вида *P. ocyptera* Milne-Edwards, 1892 из олигоцена Керси (Франция). Таким образом, отмечена смена таксонов рода вблизи границы олигоцена и миоцена на территории Франции. *P. brevipes* обнаружен в местонахождении Тагай (Прибайкалье).

Подсемейство *Rollulinae* Bonaparte, 1850. Впервые установлено присутствие представителей группы в миоцене Евразии. †*Baikalorollulus nigra* gen. et sp. nov. описан из раннего миоцена Тагая (Прибайкалье), *Rollulinae* gen. indet., ранее определявшиеся как *Palaeortyx*, обнаружены в фауне позднем миоцене Венгрии.

Подсемейство *Phasianinae* Horsefield, 1821, фазановые.

Роды *incertae sedis*. Проведена ревизия крупных ранне- и среднемиоценовых фазановых Евразии. В составе рода †*Miogallus* Lambrecht, 1933 оставлен *M. altus* (Milne-Edwards, 1869) из верхов раннего – среднего миоцена Европы (типовое местонахождение – Сансан), из раннего миоцена местонахождения Тагай (Прибайкалье) также описан *M. baikalensis* sp. nov. Крупный фазан из Штайнхайма и Ла-Грива, ранее относимый к *M. altus*, выделен в род †*Robustogalla* gen. nov. *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869 выделен в отдельный род †*Graciligalla* gen. nov., найденный в позднем миоцене Рудабаньи (Венгрия). *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010 описан из среднего миоцена местонахождения Наран-Булак в Монголии. Близкая форма найдена в Тагае.

Триба *Coturnicini* Reichenbach, 1848. Проведена ревизия группы. Показано, что перепелины были таксономически широко представлены в мио-плиоценовых фаунах Евразии. Из позднего миоцена Венгрии описан новый род и вид †*Mioryaba madyarica* Zelenkov, 2016, сходный с современными *Perdicula*. Ревизован состав и морфология рода †*Palaeocryptonyx* Deréret, 1892, который в этой работе впервые (по результатам филогенетического анализа) отнесен к перепелиным. Подтверждается отнесение *Palaeortyx depereti* Ennouchi, 1930 из среднего миоцена Ла-Грив-Сан-Албан к *Palaeocryptonyx*. Подтвержден родовой статус †*Lambrechtia capeki* (Lambrecht, 1933) из раннего плейстоцена Румынии. Показано, что *Francolinus capeki wenzensis* Jánossy, 1974 из раннего плиоцена Польши (Венже) должен быть отнесен к роду *Pternistis* – это первая находка данного африканского рода в ископаемом состоянии. Представите-

ли субклады, включающей в том числе современных перепелов *Coturnix s.l.*, представлены рядом ископаемых родов. В составе рода †*Tologuica Zelenkov et Kurochkin*, 2009 описано три вида: два из местонахождения Шарга в Монголии и один (морфологически примитивный) – из раннего миоцена местонахождения Тагай в Прибайкалье. Подтверждена валидность рода †*Palaeoperdix Milne-Edwards*, 1869, отмечена выраженная морфологическая близость этого таксона современным перепелам. К этому роду отнесены, кроме типового вида из среднего миоцена Франции, также *P. grivensis* (Ennouchi, 1930) из среднего миоцена Франции, *P. hungaricus* (Jánossy, 1991) из позднего миоцена Венгрии и, предварительнo, *P. miocenica* (Villalta, 1963) из позднего миоцена Испании. Близкий род †*Chauvireria* Bøev, 1997 представлен новым видом *Ch. axaina* sp. nov. из местонахождения Егоровка-2 (поздний миоцен, Украина), Морская-2 и Солнечнодольск (поздний миоцен, Приазовье, Северный Кавказ) и типовым видом из раннего плейстоцена Болгарии. К этому роду отнесен “*Francolinus*” (*Lambrechtia*) *minor* из позднего плиоцена Польши (Рембелицы Крулевски 1) и, предварительнo, мелкие перепела из позднего плиоцена чикойского фаунистического комплекса (Забайкалье, северная Монголия), ранее относимые к †*Plioperdix pontica*. К *Plioperdix pontica*, как показала ревизия, должны относиться только материалы из второй половины раннего плиоцена и начала позднего плиоцена северного Причерноморья и Центральной Европы.

Триба Pavnini Rafinesque, 1815. К роду *Pavo* подтверждено отнесение *P. bravardi* (Gervais, 1849), известного в Европе (Франция, Молдова) из раннего и позднего плиоцена.

Триба Gallini Brehm, 1831. Не подтверждается присутствие рода *Francolinus* Stephens, 1819 в плиоцене–плейстоцене Европы. Из позднего миоцена Венгрии описан род †*Eurobambusicola Zelenkov*, 2016, найденный также в раннем плиоцене Украины.

Триба Perdiciini Blyth, 1833. Выявлено присутствие крупных серых куропаток в раннем плиоцене – раннем плейстоцене Евразии. Таким образом, палеонтологические данные не противоречат происхождению серых куропаток от более крупных «фазанов» с последующим уменьшением размеров в позднем плиоцене. Материалы из раннего плейстоцена Крыма (пещера Таврида) отнесены к современным *P. perdix* и *Megaperdix* gen. nov. Показана возможность различия восточноевропейских и кавказских популяций серых куропаток (на примере позднеплиоценовых материалов).

Триба Phasianini Horsefield, 1821. Описан новый род †*Umbroperdix* gen. nov. из позднего миоцена Украины, “*Pavo*” *aesculapi phasianoides* Janossy, 1991 из позднего миоцена Венгрии отнесен к современному роду *Syrmaticus* Wagler, 1832; в раннем плиоцене Монголии существовал *S. kozlovae* Kurochkin, 1985, морфология которого ревизована в этой работе. Показана невозможность отнесения классического таксона “*Phasianus*” *archiaci* Gaudry, 1862 из позднего миоцена Пикерми к определенному роду фазанов.

Триба Tetraonini Leach, 1820. Плио-плейстоценовый *Lagopus atava* перемещен в род *Paralagopus* gen. nov.; его остатки (и *Lyrurus partium*) найдены

в пещере Таврида. Новый вид *Lagopus* и *Tetrao praeurogallus* установлены в раннем плейстоцене Омской области. В среднем плейстоцене Белгородской области найдена древнейшая *Lagopus muta*, предшествующая первому появлению этого вида в Западной Европе примерно на 400 тыс. лет, а в среднем плейстоцене Омской области – древнейшая в Северной Евразии *L. lagopus*.

## **5-2. ОТРЯД ANSERIFORMES Wagler, 1831, гусеобразные**

**Роды INSERTAE SEDIS.** Подтверждается отнесение †*Teviornis gobiensis* Kurochkin et al., 2002 из позднего мела Монголии к гусеобразным; из позднего палеоцена Монголии описан крупный (с лебедя) †*Naranbulagornis* Zelenkov, 2019, проявляющий сходство с современными паламедееями; из позднего эоцена Казахстана описана древнейшая в составе отряда ныряющая форма – †*Cousteauvia kustovia* Zelenkov, 2020.

### **ПОДОТРЯД ANSERES WAGLER, 1831**

#### **†НАДСЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHOIDEA WETMORE, 1926**

**†Семейство Presbyornithidae** Wetmore, 1926. Проведена морфологическая ревизия материалов из позднего палеоцена – раннего эоцена Монголии, ранее относимых к *Presbyornis*; показано, что большая часть материалов (в том числе, голотип *Presbyornis mongoliensis* Kurochkin et Dyke, 2010) принадлежит стволowym фламинго; из раннего эоцена Цаган-Хушу описан новый род и вид пресбиорнисов – мелкий †*Bumbalavis anatoides* Zelenkov, 2021. Установлено отнесение к пресбиорнитидам рода †*Wilaru* Boles et al., 2013 из позднего олигоцена – раннего миоцена Австралии.

#### **НАДСЕМЕЙСТВО ANATOIDEA LEACH, 1820**

**†Семейство Paranyrociidae** Miller et Compton, 1939. Представитель рода †*Cygnopterus* Lambrecht, 1931 впервые обнаружен в раннем олигоцене Казахстана.

**†Семейство Romainvilliidae** Lambrecht, 1933. Из позднего эоцена Казахстана описан новый вид рода †*Romainvillia* Lebedinsky, 1927; род †*Paracygnopterus* Harrison et Walker, 1979 впервые обнаружен в раннем олигоцене Казахстана.

#### **Семейство Anatidae** Leach, 1820

Роды *incertae sedis*. Описаны древнейшие неогеновые нырковые утки из среднего миоцена Монголии: †*Sharganetta* Zelenkov, 2011 и †*Nogusunna* Zelenkov, 2011. Форма, схожая с *Biziura* Stephens, 1824, обнаружена в раннем олигоцене Казахстане. †*Cygnavus formosus* Kurochkin, 1968 из позднего эоцена Казахстана выделен в отдельный род †*Kustokazanser* gen. nov.

†Подсемейство Dendrocheninae Livezey et Martin, 1988. *Anas oligocaena* Tugarginov, 1940 из раннего миоцена Казахстана отнесена к роду †*Mionetta*. Из раннего олигоцена Казахстана установлен древнейший вид рода. *M. nator* (Milne-Edwards, 1867) впервые найден в раннем миоцене Казахстана.

Подсемейство Охуринае Swainson, 1831. Подтверждено отнесение к этой кладе “*Aythya*” *chauvirae* Cheneval, 1987 из среднего миоцена Франции.

Подсемейство Anserinae Vigors, 1825.

Роды *incertae sedis*. Новые материалы по †*Anserobranta* Kurochkin et Ganya, 1972 из позднего миоцена Молдовы подтвердили родовой статус этой формы и ее базальное положение по отношению к кроновым гусиным.

Триба *Cygnini* Vigors, 1825. Ревизована морфология и подтвержден таксономический статус *Cygnus pristinus* Kurochkin, 1971 из позднего миоцена – раннего плиоцена Монголии. Сходная форма обнаружена в позднем миоцене Тувы.

Триба *Anserini* Vigors, 1825. †*Heterochen vicinus* Kurochkin, 1976 из верхнего миоцена Монголии выделен в отдельный род †*Heteroanser* Zelenkov, 2012. Проведена ревизия и описаны новые материалы по представителям рода *Anser* Brisson, 1760 и †*Bonibernicla* Kurochkin, 1985. Из позднего плейстоцена Дюктайской палеолитической стоянки в Якутии описан *Anser djuktaiensis* Zelenkov et Kurochkin, 2014 – представитель мамонтовой фауны, позднее найденный в центральной Якутии и в Нидерландах.

Подсемейство *Anatinae* Leach, 1820.

Роды *incertae sedis*. Из среднего миоцена Монголии описан новый род †*Chenoanas* Zelenkov, 2012; помимо типового вида *Ch. deserta* Zelenkov, 2012, к этому роду были отнесены “*Anas*” *sansaniensis* Milne-Edwards, 1867 из ранне–среднего миоцена Сансана (Франция) и Тагая (Прибайкалье), а также *Ch. asiatica* Zelenkov et Stidham, 2018 из среднего миоцена Внутренней Монголии (Китай); род †*Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012 установлен для мелких (меньше чирка) утиных конца раннего – среднего миоцена, широко распространенных в Евразии (типовой вид – *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012 из среднего миоцена Монголии).

Триба *Tadornini* Reichenbach, 1849. Подтвержден таксономический статус рода †*Proanser* Umanskaya, 1979 из позднего миоцена Украины; самый молодой представитель рода найден в терминальном миоцене (понте) Украины; ископаемый огарь *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985, описанный из позднего плиоцена Забайкалья, обнаружен в раннем плейстоцене Крыма; формы, сходные с современными *Tadorna*, описаны из раннего и среднего миоцена Прибайкалья и Монголии.

Триба *Cairinini* Boetticher, 1936. *Aix praeclara* Zelenkov et Kurochkin, 2012 – установлена в среднем миоцене Монголии. Близкая форма присутствует в Тагае.

Триба *Mergini* Rafinesque, 1815. Из среднего миоцена Монголии описан новый род и вид †*Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2012; вид *P. bakeri* Stidham et Zelenkov, 2017 описан из среднего миоцена США; установлена принадлежность к этой группе “*Anas*” *velox* Milne-Edwards, 1869 из среднего миоцена Франции. *Mergellus mochanovi* Zelenkov et Kurochkin, 2014 описан из позднего плейстоцена Якутии; *Histrionicus* sp. nov. установлен в раннем плейстоцене Омской области.

Триба *Aythiini* Delacour et Mayr, 1945. *Anas molesta* Kurochkin, 1985 из раннего плиоцена Монголии и *A. denesi* Kessler, 2013 из позднего миоцена Венгрии перемещены в род *Aythya*. Подтвержден таксономический статус *A. magna* Kurochkin, 1985 и *A. spatiosa* Kurochkin, 1985 из позднего миоцена –

раннего плиоцена Монголии. *Aythya* cf. *A. ferina* обнаружена в раннем плиоцене нижней Оби.

Триба Anatini Vigors, 1825. Проведена всеобъемлющая ревизия мелких утиных среднего – начала верхнего миоцена Евразии. Из верхнего миоцена Причерноморья описан *Anas kurochkini* Zelenkov et Pantelev, 2015; из раннего плейстоцена Крыма (пещера Таврида) установлен *Spatula praeclypeata* Zelenkov, 2022. Несколько неназванных видов рода *Spatula* определены из отложений позднего миоцена – раннего плиоцена Причерноморья и Монголии. Ископаемый вид *Sibirionetta* обнаружен в раннем плейстоцене Прибайкалья.

## Глава 6. ЭВОЛЮЦИЯ GALLIFORMES

**6-1. Вопросы происхождения и древнейшие этапы эволюции курообразных.** На роль ближайших родственников Galliformes претендует *Asteriornis maastrichtensis* из позднемаастрихтских отложений Бельгии (Field et al., 2020). Выраженное сходство черепа и квадратной кости *Asteriornis* с Presbyornithidae указывает на то, что череп предков Galliformes по типу кинетизма был близок *Presbyornis* и Megapodiidae. Для *Asteriornis* не приходится предполагать специализированного околородного образа жизни, однако общий морфологический тип суставов бедренной кости был схож с таковым *Presbyornis*. Таким образом, первоначальная специализация Galloanseres происходила на отчасти сходной конструктивной основе задней конечности.

Морфологически примитивные несомненные Galliformes представлены семейством Gallinuloididae, известным из раннего эоцена Северной Америки и Европы (Ksepka, 2009; Mayr, 2009). Промежуточная морфология этих птиц сочетает плезиоморфии Neornithes, сходство с гусеобразными и некоторые продвинутые черты курообразных, наряду с общей «куриной» организацией скелета и черепа. *Bumbanortyx* и *Bumbanipodius* из раннего эоцена Монголии отчасти сходны с Gallinuloididae, но демонстрируют более прогрессивную морфологию коракоида, промежуточную между этим семейством и Quercusmegapodiidae, появляющимися в позднем эоцене.

Устройство аппарата воздушной локомоции по «гусеобразному» типу у ранних Galliformes указывает на способность к продолжительному полету и дисперсии. Это косвенно подтверждается и географией палеонтологических находок: в частности, присутствием в эоцене морфологически сходных представителей Paraortygidae на обеих сторонах широкого (более 1000 км) Месопотамского бассейна. Способность к продолжительному устойчивому полету ограничивается у курообразных комплексом адаптаций к характерному взрывному вертикальному взлету – морфологический анализ строения плечевого сустава показывает, что у раннепалеогеновых форм он был устроен по типу современных гусеобразных или Megapodiidae. Преобразования в строении плечевого сустава при формировании кроновых курообразных (истоньшение вилочки, исчезновение вогнутой cotyla scapularis, каудальное смещение кия грудины), связывается с формированием крупного зоба (Штегман, 1950; Mayr, 2021), при этом экологические предпосылки таких

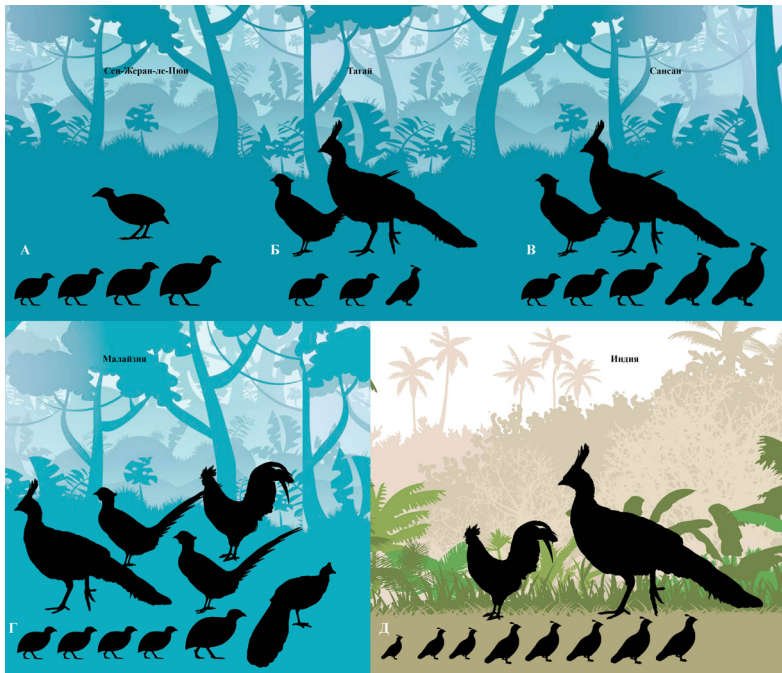
преобразований специально не обсуждались. Представляется, что появление крупного зоба в эволюции курообразных является адаптацией к питанию неравномерно представленными в окружающей среде пищевыми ресурсами и может быть связано с общим похолоданием климата в позднем эоцене – олигоцене. Способность запасать корм в зобе очевидно компенсирует кроновым курообразным редуцированную способность к длительным перелетам, которыми их предки могли пользоваться для поиска пропитания в условиях более стабильных экосистем раннего палеогена.

**6-2. Морфология и систематическое положение *Palaeortyx* – предполагаемых древнейших Phasianidae.** Ископаемый род *Palaeortyx*, включающий несколько видов курообразных птиц из раннего олигоцена – позднего миоцена Европы, Северной Азии и Африки, обычно считается древнейшим несомненным представителем Phasianidae s.l. При этом систематическое положение рода остается неясным (глава 4). Анализ остеологии *Palaeortyx* подтверждает его отнесение к Phasianoidea. Ряд признаков *Palaeortyx* соответствует эволюционному уровню Numididae или даже ископаемых Pagaortygidae, однако строение карпометакарпуса и коракоида указывает на продвинутость по сравнению с указанными группами. Сходство *Palaeortyx* с Odontophoridae и, в частности, с *Plitopachus*, незначительно и, по-видимому, плезиоморфно. Наибольшее сходство *Palaeortyx* проявляет с современными Rollulinae, но выглядит более примитивным. Это подтверждает вероятное базальное положение *Palaeortyx* в составе Phasianidae, до разделения на Rollulinae и Phasianinae.

**6-3. Происхождение и ранняя эволюция Phasianidae.** На роль предков Phasianidae больше всего подходит род *Paraortyx*, известный из Западной Европы уже начиная с позднего эоцена. Филогенетический анализ (глава 4) подтвердил включение *Paraortyx* в кроновую группу курообразных. Таким образом, происхождение фазановых могло иметь место в олигоценовое время на архипелаге Западной или Центральной Европы. Древнейшие находки филогенетически удаленных Rollulinae, Coturnicini и крупных фазанов в верхах нижнего миоцена Прибайкалья указывают на то, что ранняя диверсификация Phasianidae должна была иметь место в Азии в олигоцене – самом начале миоцена. Богатое таксономическое разнообразие курообразных в олигоцен-раннемиоценовых местонахождениях свидетельствует о том, что ранняя эволюция Phasianidae могла быть приурочена именно к субтропическим и тропическим лесным ландшафтам. Палеогеографическая гипотеза происхождения Rollulinae в Африке (Cai et al., 2018) не подтверждается; формирование единого афроазиатского ареала подсемейства может быть датировано не ранее чем поздним олигоценом.

**6-4. Фауны курообразных Евразии во время миоценового климатического оптимума (ранний – средний миоцен).** Репрезентативная палеонтологическая летопись курообразных Европы указывает на значительную преемственность фаун курообразных раннего миоцена региона по сравне-





**Рис. 8.** Структура фаунистических сообществ курообразных: ископаемых, происходящих из местонахождений: А – Сан-Жеран-ле-Пюи (Франция, ранний миоцен); Б – Тагай (Прибайкалье, ранний-средний миоцен); В – Сансан (Франция, средний миоцен); современных, на примере: Г – тропических лесов Малайского полуострова (Малайзия); Д – саванн и парков Индостана (Индия).

нию с позднеолигоценовыми. Экологический облик сообществ из раннего миоцена Франции, включающих несколько видов *Palaeortyx* и представителей *Querquedula*, не имеет аналогов как в современных фаунах, так и в среднемиоценовых (рис. 8). На границе раннего и среднего миоцена фауна курообразных Европы обогащается крупными формами и первыми представителями клады *Coturnicini*. Появление крупных фазанов в Европе может быть связано с их миграцией из Азии и соответствует палеобиогеографическому тренду по утиным и млекопитающим.

В южной части Восточной Сибири на границе раннего и среднего миоцена (местонахождение Тагай) существовало представительное сообщество фазановых птиц, включающее мелких *Palaeortyx*, древнейших *Rollulinae* и *Coturnicini*, а также как минимум две формы крупных фазанов. Экологическая структура сообщества фазановых Тагай сходна с таковой местонахождения Сансан во Франции и не имеет близких аналогов ни в современной фауне, ни в раннемиоценовых фаунах Европы. Более молодые (конец среднего миоцена) сообщества фазановых Монголии очень упрощены и по экологиче-

ской структуре сходны с современными фаунами полуоткрытых местообитаний, что отчетливо подчеркивает их эндемичный характер. Одновозрастные фауны Европы (например, Ла-Грив во Франции), напротив, имеют в целом архаичный облик и характеризуются присутствием древних ранне- и среднемиоценовых таксонов фазановых.

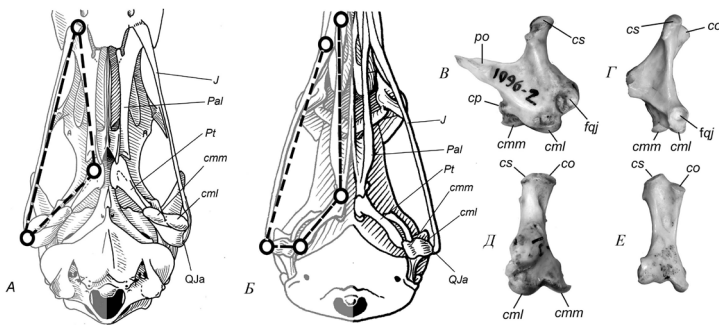
**6-5. Становление современных фаунистических сообществ Phasianidae Евразии (поздний миоцен – плейстоцен).** Имеющиеся отрывочные данные показывают, что валлезийские фауны фазановых Центральной Европы существенно отличались от предшествующих европейских сообществ таксономически, но при этом их экологический облик (определяемый разнообразием мелких форм, включая Rollulinae) мог быть в общих чертах сходным. В туролии восточной Европы наблюдается заметное падение таксономического разнообразия: в это время здесь известны только мелкие перепела *Chauvireria* и крупные фазаны; в середине туролия в регионе также появляются древнейшие серые куропатки, близкие к роду *Perdix*. Структура сообществ, очень сходная с восточноевропейской, прослеживается и в позднетуролийских фаунах Монголии. В то же время для туролия Центральной Европы (местонахождение Польгарди в Венгрии) характерна иная фауна, характеризующая более лесные обстановки. Сочетание бамбуковых куропаток, фазанов *Syrmaticus* и неспециализированных котурницин позволяет сблизить комплекс фазановых из Польгарди с современными фаунами равнинных или холмистых ландшафтов южного Китая.

В плиоцене – раннем плейстоцене происходило дальнейшее преобразование фаун фазановых птиц современного умеренного пояса Евразии. В Восточной Европе на смену *Chauvireria* приходят *Plioperdix pontica* (известны из зон млекопитающих MN 15–16a), общей морфологией сходные с современными *Coturnix*, но обладавшие более длинной кистью и, следовательно, более адаптированные к длительным перелетам. Собственно перепела (*Coturnix*) в Европе указаны только начиная с раннего плейстоцена. В раннем плиоцене южной Украины также сохраняются бамбуковые куропатки *Eurobambusicola*, а в раннем плиоцене южной Польши найден африканский род *Pternistis*. Крупные серые куропатки “*Perdix*” *inferna* характерны для плиоцена – раннего плейстоцена Восточной Европы, но также известны из позднего плиоцена Центральной Азии, где они сосуществуют с более мелким *P. margaritae* и другим европейским мигрантом – котурницином *Chauvireria minor*. В плиоцене – раннем плейстоцене Западной Европы *Chauvireria* и *Plioperdix* отсутствуют; здесь доминируют более примитивные котурницины *Palaeocryptonyx*; *Perdix* появляются только в раннем плейстоцене вместе с тетеревиными и перепелами. Примечательно безаналоговое сосуществование тетеревиных и павлинов в раннем плиоцене Балкан. В раннем плейстоцене (гелазии) пещеры Таврида в Крыму тетеревиные (*Lyrurus partium*, «*Lagopus*» *avata*) сосуществуют с перепелами и серыми куропатками в составе саванноподобных фаунистических ассоциаций наряду со страусами *Pachystruthio*.

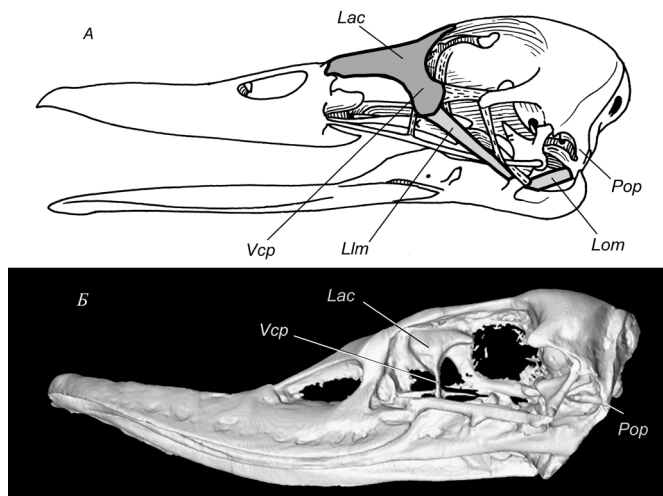
## Глава 7. АДАПТАЦИИ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА PRESBYORNITHIDAE И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВЫХ СПЕЦИАЛИЗАЦИЙ ГУСЕОБРАЗНЫХ

**7-1. Вводные замечания.** Предыдущие исследователи (Olson, Feduccia, 1980; Feduccia, 2007) пытались сблизить ископаемых гусеобразных пресбиорнитид с современными утиными по части экологии питания, при этом детальный функциональный анализ строения челюстного аппарата не проводился. Интригующей особенностью *Presbyornis* является необычная морфология квадратной кости, сходная с таковой курообразных (Elzanowski, 2014). В проведенном функциональном анализе сделана попытка ответить на вопросы, как в строении челюстного аппарата может сочетаться клюв продвинутого утинового типа (характерный для пресбиорнитид) с плезиоморфной квадратной костью, и какое это сочетание имеет значение для вероятного фильтрационного питания у *Presbyornis*? Проанализированы адаптации к фильтрационному питанию у современных уток и предпринята попытка проследить их наличие у пресбиорнитид. В качестве опорных представлений в функциональном анализе использовались механические и описательные модели кинетики челюстного аппарата уток, разработанные Дж. Цвирсом (Zweers et al., 1977) и Ф.Я. Дзержинским (1972, 1982, 1993) и частично подтвержденные радиографическим анализом (Dawson et al., 2011).

**7-2. Основные структурные адаптации челюстного аппарата современных уток к фильтрационному питанию.** Анатомические основы фильтрационного питания проанализированы на крякве с учетом отдельных особенностей у других форм. Кряква способна к высокочастотной фильтрации (до 17 циклов в сек; Zweers et al., 1977), требующей особого устройства челюстного аппарата. У утиных квадратная кость (ключевой элемент в кинетике челюстного аппарата) морфологически преобразована: косая ориентация продольных осей мышелков для нижней челюсти приводит к тому, что они располагаются субпараллельно длинной оси крыловидной кости (рис. 9).



**Рис. 9.** Сравнение челюстного аппарата *Presbyornis* и современной кряквы: А – трех-звенный небный аппарат кряквы, Б – четырехзвенный аппарат курообразных и пресбиорниса (по: Дзержинский, 1993); В, Д – квадратные кости кряквы с латеральной и каудальной сторон;



Г, Е – то же, для пресбиорниса.

**Рис. 10.** Черепа *Presbyornis* (Б) и современной кряквы (А) сбоку. Для пресбиорниса ха-

Каудальное смещение квадратно-челюстного сочленения выносит и этот сустав на ту же ось. Устроенный таким образом небный аппарат включает у уток только три звена: скуловую дугу, небные кости и единое звено, составленное птеригоидом и квадратной костью (Держинский, 1972, 1993). Сближенные ушные головки (otic carituli) квадратной кости уток приводят к формированию функционально одностороннего ушного отростка, сочленяющегося с субсферической впадиной на основании черепа. Такое устройство квадратно-черепного сустава позволяет производить не только типичное для птиц ростокаудальное качание квадратной кости, но вдобавок и ее ротацию вокруг длинной дорсовентральной оси (подтверждено *in vivo*: Dawson et al., 2011). С ротационной подвижностью квадратной кости связано отсутствие у утиных дополнительного сочленения между птеригоидом и глазничным отростком квадрата. Роstralно у уток небные кости и скуловая дуга прикрепляются к подвижной верхней челюсти необычным для птиц образом в одной точке. Такое устройство небного аппарата Держинский (1993) считал адаптацией к высокочастотным протракционно-ретракционным движениям подвижной верхней челюсти при фильтрационном кормлении уток. Отмеченное строение упрощает кинематический аппарат верхней челюсти, снижая возможные внутренние деформации и моменты инерции при высокочастотной фильтрации.

Другая важная черта челюстного аппарата гусеобразных птиц (кроме *Mergus*) – наличие уникальной слезно-нижнечелюстной связки, тянущейся косо от вентрокаудального отростка слезной кости к нижней челюсти (рис. 10) и препятствующей каудальному смещению последней (Держинский, 1982, 1993). Эта связка передает усилие на череп через вентрокаудальный отросток слезной кости, форма которого варьирует в зависимости от степени специали-

зации к фильтрационному питанию. У краквы и других фильтрующих уток этот отросток крупный и ориентирован каудально. Затылочно-нижнечелюстная связка у уток ориентирована субгоризонтально благодаря тому, что начинается на значительно выдающихся вентрально околотатылочных отростках черепа. При таком расположении она эффективно противодействует роstralному смещению нижней челюсти (Держинский, 1972, 1995; Bout, Zweers, 2001). Таким образом, у утиных реализована система фиксации нижней челюсти относительно черепа при помощи двух мощных связок, что представляется критичным компонентом, обуславливающим способность к фильтрационному питанию. Связки препятствуют роstralному и каудальному смещению нижней челюсти во время забора или выброса воды из ротовой полости. Закрепленная нижняя челюсть создает надежную опору для мощных мышц языка, обеспечивающих его поршнеобразные движения.

**7-3. Анализ адаптаций челюстного аппарата *Presbyornis*.** Квадратная кость у *Presbyornis* устроена по типу курообразных, без каудального сдвига квадратно-скулового сочленения и без смещения осей нижнечелюстных мышечков. Ушной отросток квадратной кости двухголовчатый. Ориентация суставных поверхностей ушного отростка исключает возможность ротации квадратной кости вокруг ее дорсовентральной оси. На квадратной кости имеется отпечаток сочленения между глазничным отростком и птеригоидом. Небный аппарат пресбиорниса явственно состоит из четырех звеньев. Роstralно скуловая дуга и небные кости прикрепляются к подвижной верхней челюсти независимо; точки их прикрепления разнесены. В совокупности все отмеченные особенности указывают на то, что протракция верхней челюсти по типу современных уток у *Presbyornis* не могла осуществляться. Для пресбиорнисов не удается проследить наличие следов присутствия связочного аппарата, фиксирующего нижнюю челюсть относительно возможных сдвигов краниально и каудально. Нисходящий отросток слезной кости очень тонкий и ориентирован преимущественно вентрально, что свидетельствует о том, что он главным образом поддерживал слезно-скуловую связку, но не каудально ориентированную слезно-нижнечелюстную связку. Околотатылочные отростки не выступают заметно вентрально, затылочно-нижнечелюстная связка была ориентирована более косо (как у *Mergellus*) и не могла эффективно препятствовать роstralному смещению нижней челюсти.

**7-4. Фильтрационное питание у *Presbyornis*.** Отмеченные особенности строения черепа *Presbyornis* показывают, что в целом кинематика верхней челюсти у этих птиц была сходна с таковой курообразных. В отсутствие системы фиксации нижней челюсти *Presbyornis* не мог осуществлять эффективную фильтрацию мелких пищевых объектов посредством поршнеобразных движений языка по типу современных уток. Общее строение челюстного аппарата у *Presbyornis* сопоставимо с таковым у нефилтрирующих *Anseranas*.

**7-5. Пищевая экология *Presbyornis* и ранняя эволюция гусеобразных.** Предполагаемая первоначальная адаптация гусеобразных к фильтрационному питанию не подтверждается функциональным анализом строения

челюстного аппарата пресбиорнитид. Общая способность к фильтрации относительно крупных пищевых объектов посредством расширенного клюва (как у *Presbyornis*) требует незначительного преобразования челюстного аппарата, в то время как эффективная фильтрация очень мелких пищевых объектов – более существенных и сложных адаптаций. По нашим представлениям *Presbyornis* иллюстрирует этап в эволюции Anseriformes, когда представители этой линии переключились с питания прикрепленными водными растениями (как Anhimidae) на потребление плавающих объектов. Поначалу они могли фильтровать только относительно крупные пищевые объекты, захватывая увеличенный объем воды вместе с кормом. Кинематический аппарат, позволяющий эффективную высокочастотную фильтрацию мелких пищевых объектов, по-видимому, возник позже в эволюции гусеобразных; его эволюционное формирование может рассматриваться как постепенный процесс.

## **Глава 8. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ANATIDAE И ЭВОЛЮЦИЯ ФАУН УТИНЫХ ЕВРАЗИИ В КАЙНОЗОЕ**

### **8-1. Происхождение и причины эволюционного успеха утиных.**

Утиные – единственная таксономически разнообразная группа среди современных Anseriformes, эволюционный успех которой до настоящего времени не находил объяснения. Древнейшие известные Anatoidea (Anatidae s.l.) – позднеэоценовые *Romainvillia* – сохраняют некоторые остеологические черты, присущие пресбиорнитидам и рассматриваются как переходное звено между ними и современными утиными (Maug, 2008). Это позволяет считать пресбиорнитид вероятными предками Anatoidea или, возможно, предками всех Anseres. Находка *Romainvillidae* в позднем эоцене Восточного Казахстана позволила выдвинуть гипотезу азиатского происхождения Anatidae s.l. от позднеэоценовых потомков пресбиорнитид (Зеленков, 2018). Становление Anatidae s.l. могло быть связано с глобальным падением уровня мирового океана в позднем эоцене (Miller et al., 2005), приведшим к обмелению эпиконтинентальных морских бассейнов в Азиатской части Евразии и появлению обширных мелководий. Появляющиеся в это время *Romainvillia* могут представлять собой потомков *Presbyornithidae*, освоивших питание мелкими объектами на временных или постоянных водоемах, где при обедненном таксономическом составе водных организмов имели место вспышки численности отдельных форм (Невеская, 1999; Попов и др., 2009). Череп *Romainvillia* пока не известен, но укороченные задние конечности указывают на выраженность адаптаций утинового типа. Пресбиорнитиды использовали свои удлинённые ноги для добычи корма, связанного с субстратом: в этом случае, чем длиннее конечность, тем больший диапазон глубин доступен птице. При освоении фильтрационного питания очень мелкими пищевыми объектами птица может перейти к потреблению планктона или плейстона; она более не зависит от субстрата, а способность к плаванию позволяет эксплуатировать практически безграничные площади водной поверхности. Это стимулирует переход от бродильной к плавательной локомоции и выработку соответствующих адаптаций.

**8-2. Специализация к нырянию у ранних гусеобразных.** Освоение плавательной локомоции открыло гусеобразным возможность перехода к нырянию. Комплекс нырковых адаптаций независимо развился в нескольких группах Anatidae, эволюционная история которых прослеживается с позднего олигоцена (Worthy, Lee, 2008). Древнейшая известная попытка освоить гусеобразными эту экологическую нишу представлена позднеэоценовой *Cousteauvia* из Восточного Казахстана, характеризующейся необычной морфологией, примитивной по отношению к Romainvilliidae. Тарсометатарсус *Cousteauvia* схож с таковым Mergini по пропорциям, но характеризуется рядом существенных морфологических отличий, свидетельствующих об особенной морфофункциональной специализации. Проксимально расположенный отпечаток m. tibialis cranialis указывает на приоритет скорости дорсального сгибания («гиперэкстензии») над силой, что характерно для быстрых пловцов, преследующих добычу под водой (Zeffe, Norberg, 2003). Специализация к нырянию, однозначно демонстрируемая утолщенными стенками кости, у *Cousteauvia* была достигнута на более плезиоморфном типе устройства задней конечности. Для *Cousteauvia* характерно остеологическое сходство с Anseranatidae и ископаемыми Presbyornithidae, выражающееся в наличие интертарсального сустава, ограничивающего ротацию и медиальное отклонение тарсометатарсуса, как у всех птиц-бродильщиков. Кажущееся «несовершенство» плавательных адаптаций у *Cousteauvia* по сравнению с современными утиными, несомненно, отражает в целом отличный экологический облик этой вымершей формы.

**8-3. Становление кроновой группы Anatidae (олигоцен – ранний миоцен).** Палеонтологическая летопись подтверждает происхождение кроновых Anatidae в олигоцене в соответствии с молекулярными оценками (Sun et al., 2017). Среди утиных первой половины олигоцена удается надежно определить только мелких представителей Romainvilliidae (Mayr, 2017). В позднем олигоцене стволовые утиные сохраняются, но также появляются представители кроновой группы: базальные Охуриновые и *Australotadorna* в Австралии (Worthy, 2009), *Mionetta* во Франции и Казахстане. Примечательна переходная фауна утиных конца раннего олигоцена северного Казахстана, включающая как архаичные таксоны, так и продвинутые формы (*Mionetta*). В раннем миоцене *Mionetta* и близкие Dendrocheninae широко расселились за пределы Европы: они известны из Намибии (Mouger-Chauviré, 2008), Северной Америки (Livezey, Martin, 1988) и Приаралья (“*Anas*” *oligoaena*). Крупные формы позднего олигоцена – раннего миоцена Евразии представлены стволовыми утиными Paranygocidae (Mayr, Smith, 2017).

**8-4. Утиные миоценового климатического оптимума (ранний–средний миоцен).** Климатическому оптимуму неогена, характеризовавшемуся наивысшими абсолютными температурами за последние 20 млн. лет (Hilgen et al., 2012), соответствуют репрезентативные фауны утиных из местонахождения Сансан в южной Франции и несколько более древнее сообщество из местонахождения Тагай на Байкале. В тагайской фауне (>15 млн л. н.) представлены девять таксонов утиных, представляющих как вымершие, так и со-

временные роды (для всех это первое появление в палеонтологической летописи): несколько видов мелких уток *Mioquerquedula*, остеологически сходных с современными *Nettapus*, средних размеров неныряющая утка *Chenoanas*, нырковые утки, сходные с *Clangula*, ископаемый вид *Aix* и *Tadorna* spp., а также неопределимые гуси. Не исключено, что эта фауна может представлять результат автохтонной эволюции утиных на территории Центральной Азии в раннем миоцене, поскольку в это время в Казахстане и прилегающих регионах сформировался пояс крупных и мелких озер.

Сходные фауны утиных прослеживаются на протяжении всего среднего миоцена и, по-видимому, получили самое широкое распространение на территории современного умеренного пояса Евразии (Zelenkov, 2016b; Zelenkov et al., 2018). В местонахождении Сансан, удаленном от Байкала на 7000 км, присутствуют общие виды с Тагаем. Дисперсия азиатских утиных в Европу в среднем миоцене (~13.9 млн л. н.) соответствует палеобиогеографическому тренду, выявленному ранее по млекопитающим. В Центральной Азии сходная фауна известна из среднемиоценового (~13–11 млн л. н.) местонахождения Шарга в западной Монголии (Zelenkov, 2016b). Здесь присутствуют все те же роды утиных, что и в Тагае: *Mioquerquedula*, *Chenoanas*, *Aix*, *Tadorna*, хотя видовой состав несколько меняется. В фауне Шарги проявляется разнообразие нырковых уток, представленных вымершими родами *Sharganetta*, *Protomelanitta* и *Nogusunna*. Ряд форм имел широкое распространение в Евразии в середине/конце среднего миоцена: *Nogusunna conflictoides* присутствует в местонахождении Штайнхайм в Германии. *Chenoanas asiatica* известна из северного Китая, а из северного Кавказа известна предполагаемая *Mioquerquedula*. В целом, средний и начало позднего миоцена могут характеризоваться как эпоха возникновения большинства современных филогенетических линий (родов) утиных (Sun et al., 2017), что находит подтверждение и в палеонтологической летописи.

#### **8-5. Фауны современного типа (поздний миоцен – современность).**

В позднем миоцене на всей территории Евразии отмечается прогрессивное похолодание и аридизация климата (Hilgen et al., 2012); происходит смена архаичных среднемиоценовых фаун околородных птиц на фауны современного типа (Zelenkov, 2016b). Отрывистые сведения указывают на то, что в начале позднего миоцена (валлезий) фауны утиных Европы принципиально не изменились по сравнению со среднемиоценовыми. Существенная реорганизация фаун утиных умеренных широт Евразии происходит во второй половине позднего миоцена: начиная с туролия полностью преобладают современные роды. В это время на континентальных отложениях на смену предыдущим доминантам – нырковым уткам из трибы *Mergini* – приходят *Aythiini*, примитивные утиные *Chenoanas* и *Mioquerquedula* заменяются утками из рода *Anas* s.l., исчезают из летописи или становятся очень редкими *Tadornini*; место крупных утиных занимают представители родов *Anas* и *Branta*, а также их вымершие родственники; появляются лебеди (род *Cygnus*). Эти представления основаны на богатых фаунах утиных позднего миоцена и раннего плио-



цена Западной Монголии (Zelenkov, 2016b), а также отдельных (пока немногочисленных) находках утиных в позднем миоцене Центральной и Восточной Европы (например, Zelenkov, Panteleyev, 2015; Зеленков, 2016; Ковальчук и др., 2017). В результате отмеченной реорганизации фауны утиных обретают, по сути, современный таксономический состав и экологический облик на родовом уровне (Zelenkov, 2016b).

Позднеплиоценовая-раннеплейстоценовая эволюция фаун утиных Евразии остается слабо охарактеризованной палеонтологически. Примечательна находка очень мелкого ископаемого вида *Sibirionetta* в раннем плейстоцене Прибайкалья. Важное палеобиогеографическое значение имеют *Spatula praeclypeata* и *Tadorna petrina* из пещеры Таврида. *Spatula praeclypeata* представляет собой древнейшую находку группы в палеонтологической летописи и, по всей видимости, относится к первой волне расселения широконосок в Старом Свете. Пищевая специализация широконосок, заключающаяся в способности крайне эффективно извлекать мелкие пищевые частицы из детритной смеси (Kooloos et al., 1989; Gurd, 2007), указывает на становление группы в условиях водоемов, обедненных макроорганикой. Появление широконосок в раннем плейстоцене позволяет предполагать, что их эволюционное формирование могло быть связано с нарастающей аридизацией климата и падением уровня Мирового океана в гелазии (Miller et al., 2020). Широконоски становятся обычными по всей Европе в среднем плейстоцене (Tytberg, 1998, 2008) – их способность к эффективному питанию в относительно олиготрофных водоемах могла в конечном счете определить их эволюционный успех и широкое распространение в «холодных» фаунах позднего плейстоцена и современности. Как и широконоска, огари также обычны в среднем плейстоцене Европы, но более древние находки этих птиц единичны. Отсутствие *Tadorna* в позднем миоцене – раннем плейстоцене Австралии указывает, что ранняя эволюция огарей могла иметь место в Евразии. Ископаемые виды утиных известны из Евразии вплоть до позднего плейстоцена.

**8-6. Эволюция сообществ нырковых уток в миоцене Евразии.** Анализ палеонтологической летописи нырковых уток в миоцене показывает выраженную этапность эволюции их фаун. В олигоцене – раннем миоцене одной из доминирующих групп утиных были *Oxyurinae* s.l. На рубеже раннего и среднего миоцена в континентальных отложениях Евразии и Северной Америки преобладают *Mergini*, при этом они отсутствуют в богатых морских фаунах этого времени. Появление *Mergini* в эпоху гумидного климата в конце раннего – среднем миоцене соответствует молекулярным представлениям о дивергенции клады (Sun et al., 2017). Континентальные водоемы в это время были богаты животной пищей и могли способствовать диверсификации группы. В позднем миоцене (туролии) *Mergini* появляются в морских отложениях и полностью исчезают из континентальных, где они заменяются *Aythini*. По-видимому, с нарастанием аридизации климата в конце миоцена базальные *Mergini* были вынуждены осваивать более кормные морские местообитания: около 8 млн л. н. в Азии устанавливается муссонный режим,

вызывавший рост биопродуктивности мирового океана за счет глобального увеличения сноса с материков некоторых элементов, в первую очередь, фосфора (Filippelli, 1997). По молекулярным данным родовая дивергенция *Mergini* завершается как раз около 8 млн л. н. (Sun et al., 2017).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Систематическое изучение значительного объема палеонтологических материалов по ископаемому разнообразию курообразных и гусеобразных птиц (парвкласс *Galloanseres*) позволило реконструировать основные этапы эволюции этих двух групп (в том числе, формирование фаун современного типа) в кайнозое Евразии – с позднего палеоцена и раннего эоцена по плейстоцен. Древнейшие кайнозойские *Galliformes* и *Anseriformes* представлены стволовыми группами в позднем палеоцене – раннем эоцене; первые кроновые представители обоих отрядов (в качестве ископаемых семейств современной радиации) сменяют стволовые группы в позднем эоцене (бартон–приабон) и прослеживаются в фаунах вплоть до середины раннего миоцена. Представители современных семейств *Phasianidae* и *Anatidae* впервые появляются уже в позднем олигоцене и к раннему миоцену начинают доминировать в фаунах *Galloanseres* современного умеренного пояса Евразии.

Курообразные *Paraortygidae*, характерные для позднего эоцена – олигоцена Евразии, впервые реконструированы как члены кроновой радиации отряда и сестринская группа к *Phasianoidea*. Они рассматриваются как наиболее вероятные предки современного семейства фазановых. Древнейшие *Phasianidae* представлены мелкими лесными формами, морфологически и, по-видимому, экологически сходными с современными джунглевыми куропатками *Rollulinae* – последние появляются в летописи на рубеже раннего и среднего миоцена вместе с крупными фазанами нескольких ископаемых родов. Для ранне- и среднемиоценовых авифаун Евразии характерно повышенное таксономическое разнообразие *Galliformes*, вполне сравнимое (с учетом неполноты летописи) с таковым современности Юго-Восточной Азии. В Центральной Европе такое разнообразие сохраняется до позднего миоцена. В среднем миоцене – раннем плиоцене Евразии крупную радиацию претерпевают перепелиные *Coturnicini*, экологически связанные с более открытыми местообитаниями. Ископаемые роды *Palaeocryptonyx*, *Chauvireria*, *Tologuica* и *Plioperdix* реконструируются как все более прогрессивные представители этой трибы, близкие к современным *Coturnix*. Таксономическое разнообразие *Galliformes* минимально в позднем миоцене (2–3 формы в локальных фаунах) и вновь несколько увеличивается в плиоцене. В плиоцене Европы также документируется уникальное сосуществование *Tetraonini* и *Pavonini*. Современные роды *Phasianidae* появляются в раннем–позднем плиоцене, современные виды – в раннем–среднем плейстоцене (калбрии–чибании). Ископаемые виды курообразных не известны позднее начала среднего плейстоцена.

Древнейшие *Anseriformes* представлены палеоцен-раннеэоценовыми бродильщиками *Presbyornithidae* и крупными, отчасти похожими на

паламеды *Naranbulagornis*; в позднем эоцене они сменяются ныряющими *Cousteauvia* и первыми «утками» Romainvilliidae – близкими родственниками Anatidae и предполагаемыми потомками пресбиорнисов. Происхождение Anatidae связывается с освоением потомками пресбиорнисов способности к фильтрации мелких пищевых объектов и, таким образом, с переключением на питание, не привязанное строго к субстрату (берега и дно водоемов). Это спровоцировало эволюционный переход от бродильных к укороченным плавательным конечностям и открыло возможности для дальнейшей специализации и диверсификации утиных. Anatidae доминируют в фаунах гусеобразных начиная с середины олигоцена и характеризуются заметным таксономическим и экологическим разнообразием на протяжении всего миоцена. В среднем миоцене в континентальных водоемах обычно представляли трибы Mergini, которые в позднем миоцене заменяются Aythyini. До второй половины позднего миоцена в летописи преобладают стволые представители современных линий, такие как *Anserobranta* (стволовые Anserinae) и *Chenoanas* (стволовые Anatinae). Некоторые современные роды утиных (например, *Tadorna*) появляются уже в среднем миоцене, но в целом фауны Anatidae обретают современный облик (на уровне рода) только во второй половине позднего миоцена. Древнейшие находки современных видов относятся к концу раннего плейстоцена. При этом отдельные ископаемые виды утиных прослеживаются в фаунах Евразии вплоть до позднего плейстоцена.

## ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. Зеленков, Н. В. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 1. Род *Tologuica* gen. nov. / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Палеонтол. журн. – 2009а. – № 2. – С. 86–92.
2. Зеленков, Н. В. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии: 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Палеонтол. журн. – 2009б. – № 3. – С. 79–86.
3. Зеленков, Н. В. Филогенетический анализ некоторых неогеновых родов фазановых птиц (Aves: Phasianidae) / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2009. – № 4. – С. 77–82.
4. Зеленков, Н. В. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrmaticus* / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Палеонтол. журн. – 2010. – № 3. – С. 79–87.
5. Зеленков, Н. В. Нырковые утки из среднего миоцена западной Монголии / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2011а. – № 2. – С. 70–77.
6. Зеленков, Н. В. Морфологические гемиплазии в кластических исследованиях филогении (на примере птиц) / Н. В. Зеленков // Зоол. журн. – 2011б. – Т. 90. – № 7. – С. 883–890.
7. Зеленков, Н. В. Речные утки (Aves: Anatidae) из среднего миоцена Монголии / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Палеонтол. журн. – 2012. – № 4. – С. 88–95.
8. Зеленков, Н. В. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2012а. – № 5. – С. 74–85.
9. Зеленков, Н. В. Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (западная Монголия) / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2012б. – № 6. – С. 59–71.
10. Зеленков, Н. В. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии / Н. В. Зеленков // Зоол. журн. – 2013а. – Т. 92. – № 9. – С. 1077–1087.
11. Зеленков, Н. В. Система птиц (Aves: Neornithes) в начале XXI века / Н. В. Зеленков // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2013б. – Прил. № 2. – С. 174–190.
12. Зеленков, Н. В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) / Н. В. Зеленков // Зоол. журн. – 2014. – Т. 93. – № 10. – С. 1173–1185.

13. Зеленков, Н. В. Два новых вида гусеобразных (Aves: Anseriformes) из верхнего плейстоцена Якутии – первые вымершие виды четвертичных птиц с территории России / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Палеонтол. журн. – 2014. – № 6. – С. 70–79.
14. Тарасенко, К. К. Новые местонахождения наземных и морских позвоночных позднего миоцена в Адыгее (Россия, Северный Кавказ) / К. К. Тарасенко, А. В. Лопатин, Н. В. Зеленков и др. // Докл. Акад. наук. – 2014. – Т. 459. – № 6. – С. 726–729.
15. Зеленков, Н. В. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц / Н. В. Зеленков // Журн. общ. биол. – 2015. – Т. 76. – № 4. – С. 266–279.
16. Zelenkov, N. V. Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the late Miocene of the Sea of Azov / N. V. Zelenkov, A. V. Panteleyev // Paläontol. Zeitschr. – 2015. – V. 89. – № 3. – P. 515–527.
17. De Pietri, V. L. The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae / V. L. De Pietri, R. P. Scofield, N. V. Zelenkov, et al. // R. Soc. Open Sci. – 2015. – V. 3: 150635.
18. Зеленков, Н. В. Ревизия неворобыных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 1. Anseriformes / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2016a. – № 5. – С. 83–86.
19. Зеленков, Н. В. Ревизия неворобыных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 2. Galliformes / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2016b. – № 6. – С. 79–91.
20. Zelenkov, N. V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the Neogene fossil record of Asian birds / N. V. Zelenkov // Paleontol. J. – 2016. – V. 50. – № 12. – P. 1421–1433.
21. Stidham, T. A. North American–Asian aquatic bird dispersal in the Miocene: evidence from a new species of diving duck (Anseriformes: Anatidae) from North America (Nevada) with affinities to Mongolian taxa / T. A. Stidham, N. V. Zelenkov // Alcheringa. – 2017. – V. 41. – P. 222–230.
22. Ковальчук, А. Н. Позвоночные из понтических отложений Шкодовой Горы (северо-западное Причерноморье, верхний миоцен) / А. Н. Ковальчук и др. // Палеонтол. журн. – 2017. – № 4. – С. 78–92.
23. Зеленков, Н. В. Находки фрагментов скелетов птиц в среднем миоцене Северного Кавказа / Н. В. Зеленков // Докл. Акад. наук. – 2017. – Т. 477. – № 3. – С. 372–374.
24. Zelenkov, N. V. The middle Miocene duck *Chenoanas* (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range / N. V. Zelenkov, et al. // Pap. Palaeontol. – 2018. – V. 4. – P. 309–326.
25. Zelenkov, N. V. Possible filter-feeding in the extinct *Presbyornis* and the evolution of Anseriformes (Aves) / N. V. Zelenkov, T. A. Stidham // Зоол. журн. – 2018. – Т. 97. – С. 943–956.
26. Зеленков, Н. В. Древнейшая утка (Anseriformes, Romainvillia) в Азии и происхождение Anatidae / Н. В. Зеленков // Докл. Акад. наук. – 2018. – Т. 483. – № 2. – С. 228–230.
27. Zelenkov, N. V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia / N. V. Zelenkov // J. Vertebr. Paleontol. – 2019. – V. 38. – № 6. – P. e1531879.
28. Зеленков, Н. В. Систематическое положение Palaeortyx (Aves, ?Phasianidae) и замечания по эволюции Phasianidae / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2019. – № 2. – С. 84–93.
29. Zelenkov, N. V. A small stem-galliform bird (Aves: Paraortygidae) from the Eocene of Uzbekistan / N. V. Zelenkov, A. V. Panteleyev // C. R. Palevol. – 2019. – V. 18. – P. 517–523.
30. Зеленков, Н. В. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в Кайнозое / Н. В. Зеленков // Журн. общ. биол. – 2019. – Т. 80. – № 5. – С. 323–333.
31. Лопатин, А. В. Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму / А. В. Лопатин и др. // Докл. Акад. наук. – 2019. – Т. 485. – С. 381–385.
32. Волкова, Н. В. К разнообразию и морфологии Anserini (Aves: Anatidae) позднего миоцена Западной Монголии / Н. В. Волкова, Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2020. – № 1. – С. 70–77.
33. Зеленков, Н. В. Ревизия Plioperdix (Aves: Phasianidae) из плио-плейстоцена Украины / Н. В. Зеленков, Л. В. Горобец // Палеонтол. журн. – 2020. – № 5. – С. 90–101.
34. Zelenkov, N. V. The oldest diving anseriform bird from the late Eocene of Kazakhstan and the evolution of aquatic adaptations in the intertarsal joint of waterfowl / N. V. Zelenkov // Acta Paleontol. Polon. – 2020. – V. 65. – P. 733–742.
35. Зеленков, Н. В. Ревизия палеоцен-эоценовых монгольских Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2021a. – № 3. – С. 83–91.
36. Зеленков, Н. В. Новые таксоны птиц (Aves: Galliformes, Gruiformes) из нижнего эоцена Монголии / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2021b. – № 4. – С. 84–93.
37. Зеленков, Н. В. Дюктайский гусь (*Anser djuktaiensis*) и черный журавль (*Grus monacha*) в плейстоцене центральной Якутии / Н. В. Зеленков, Г. Г. Боевский // Докл. РАН, науки о жизни. – 2021. – Т. 499. – С. 304–308.

38. Zelenkov, N. V. Fossil birds from the Roof of the World: The first avian fauna from High Asia and its implications for late Quaternary environments in Eastern Pamir / N. V. Zelenkov, N. Sayfulloev, S. V. Shnaider // PLoS ONE. – 2021. – V. 16. – № 10. – P. e0259151.
39. Зеленков, Н. В. Юго-восточная Европа как арена эволюции позвоночных в позднем миоцене / Н. В. Зеленков и др. // Палеонтол. журн. – 2022. – № 2. – С. 93–108.
40. Зеленков, Н. В. Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula praesclureata* sp. nov.) – древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма / Н. В. Зеленков // Палеонтол. журн. – 2022. – № 6. – С. 92–104.

### Коллективные монографии и главы в них

41. Зеленков, Н. В. Класс Aves / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. – М.: ГЕОС, 2015. – С. 86–290.
42. Шнайдер, С. В. Человек на «Крыше мира»: результаты изучения памятников каменного века восточного Памира и Алайской долины в 2017–2021 годах / С. В. Шнайдер, Н. В. Зеленков, А. Ю. Федорченко и др. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2021. – 92 с.

### Статьи в сборниках и прочих изданиях

43. Zelenkov, N. V. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia / N. V. Zelenkov et al. // Oryctos. – 2008. – V. 7. – P. 213–222.
44. Зеленков, Н. В. Четвертичные гусеобразные Дюктайской пещеры (Юго-Восточная Якутия) / Н. В. Зеленков // Казарка. – 2008. – Вып. 11. – С. 13–21.
45. Зеленков, Н. В. Ранняя эволюция гусеобразных (Aves: Anseriformes) / Н. В. Зеленков // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. – СПб: ЗИН РАН, 2011. – С. 161–164.
46. Зеленков, Н. В. Современное состояние изученности птиц неогена Центральной Азии / Н. В. Зеленков, Е. Н. Курочкин // Аркадию Яковлевичу Тугаринову посвящается... Сборник научных статей. – Красноярск: КККМ, 2011. – С. 44–70.
47. Зеленков, Н. В. Древнейшая фауна птиц Байкала / Н. В. Зеленков, Н. В. Мартынович // Байкал. зоол. журн. – 2012. – № 3(11). – С. 12–17.
48. Зеленков, Н. В. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) / Н. В. Зеленков, Н. В. Мартынович // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2013. – Т. 2. – С. 73–93.
49. Zelenkov, N. V. New finds and revised taxa of early Pliocene birds from Western Mongolia / N. V. Zelenkov // Palaeornithological Research 2013. – Wien: Naturhistorisches Museum Wien. 2013. – P. 153–170.
50. Зеленков, Н. В. История уток Евразии в миоцене / Н. В. Зеленков // Казарка. – 2013. – Вып. 16. – С. 13–36.
51. Коблик, Е. Н. Что происходит с макросистематикой птиц? Четверть века после системы Сибли // Е. Н. Коблик, Н. В. Зеленков // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады. – Алматы: Мензбир. орнитол. об-во. – 2015. – С. 74–103.
52. Зеленков, Н. В. Авифауны Азии в мезозое и кайнозое (история становления современных сообществ птиц) / Н. В. Зеленков // XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады. – Алматы: Мензбир. орнитол. об-во. – 2015. С. 37–74.
53. Зеленков, Н. В. К истории авифаун аридного пояса Азии / Н. В. Зеленков // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. – 2017. – Т. 3. – С. 9–28.
54. Zelenkov, N. V. The revised avian fauna of Rudabanya (Hungary, Late Miocene) / N. V. Zelenkov // Contrib. Mus. Argentino Cien. Natur. – 2017. – № 7. – P. 253–266.
55. Зеленков, Н. В. Древнейший байкальский петух / Зеленков Н. В. и др. // Байкал. зоол. журн. – 2018. – № 2(23). – С. 5–10.
56. Зеленков, Н. В. Ископаемые птицы Монголии: история изучения и эволюция фаунистических комплексов / Н. В. Зеленков // Палеонтология, палеобиогеография и биостратиграфия Монголии (Тр. Совм. рос.-монг. палеонтол. экспед. Вып. 48.). – М.: ПИН РАН, 2019. – С. 76–103.
57. Зеленков, Н. В. Успехи изучения ископаемых птиц Монголии / Н. В. Зеленков // 50 лет Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции. Итоги. – М.: ПИН РАН, 2019. – С. 121–135.
58. Зеленков, Н. В. Разнообразие и эволюция ископаемых гусеобразных (Aves: Anseriformes) Евразии / Н. В. Зеленков // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. – М.: КМК, 2022. – С. 106–114.

59. *Зеленков, Н. В.* Изменчивость посткраниального скелета речных уток (*Anas s.l.*): выявление узлов приложения естественного отбора / Н. В. Зеленков // Современные проблемы биологической эволюции. – М.: ГДМ, 2022. – С. 308–310.

### Тезисы докладов

60. *Зеленков, Н. В.* Четвертичные гусеобразные Дюктайской пещеры (юго-восточная Якутия) / Н. В. Зеленков // Гусеобразные птицы Северной Евразии: Тез. докладов Третьего международного симпозиума. – СПб, 2005. – С. 124–125.
61. *Зеленков, Н. В.* Фазановые (Aves: Phasianidae) неогена Центральной Азии / Н. В. Зеленков // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2007. – С. 17–18.
62. *Зеленков, Н. В.* Ранняя эволюция гусеобразных: гемиплазии и филогенетическое положение пресбиорнитид / Н. В. Зеленков // Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями. – Элиста, 2011. – С. 34–35.
63. *Зеленков, Н. В.* Нырковые утки в миоцене Монголии / Н. В. Зеленков // Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями. – Элиста, 2011. – С. 34.
64. *Zelenkov, N. V.* Dynamics of the avifauna during the Neogene of Central Asia / N. V. Zelenkov / 8<sup>th</sup> International meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. – Vienna, 2012. – P. 31.
65. *Zelenkov N. V.* The northern-most fauna of fossil birds in Asia: Miocene birds from Baikal lake (Siberia) / N. V. Zelenkov, N. V. Martynovich / 11<sup>th</sup> European Association of Vertebrate Paleontologist Meeting. Abstracts – Villers-sur-Mer, France, 2013. – P. 70.
66. *Волкова, Н. В.* Филогенетическое положение ископаемых гусей из неогена Западной Монголии / Н. В. Волкова, Н. В. Зеленков // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2013 г. – С. 13–14.
67. *Volkova, N. V.* Birds from the late Miocene of Northern Kazakhstan / N. V. Volkova, N. V. Zelenkov // XII European Association of Vertebrate Paleontologist Meeting. Abstract Book. – Torino, 2014 – P. 153.
68. *Zelenkov, N. V.* Neogene birds of Eurasia: the state of the art / N. V. Zelenkov // 4<sup>th</sup> International Paleontological Congress. The history of life: the view from the Southern Hemisphere. Abstracts. – Mendoza, Argentina, 2014. – P. 639.
67. *Зеленков, Н. В.* Птицы и биохронология неогена Евразии / Н. В. Зеленков // Современные проблемы палеонтологии. Мат-лы LXI сессии Палеонтологического общества при РАН – СПб: ВСЕГЕИ, 2015. – С. 150–152.
68. *Zelenkov, N. V.* Revision of non-Passeriform birds from Polgardi (Hungary, late Miocene) N. V. Zelenkov // Society of Avian Paleontology and Evolution. 9 International meeting. – Diamante, Argentina, 2016. – P. 32.
69. *Зеленков, Н. В.* Авифауна Полгарди (верхний миоцен Венгрии): значение для реконструкции эволюции птиц Евразии в миоцене / Н. В. Зеленков / 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. – С. 237–239.
70. *Зеленков, Н. В.* Эволюция сообществ утиных (Aves, Anseriformes) Евразии в Кайнозое / Н. В. Зеленков // Современные проблемы биологической эволюции: мат-лы III междунар. конф. – М.: ГДМ, 2017. – С. 421–423.
71. *Сизов, А. В.* Новости изучения биоты Ангинской аллювиальной толщи Прибайкалья (ранний плейстоцен, бассейн верхней Лены) / А. В. Сизов и др. // Фундаментальные проблемы квартара: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. – М.: ГЕОС. – 2017. – С. 383–384.
72. *Зеленков, Н. В.* Изменчивость посткраниального скелета у речных уток (Anatidae: *Anas s.l.*) / Н. В. Зеленков // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. – М.: КМК, 2018. С. 155–156.
73. *Zelenkov, N. V.* Neogene evolution of continental Asian waterfowl communities (Aves, Anatidae) / N. V. Zelenkov // XVI Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontology. Abstract book. – Caparica, Portugal, 2018. – P. 204.
74. *Zelenkov, N. V.* Variability in the postcranial skeleton of the European dabbling ducks (Aves, Anatidae): identifying nodes of strong and relaxed selection / N. V. Zelenkov // J. Morphol. – 2019. – V. 280. – Suppl. 1. – P. S243.
75. *Беличенко, Е. С.* Древнейшие Anserinae (Aves: Anatidae) Северного полушария / Е.С. Беличенко, Н. В. Зеленков // ПАЛЕОСТРАТ-2022. – М.: ПИН РАН, 2022. – С. 10.
76. *Беличенко, Е. С.* Древнейшие гуси и лебеди из среднего и позднего миоцена Европы / Е.С. Беличенко, Н. В. Зеленков // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Мат-лы XLVIII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. – СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. – С. 192–193.

Подписано в печать 25 января 2023 г. Формат 60x84/16  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123