

На правах рукописи

ЗЕЛЕНКОВ
Никита Владимирович

ПТИЦЫ НЕОГЕНА ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2011

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН

Научный руководитель: профессор, доктор биологических наук
Куручкин Евгений Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Савинецкий Аркадий Борисович;
кандидат биологических наук
Коблик Евгений Александрович

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита состоится 23 марта 2011 г. в 15 час.
на заседании Диссертационного совета Д.002.212.01
при Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу:
117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33)

Автореферат разослан « » февраля 2011 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
кандидат геолого-минералогических наук

Ю.Е. Демиденко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Птицы – самый обширный класс наземных позвоночных животных, включающий почти 10 000 современных видов. Птицы обычны или многочисленны во многих современных экосистемах; они во многом определяют нынешний облик биосферы, и, соответственно, их роль велика в обороте энергии и химических элементов. Птицы зачастую занимают верхние уровни пищевых цепей и представляются удобным объектом для изучения взаимодействий внутри экосистем. Именно птицы на протяжении последних двух столетий служили модельными организмами в биологии: на основе изучения птиц выведены многие господствующие в настоящее время идеи и закономерности из областей функциональной морфологии, физиологии, зоогеографии, эволюции, экологии и поведения.

В то же время наши знания об эволюции птиц и представления об истории становления их современных сообществ остаются весьма ограниченными. Это во многом связано с отсутствием в скелете птиц хорошо сохраняющегося в ископаемом состоянии универсального маркера эволюционного уровня и систематического положения, каковым является, например, зубная система у млекопитающих (Курочкин, 1979, 1985). Кроме того, остатки птиц в ископаемом состоянии встречаются значительно реже (по сравнению, скажем, с остатками млекопитающих), а имеющиеся чаще всего представлены фрагментами длинных костей конечностей. Для определения ископаемых остатков необходимо сравнение не только с ранее описанными формами, но и со всем многообразием современных таксонов, для чего требуется обширная остеологическая коллекция современных птиц.

Неогеновые фауны птиц разных регионов Земного шара известны крайне неравномерно. Лучше всего в этом отношении изучена Европа, немного хуже – Америка, при этом Азия и Африка остаются одними из наименее изученных территорий. Ареалы многих современных групп птиц сильно отличаются от их же ареалов в палеогене и неогене. В частности, ряд высших таксонов, ограниченных сегодня в своем распространении Южной Америкой и первоначально считавшихся автохтонными элементами этого континента, найдены в прошлом на территории Европы. Азия в прошлом лежала на перекрестке прохорезов между Америкой и Европой, поэтому изучение истории авифаун на территории Азии видится ключевым моментом в исследовании эволюции как отдельных групп птиц, так и сообществ на территории Северного полушария. При этом особенно значимым является неогеновый этап в эволюции птиц. В неогене происходит расселение современных семейств, многие из которых появляются на рубеже палеогена–неогена, и становление современных родов, большинство из которых имеет миоценовое или плиоценовое происхождение. Множество современных видов птиц также найдено в конце неогена (преимущественно в позднем плиоцене). Вместе с тем, птицы, благодаря своей способности к полету, могут сравнительно легко мигрировать, избегая изменяющихся условий среды, и поэтому оказываются относительно надежными маркерами ландшафтно-климатических условий прошлого. Приспособления птиц к новым условиям, сопровождаемые морфологическими изменениями, могут быть прослежены на палеонтологическом материале, что, в свою очередь, также дает ценные данные об исторических изменениях ландшафтов.

Цель и задачи. Цель настоящей работы – изучение неогенового этапа в эволюции птиц на территории Центральной Азии.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Изучение новых материалов по птицам миоценовых и плиоценовых местонахождений Монголии и сопредельных территорий (Восточный Казахстан, Республика Бурятия, Тува).

- Ревизия ранее описанных материалов по птицам неогена Монголии, Восточного Казахстана и Забайкалья с целью уточнения систематического положения ряда таксонов на основании новых палеонтологических и сравнительно-osteологических данных.

- Анализ полученных данных для реконструкции эволюции отдельных родов и семейств птиц, а также для выявления связей изученных ископаемых авифаун с таковыми других территорий и выяснения истории становления современной центральноазиатской авифауны.

Научная новизна. Получен таксономический состав птиц из средне-миоценового местонахождения Шарга (самого богатого по числу таксонов неогенового местонахождения Азии). Кроме того, изучены новые материалы по неогеновым местонахождениям Хиргис-Нур 2, Чоно-Хариах 1 и 2, Шамар и Береговая. В результате данной работы установлено 16 новых родов и 23 новых вида птиц, уточнено систематическое положение ряда ранее описанных форм. Впервые в неогене обнаружены 5 современных родов птиц. Всего авифауна изученной территории в миоцене насчитывает теперь 57, а в плиоцене – 69 форм птиц.

Получены первые обширные данные о неогеновых сообществах воробьинообразных птиц в Азии по материалам из местонахождений Шарга, Береговая и Шамар.

Новые материалы позволяют реконструировать эволюцию некоторых групп и сообществ птиц в отдельные эпохи неогена на территории Центральной Азии. На примере воробьинообразных и фазановых птиц показано изменение ландшафтных условий на территории Центральной Азии от среднего миоцена к позднему плиоцену.

Практическая и теоретическая значимость. Полученные результаты имеют фундаментальное значение для понимания эволюции птиц в целом и для познания исторического развития отдельных их таксонов. Они могут быть использованы в работах по систематике и эволюции современных и ископаемых птиц, а также в работах, посвященных динамике природных условий в Азии в неогене. Наблюдаемое распределение птиц в различных местонахождениях полезно в качестве дополнительного источника данных при уточнении возраста вмещающих отложений.

Защищаемые положения.

- Изучены большие палеорнитологические материалы из неогена Монголии, России и Казахстана, по которым установлено 117 форм птиц, из них 16 описаны в качестве новых родов и 23 как новые виды.

- Фауна птиц Центральной Азии в среднем миоцене демонстрирует высокий эндемизм на родовом и семейственном уровнях; она выглядит несколько более древней, чем другие среднемиоценовые континентальные фауны птиц мира, будучи сопоставимой с раннемиоценовыми фаунами Европы и Северной Америки.

- Неогеновые фауны птиц Центральной Азии не имеют общих видов с одно-возрастными фаунами птиц других частей света вплоть до верхнего плиоцена, когда в Центральной Азии появляется *Plioperdix ponticus*.

- Современный облик фауны водных птиц на континентальных водоемах Евразии сформировался в конце позднего миоцена – начале раннего плиоцена. В это время роды птиц, ныне составляющие основу этой фауны, уже широко распространились на территории Восточной Европы, Центральной Азии и Северной Америки.

- Современная авифауна аридных ландшафтов Центральной Азии имеет, как минимум, верхнеплиоценовое происхождение, о чем говорят древнейшие находки аридных форм воробьиных из местонахождений Шамар и Береговая.

- Богатое разнообразие камышевкоподобных птиц в местонахождении Шарга представляет древнейшую находку сообщества воробьиных птиц подобного экологического облика.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 12 работ. Результаты диссертационной работы докладывались на Международной конференции к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (Москва, 2009), Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Оренбург, 2010), на Всероссийском совещании «200 лет отечественной палеонтологии» (Москва, 2009) и на Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2008, 2009, 2010).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, списка литературы и приложения. Текст изложен на 264 страницах, содержит 24 рисунка, в приложение включено 14 фототаблиц. Список литературы включает 311 источников, из них 239 иностранные.

Благодарности. Автор глубоко признателен научному руководителю д.б.н., проф. Е.Н. Курочкину за всестороннее содействие и помощь на всех этапах работы, а также сотрудникам лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН за возможность работать с остеологической коллекцией лаборатории. Урсула Гёхлих (Вена) и Тревор Уорти (Аделаида) любезно согласились предоставить фотографии и дополнительную информацию по некоторым таксонам птиц, за что автор им также крайне признателен. За обсуждение проблем, связанных с палеонтологией и эволюцией (в том числе и птиц) автор также благодарен А.О. Аверьянову, В.Р. Алифанову, И.В. Аськееву, И.А. Вислобоковой, К.Б. Герасимову, Г. Дайку, И.Г. Данилову, Ф.Я. Дзержинскому, А.В. Зиновьеву, А.А. Карху, А.В. Лопатину, Н.В. Мартыновичу, А.В. Пантелееву, Д. Поттсу, Е.К. Сычевской, А. Санчез-Марко и В.С. Терешенко.

Автор также выражает отдельную благодарность А.К. Агаджаняну за поддержку и плодотворные дискуссии в полевых работах, а также В.С. Зажигину за передачу на изучение материалов по неогеновым птицам Монголии.

Кроме того, в работе были так или иначе использованы коллекции современных и ископаемых птиц Зенкенбергского института во Франкфурте-на-Майне (куратор Геральд Майр), Института естественной истории в Берлине (кураторы Оливер Хампе и Сильке Франерт), Американского музея естественной истории в Нью-Йорке (кураторы Карл Мелинг, Марк Норель, Джоел Крэкرافт, Пол Свит и Мэргрет Харт), Национального музея естественной истории в Вашингтоне (кураторы Джеймс Дин, Сторрс Олсон, Марк Флоренс). Всем вышеуказанным лицам и учреждениям автор выражает глубокую благодарность.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Современное состояние изученности птиц неогена

Неоднородность изученности различных территорий в палеорнитологическом отношении и, как правило, широкие ареалы многих групп позволяют рассматривать неогеновый этап эволюции птиц на планете в целом, не отделяя Евразию от других континентов. Многие местонахождения птиц содержат единичные или малочисленные остатки, принадлежавшие одному или нескольким таксонам. С другой стороны, ряд родов или эволюционных линий птиц найдены в неогене всего в нескольких местонахождениях, часто весьма удаленных друг от друга. Учитывая это, для обзора современного состояния изученности птиц неогена имеет смысл рассмотреть последовательность смены фаун в основных местонахождениях с богатыми остатками птиц.

Приведен обзор самых богатых местонахождений мира с остатками птиц. Неравномерное распределение местонахождений и их разнородность позволяют только приблизительно восстановить эволюцию фаун птиц на протяжении миоцена и плиоцена.

Наиболее репрезентативные раннемиоценовые местонахождения известны из Европы: из Сан-Жеран-ле-Пуи (Франция) указано более 60 таксонов, большей частью, водных или околоводных птиц (Mourer-Chauviré, 1995). Несколько семейств, представленных в данном местонахождении, в настоящее время характерны для тропиков и не встречаются в Европе. Недавно репрезентативная фауна птиц, содержащая богатое разнообразие гусеобразных птиц, была открыта также в верхах нижнего миоцена (формация Бэннокбёрн) Новой Зеландии (Worthy et al., 2007). Наиболее богатые среднемиоценовые фауны известны из Европы: в частности, из местонахождения Сансан (Франция) указано 22 таксона (Cheneval, 2000), в основном, наземных или околоводных (но не морских) птиц. Фауны среднего миоцена, в отличие от раннемиоценовых, включают единичные ископаемые семейства птиц (Pelagornithidae, Palaelodidae, Zygodactylidae).

Позднемиоценовые фауны птиц обычно составлены из ископаемых видов современных родов. Наиболее богатые местонахождения известны с территории Северной Америки: так, из местонахождения Лав Боун Бед во Флориде определено более 25 таксонов птиц, среди которых отмечен только один ископаемый род грифа *Pliogyps* (Becker, 1987). Из позднемиоценовых и раннеплиоценовых отложений местонахождения Ли Кри Майн в Северной Каролине определено несколько десятков таксонов, в основном, морских и околоводных птиц, среди которых множество форм, сходных с современными видами (Olson, Rasmussen, 2001). Самое богатое по числу остатков птиц (более 10 000) плиоценовое местонахождение мира – Лангебаанвег (Южная Африка). Из Лангебаанвега определено несколько десятков таксонов, наиболее многочисленны в данном местонахождении остатки мелких фазановых рода *Francolinus*.

Богатые по числу таксонов птиц местонахождения позднего плиоцена известны с территории Европы, Северной Африки и Северной Америки. В позднем плиоцене появляется ряд современных видов, но в авифаунах этого возраста также присутствуют и вымершие роды.

Глава 2. Материал и методы исследования

В преобладающем большинстве случаев наши материалы по ископаемым птицам представлены изолированными фрагментами костей, реже – целыми костями. Морфологические ограничения, накладываемые на костно-мышечную систему птиц в связи с адаптациями к полету, способствуют тому, что, в большинстве случаев, индивидуальная изменчивость по остеологическим признакам выражена у птиц крайне слабо, что в свою очередь обычно позволяет идентифицировать их до вида по отдельным фрагментам костей. Этот подход наиболее «безопасен» с точки зрения возможных ошибок именно в случае с неогеновым материалом, поскольку в неогене птицы в основном представлены ныне живущими отрядами и семействами, обладающими предсказуемой (сходной с современными таксонами) морфологией.

Остатки неогеновых птиц, послужившие материалом для данной работы, были собраны в разные годы отрядами Совместных советско-монгольских палеонтологической и геологической экспедиций, а также, позднее, в результате работ Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции. Материалы из Бурятии поступили к нам от М.А. Ербаевой, сборы из Казахстана относятся, в основном, к старым сборам экспедиций ПИНа. Много материалов из Монголии и Казахстана была передана нам на изучение В.С. Зажигиным.

Всего остатки птиц происходят из 18 местонахождений (рис. 1), из которых 12 (Улан-Тологой, Шарга, Наран-Булак, Хиргис-Нур 2, Дзагсо-Хайрхан 1 и 4, Хунг-Куре, Явар, Чоно-Хариах 1 и 2, Таталы, Дзабхан, Шамар) расположены на территории Монголии, 3 – на территории России (Береговая, Тологой, Таралык-



Рис. 1. Основные местонахождения неогеновых птиц Центральной Азии. Обозначения: 1 – Хунг-Хуре; 2 – Улан-Тологой; 3 – Шарга; 4 – Чоно-Хариах 1 и 2; 5 – Явар 1; 6 – Дзагсо-Хайрхан 1 и 4; 7 – Хиргис-Нур 2; 8 – Калмакпай; 9 – Павлодар; 10 – Таралык-Чер; 11 – Шамар; 12 – Береговая; 13 – Тологой.

ОТДЕЛ	ПОДОТДЕЛ	СВИТА		ЗОНЫ МЛЕКО- ПИТА- ЮЩИХ	МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ					
		Восточный Казахстан, Тува	Монголия и Забайкалье		Восточный Казахстан, Тува		Монголия и Забайкалье			
ПЛИОЦЕН	Верхний		чикойская	16			Шамар Береговая Тологой			
				15			Таталы			
	Нижний		хиргис-нур	14			Явор 1 Дзагсо-Хайрхан 1 и 4	Чоно-Хариах 1 и 2 Дзабхан Хунг-Хурэ		
									Хиргис-Нур 2	
МИОЦЕН	Верхний	карабулак- ская		13	Калмакпай	Павлодар, Таралык-Чер				
		павлодар- ская		12						
				11						
		ишимская		10	Петропав- ловск					
	Средний			ошин	9					
					8					
					7			Наран- булак Шарга		
					6					
	Нижний			лу	5					
					4			Улан- Тологой		

Рис. 2. Схема стратиграфического положения неогеновых местонахождений с остатками птиц, изученными в настоящей работе.

Чер) и 3 – на территории Казахстана (Калмакпай, Павлодар, Петропавловск). Из этих местонахождений Улан-Тологой относится к нижнему миоцену, Шарга и Наран-Булак – к среднему миоцену, местонахождения Шамар, Береговая и Тологой – к верхнему плиоцену, остальные – к верхнему миоцену-нижнему плиоцену (рис. 2). Наиболее богатые сборы остатков птиц происходят из место-

нахождений Шарга, Хиргис-Нур 2, Чоно-Хариах 2, Шамар и Береговая. Для каждого местонахождения приведены краткие данные по фауне и обоснованию возраста отложений.

При полевых работах в 2010 г. А.К. Агаджаняном с участием автора данной работы были составлены новые описания разрезов основных миоценовых и раннеплиоценовых местонахождений в Монголии (Хиргис-Нур 2, Чоно-Хариах 1 и 2, Шарга), адекватные современному состоянию обнажений. Эти описания приведены в данной главе.

Глава 3. Систематическая часть

Семейство Struthionidae. Остатки страусов представлены, в основном, скорлупой, известной из верхов среднего миоцена – нижнего плиоцена Монголии. Костные фрагменты крупного страуса (крупнее современного африканского), относимые к *Struthio asiaticus*, известны из верхнего миоцена Восточного Казахстана (Павлодар) и верхнего плиоцена Бурятии (Береговая).

Семейство Phasianidae. Древнейшая находка фазановой птицы на территории Азии представлена описанным в настоящей работе неопределенным до рода фрагментом плечевой кости из раннего миоцена местонахождения Улан-Тологой. Данная плечевая кость принадлежала некрупной фазановой птице, размером с серую куропатку.

В среднем миоцене Монголии известны некрупные фазановые *Tologuica*, представленные в местонахождении Шарга двумя близкими видами: *T. aurogae* Zelenkov et Kurochkin, 2009 и *T. karhui* Zelenkov et Kurochkin, 2009, а также относительно крупным фазаном *Lophogallus naranbulakensis* Zelenkov et Kurochkin, 2010 из местонахождения Наран-Булак. *Tologuica* по размеру схожа с европейским олигоцен-миоценовым родом *Palaeortyx*, однако отличается рядом морфологических деталей, сближающих этот род с *Coturnix*, что выводится и на основании филогенетического анализа (Зеленков, 2009). *Tologuica* отличается от *Coturnix* более обширными отпечатками коротких мышц пальцев, что свидетельствует о ее более древесном образе жизни. *Lophogallus* демонстрирует морфологию, промежуточную между современными фазанами *Lophura*, с одной стороны, и *Pavo* и *Gallus*, с другой. Морфология *Lophogallus* подтверждает современные представления о примитивности кур и павлинов, и позволяют предполагать, что предками ныне живущих фазанов могли быть птицы подобного эволюционного уровня, т. е. сохранявшие в своем строении черты более примитивных таксонов.

Из верхнего миоцена Казахстана ранее был указан *Palaeoperdix* sp. (Курочкин, 1985). Данный род, известный из миоцена Европы, объединяет средних размеров фазановых птиц, самцы которых имели шпору на цевке. Из нижнего плиоцена Монголии известны мелкий фазианоид *Bantamux georgicus* Kurochkin, 1982 с неясными родственными отношениями внутри семейства и средних размеров фазан *Syrmaticus kozlovae* Kurochkin, 1985. Нами было проведено детальное сравнение *Syrmaticus kozlovae* с современными фазанами, подтвердившее ранее отмечавшееся сходство с родом *Phasianus*. Сходство ранних ископаемых представителей *Syrmaticus* и *Phasianus* подтверждает их филогенетическую близость.

В позднем плиоцене в Северной Монголии и Забайкалье обитали две крупные фазановые птицы: *Plioperdix ponticus* (Tugarinov, 1940) и *Perdix*

margaritae Kurochkin, 1985. *Plioperdix ponticus* – мелкая птица (размером с перепела), адаптированная к быстрому бегу, ранее был известен из Восточной Европы и Забайкалья, но теперь обнаружен нами и в Северной Монголии (местонахождение Шамар). Доисторическая «серая куропатка» *Perdix margaritae* была известна из местонахождения Береговая, но теперь также обнаружена в близком по возрасту местонахождении Шамар. Из Шамара, кроме того, известна еще одна фазановая птица, несколько более крупных размеров (первоначально описанная как *Lophura inferna* Kurochkin, 1985), но ее систематическое положение мы посчитали неясным.

Семейство Anatidae. Среднемиоценовое местонахождение Шарга содержит самую богатую по числу таксонов миоценовую фауну утиных в мире. Ранее из этого местонахождения была описана только одна мелкая утка *Anas sorogata* Kurochkin, 1976. В настоящее время в Шарге обнаружено три вида нырковых уток, как минимум два вида мелких речных уток (*Anatini*), два вида шипящих уток (*Cairinini*), как минимум, две формы пеганковых (*Tadornini*) и гуси (*Anserinae*). Нырковые утки в Шарге представлены тремя новыми эндемичными родами: *Sharganetta* Zelenkov, 2011, *Nogusunna* Zelenkov, 2011 и *Protomelanitta* Zelenkov, 2011. Филогенетическое положение *Sharganetta* и *Nogusunna* остается неясным – морфология плечевой кости указывает на крайне примитивный эволюционный уровень этих двух родов, отчасти сходный с таковым раннемиоценовых савковых *Mionetta Livezey et Martin, 1988* и *Manuherikia Worthy et al., 2007*. *Protomelanitta*, напротив, демонстрирует более прогрессивную морфологию плечевой кости и может оказаться базальным представителем трибы *Mergini*.

Речные утки представлены в Шарге крупной уткой из отдельного нового рода, обладавшей промежуточной морфологией между современными родами *Chenonetta* и *Anas* (и, таким образом, оказывающейся более продвинутой таксоном, чем *Matanas Worthy et al., 2007* из нижнего миоцена Новой Зеландии); к данному роду может относиться *Anas sansaniensis* Milne-Edwards, 1868 из среднего миоцена Европы. Кроме того, в Шарге обнаружены *Aix sp. nov.*, *Anas sorogata*, проявляющая сходство с *A. sгесса*, но вместе с тем обладавшая рядом примитивных черт, и как минимум еще одна очень мелкая утка, выделяемая нами в отдельный новый род и вид.

Пеганковые представлены в Шарге *Tadorna sp.* и еще одной формой неясного систематического положения. Кроме того, из Шарги известны коракويدы еще одного достаточно крупного представителя гусеобразных, сочетавшего в себе признаки пеганок и гусей.

Фауны верхнего миоцена и нижнего плиоцена Центральной Азии включают лебедя *Cygnus pristinus* Kurochkin, 1976, еще два или три вида лебедей неясного таксономического статуса, гусей *Anser devjatkini* Kurochkin, 1976 и *A. liskunae* Kurochkin, 1976, *Bonibernicla ponderosa* Kurochkin, 1985, еще одного гуся, первоначально описанного как *Heterochen vicinus* Kurochkin, 1985, но выделяемого нами в отдельный род, и несколько видов уток, включая три вида нырков из рода *Aythya*. Наше исследование подтвердило видовую самостоятельность всех вышеназванных форм, оспаривавшуюся некоторыми предыдущими исследователями (Mlíkovský, Švec, 1986). *A. devjatkini* и *A. liskunae* демонстрируют сходство с современными белыми гусями подрода *Chen* и, таким образом, могут свидетельствовать о более широком распространении белых гусей на территории Евразии в прошлом. *Bonibernicla ponderosa*, первоначально

помещенная в Tadorninae, на самом деле представляет собой некрупного гуся. К роду *Wanibernicla* также отнесена *Branta woolfendeni* Bickart, 1990 из сходных по возрасту отложений Северной Америки. Вероятно, *Wanibernicla* представляет собой предка современных *Branta*. Интересно отметить, что казарки и белые гуси, найденные в нижнем плиоцене Монголии, и сегодня сосуществуют в Северной Америке, где практически отсутствуют серые гуси.

Показано, что голотип *Anas molesta* Kurochkin, 1985 (корокоид) принадлежал нырковой утке, и таким образом этот вид перенесен в род *Aythya*. Кроме того, в нижнеплиоценовых отложениях Монголии известны еще две более крупные нырковые утки – *A. magna* Kurochkin, 1985 и *A. spatiosa* Kurochkin, 1976, а также *Aix* sp. и три или четыре вида речных уток рода *Anas*, определение более точного таксономического статуса для которых не представляется возможным.

Утиные птицы в верхнем плиоцене указанной территории представлены *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985 и *Anser tchikoicus* Kurochkin, 1985 из местонахождения Береговая.

Семейство Podicipedidae. Из нижнего плиоцена местонахождений Котловины Больших Озер известен ископаемый вид поганки *Podiceps solidus* Kurochkin, 1985. Подробное сравнение показало, что данная поганка сочетает признаки современных видов *P. nigricollis* и *P. auritus*, что, с одной стороны, подтверждает ее видовой статус, а с другой, предполагает, что она могла быть предком для одного или обоих указанных современных видов.

Семейство Pelecanidae. Из среднего миоцена местонахождения Шарга теперь известна ульнаре довольно мелкого пеликана, которую мы предварительно относим к европейскому ранне- и среднемиоценовому роду *Mioplecanus* Cheneval, 1984, также отличавшемуся некрупным размером.

Семейство Phalacrocoracidae. Два вида бакланов описаны из раннего плиоцена Западной Монголии: *Phalacrocorax mongoliensis* Kurochkin, 1976 и *Ph. reliquus* Kurochkin, 1985. Эти два вида отличаются размерами и обладают морфологией, близкой к современным представителям рода.

Suloidea gen. indet. Особый интерес представляет находка в Шарге двух фрагментов костей, несомненно принадлежавших птицам из клады *Suloidea*, объединяющей современных олуш, бакланов и змеешек, а также створчатых представителей этих групп. Один из образцов (симфизный фрагмент вилочки) очень напоминает таковой у олуш, но при этом не может быть отнесен к современным родам *Sula* и *Morus*. Другая кость (квадратум) принадлежала заметно более мелкой птице; она демонстрирует некоторое сходство с квадратумом олуш, но также похожа на таковой у змеешек. Мы предполагаем, что указанные фрагменты могли принадлежать вымершему семейству в составе *Suloidea* (возможно, эндемичному для Азии).

Семейство Palaelodidae. В материалах из Шарги определены остатки *Palaelodus* sp., сходного по размерам с *Palaelodus ambiguus* Milne-Edwards, 1869 из раннего и начала среднего миоцена Европы, но отличающегося рядом деталей. Это первая находка данного вымершего семейства фламингоподобных птиц на территории Азии.

Семейство Ciconiidae. В среднем миоцене местонахождения Шарга установлены кости аиста (*Ciconia* sp.). Ранее из верхнего миоцена-раннего плиоцена местонахождений Котловины Больших озер описан *Ciconia lucida* Kurochkin, 1976. Нами из этого возраста указывается находка ябиру (*Ephippiorhynchus* sp.).

Семейство Ardeidae. Из среднего миоцена Шарги описывается новый вид цапли относящейся к роду *Ardea*. Эта крупная форма (размером с большую белую цаплю) морфологически промежуточна между *A. alba* и другими видами рода *Ardea*. Современный вид *A. alba* отличается от других представителей рода рядом признаков, в том числе и остеологически. Находка нового вида позволяет заполнить морфологический ряд между большой белой цаплей и остальными видами этого рода. Кроме того, в Шарге обнаружена крупная цапля из группы выпей, определенный таксономический статус которой установить не удастся, и еще одна более мелкая цапля неясного систематического положения.

Из раннего плиоцена Монголии была описана некрупная ночная цапля *Nyctanassa kobdoena* Kurochkin, 1985. Новые материалы указывают, что данный вид имел отчасти промежуточную морфологию между современными *Nyctanassa* и *Nycticorax*.

Семейство Otididae. Из местонахождения Шарга установлены остатки средней по размеру дрофы. Небольшая дрофа также найдена в нижнеплиоценовых местонахождениях Котловины Больших озер. Фрагментарность образцов не позволяет точнее определить их таксономический статус, но мелкие формы могут быть конгенеричны роду *Gryzaja*, описанному из раннего плиоцена Восточной Европы.

Семейство Ergilornithidae. В среднем миоцене Шарги обнаружен эргильорнитид, близкий раннеолигоценовым *Ergilornis*. Эргильорнитиды рода *Urmioornis* известны в Центральной Азии из верхнего миоцена и раннего плиоцена (Курочкин, 1985). Из местонахождений Котловины Больших озер был описан *U. dzabghanensis* (Kurochkin, 1985), а из верхнего миоцена местонахождения Калмакпай в Казахстане – *U. orientalis* Kurochkin, 1981. Предполагаемый эргильорнитид известен и из верхнего миоцена Павлодара (Курочкин, 1985).

Семейство Gruidae. Ранее из нижнего плиоцена местонахождений Котловины Больших озер в Западной Монголии был описан журавль *Probalearica mongolica* Kurochkin, 1985. Ввиду того, что типовой вид рода *Probalearica* должен считаться младшим синонимом фламингоподобной птицы *Palaelodus*, а остальные описанные в составе *Probalearica* виды также должны быть исключены из состава этого рода (*P. crataegensis* относится к роду *Balearica*, *P. moldavica* должен быть исключен из *Gruidae*), мы предлагаем отдельное родовое название для ископаемого монгольского журавля. В составе этого нового рода, сочетающего признаки современных родов *Grus* и *Balearica* (последний род считается наиболее примитивным среди журавлиных), мы описываем еще один вид из нижнего плиоцена местонахождения Хиргис-Нур 2. Морфология журавлей из нижнего плиоцена Монголии позволяет предполагать, что наблюдаемая в настоящее время морфологическая дискретность между *Gruinae* и *Balearicinae* может объясняться вымиранием в прошлом ряда промежуточных форм, таких как новый род из свиты хиргис-нур.

Семейство Rallidae. В среднем миоцене местонахождения Шарга пастушковые птицы оказываются весьма разнообразны. Ранее отсюда были описаны *Porzana risilla* (Kurochkin, 1980) и *Palaeoramides tugarinovi* Kurochkin, 1980. К этому списку нами добавлен новый вид рода *Paraortyometra*. Род *Paraortyometra* известен из раннего и среднего миоцена Европы и Таиланда, а теперь найден и в Монголии. По-видимому, эти птицы внешне были схожи с современными

камышницами, но морфология цевки указывает, что они не были приспособлены к плаванию, как современные *Gallinula*. По строению цевки они, скорее, напоминали современных амазонских пастушков *Laterallus*, населяющих заросли растительности вблизи водоемов. Из Шарги известно еще три формы пастушковых птиц, установить определенный таксономический статус которых оказывается невозможным ввиду плохой сохранности материалов. Однако в целом в Шарге насчитывается, как минимум, шесть видов пастушковых, что превышает их число в других неогеновых местонахождениях Европы.

В нижнем плиоцене Монголии в местонахождениях Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариах 2 установлены *Gallinula* sp. и новый вид рода *Rallus*. Описанный ранее *Crex zazhighini* Kurochkin, 1980 существенно отличается от всех современных пастушковых, и он выделяется в отдельный род.

Семейство Charadriidae. Среди новых материалов из нижнего плиоцена местонахождения Чоно-Хариах 2 имеется кораконд, относимый к *Vanellochettusia* sp. Это первая находка современного рода в ископаемом состоянии.

Семейство Scolopacidae. В среднем миоцене местонахождения Шарга определен *Tringa* sp. Из нижнего плиоцена местонахождений Котловины Больших озер установлены *Calidris* sp., *Tringa* sp. и *Limosa lacrimosa* Kurochkin, 1985. Из верхнего плиоцена местонахождений Береговая и Шамар описываются новые виды родов *Limosa* и *Limnodromus*, а также *Gallinago* sp.

Семейство Laridae. Ранее представители семейства чайковых не были известны из неогена Центральной Азии. В среднем миоцене Шарги найдены остатки трех различных чайковых птиц неясного систематического положения. Две из указанных форм имеют мелкие размеры и, возможно, близки европейским мелким чайкам рода *Laricola*. Еще одна, более крупная, форма сочетает признаки как чаек, так и поморников. Из нижнего плиоцена местонахождений Котловины Больших озер установлены две формы чаек: одна размером с современную *L. canus*, другая – с *L. ichthyaeetus*.

Семейство Accipitridae. Какой-то крупный представитель этого семейства хищных птиц по одной когтевой фаланге установлен из нижнемиоценового местонахождения Улан-Тологой. Также одна фаланга была найдена нами в 2010 г. на среднемиоценовом местонахождении Шарга. К сожалению, такие находки не позволяют детализировать данные о миоценовых ястребиных в Азии. Из раннего плиоцена местонахождений Котловины Больших озер ранее описан орлан *Haliaeetus fortis* Kurochkin, 1985, а из верхнего плиоцена местонахождения Тологой в Забайкалье – орлан *Haliaeetus* sp.

Семейство Falconidae. Из верхнего миоцена местонахождения Павлодар известен мелкий сокол *Psushkinia pliosaena* (Tugarinov, 1935). Морфологически *Psushkinia* отличается от всех современных представителей, что не позволяет включать ее в род *Falco*, как это предполагалось некоторыми исследователями (Becker, 1987). Из верхнего плиоцена местонахождения Шамар описывается новый вид сокола современного рода *Falco*, по-видимому, представляющий собой отдельную ветвь эволюции соколов и не имеющий близких родственников среди современных видов.

Семейство Tytonidae. В среднем миоцене местонахождения Шарга найдена кость совы из семейства сипуховых. Фрагментарность находки не позволяет установить более точный таксономический статус данной формы. Это первая находка семейства на территории Азии в кайнозое.

Семейство Pteroclididae. Из среднего миоцена местонахождения Шарга определяется *Syrnhartes* sp. В раннем плиоцене местонахождений Котловины Больших озер также встречены остатки *Syrnhartes* sp. Ранее описанный отсюда вид *S. kashini* Kurochkin, 1985, выделен нами в отдельный род *Palaeosyrnhartes*.

Семейство Columbidae. Представитель голубиных впервые найден в кайнозое Азии в местонахождении Таралык-Чер в Республике Тува, Россия. Родовой статус находки установить невозможно.

Отряд Upupiformes. Из среднего миоцена Шарги известен единичный карпо-метакарпус, который проявляет наибольшее сходство с современными *Upupidae*, но не может быть отнесен к современным семействам *Upupidae* и *Phoeniculidae*.

Отряд Passeriformes. Остатки воробьинообразных достаточно обычны в среднемиоценовом местонахождении Шарга, откуда ранее были описаны *Oenanthe infima* Kurochkin, 1985 и *Anthus* sp. *O. infima* выделена нами в отдельный род семейства *Sylviidae*. Кроме того, из Шарги описываются четыре вида в двух новых родах этого семейства. Все обнаруженные в Шарге воробьиные птицы имели мелкие размеры (сравнимые с современными камышевками) и обладали морфологией, сходной с таковой современных *Acrocephalus*. Установить родственные отношения в семействе для двух новых родов славковых затруднительно, но, скорее всего, они принадлежали надсемейству *Sylvioidea*. К одной из этих форм относится и определявшийся ранее конек (*Anthus* sp.).

Из раннего плиоцена Западной Монголии описывались *Anthus seductus* Kurochkin, 1985 и *Corvus solitus* Kurochkin, 1985. Нами показано, что для *A. seductus* была характерна очень примитивная морфология, ставящая под сомнение отнесение его к семейству *Motacillidae*. Несомненно отнесение этого вида к отдельному новому роду, к которому мы также относим еще один новый вид из верхнего миоцена местонахождения Павлодар.

Богатая фауна воробьиных птиц известна из верхнего плиоцена местонахождений Береговая и Шамар. Всего отсюда известно 15 таксонов воробьиных птиц, относимых к 11 семействам. Описаны новые виды ласточки *Hirundo*, пустынного вьюрка *Rhodospiza* и новый вид и род овсянок, *Emberizidae*, близкий к современному *Calcarius*. Из Шамара также известны подорожники современного рода *Calcarius*, существовавшие в Северной Америке с раннего плиоцена, но ранее известные из Палеарктики только с голоцена. находка их в Шамаре указывает, что эти птицы проникали на территорию Азии еще в доголоценовое время. Кроме указанных видов, фауна воробьиных птиц местонахождений Шамар и Береговая содержит *Eremophila* cf. *alpestris*, *Calandrella* cf. *rufescens*, *Motacilla* sp., *Turdus* sp., *Saxicola* sp., *Sitta* sp., *Paradoxornis* sp., *Sturnidae* gen. indet., *Carduelis*/*Serinus* magn. *S. pusillus*, *Emberiza* aff. *aureola*, *Corvidae* gen. indet.

Глава 4. Эволюция птиц на территории Центральной Азии в неогене

ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ КОМПЛЕКСОВ И ДИНАМИКА АВИФАУН

Средний миоцен (свита ошин)

Таксономический состав и экологический облик фауны. Фауна птиц из местонахождения Шарга представлена, в основном, водными и околоводными видами: здесь преобладают остатки гусеобразных, относительно обычны цапли и пастушковые, встречаются также фламингообразные и ржанкообразные. Среди гусеобразных наиболее обычны утиные: из Шарги известны как ныряю-

щие (роды *Sharganetta*, *Nogusunna* и *Protomelanitta*), так и неныряющие формы (роды *Anas*, *Aix* и два новых рода). Кроме утиных, в Шарге представлены пеганковые и гусиные. Обращает на себя внимание разнообразие пастушковых; всего из Шарги известно шесть форм: *Paraortygometra* sp. nov., два вида погонышей (*Palaeoagamides tugarinovi*, *P. risilla*) и еще три вида, таксономический статус которых не может быть определен. По разнообразию гусеобразных и пастушковых Шарга занимает первое место среди неогеновых местонахождений птиц в мире, что, несомненно, указывает на крайне благоприятные условия для обитания этих птиц на этой территории в среднем миоцене и на удачные условия захоронения.

Другие околотовные птицы, обнаруженные в Шарге, не так многочисленны, как гусеобразные. Небольшим количеством остатков представлены ископаемые фламингообразные *Palaelodidae* и ржанкообразные (из Шарги известен улит *Tringa* sp., мелкая чайка и еще одна примитивная чайковая птица, по-видимому, родственная современным поморникам). Встречаются остатки цапли *Ardea* sp. nov. и крупной выпи, что, наряду с разнообразием пастушковых, указывает на наличие высокотравных биотопов по берегам миоценового озера в Шаргаин-Гоби. К околотовным птицам можно отнести и воробьиных, остатки которых довольно многочисленны. Все воробьиные представлены в Шарге пятью видами трех ископаемых родов, по-видимому, близких к современным камышевкам, адаптированным к жизни в зарослях кустарников и высокотравья. Мелкие фазановые, чьи остатки довольно обычны в Шарге (два вида рода *Tologuica* и еще одна, несколько более крупная форма), по-видимому, также могут быть отнесены к кустарниковым птицам: морфология тарзометатарзуса *Tologuica* указывает на наличие сильно развитой мускулатуры стопы, что характерно для фазановых, ведущих более древесный образ жизни, по сравнению с формами, адаптированными к жизни в открытых местообитаниях. Необходимо отметить полное отсутствие в Шарге скорлупы яиц страусов и практически полное отсутствие остатков дневных хищных птиц (известна всего одна когтевая фаланга относительно крупного хищника).

Таким образом, экологический состав птиц местонахождения Шарга (высокое разнообразие гусеобразных, пастушковых и сходных с камышевками мелких воробьиных, отсутствие скорлупы яиц страусов и остатков дневных хищных птиц) позволяет говорить о поросших богатой растительностью берегах миоценового озера на территории современного урочища Шаргаин-Гоби. По-видимому, там были развиты обширные мелководья, создававшие благоприятные условия для кормления цапель и речных уток. Нырковые утки и палелодиды могли кормиться на более глубоководных участках. Хотя большинство фактов указывает на наличие заросших берегов миоценового озера в Шаргаин-Гоби, здесь присутствуют, хотя и в небольшом количестве, и виды открытых местообитаний. Последние представлены двумя формами дрофиных, нелетающими журавлеобразными *Ergilornithidae* и саджой. Остатки таких птиц единичны, что позволяет, в целом, говорить об их случайном попадании в водоем, однако само их присутствие указывает на наличие открытых и, возможно, аридных ландшафтов на прилегающих территориях. Обращает внимание также отсутствие в Шарге бакланов, поганок, ибисов и настоящих фламинго. Все эти группы известны, по крайней мере, с раннего миоцена и обычно хорошо представлены в озерных экосистемах миоцена.

Сравнение с другими миоценовыми фаунами птиц и биогеографические связи. В целом, авифауна Шарги заметно отличается от подавляющего большинства близких по возрасту фаун птиц. Наибольшее сходство прослеживается с фауной несколько более древнего местонахождения Нордлингер Райс (MN6) в Южной Германии (Heizmann, Hesse, 1995). Сходство между двумя комплексами выражается в присутствии ископаемых родов – пеликана *Mioplecanus* и палеодоида *Palaelodus*. Не менее показательным выглядит также отсутствие в обоих местонахождениях бакланов, поганок, ибисов и настоящих фламинго. Отличия фауны из Нордлингер Райс от шаргаинской заключаются в присутствии куликов ископаемого рода *Migolia*, попугаев, птиц-мышей и дятлообразных, остатки которых характерны для ряда ранне- и среднемиоценовых местонахождений Западной Европы (Heizmann, Hesse, 1995; Ballmann, 2004).

Авифауна из Шарги удивительным образом сходна с фауной птиц из формации Бэннокбёрн (верхи нижнего миоцена) в Новой Зеландии. Для двух фаун общими являются отсутствие поганок, бакланов, ибисов и настоящих фламинго, но также присутствие примитивных нырковых (*Manuherikia* и *Dunstanetta* в Новой Зеландии, *Sharganetta* и *Nogusunna* – в Монголии) и речных (*Matanas* и новый род уток из Шарги) уток, пеганковых и гусиных из других гусеобразных, а также палелоид (*Worthy et al.*, 2007, 2010). Кроме того, в обоих местонахождениях довольно плохо представлены хищные птицы и присутствуют цапли, принадлежащие, однако, к разным подсемействам. Конечно, между двумя этими фаунами много и различий (в Новой Зеландии присутствуют попугаи, козодои, стрижи, голуби, ныряющие буревестники, а в Монголии – эргильорнитиды, дрофы, тиркушки).

Таким образом, несмотря на некоторое сходство с фаунами раннего неогена других регионов, в целом фауна птиц Шарги демонстрирует очень высокий уровень эндемизма на родовом и видовом уровнях. Всего несколько родов (*Mioplecanus*, *Palaelodus*, *Ergilornis* и *Paraortygometra*) найдены также за пределами Монголии, а видов, общих с другими местонахождениями, в Шарге вовсе нет. По-видимому, такой уровень эндемизма объясняется аридностью внутренних районов Центральной Азии уже в среднем миоцене, в сравнении с более гумидным климатом, характерным в это время не только для Центральной и Восточной Европы, но также и для Северного Китая (*Fortelius et al.*, 2002; *Fortelius, Zhang, 2006; Egonen et al.*, 2010). Островная аридность, по-видимому, создавала условия для независимого эволюционирования и сохранения многих групп птиц.

Верхний миоцен-нижний плиоцен (свита хиргис-нур)

Таксономический состав и экологический облик фауны. Как и в случае с Шаргой, фауна птиц из верхнего миоцена-нижнего плиоцена местонахождения Котловины Больших озер включает заметное число водных и околоводных форм. Наиболее обычны здесь гусеобразные, среди которых найдены лебеди (*Cygnus pristinus* и еще два или три вида), гуси (*Anser devjatkini*, *A. liskunae*, «*Heterochen vicinus*», *Bonibernicla ponderosa*), нырковые (*Aythya molesta*, *A. magna*, *A. spatiosa*) и речные утки. Из водоплавающих в свите хиргис-нур также относительно обычны бакланы (*Phalacrocorax reliquus* и *Ph. mongoliensis*) и поганка (*Podiceps solidus*). Среди околоводных видов в местонахождениях Котловины Больших озер присутствуют обыкновенные и седлоклювые аисты (*Ciconia lucida*, *Ephippiorhynchus* sp.), ночная цапля (*Nyctanassa*), орлан (*Haliaeetus fortis*), пастушковые (*Gallinula* sp., *Rallus* sp. nov., «*Crex*» *zazhighini*), журавли, кулики (*Limosa lacrimosa*, *Tringa* sp., *Calidris* sp.) и чайка (*Larus* sp.).

При сравнении фауны водоплавающих птиц из среднего миоцена Шарги и верхнего миоцена-раннего плиоцена местонахождений Котловины Больших озер обращает внимание не только появление в это время новых семейств водоплавающих (поганок и бакланов), но и существенные перестройки таксономического состава гусеобразных. Если в Шарге основную долю в числе остатков пластинчатоклювых составляли утки (подсемейства Anatinae и ?Oxyurinae), то в отложениях свиты хиргис-нур существенно возрастает доля гусиных (Anserinae), при этом наиболее многочисленны остатки лебедей. Характерным образом изменился в позднем миоцене-раннем плиоцене таксономический состав уток: на смену преимущественно вымершим родам пришли современные *Anas* и *Aythya*. Заметно сократилось и общее число родов: если из Шарги известно как минимум шесть родов уток, то в отложениях свиты хиргис-нур их только три. Любопытно, что фауна речных (не нырковых) уток свиты хиргис-нур демонстрирует некоторую преемственность по отношению к фауне свиты ошин: из обеих свит известны роды *Aix* и *Anas*.

Уменьшение родового разнообразия нырковых уток показательно и, вероятнее всего, отражает бедность бентоса в миоцен-плиоценовых водоемах Котловины Больших озер (Курочкин, 1985), что связано с общим обеднением озерной фауны ко времени отложения свиты хиргис-нур. Причиной этих фаунистических изменений, как отмечалось ранее, несомненно, явились похолодание климата, утрата связи западномонгольских водоемов с западносибирскими и китайскими и, как следствие, их некоторое засоление (Сычевская, 1983).

Достаточно богатое разнообразие околоводных птиц свидетельствует о развитии прибрежных лугоподобных растительных ассоциаций в Котловине Больших озер. Присутствие пастушковых и ночной цапли позволяет судить о наличии высокотравных биотопов. Однако наличие в фауне дроф, двухпалых урмиорнисов и часто встречающихся остатков скорлупы страусов (наряду с многочисленными млекопитающими гиппарионовой фауны) показывает, что в целом, в данном регионе доминировали степные ассоциации.

Сравнение с другими фаунами птиц и биогеографические связи. Сравнение фауны свиты хиргис-нур с другими позднемиоценовыми и раннеплиоценовыми фаунами птиц мира показывает, что авифауны Западной и Центральной Европы, с одной стороны, и Азии, с другой, в это время сильно отличались. В то же время, таксономический состав населяющих внутренние водоемы птиц был (на уровне родов) весьма схож в Северной Америке, Восточной Европе и в Азии, начиная с позднего миоцена. Отличия касаются форм, не связанных с околоводными и водными местообитаниями (за несколькими исключениями, например, присутствие в Северной Америке поганок *Podilymbus* и скопы). Одновременное исчезновение в позднем миоцене Северной Америки и Азии примитивных нырковых уток и широкое распространение ряда форм (*Cygnus*, *Anser*, *Bonibernicla*, *Anas*, *Aythya*, *Podiceps*, *Phalacrocorax*, *Ardea*, *Ciconia*, *Rallus*, *Haliaeetus*, *Limosa*, *Tringa*, *Calidris*, *Larus*) свидетельствует об общности эволюции комплекса околоводных и водных видов во всей Палеарктике. Характерно, что роды, общие для североамериканских и азиатских фаун, в основном, имеют широкое распространение и в настоящее время, что говорит о позднемиоценовом возрасте современной околоводной авифауны (на родовом уровне) умеренных и субтропических широт. Примечательно, что в отмеченных местонахождениях не обнаружено общих для Северной Америки и Азии видов. Если такие виды были,

то они должны были населять высокие широты, тем самым обеспечивая связь двух континентов через берингийскую область. Продвижение этих видов на юг (где расположены известные местонахождения) очевидно сопровождалось видообразованием, связанным с освоением ими новых условий.

Верхний плиоцен (чикойская свита)

Таксономический состав и экологический облик фауны. По числу форм чикойская фауна не уступает фаунам из свит ошин и хиргис-нур, но таксономически сильно отличается. Если в миоценовых и раннеплиоценовых фаунах основу разнообразия составляли неворобьиные птицы (в Шарге известно несколько видов воробьиных, кости которых довольно многочисленны, но все они принадлежат к одному семейству), то в чикойском комплексе воробьиные доминируют как по числу остатков, так и по числу представленных форм. Большинство птиц чикойского комплекса – обитатели открытых ландшафтов. Из воробьиных показательно присутствие серых (*Calandrella cf. rufescens*) и рогатых (*Eremophila cf. alpestris*) жаворонков, а также пустынных вьюрков (*Rhodospiza sp. nov.*), чеканов (*Saxicola sp.*) и лапландских подорожников (*Calcarius sp.*, *Emberizidae gen. et sp. nov.*). Несколько хуже представлены в чикойском комплексе виды, связанные с долинами рек: ласточка (*Hirundo sp. nov.*), трясогузка (*Motacilla sp.*) и овсянка (*Emberiza aff. E. aureola*). Дрозд (*Turdus sp.*) и поползень (*Sitta sp.*), биотопически связанные с древесной и кустарниковой растительностью, могли также обитать в кустарниковых зарослях вдоль рек. В местонахождении Береговая найдена сутора (*Paradoxornis sp.*), скорее всего, населявшая тростниковые заросли. Биотопические предпочтения скворца, врановой птицы и очень мелко-го вьюрка (*Serinus/Carduelis*) из чикойского комплекса остаются неясными.

Замечательна находка в местонахождении Шамар лапландских подорожников (*Calcarius sp.*) и представителя нового родственного рода. В настоящее время четыре вида подорожников распространены в Северной Америке, где они населяют как тундровые, так и степные ландшафты. Только один вид (*Calcarius lapponicus*) проник в Евразию в голоцене, где он распространен только в тундрах. Очевидно, плиоценовые подорожники, как и некоторые современные американские виды, жили в степных местообитаниях.

Немногочисленные неворобьиные птицы чикойского комплекса также относятся к обитателям открытых ландшафтов или представлены околотовными видами. К первым относятся страус (*Struthio sp.*), серая куропатка (*Perdix margaritae*) и мелкие бегающие фазановые *Plioperdix ponticus*, а также дрофа. К видам, приуроченным к речным долинам, можно отнести пеганку и гуся (*Tadorna petrina*, *Anser tchikoicus*), орлана (*Haliaeetus sp.*), нового мелкого сокола (*Falco sp. nov.*), а также куликов (*Limosa*, *Gallinago sp.*, *Limnodromus sp.*, *Phalaropus leonoraе*).

Показательно изменение таксономического состава фазановых птиц при переходе от миоцена и раннего плиоцена к позднему плиоцену. Обычные в Шарге фазановые *Tologuica* демонстрируют адаптации к более или менее древесному образу жизни, заключающиеся в хорошем развитии у них мускулатуры стопы. Из свиты хиргис-нур известен фазан *Syrmaticus kozlovaе* – в настоящее время пять видов этого рода населяют разнообразные леса или кустарниковые заросли Юго-Восточной Азии. Совсем другие биотопы населяли верхнеплиоценовые фазановые. *Perdix margaritae*, как и современные виды этого рода, вероятнее

всего, жила в степных ландшафтах. У *Plioperdix*, в отличие от *Tologuica*, короткие мускулы, управляющие пальцами, были развиты крайне слабо, что трактуется нами как свидетельство обитания этих птиц в приземном ярусе (Зеленков, Курочкин, 2009а). При беге движения пальцев в стопе упрощаются, и мускулы стопы могут редуцироваться. Отсутствие в чикойском комплексе фазановых, связанных с лесными местообитаниями, свидетельствует о доминировании здесь открытых пространств.

Сравнение с другими фаунами птиц и биогеографические связи. Сравнение показывает, что авифауны Северной Америки и Центральной Азии на рубеже плиоцена и плейстоцена сильно различались, что резко контрастирует с ситуацией, характерной для конца миоцена – раннего плиоцена, когда авифауны обоих континентов были во многом сходны (см. выше). Общие для Северной Америки и Азии формы в позднем плиоцене представлены только куликами, соколами и дроздами. Характерно отсутствие в позднем плиоцене Северной Америки пеганковых, не встречающихся там и в настоящее время, но найденных в миоцене. Вымирание к позднем плиоцену в Северной Америке пеганковых свидетельствует о том, что не только наземная, но и околородная авифауны сильно отличалась на двух континентах. Небезынтересно, что более поздние фауны Монголии во многом сходны с чикойским комплексом: так, из плейстоцена монгольского Гоби-Алтая известны роды *Falco*, *Eremophila*, *Calandrella*, *Rhodopechys* и *Saxicola* (Martynovich, 2002). Все эти формы присутствуют в Монголии и сейчас, что указывает на долговременное существование комплекса «аридных видов» на данной территории.

Замечания по эволюции отдельных групп птиц

Phasianidae. Наблюдаемое разнообразие фазановых в неогене Центральной Азии заметно уступает таковому в Европе. По-видимому, это не может быть обусловлено только особенностями фаунонии или степенью изученности территорий, так как число таксонов фазановых в основных неогеновых местонахождениях Европы с птицами, как правило, заметно выше, чем в местонахождениях Центральной Азии. Больше и продолжительность существования европейских родов во времени, в то время как в изученных местонахождениях Азии для каждого стратиграфического интервала характерны свои формы фазановых птиц. Все это позволяет предположить, что в неогеновое время именно Европа могла быть центром разнообразия группы.

Из результатов нашей работы следует, что для территории Центральной Азии в миоцене и раннем плиоцене были характерны эндемичные роды фазановых птиц. Очевидно, независимость эволюции фазановых на территории Центральной Азии была обусловлена более аридным климатом.

Начиная со среднего миоцена и вплоть до позднего плиоцена территорию Центральной Азии населяли как крупные, так и мелкие формы фазановых. Примечательно, что в позднем плиоцене Монголии и Забайкалья фазановые птицы представлены только двумя относительно некрупными формами (*Plioperdix ponticus*, *Perdix margaritae*); по-видимому, в это время разнообразие крупных фазанов заметно снизилось, либо они исчезли вовсе. Мелкие фазановые, населявшие территорию северной Монголии и Забайкалья в конце плиоцена, по-видимому, были птицами открытых ландшафтов. Мы можем с достаточной долей уверенности утверждать это в отношении *P. margaritae*, основываясь на

современных видах рода *Perdix*. *Plioperdix* по ряду признаков близок *Coturnix* и, по всей видимости, мог быть сходен с перепелами и образом жизни. Редукция отпечатков мускулов на цевке свидетельствует об упрощенных движениях в стопе этих птиц. Подобный паттерн, по-видимому, указывает на преимущественно наземную локомоцию этих птиц с ограниченными абдукцией и аддукцией внутреннего и наружного пальцев.

Примечательно, что в неогеновых отложениях Центральной Азии не найдены остатки тетеревиных (*Tetraonidae*). Тетеревиные известны с территории Северной Америки начиная с нижнего миоцена; древнейшие находки тетеревиных в Евразии происходят из Болгарии, Польши и Венгрии и датированы нижним плиоценом (Jánossy, 1974, 1976; Voev, 1998). Очевидно, миграция тетеревиных, имевшая место в позднем миоцене-начале плиоцена, была приурочена к более северным территориям.

Anatidae. Анализ распределения морфологических признаков у ныне живущих и раннеогеновых уток показывает, что наблюдаемое ныне распределение прогрессивных и примитивных признаков еще не было достигнуто в раннем-среднем миоцене. Набор прогрессивных остеологических признаков, характерный для большинства современных уток, в раннем и среднем неогене был только одним из возможных морфологических типов. В этом случае, вся совокупность современных таксонов, представляющая собой некий «горизонтальный» срез филогенетического дерева группы, морфологически сильно отличается от среза раннеогенового разнообразия утиных, в котором представители тех же групп (примитивные *Oxyurinae* и *Anatinae*) характеризовались иным набором признаков. Тем не менее в то время также существовали и формы с синдромом признаков, близким к таковому у доминирующих в настоящее время утиных. Таким образом, миоценовое разнообразие уток может отражать раннюю радиацию этой группы; в таком случае современная картина комбинаций признаков у уток могла сформироваться в результате вымирания большинства промежуточных аберрантных форм. Можно предположить, что примитивные формы (такие как *Dendrocygninae*) и прогрессивные (современные *Anatinae*, *Oxyurinae*) соответствуют двум полярным состояниям адаптивности, в то время как миоценовые промежуточные формы отражают состояния адаптиогенеза, характеризовавшиеся нестабильностью морфологии, что и послужило причиной возникновения множества переходных морфотипов.

Примечательна палеонтологическая летопись нырковых уток. В конце олигоцена, а также в раннем и среднем миоцене нырковые утки весьма обычны в континентальных отложениях, но представлены вымершими родами (*Dunstanetta*, *Pinpanetta*, *Mionetta*, *Manuherikia*, *Sharganetta*, *Nogusunna*, *Protomelanitta*). В позднем миоцене-раннем плиоцене все эти роды исчезают, а в континентальных отложениях появляются *Aythya*, причем есть морфологические основания полагать, что их предками были какие-то из раннеогеновых нырковых уток (например, *Protomelanitta*). Именно в это время появляются современные *Mergini*, но их находки приурочены к морским отложениям. Эти данные позволяют предполагать, что с возрастанием аридности в позднем миоцене и, соответственно, уменьшением кормности континентальных водоемов, ранее многочисленные здесь нырковые утки были вынуждены осваивать более кормные морские местообитания, и именно с этим историческим эпизодом связано формирование современных *Mergini*. Те формы, что смогли выжить в

континентальных условиях, дали современных *Aythya*. В современной фауне малоизменившимся потомком раннеэоценовых нырковых утиных, несомненно, является африканский род *Thalassornis*.

Ergilornithidae. Нелетающие журавлеобразные эргильорнитиды представляют прямых потомков или ближайших родственников семейства *Eogruidae* (Курочкин, 1981; Clarke et al., 2005) и демонстрируют явные адаптации к жизни на открытых пространствах (выражающиеся, главным образом, в редукции второго пальца стопы, а также в ориентации и взаимном развитии мышечков тибиотарзуса) и в этом смысле эволюционируют параллельно страусообразным. Для этих птиц очевидна нарастающая в процессе эволюции специализация к бегавшему образу жизни, в целом коррелирующая с увеличением размеров (Курочкин, 1981). Примечательно, что в среднем миоцене Шарги найден род *Ergilornis*, в то время как эволюционно более продвинутый род *Urtornis* уже известен из раннего миоцена Западного Казахстана (Карху, 1997). Позднеэоценовые *Ergilornis* происходят из местонахождений Эргилийн-Дзо и Хоер-Дзан, в фауне которых представлены как виды облесенных и заболоченных ландшафтов, так и обитатели полуоткрытых пространств (Зоогеография палеогена..., 1974). Интересно, что в фауне Шарги *Ergilornis* также соседствует с богатым комплексом околородных видов, среди которых множество обитателей заболоченных ландшафтов. При этом *Ergilornis* и другие эргильорнитиды неизвестны из раннеолигоценовой индрикотериевой фауны, составленной в основном, из видов саванноподобных полуоткрытых ландшафтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день в результате изучения новых и ревизии ранее описанных материалов для неогена Центральной Азии установлено около 100 форм птиц, относящихся к 14 современным отрядам (табл. 1). Репрезентативные фауны птиц региона известны из среднего миоцена (42 формы птиц 17 семейств из местонахождения Шарга), раннего (41 форма 16 семейств из местонахождений Котловины Больших озер) и позднего плиоцена (27 форм 18 семейств из местонахождений Забайкалья и Северной Монголии). Наблюдаемое разнообразие неогеновых птиц региона позволяет проследить эволюцию некоторых групп птиц на территории Центральной Азии, начиная со среднего миоцена и заканчивая, в ряде случаев, поздним плиоценом.

Среднемиоценовая фауна птиц местонахождения Шарга включает большое число околородных видов, многие из которых, несомненно, биотопически связаны с прибрежными кустарниковыми зарослями или болотистыми растительными ассоциациями. Эта фауна, демонстрируя высокую степень эндемизма на родовом уровне, в основном, составлена из вымерших родов птиц, общих видов с другими авифаунами мира не найдено. В Шарге впервые для азиатского континента отмечены палелодиды, пеликан, сипухи и удообразные. Фауна Шарги включает два ранее известных ископаемых семейства, и еще два, вероятно, новых семейства. В результате данная фауна выглядит относительно древней, даже при сравнении с одновозрастными мировыми фаунами. Наибольшее сходство прослеживается с авифаунами среднего миоцена Нордлингер Райс (Германия) и Манухерикия Групп (Новая Зеландия), хотя сходство со второй фауной заключается больше не в таксономическом, а в экологическом составе комплексов.

Фауна птиц из свиты хиргис-нур (верхний миоцен-нижний плиоцен) более сходна с современными фаунами, здесь обнаружены только единичные вымершие роды и единственное вымершее семейство – *Ergilornithidae*. В фаунах из местонахождений Хиргис-Нур 2 и Чоно-Хариаха 1 и 2 сильно меняется таксономический состав околородных птиц, в том числе, гусеобразных. Значительно падает родовое разнообразие нырковых уток, во множестве появляются лебеди. Наибольшее сходство данная фауна проявляет с североамериканскими одно-возрастными фаунами, что позволяет говорить о позднемиоценовом возрасте современных околородных орнитокомплексов.

Фауна птиц из верхнего плиоцена Монголии и Забайкалья демонстрирует богатое разнообразие воробьиных птиц, среди которых присутствует единственный вымерший род подорожников. В целом, она составлена из аридных видов, в меньшей степени присутствуют виды, населявшие речные долины. Эта фауна демонстрирует наибольшее сходство с плейстоценовой и современной фаунами данной территории, что говорит о позднеплиоценовом возрасте современной фауны птиц аридных ландшафтов Центральной Азии. Наличие в местонахождении североамериканских лапландских подорожников указывает на трансберингийские обмены в то время.

ВЫВОДЫ

- Из неогена Центральной Азии установлено 117 таксонов птиц; 12 семейств впервые найдено в неогене на территории Азии.

- Фауна птиц Центральной Азии в среднем миоцене демонстрирует высокий уровень эндемизма на родовом уровне и выглядит древнее, чем другие среднемиоценовые континентальные фауны птиц мира.

- Современная фауна птиц континентальных водоемов Центральной Азии сформировалась в конце позднего миоцена – начале раннего плиоцена.

- Современная фауна аридных ландшафтов Центральной Азии имеет, как минимум, позднеплиоценовое происхождение.

- Неогеновые фауны птиц Центральной Азии не имеют общих видов с одно-возрастными фаунами птиц других частей света вплоть до позднего плиоцена, когда в Центральной Азии появляется *Plioperdix ponticus*.

- Богатое разнообразие камышевкоподобных птиц в местонахождении Шарга представляет собой древнейшую находку сообщества воробьиных птиц подобного экологического облика.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2009. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 1. Род *Tologuica* gen. nov. // Палеонтол. журн. 2009. № 2. С. 86–92.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2009. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 83–90.

Зеленков Н.В. 2009. Филогенетический анализ некоторых неогеновых родов фазановых птиц (Aves: Phasianidae) // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 77–82.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2010. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Sygmaticus* // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 79–87.

Зеленков Н.В. 2011. Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 70–77.

Тезисы докладов

Зеленков Н.В. 2007. Фазановые (Aves: Phasianidae) неогена Центральной Азии / Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов четвертой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (15–17 октября 2007 г., Москва). М.: ПИН РАН. С. 17–18.

Зеленков Н.В. 2008. Воробьиные птицы позднего плиоцена Забайкалья и Северной Монголии / Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов пятой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (6–8 октября 2008 г., Москва). М.: ПИН РАН. С. 25.

Зеленков Н.В. 2009. Птицы среднего миоцена местонахождения Шарга (Западная Монголия) / Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов шестой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (5–7 октября 2009 г., Москва). М.: ПИН РАН. С. 19–20.

Зеленков Н.В. 2009. Неогеновые фауны птиц Центральной Азии и Европы / Барсков И.С., Назарова В.М. (ред.). 200 лет отечественной палеонтологии. Материалы Всероссийского совещания. М.: ПИН РАН. С. 44.

Зеленков Н.В. 2009. Птицы неогена Центральной Азии / Палеонтология Центральной Азии. Тезисы докладов Международной конференции к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ). 18–19 ноября 2009 г. М.: ПИН РАН. С. 50.

Дмитриева Е.Л., Зеленков Н.В., Сычевская Е.К. 2009. Основные результаты изучения позвоночных (ихтиофауна, авифауна, палорогие) неогена Монголии по итогам работ ССМПЭ и СРМПЭ / Палеонтология Центральной Азии. Тезисы докладов Международной конференции к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ). 18–19 ноября 2009 г. М.: ПИН РАН. С. 37–39.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2010. Птицы Центральной Азии в неогене / Орнитология в Северной Евразии. Материалы 13 Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов. Оренбург: изд-во Оренбургского государственного педагогического университета. С. 133–134.

Таблица 1. Сводная таблица находок птиц в неогеновых местонахождениях Центральной Азии ¹.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТАКСОНЫ	Средний миоцен		Верхний миоцен		Нижний плиоцен			Верхний плиоцен		
	Шарга	Наран-булак	Хиргис-Нур 2, ур. 10-37	Таралык-Чер Павлодар	Хиргис-Нур 2, ур. 37-62	Чоно-Хариах 1 и 2	Дзабхан	Дзагсо-Хайрхан 1 и 4	Шамар	Береговая
Struthionidae										
<i>Struthio asiaticus</i> (кости)				+						+
Phasianidae										
<i>Tologuica aurorae</i> *	+									
<i>Tologuica karhui</i> *	+									
<i>Bantamyx georgicus</i>					+					
<i>Palaeoperdix</i> sp.				+						
<i>Plioperdix ponticus</i>									+	+
<i>Perdix margaritae</i>									+	+
<i>Perdicinae</i> gen. indet. 1*	+									
<i>Perdicinae</i> gen. indet. 2						+				
<i>Perdicinae</i> gen. indet. 3									+	
<i>Lophogallus naranbulakensis</i> *		+								
<i>Syrmaticus kozlovae</i>					+	+				
<i>Phasianinae</i> gen. indet. 1*	+									
<i>Phasianinae</i> gen. indet. 2*					+					
Anatidae										
<i>Sharganetta mongolica</i> *	+									
<i>Nogusunna conflictoides</i> *	+									
<i>Protomelanitta gracilis</i> *	+									
<i>Cygnus pristinus</i>					+	+		+		
<i>Cygnus</i> sp. 1*			+							
<i>Cygnus</i> sp. 2*			+							
<i>Cygnus</i> sp. 3					+	+		+		
"Heterochen" vicinus					+					
<i>Bonibernicla ponderosa</i>					+					
<i>Anser devjatkini</i>					+	+				
<i>Anser iskunae</i>					+		+			
<i>Anser tchikoicus</i>										+
<i>Tadorna petrina</i>										+
<i>Tadorna</i> sp.*	+									
<i>Tadorninae</i> gen. indet.*	+									
<i>Anserinae</i> / <i>Tadorninae</i>	+				+	+				
<i>Anatinae</i> gen. nov. 1*	+									
<i>Anatinae</i> gen. nov. 2*	+									
<i>Aix</i> sp. nov.*	+									

¹ Звездочкой отмечены таксоны, впервые установленные автором.

Тираж 100 экз.

Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 123

