

## ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

на диссертацию Зеленкова Никиты Владимировича «Эволюция курообразных и гусеобразных птиц (*Aves, Galloanseres*) Евразии в кайнозой», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия.

Диссертационная работа Никиты Владимировича Зеленкова посвящена исследованию эволюции курообразных и гусеобразных птиц – экологически разнородного по составу парвкласса *Galloanseres* с богатой историей. Взаимодополняющая экология *Galloanseres*, разнообразное представительство его в палеонтологической летописи, делают таксономическую совокупность видов этой группы привлекательным индикатором для изучения древних экосистем. Хорошо представленные в слоях земной коры, кости *Galloanseres* позволяют характеризовать обширных географический регион, сопоставимый с южной частью современного умеренного пояса Евразии. Назревшая необходимость систематизации всего собранного ископаемого материала по представителям обсуждаемого в диссертации парвкласса на протяжении всей истории его существования определяет актуальность диссертационного исследования Никиты Владимировича.

Предвосхищая детальный анализ диссертационного исследования Н.В. Зеленкова, необходимо отметить, что работа соискателя производит благоприятное впечатление как своим подходом к решению сложной проблемы, так и внушительным объемом проделанной работы.

Диссертация Н.В. Зеленкова построена традиционно и состоит из введения, восьми глав, заключения, списка литературы и пяти приложений. Работа сопровождается по тексту 82 рисунками. Библиографический список включает впечатляющие 708 источников, в том числе 535 на иностранных языках.

Во введении автор убедительно обосновывает актуальность выбранной темы, формулирует цель и задачи исследования.

Глава 1 «Обзор представлений о разнообразии, филогении и эволюции *Galliformes* и *Anseriformes*» знакомит читателя с актуальными представлениями о разнообразии и эволюционной истории современных курообразных и гусеобразных. Для каждой надродовой группы автором приведены данные о филогенетическом положении отдельных представителей и геологическом времени их дивергенции. Данные о наиболее существенных палеонтологических находках, а также классификация *Galliformes* и *Anseriformes* с учетом всех валидных современных и ископаемых родов, завершают рассматриваемую главу.

Глава 2 «Основные местонахождения ископаемых *Galloanseres* Северной Евразии», посвящена обзору важнейших репрезентативных местонахождений *Galloanseres*. Н.В. Зеленков дает подробную стратиграфию изученных в работе и важнейших референсных местонахождений представителей обсуждаемого парвкласса в кайнозойских отложениях Евразии.

В Главе 3 «Индивидуальная изменчивость посткраниального скелета *Galloanseres* на примере речных уток (*Anas S.L.*)» автор оценивает размах структурной изменчивости костей посткраниального скелета птиц на примере морфологически гомогенной группы – европейских речных уток. Основываясь на анализе промеров 243 скелетов 7 видов европейских представителей рода *Anas S.L.*, Н.В. Зеленков делает общую оценку размаха

изменчивости промеров отдельных костей в приложении к эволюционной интерпретации вариации этого признака.

В Главе 4 «Филогенетические взаимоотношения внутри Galloanseres» автор подчеркивает оправданность ведущей роли генетических маркеров для формирования филогенетических деревьев изучаемого парвкласса. Именно они положены в основу приводимых автором парсимоничных деревьев.

Глава 5 «Систематическая часть» содержит монографическое описание остатков ископаемых Galloanseres, изученных или ревизованных автором. Автором описаны новые, а также ревизованы некоторые существующие роды и виды из отрядов Galliformes и Anseriformes.

Глава 6 «Эволюция Galliformes» посвящена вопросам происхождения и основным этапам эволюции курообразных. В этой связи Н.В. Зеленковым обсуждается морфология и систематическое положение представителей рода *Palaeotryx*, как предполагаемых древнейших представителей Phasianidae. Обсуждая происхождение и раннюю эволюцию фазановых, автор особое внимание уделяет фаунам курообразных Евразии во время миоценового климатического оптимума. Им охарактеризованы фауны: Сан-Жеран-ле-Пюи из раннего миоцена Франции, Тагая из раннего-среднего миоцена Прибайкалья и Сансана из среднего миоцена Франции. Становление современных фаунистических сообществ Phasianidae Евразии связывается автором с поздним миоценом – плейстоценом.

Адаптации челюстного аппарата ископаемых гусеобразных Presbyornithidae в рамках ранней эволюции пищевых специализаций гусеобразных рассматриваются автором в 7 главе. Обсуждая основные структурные адаптации челюстного аппарата современных уток к фильтрационному питанию и сравнивая их с таковыми пресбиорниса, Н.В. Зеленков приходит к выводу об отсутствии у этой ископаемой птицы системы эффективной фильтрации мелких пищевых объектов посредством поршнеобразного движения языка. Пресбиорнис, по мнению автора, иллюстрирует этап в эволюции Anseriformes, когда представители этой линии переключились с питания прикрепленными водными растениями на потребление плавающих объектов. Кинематический аппарат, позволяющий эффективную высокочастотную фильтрацию мелких пищевых объектов, возник в эволюции гусеобразных, по-видимому, позже.

Вопросам происхождения и эволюции фаун утиных Евразии в кайнозое посвящена 8 глава диссертации. В ней автором, в частности, рассматриваются причины эволюционного успеха утиных. При этом Н.В. Зеленковым обсуждаются пути приобретения гусеобразными способности к нырянию. Автором обсуждается становление кроновой группы Anatidae в олигоцене-раннем миоцене, а также адаптивное разнообразие утиных раннего и среднего миоцена. Прогрессивное похолодание и аридизация климата в позднем миоцене на всей территории Евразии ведет к смене архаичных среднемиоценовых фаун околородных птиц на фауны современного типа. Причем эволюция сообществ нырковых уток в миоцене Евразии показывает выраженную этапность.

В «Заключении» автором отмечается, что систематическое изучение палеонтологических материалов по ископаемому разнообразию курообразных и гусеобразных позволило вскрыть основные этапы в эволюции указанных отрядов, а также охарактеризовать формирование фаун современного типа. И если древнейшие кайнозойские Galliformes и Anseriformes были представлены стволовыми группами

в позднем палеоцене – раннем эоцене, то представители современных семейств Phasianidae и Anatidae впервые появляются уже в позднем олигоцене и к раннему миоцену начинают доминировать в фаунах Galloanseres умеренного пояса Евразии. «Заключение», по сути дела, содержит ответы на положения, выносимые на защиту.

«Список литературы», включающий 708 источников, в том числе 535 на иностранных языках, свидетельствует о высоком уровне проведенного диссертационного исследования. Среди статей из списка журналов, рекомендуемых ВАК для публикации результатов диссертационных исследований, рейтинговые российские: «Палеонтологический журнал», «Зоологический журнал», «Доклады Академии наук» и зарубежные журналы: «Alcheringa», «Journal of Vertebrate Paleontology», «Acta Paleontologica Polonica». Внушителен список апробаций, в котором: International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution (Vienna, 2012), 11<sup>th</sup> European Association of Vertebrate Paleontologist Meeting (Villers-sur-Mer, 2013), XII European Association of Vertebrate Paleontologist Meeting (Torino, 2014), 4<sup>th</sup> International Paleontological Congress (Mendoza, 2014).

Отлично иллюстрированная и хорошо структурированная, диссертация Н.В. Зеленкова не вызывает принципиальных возражений и замечаний. Между тем, хотелось бы обратить внимание на ряд позиций:

- (1) автор замечает, что в систематической части приведены не все описанные таксоны курообразных и гусеобразных птиц – в частности, не упомянуты некоторые формы неясного положения. По-видимому, это касается таксонов, установленных на плохо сохранившихся материалах, однако хорошо бы было для полноты, по крайней мере, перечислить эти формы;
- (2) на карте (рис. 2-1) не указано местонахождение Джерой в Узбекистане, откуда автором описана одна из важнейших палеогеновых находок курообразных;
- (3) на с. 108 автор обсуждает плезиоморфную морфологию современных перепелов и ее значение для реконструкции филогенетического положения этой группы птиц. Здесь хотелось бы пояснений: в чем именно состоит плезиоморфность скелета перепелов, как это связано с их образом жизни, из чего становится ясно, что отмеченные признаки плезиоморфны? Как это сопоставляется с данными по ископаемому разнообразию перепелов, детально изученному в работе? Сходным образом требуется объяснение для кажущейся плезиоморфной морфологии павлиновых;
- (4) обсуждение вопросов эволюции тетеревиных птиц Евразии в главе 4 может быть дополнено. Полагаю, что полученные автором данные позволяют полнее раскрыть эволюцию группы в Европе, однако в тексте диссертации приведены только общие замечания по этому вопросу;
- (5) не все родовые и видовые названия в систематической части выделены курсивом.

Незначительные замечания, которые относятся, скорее, к желанию услышать более подробные сведения по ряду волнующих вопросов, ничуть не снижают ценности диссертационного исследования соискателя. Справедливо можно заключить, что диссертация Никиты Владимировича Зеленкова «Эволюция курообразных и гусеобразных птиц (Aves, Galloanseres) Евразии в кайнозое» является законченной научно-квалификационной работой, выполненной автором на высоком методическом уровне и открывающей новые горизонты в изучении адаптивной эволюции и экологии

ископаемых Galloanseres. По актуальности проблемы, объему предоставленного материала и новизне полученных результатов диссертационная работа Н.В. Зеленкова, безусловно, удовлетворяет требованиям п. 9 «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного Постановлением Правительства РФ от 24.09.2013 №842 (в редакции от 01.10.2018), предъявляемым к диссертациям, представленным на соискание ученой степени доктора биологических наук, а ее автор заслуживает присуждения искомой степени по специальности 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия.

Я, Зиновьев А.В. согласен на включение моих персональных данных в документы, связанные с работой диссертационного совета, и их дальнейшую обработку.

**Официальный оппонент:**

**Андрей Валерьевич Зиновьев**

доктор биологических наук,  
проректор по научной  
и инновационной деятельности  
Тверского государственного  
университета

Контактные данные:

Телефон: +7 910 5337859

Электронная почта: [zinovev.av@tversu.ru](mailto:zinovev.av@tversu.ru).



«04» апреля 2023 года