

## Отзыв

официального оппонента,

доктора биологических наук Геннадия Федоровича Барышникова,

на диссертацию Никиты Владимировича ЗЕЛЕНКОВА

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

представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук

по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

Диссертационная работа Никиты Владимировича Зеленкова посвящена фундаментальной проблеме современной палеонтологии позвоночных -- эволюции двух многочисленных и широко распространенных отрядов птиц: курообразных (Anseriformes) и гусеобразных (Galliformes), объединяемых в кладу (парвкласс) Galloanseres. Эволюция прослежена на протяжении всего кайнозоя, т. е. более 60 миллионов лет. Представители обоих отрядов играют ключевую роль в функционировании наземных (курообразные) и околоводных (гусеобразные) экосистем. Впечатляет размах выполненной работы, которая охватывает обширный ископаемый материал, собранный на большей части Евразии, преимущественно в умеренной зоне.

Такое исследование проведено впервые, так что актуальность темы диссертации не вызывает сомнения ни по масштабу и научной значимости, ни по возможности использовать полученные результаты для выявления эволюционных и зоогеографических закономерностей и построения биостратиграфических схем, ни по тщательности и точности проведенного палеонтологического анализа. Данные орнитогеографии свидетельствуют, что в Азии расположены основные центры формирования современных фаунистических комплексов птиц Палеарктики, так что выяснение их генезиса и путей развития чрезвычайно важно. Кроме того, изменения видового состава курообразных и гусеобразных птиц во времени и пространстве отображают глобальные флуктуации климата и ландшафтов. Особенно актуально установление их именно для Азии, где они исследованы значительно хуже, чем в Западной Европе.

Удачен выбор объекта исследований – отрядов курообразных и гусеобразных птиц. Первые – наземные или древесные обитатели различных географических зон, от тундры до экваториальных лесов и высокогорий, в то время как вторые связаны с континентальными водоемами (реками и озерами) и с морским побережьем. Поэтому взаимодополняющая

экология представителей обоих отрядов делает изучение древних таксонов этих отрядов значимым индикатором былых природных обстановок. Способность птиц к быстрому расселению и преодолению различных географических преград позволяет использовать палеорнитологические данные для межрегиональной корреляции кайнозойских отложений.

Птицы сравнительно редко представлены в летописи окаменелостей, так что впечатляет обобщенный диссертантом богатый палеонтологический материал, включая собранный им лично на местонахождениях разного геологического возраста и географического положения. Углубленное изучение этого материала потребовало применения целого ряда классических и современных методов исследования, что дало возможность получить новые данные о развитии и эволюции состава фауны птиц. Научная новизна полученных результатов обусловлена тем, что диссертация Н.В. Зеленкова оригинальна по постановке проблемы, решаемым задачам, комплексу используемых методов, объектам исследования и по объему изученного материала.

Результаты работы Н.В. Зеленкова и следующие из них научные заключения и выводы отличаются высокой степенью новизны. Впервые обобщены данные по таксономическому разнообразию и эволюции крупной группы птиц в обширном регионе Евразии на протяжении всего кайнозоя с использованием новых палеонтологических находок. Впервые детально охарактеризованы комплексы курообразных и гусеобразных из раннемиоценовых (Тагай в Прибайкалье), среднемиоценовых (Шарга в Монголии) и позднемиоценовых и четвертичных местонахождений Центральной Азии и Восточной Европы. Установлены и описаны 25 новых родов и 35 новых видов, а также ревизовано систематическое положение других 40 ископаемых таксонов. Впервые определено филогенетическое положение вымершего семейства *Paraortygidae* и установлено, что оно принадлежит к радиации отряда гусеобразных. Впервые проведен морфофункциональный анализ устройства челюстного аппарата гусеобразных птиц семейства *Presbyornithidae*, и установлены их основные трофические адаптации. Важными методологическими подходами к познанию древних птиц стали изучение размаха и уровня изменчивости костей скелета речных уток и создание соискателем новой таксон-признаковой матрицы остеологических характеристик курообразных.

Совершенно очевидна теоретическая и практическая значимость работы Н.В. Зеленкова. Ее результаты и выводы существенно расширяют наши знания в области изучения эволюционных изменений биологического разнообразия птиц на протяжении почти всего кайнозоя. Они вносят вклад в понимание эволюции кайнозойских сообществ наземных позвоночных Евразии, а также имеют значение для реконструкции становления птичьих миграций в геологическом прошлом. Разработка детальной систематики

ископаемых таксонов гусеобразных и курообразных позволяет использовать их в биохронологических исследованиях. Немаловажен вклад данной работы в палеогеографию, историческую экологию и зоогеографию.

Материалы диссертации могут с успехом применяться как в курсе палеонтологии позвоночных МГУ, так и при разработке лекционных курсов для студентов и аспирантов на кафедрах зоологии биологических факультетов других высших учебных заведений России.

Суть результатов, основные научные положения и выводы диссертации достаточно полно изложены в опубликованных автором работах, составляющих 76 научных публикаций. Из них 40 статей в журналах, рекомендованных ВАК для публикации основных научных результатов докторских диссертаций, включенных в издания из базы WoS и SCOPUS; результаты также доложены на многочисленных всероссийских и международных конференциях и опубликованы в материалах и тезисах этих конференций.

Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, списка литературы (содержит 708 наименований, в том числе 535 на иностранных языках), 82 рисунков и приложений. Последние включают список таксонов в изученных местонахождениях, расшифровку метрических показателей костей речных уток, материалы для филогенетического анализа.

Во «Введении» автор традиционно обосновывает актуальность и степень разработанности темы исследования, определяет цель и задачи работы, кратко характеризует её научную новизну, теоретическую и практическую значимость, методологию и методы исследования и формулирует основные положения, выносимые на защиту. Следует особо отметить, что соискателем использованы коллекции ископаемых птиц из 19 крупнейших хранилищ мира. Также в этом разделе приводятся необходимые сведения о степени достоверности и апробации работы, о преобладающем личном вкладе автора в исследование, о структуре и объеме работы, помещены благодарности коллегам. Введение полностью отвечает названию диссертационной работы, в нем ясно сформулирован круг обсуждаемых научных проблем, и представлена информация, нужная для понимания поставленных вопросов.

Глава 1 «Обзор представлений о разнообразии, филогении и эволюции Galliformes и Anseriformes» включает глубокий анализ основных морфо-экологических характеристик обоих отрядов, представлений о филогенетической структуре их современного и бывшего разнообразия, в том числе основанных на последних данных ядерной и митохондриальной филогений; эти представления дополняет обзор ископаемых семейств для каждого отряда. Автор поддерживает гипотезу об очень древней дивергенции гусеобразных и курообразных птиц, которую относит к раннему палеоцену или даже к меловому периоду. Большой

интерес представляет рассмотрение филогенетических взаимоотношений в разных систематических подразделениях обоих отрядов с учетом молекулярных данных и данных палеонтологической летописи, извлеченных из обширной специальной литературы, преимущественно новейшей. В конце главы рассмотрена надродовая классификация обоих отрядов в объеме мировой фауны с перечислением современных и ископаемых надсемейств, семейств, подсемейств, триб и родов. Для последних приведены географическое распространение и возраст. В целом обзор написан очень профессионально, и свидетельствует о высокой эрудиции автора в исследуемой области.

Глава 2 «Основные местонахождения ископаемых Galloanseres Северной Азии» полностью отражает впечатляющий объем исследованного материала. Используются находки приблизительно из 40 местонаждений Северной Евразии, расположенных широкой полосой от Британских о-вов до Восточной Сибири. Они датируются от нижнего эоцена (Мессель), верхнего эоцена и олигоцена (Керси, Наран-Булак, Челкар-Тениз и другие) до миоцена, плиоцена и раннего плейстоцена. Приведен обзор местонаждений от древних к более современным. Для каждого из них даны обоснование возраста, краткая информация по истории изучения, геологии и авифауне, а по некоторым и сведения о находках других позвоночных и характеристики палеоландшафтов.

Эта глава производит очень хорошее впечатление. Огромный по объему материал умело и продуманно изложен и дает ясное представление об изученных местонахождениях и о доскональном знании автором проблемы, что обеспечило высокую степень обоснованности каждой характеристики.

Глава 3 «Индивидуальная изменчивость скелета Galloanseres на примере речных уток (*Anas s.l.*)» рассматривает вопрос о размахе изменчивости линейных измерений и индексов костей посткраниального скелета европейских речных уток, в ней также дается его эволюционная интерпретация. Для выявления индивидуальной изменчивости Н.В. Зеленковым были измерены кости конечностей 241 экземпляра. Выяснилось, что параметры изменчивости оказались неодинаковыми для костей передней и для костей задней конечностей, а также у представителей разных видов. Установлено, что наблюдается бóльшая стабильность элементов скелета передней конечности по сравнению с таковыми задней конечности. При этом самые стабильные показатели характеризуют плечевую кость, которая, следовательно, является наиболее надежным диагностическим элементом при определении ископаемого остеологического материала. Выявленным показателям автор предлагает свою эволюционную интерпретацию. Постоянство пропорций костей передней конечности (крыльев) объясняются, по его мнению, адаптивным значением полета для выживания особей (давлением отбора со стороны хищников). Значительная изменчивость

костей задней конечности свидетельствует о том, что наземная или водная локомоция играют меньшую роль в процессе выживании уток и слабо контролируются доступностью кормовых ресурсов. Этот интересный вывод было бы полезно тестировать результатами аналогичного изучения изменчивости скелетных элементов какой-либо группы курообразных птиц, для которых также характерен почти вертикальный взлет, но при этом наземное передвижение играет ключевую роль в поисках корма.

Автор отмечает, что разные виды речных уток различаются по размаху выявленной изменчивости и наиболее изменчива среди них кряква. Здесь следует заметить, что исследованный материал по этому виду значительно превышает тот, который был использован по другим видам, и не этим ли объясняется повышенная изменчивость кряквы?

Глава 4 «Филогенетические взаимоотношения внутри Galloanseres» рассматривает родственные связи между представителями отрядов курообразных и гусеобразных птиц с применением кладистических методов. Диссертантом проведен филогенетический анализ Galliformes на основе оригинальной таксон-признаковой матрицы, включающий 78 остеологических признаков, закодированных для 77 современных и 12 ископаемых таксонов. Установлена монофилия трибы Polyplectronini, трибы Tetraonini + *Meleagris* и трибы Pavonini. Меня впечатлило понижение таксономического статуса тетеревиных птиц с подсемейства до трибы, хотя эта хорошо очерченная группа характеризуется яркими морфобиологическими адаптациями к обитанию в северных и бореальных областях. Добавление в выполненный анализ нескольких ископаемых таксонов позволило определить родственные отношения между родами *Paraortyx* и *Scopelortyx*, которые формируют базальную для отряда кладу, и тем самым впервые подтверждена принадлежность семейства Paraortygidae к отряду курообразных. Полученное автором консенсусное древо сочетает данные морфологической и молекулярной филогений. Оно позволило определить филогенетическое положение ряда базальных таксонов, таких как *Palaeoortyx* и *Palaeocryptonyx*.

Сходным образом была реконструирована филогения Anseriformes. Здесь была заимствована опубликованная другими исследователями таксон-признаковая остеологическая матрица, к которой добавлено несколько современных и вымерших таксонов. Анализ также был проведен с топологическими ограничениями по молекулярным данным; он обосновывает монофилию 6 семейств гусеобразных и определяет базальное положение рода *Presbyornis*.

Осуществленное исследование иллюстрируют несколько филогенетических схем, клады которых имеют высокую степень поддержки, при этом обозначены те из них, которые соответствуют семействам, подсемействам и трибам. На древе Galliformes,

помещенном в автореферате эти обозначения сохранены, но на дереве Ansiformes их почему-то нет.

Филогенетические деревья, основанные на морфологических признаках, обычно сопоставляют со схемами ядерной или митохондриальной филогений. Поскольку в данном случае деревья построены с сочетанием обоих источников информации, то их тестировать было бы полезно соответствием последовательности разделения клад с временем появления включенных в них таксонов в палеонтологической летописи.

Глава 5 «Систематическая часть» структурно стоит из двух разделов и содержит монографическое описание изученных или ревизованных автором ископаемых представителей обоих отрядов. Глава очень обширная, на нее приходится более ½ текста диссертации (с. 117-412). Её следовало, на мой взгляд, точнее назвать «Систематический обзор новых и ревизованных таксонов Galliformes и Anseriformes». Обзор выполнен в классической форме: приведена синонимия, ревизованы диагнозы таксонов, их состав, сделаны морфологические сравнения, обозначены типовые роды и виды, даны обоснования таксономических решений, для видов указаны типовые экземпляры (голотипы и лектотипы) и многие из них изображены.

У меня есть несколько замечаний. При характеристике рода, включающего один вид, лучше употреблять не «Видовой состав. Типовой вид» (с. 165), а «Состав. Монотипичен». При указании лектотипа принято сразу же отмечать автора, выделившего его; например, лектотип (Mlikovsky, 2002: 159) (с. 167).

Для курообразных восстановлена валидность вида *Palaeortyx ocyptera* из олигоцена Керси, определен состав миоценового рода *Miogallus*, описаны новые роды из нижнего эоцена Монголии, показывающие переходные морфологические признаки между вымершими семействами Gallinuloididae и Quercymegapodiidae. Проведена ревизия трибы Coturnicini, в которую, в частности, впервые включен род *Palaeocryptornyx*, выявлено присутствие в раннем плиоцене крупных серых куропаток из трибы Perdicini и высказано предположение о последующем уменьшении их размеров, перечислены новые интересные находки представителей трибы Tetraonini на территории России.

В отряде гусеобразных описан род *Naranbulagornis* из палеоцена Монголии, показывающий сходство с южноамериканскими паламедеями, подтверждено отнесение к отряду рода *Teriornis* из верхнего мела Монголии, описаны древнейшие неогеновые нырковые утки семейства Anatidae из среднего миоцена Монголии и ряд других ископаемых родов. Большой интерес для всех занимающихся геологической историей птиц представляет схема стратиграфического распределения ископаемых курообразных и гусеобразных в кайнозое Евразии (рис. 6-1).

Глава 6 «Эволюция Galliformes» рассматривает вопросы происхождения и становления отряда курообразных и его эволюционную историю. Диссертант предполагает, что ранние представители отряда показывают некоторое сходство с гусеобразными и первоначальная специализация обоих отрядов происходила отчасти на фоне конструктивного сходства задних конечностей. Выглядит любопытной предложенная гипотеза о том, что ранние курообразные обладали способностью к продолжительному полету, которая позднее оказалась ограниченной взрывным вертикальным взлетом. Такую утрату к дальнему передвижению компенсировало, по мнению Н.В. Зеленкова, развитие крупного зоба, хранящего пищу и этим обеспечивающего существование птиц при неравномерном доступе к пищевым ресурсам, что можно связать с похолоданием климата в позднем эоцене – олигоцене.

Рассмотрено происхождение и ранняя эволюция семейства Phasianidae, ведущего свое начало предположительно от рода *Paraortyx* из позднего эоцена, а ранняя дивергенция фазановых отнесена к лесным ландшафтам олигоцену или началу миоцена. Отмечено, что на границе раннего и среднего миоцена появление крупных фазанов в Европе может быть связано с их миграцией из Азии. Интересен вывод диссертанта о том, что сообщества фазановых из среднего миоцена Монголии по экологической структуре сходны с современными, в то время как одновозрастные фауны Европы имеют более архаичный облик. Стоит отметить и установление уникального сосуществования в раннем плейстоцене Крыма тетеревиных птиц, перепелов и серых куропаток в составе саванноподобных ассоциаций со страусами.

Глава 7 «Адаптации челюстного аппарата Presbyornithidae и ранняя эволюция пищевых специализаций гусеобразных» рассматривает детальный функциональный анализ строения челюстного аппарата у *Presbyornis*. У последнего квадратная кость устроена по типу курообразных, без каудального сдвига квадратно-скулового сочленения и без смещения осей нижнечелюстных мышечков, что отличает строение черепа *Presbyornis* от такового современных утиных. Диссертантом показано, что древние пресбиорнисы не были адаптированы к фильтрационному питанию и сделан вывод, что в эволюции Anseriformes произошел переход от архаичного питания прикрепленными растениями на потребление плавающих объектов.

Глава 8 «Происхождение Anatidae и эволюция фаун утиных Евразии в кайнозое» последовательно рассматривает происхождение семейства, становление его основных таксонов, развитие специализации к нырянию, а также формирование фаун современного типа и эволюцию сообществ нырковых уток. Древнейшие утиные, *Romainvillia* из позднего эоцена, по мнению автора, еще сохраняют остеологические признаки, сближающие их с

пресбиорнитидами, которые использовали удлинённые задние конечности при добыче корма. В дальнейшем, как полагает Н.В. Зеленков, у утиных формируются приспособления к фильтрационному питанию мелкими водными объектами и к переходу от бродильной к плавательной локомоции, что позволило им эксплуатировать обширные водные пространства и стимулировало адаптивную радиацию группы. При этом у некоторых представителей независимо развивался комплекс нырковых адаптаций. Диссертантом показано, что кроновые таксоны Anatidae начали формироваться в олигоцене, а уже в раннем миоцене они широко расселились в Евразии, вышли за ее пределы и найдены в Африке и Северной Америке. Охарактеризованы таксоны утиных раннего и среднего миоцена, на который приходится климатический оптимум неогена. Рассмотрено становление фаун утиных современного типа, начиная с позднего миоцена, а также смена сообществ нырковых уток в миоцене Евразии.

В «Заключении» изложены основные положения, защищаемые в диссертационной работе, охарактеризованы этапы эволюции курообразных и гусеобразных птиц. Отдельно отмечу «Приложение», материалы которого дополнительно иллюстрируют результаты исследования. «Приложение» включает список таксонов, известных из изученных местонахождений Евразии, расшифровку остеологических промеров, изменчивость самих промеров и коррекционные матрицы для измерений и индексов, материалы для филогенетического анализа Galliformes и данные для анализа Anseriformes.

Завершая обзор глав, представляющих результаты исследования и их обсуждение, отмечу преемственность и последовательность изложения материала. Автор постепенно разворачивает удивительно богатую событиями картину эволюционной истории курообразных и гусеобразных на огромном пространстве Евразийского материка. Она вместе с развитием фауны крупных млекопитающих является ключом, открывающим закономерности эволюционного процесса на фоне палеогеографических и палеоклиматических событий и позволяющим по-новому взглянуть и на проблему становления биологического разнообразия.

Диссертационная работа Н.В. Зеленкова производит впечатление глубоко продуманного и тщательно исполненного монографического труда. Результаты соответствуют поставленным целям, выводы отражают важнейшие итоги работы и отвечают задачам, стоявшим перед автором. Им выполнены все формальные требования, предъявляемые к диссертации: даются ссылки на авторов и источники, откуда заимствованы материалы и отдельные результаты. Изложение исследования очень логично; внутреннее единство структуры работы обеспечивается продуманным подходом и самими объектами, выбранными для исследования. Рукопись оформлена в соответствии с



правилами оформления докторских диссертаций и хорошо иллюстрирована. Она написана хорошим, точным и выверенным литературным языком. Автореферат полно отражает содержание диссертации, в кратком виде в нем равнозначно представлены все главы и разделы внутри глав, а также главные иллюстрации. Основные результаты работы опубликованы в ведущих научных изданиях. Таким образом, можно заключить, что исследование выполнено на самом высоком научном и профессиональном уровне.

Есть несколько мелких замечаний. Для всех таксонов уровня семейства полагается указывать имя автора, описавшего семейство. Однако в главе 1 для надсемейства *Anseranatoidea* автором показан Leach, 1820, а для семейства *Anseranatidae* – Sclater, 1880. По всему тексту диссертации неправильно приведена фамилия Horsefield, надо Horsfield.

В заключение хочу высказать несколько пожеланий:

1) хотелось, чтобы в дальнейшем были больше освещены авифаунистические обмены между Евразией с одной стороны, и Африкой и Северной Америкой с другой на протяжении кайнозоя и сделаны сопоставления с аналогичными данными по крупным млекопитающим;

2) было бы уместно более детально рассмотреть историю формирования современных фаунистических сообществ птиц Евразии (типов фаун), таких, например, как таежная, тибетская, пустынная и т.д.; эта тема в диссертации представлена лишь констатацией становления современных группировок утиных во второй половине позднего миоцена;

3) желательно шире использовать тафономические наблюдения, которые в диссертации ограничены краткими сведениями по накоплению костного материала в монгольском местонахождении Шарга (с. 70), тем более, что тафономия захоронения остатков птиц слабо разработана.

Перечисленные пожелания и замечания не влияют на высокую оценку диссертации Н.В. Зеленкова, представляющей законченное фундаментальное и профессионально выполненное научное исследование, вносящее существенный вклад в развитие палеонтологии, зоологии позвоночных, эволюционной теории и биостратиграфии. Совершенно очевидно, что диссертационную работу Н.В. Зеленкова следует квалифицировать как новое крупное научное достижение и опубликовать в виде отдельной монографии, чтобы как можно большее число специалистов могло использовать полученные результаты, предложенные методы и подходы в своей работе.

По актуальности, научной новизне, объему выполненных исследований, теоретической и практической значимости полученных результатов диссертация Н.В. Зеленкова «Эволюция курообразных и гусеобразных птиц (*Aves*, *Galloanseres*) Евразии в

кайнозой» представляет законченное фундаментальное научное исследование, полностью соответствует п. 9-11, 13-14 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации №842 от 24.09.2013 г., предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор, Зеленков Никита Владимирович, безусловно, достоин присуждения ему искомой ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия.

Официальный оппонент,

Геннадий Федорович Барышников

доктор биологических наук (1.5.12. – зоология),

главный научный сотрудник Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург 199034 Университетская набережная, 1, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН, [admin@zin.ru](mailto:admin@zin.ru) Тел/Факс (812)328-02-21/(812)328-03-11

[g\\_baryshnikov@mail.ru](mailto:g_baryshnikov@mail.ru)

Я, Барышников Геннадий Федорович, даю согласие на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета, и их обработку.

Ученый секретарь Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологического института РАН (ЗИН РАН)

кандидат биологических наук Н.Н. Безбородкина

02.04.2023

