

*На правах рукописи*

**ПАЛАСТРОВА Екатерина Сергеевна**

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

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

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

Москва  
2021



## ВВЕДЕНИЕ

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

**Степень разработанности темы исследования.** Фауны птиц конца плиоцена и самого начала плейстоцена (гелазия) – одни из наименее изученных как глобально, так и для Евразии (Zelenkov, 2016). Ранее имеющиеся материалы из позднего плиоцена (Береговая, Тологой и Шамар) были изучены только частично (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012). В частности, по воробьеобразным (наименее изученной группе) была предварительно проанализирована только наиболее репрезентативная выборка, но не были исчерпывающе изучены все доступные материалы. Также некоторые описанные ранее таксоны нуждаются в ревизии в свете современных данных об эволюции и филогенетических отношениях в соответствующих группах птиц. Материалы из раннего плейстоцена Малых Гол собраны в последние годы и впервые изучены в этой работе.

В целом, в настоящем исследовании предпринята попытка целенаправленно и всесторонне рассмотреть фауны птиц позднего плиоцена – раннего плейстоцена в обсуждаемом регионе с углубленным изучением воробьеобразных. Также нами уделялось внимание эволюции отдельных таксонов птиц на основании синтеза палеонтологических и молекулярно-филогенетических данных.

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

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

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

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

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

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

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

**Практическая и теоретическая значимость работы.** Полученные результаты вносят вклад в понимание истории становления современного таксономического разнообразия птиц восточно-палеарктического региона и истории современных экосистем юга Восточной Сибири, а кроме того – в понимание эволюции отдельных родов и видов птиц. Результаты могут быть использованы в филогенетических и историко-биографических исследованиях, в работах по систематике и эволюции современных и ископаемых птиц. Полученные в этой работе

данные были использованы для калибровки филогении Emberizidae по молекулярным данным (Cai et al., 2021).

#### **Защищаемые положения.**

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

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

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

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

**Публикации и апробация работы.** По результатам исследования опубликовано 3 статьи и 7 тезисов докладов. Результаты были представлены на 15-й и 16-й Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2018, 2019), на LXV–LXVII сессиях Палеонтологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2019–2021), на Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Деметьева (Звенигород, 2018), а также были опубликованы тезисы в сборнике, посвященном Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Минск, 2020).

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

**Благодарности.** Я глубоко признательна своему научному руководителю к.б.н. Н.В. Зеленкову за всестороннее содействие и помощь на всех этапах работы, а также Н.В. Волковой за ценные советы и предоставление фотографий скелетов некоторых таксонов птиц, д.б.н. А.Б. Савинцову за предоставление доступа к сравнительной коллекции лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН (Москва) и А.В. Пантелееву – к сравнительной коллекции Зоологического музея

РАН (Санкт-Петербург). Выражаю благодарности д.б.н. М.А. Ербаевой, к.г.-м.н. В.С. Зажигину, к.г.-м.н. А.В. Сизову и к.г.н. А.М. Клементьеву за сбор и передачу материалов, к.б.н. К.Е. Михайлову (ПИН РАН), д.б.н. А.О. Аверьянову (ЗИН РАН), к.б.н. Н.В. Мартыновичу (Музей Мирового океана, Калининград) за обсуждение вопросов, связанных с эволюцией и биологией птиц, а также академику д.б.н. А.В. Лопатину и д.б.н. А.К. Агаджаняну, д.б.н. И.А. Вислобоковой, к.б.н. Е.В. Сыромятниковой, д.б.н. И.В. Новикову и к.г.-м.н. П.Д. Фролову за ценные замечания и рекомендации. От всей души благодарю родных и близких за оказанную поддержку и терпение. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ, №№ 18-34-00680 и 20-04-00975.

## **Глава 1. ИСТОРИЯ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ НА РУБЕЖЕ ПЛИОЦЕНА И ПЛЕЙСТОЦЕНА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ**

### **1.1. Обзор палеонтологической летописи**

В главе приведен обзор позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых местонахождений Северного полушария с остатками птиц (табл. 1). Позднеплиоценовые птицы – одни из наименее изученных; число репрезентативных авифаун этого возраста по всему миру относительно невелико в сравнении с более ранними отрезками неогена. Самые богатые фауны плиоцена Европы – из местонахождений Чарнота (Csarnóta), Беременд (Beremend) в Венгрии (Kessler, 2013), Рембелицы Крулевски 1 и 2 в Польше (Rębelice Królewskie, I, II; Jánossy, 1974) и Этулия в Молдове (Etulya; Vocheňski, Kurochkin, 1987a, b; Mlíkovský, 1995a). Авифауны Чарноты и Беременда содержат большое число описанных ископаемых видов воробьеобразных, многие из которых невалидны. Все рассмотренные европейские фауны схожи по эволюционному уровню (включают ископаемые виды, в некоторых найдены ископаемые роды) и имеют смешанный облик: в их состав входят птицы как открытых, так и закрытых (лесных) местообитаний. В Северной Америке позднеплиоценовые фауны более многочисленны, но в них хуже представлены воробьеобразные. Самые богатые из них – фауны местонахождений Рексруд в Канзасе (Rexroad; Wetmore, 1944; Ford, 1966; Feduccia, 1968; Brodtkorb, 1969; Becker, 1987), Бенсон в Аризоне (Benson; Wetmore, 1924; Becker, 1987), Сан-Диего в Калифорнии (San Diego; Chandler, 1990) и фауна из окрестностей Хагерман в Айдахо (Hagerman; Wetmore, 1933; Brodtkorb, 1958; Murray, 1967, 1970; Becker, 1987). В последней представлено несколько современных форм, что в целом не характерно для североамериканских авифаун позднего плиоцена, в которых, в основном, представлены ископаемые виды и иногда – ископаемые рода. В основном, фауны Северной Америки представлены околородными птицами, в меньшем количестве содержат лесные виды.

Самые богатые раннеплейстоценовые авифауны Европы – Выршец (Varshets) и Сливница (Slivnitsa) в Болгарии (Boev, 2002, 2016), Бетфия (Betfia) и Вилани 3 (Villány 3) в Венгрии (Jánossy, 1976a, 1977, 1979, 1980) и фауна из местонахождения Ахл ал Улам (Ahl al Oughlam)

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

Отдел	Подотдел	Биозоны	Европа	Азия	Северная Америка
Плиоцен	Ранний	MN15	Чарнота	Этулия	Рексроуд Фокс Каньон Хагерман Сан-Диего
	Поздний	MN16a			
Плейстоцен	Ранний плейстоцен	MN17	Вырщез Крыжановка 1 Обиточное	Тологой	Инглис Поркупайн Кейв
	Плейстоцен	MN18=MQ1			
			Сливница Виллани 3 Тарханкут Приморск Таврида	Малые Голы	Макасфальт Шелл Пит
			Беременд Рембеллицы Крулевски 1, 2	Береговая	Бенсон
				Шамар	

в Марокко (Mouret-Chauviré, Geraads, 2010). Европейские фауны в основном представлены ископаемыми видами (также присутствуют ископаемые роды), среди которых наиболее типичный представитель – турач *Francolinus sarakı*. Характерно, что фауны конца раннего плейстоцена (Тарханкут, Приморск) состоят преимущественно из современных видов. С точки зрения палеоэкологии, фауны Европы довольно смешанные: встречаются виды как открытых, так и закрытых местообитаний. Фауны раннего плейстоцена Северной Америки отличаются большим таксономическим разнообразием. Самые представительные фауны известны из местонахождений Макасфальт Шелл Пит (Macasphalt Shell Pit) и Инглис (Inglis) во Флориде (Emslie, 1998), а также Поркупайн Кейв (Pogcupine Cave) в Колорадо (Emslie, 2004). Североамериканские фауны довольно архаичны – содержат ископаемые виды и роды; также в одном местонахождении (Инглис) найдено ископаемое семейство Phogusrhacidae. Палеоэкологический облик рассмотренных фаун смешанный: присутствуют околотовные виды, а также виды, приуроченные к открытым и закрытым местообитаниям.

## 1.2. Молекулярно-генетические представления о времени дивергенции таксонов птиц

В связи с неполнотой палеонтологической летописи современные исследования в области эволюции птиц во многом опираются на молекулярно-генетические данные по части времени дивергенции таксонов. В связи с этим представляется важным учесть молекулярные

оценки и сравнить их со сложившимися палеонтологическими представлениями. Приведенный в данной главе детальный обзор молекулярных датировок показывает, что дивергенция таксонов родового уровня из числа обитателей пояса открытых пространств внутренней Азии (как воробьеобразных, так и неворобьиных птиц) происходила, главным образом, в позднем миоцене. Однако в этой общей картине имеются исключения. Появление современных видов воробьиных и неворобьиных птиц, в основном, датируется плиоценом – ранним плейстоценом. Однако наиболее интенсивное видообразование приурочено к временному отрезку поздний плиоцен – ранний плейстоцен. Молекулярные оценки времени дивергенций таксонов в целом согласуются с палеонтологическими, хотя данные о появлении видов позднее раннего плейстоцена, в некоторых случаях, так же как и в случае с родами, «омолаживают» временные рамки дивергенций, установленных по палеонтологическим данным.

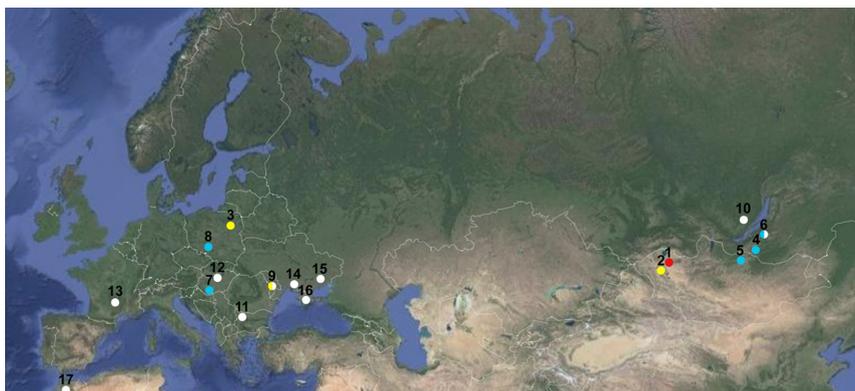
## **Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

### **2.1. Обзор местонахождений**

Данная работа основана на ревизии ранее описанных (Курочкин, 1985; Zelenkov, Kurochkin, 2012) и изучении неизученных костных остатков птиц из позднеплиоценовых местонахождений южного Забайкалья (Береговая, Тологой) и Северной Монголии (Шамар), а также изучению недавно полученных новых остатков птиц из нового раннеплейстоценового местонахождения Прибайкалья – Малые Голы (рис. 1). Материалы из Береговой были переданы на изучение М.А. Ербаевой, из Тологой – А.Г. Покатиловым, из Северной Монголии – В.С. Зажигиным, из Прибайкалья – А.В. Сизовым и А.М. Клементьевым. В сборах материала из Прибайкалья также принимал участие автор диссертации. Всего нами было изучено около 350 костных остатков воробьеобразных и неворобьиных птиц, из которых 15 принадлежат к ископаемым видам. Бóльшая часть птиц происходит из местонахождения Береговая.

### **2.2. Применяемая концепция вида**

Проблема разграничения видов в биологии и вопросы о том, что считать видом, к настоящему времени еще не полностью разрешены. Рассмотрение этих проблем особенно важно в контексте настоящего исследования, поскольку становление современных видов происходило, главным образом, в интервале поздней плиоцен – ранний плейстоцен (Зеленков, 2014). В палеорнитологии в настоящее время применяются две концепции вида – биологическая и филогенетическая (Зеленков, 2013). Однако однозначное следование единой концепции зачастую оказывается невозможным и в особенности это применимо к палеорнитологии. В настоящей работе для разграничения видов используются качественные морфологические отличия. При этом отдельные черты строения трактуются нами как вероятная изменчивость, но комплексные перестройки морфологии – как свидетельство о формировании новых морфотипов.



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

### Глава 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

**Семейство Struthionidae.** Страус *Struthio* sp. известен из местонахождения Береговая и представляет собой ископаемую форму более крупного размера, чем современный *S. camelus*.

**Семейство Phasianidae.** В представленных материалах это таксономически самое разнообразное семейство. В позднем плиоцене Забайкалья и Северной Монголии обитали две ископаемых куропатки – *Perdix margaritae* и крупная *P. inferna*, также известная из раннего плиоцена Молдавии (Зеленков, Курочкин, 2015). В этой работе описаны новые материалы по *P. margaritae*, а также приведено морфологическое сравнение с другими родами Phasianidae. Кроме того, из Береговой и Шамара известна мелкая перепелиная птица *Coturnicini* gen. indet. Ранее костные остатки этой формы относили к ископаемому перепелу *Plioperdix pontica* (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009). Таксономия и эволюционная история *Plioperdix* запутанна (Зеленков, Горобец, 2020). Проведенная ревизия материалов из Шамара и Береговой позволила установить, что мелкая перепелиная птица из плиоцена юга Восточной Сибири не может относиться к *Plioperdix* и, вероятно, представляет собой самостоятельный ископаемый род, морфологически более близкий к *Palaeocyrtonyx*.

Из раннего плейстоцена Прибайкалья (Малые Голы) известны куропатка *Perdix* sp. и новый род и вид относительно крупных фазановых птиц Phasianidae gen. et sp. nov. *Perdix* sp. незначительно отличается

от позднеплиоценовой *P. margaritae*. Phasianidae gen. et sp. nov. представляет собой птицу размером с крупную особь *Phasianus colchicus*, но по строению коракоида близкую куропаткам *Perdix*. При этом Phasianidae gen. et sp. nov. морфологически ближе к ископаемой куропатке *P. margaritae*, чем к современным видам *Perdix*.

**Семейство Anatidae.** Утиные позднего плиоцена Забайкалья (Береговая) представлены только ископаемой пеганкой *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985. В раннем плейстоцене Прибайкалья (Малые Голы) разнообразие утиных выше. Установлено присутствие ископаемого вида в роде *Mareca*, утки *Spatula/Mareca* и морской утки неясного таксономического статуса (*Mergini* gen. indet.). *Mareca* sp. nov. – самая маленькая утка в составе этого рода и первый ископаемый вид, установленный непосредственно в роде *Mareca*. *Mergini* gen. indet из Малых Гол – морская утка средних размеров, метрически близкая к *Vicperphala clangula*. Специфическая морфология тибютарсуса этой утки не позволяет отнести ее к современному роду. Возможно, *Mergini* gen. indet из Малых Гол представляет собой ископаемого крохалея, близкого к миоценовому североамериканскому *Mergus miscellus* Alvarez, 1978.

**Семейство Podicipedidae.** В раннем плейстоцене Прибайкалья найдена ископаемая поганка *Podiceps* sp. с необычной для современных представителей рода морфологией. *Podiceps* sp. из Малых Гол по размерам схожа с плиоценовыми поганками *P. arndti* Chandler, 1990, *P. parvus* Wetmore, 1937 и *P. subparvus* Miller et Bowman, 1958. Однако перекрывающийся материал с *P. arndti* отсутствует, а морфология коракоеидов *P. parvus* и *P. subparvus* не была описана подробно, что не позволяет установить взаимоотношения этих видов с *Podiceps* sp. из Малых Гол.

**Семейство Otididae.** В позднем плиоцене Северной Монголии (Шамар) обитала дрофиная птица *Otididae* gen. indet. (Курочкин, 1985). Ввиду того, что материал представлен недиагностичной костью (фаланга), установить таксономический статус более точно не представляется возможным.

**Семейство Rallidae.** В раннем плейстоцене Прибайкалья установлено присутствие ископаемого погоньша *Porzana* sp. nov. и лысухи *Fulica* sp. Ископаемый погоньш по размерам больше современных представителей рода и сопоставим с современным водяным пастушком (*Rallus aquaticus*). Из-за плохой сохранности плечевой кости *Fulica* sp. из Малых Гол более точно установить видовую принадлежность невозможно. Абсолютные размеры этой лысухи схожи с таковыми *F. atra*. Сведения об эволюционной истории *Fulica* очень скудны. Самое раннее появление рода в палеонтологической летописи – *F. infelix* из позднего плиоцена Орегона (Brodkorb, 1961). Находка *Fulica* sp. в раннем плейстоцене на сегодняшний день является второй по древности глобально и первой находкой рода в палеонтологической летописи Центральной Азии.

**Семейство Scolopacidae.** Из местонахождений Береговая и Шамар описываются два новых ископаемых вида – веретенник *Limosa* sp. nov. и бекасовидный веретенник *Limnodromus* sp. nov. Присутствие бекасо-

видного веретенника (*Limnodromus* sp.) в Береговой и Шамаре также указывалось ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2011). Совместно с названными видами обитала бекасовая птица неясного таксономического статуса *Scolopacidae* gen. indet. (Зеленков, 2011). Кроме этого, ранее из Береговой описывались костные остатки, принадлежащие ископаемому круглоносому плавунчику *Phalaropus eleonogae* Kurochkin, 1985 и бекасу *Gallinago* sp. (Зеленков, 2011). В настоящей работе проведена ревизия этих материалов, а также приведено морфологическое сравнение родов *Scolopacidae*.

В раннем плейстоцене из бекасовых найдена только бекасовая птица неясного таксономического статуса *Scolopacidae* gen. indet. 2. Абсолютные размеры плечевой кости этой птицы схожи с таковыми *Ph. eleonogae*, однако кость имеет плохую сохранность, что не позволяет отнести ее к конкретному роду и виду.

**Семейство Falconidae.** Из местонахождения Шамар установлены остатки сокола *Falco* sp. nov. Этот сокол имеет пропорции тела, отличающиеся от современных представителей рода, при этом по размеру *F. shamaricus* наиболее схож с современным *F. columbarius*.

**Семейство Accipitridae.** Из позднего плиоцена Забайкалья (Тологой) известен орлан *Haliaeetus* sp., описанный ранее (Курочкин, 1985). В раннем плейстоцене Прибайкалья (Малые Голы) найден гриф *Aegypius* sp.

**Семейство Alaudidae.** Жаворонковые – самое многочисленное по числу видов семейство воробьеобразных в имеющихся материалах. Всего в позднем плиоцене Забайкалья и Северной Монголии обитало четыре жаворонка: ископаемый рогатый жаворонок *Eremophila orkhonensis*, серый малый жаворонок *Alaudala* aff. *A. rufescens*, малый жаворонок *Calandrella* aff. *C. brachydactyla* и ?*Calandrella* sp. Ранее на основании смешанного материала, принадлежащего овсянкам и жаворонкам, был описан ископаемый род подорожниковых *Pliocalcarius orkhonensis* (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Однако проведенная ревизия показала, что в действительности голотип имеет типичную морфологию *Eremophila*. Жаворонки *C. aff. C. brachydactyla* и *A. aff. A. rufescens*, найденные только в Береговой, остеологически отличаются от современных и, по-видимому, представляют собой самостоятельные виды. Тарсометатарсус еще одного жаворонка ?*Calandrella* sp. (Береговая) не может быть отнесен к *C. aff. C. brachydactyla*, который имеет меньшие размеры.

**Семейство Hirundinidae.** Ласточковые представлены только одним таксоном – ископаемой ласточкой *Hirundo selengenica* (Шамар), описанной ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В настоящей работе приведено более подробное морфологическое сравнение *Hirundo* с другими родами семейства, а также сравнение *Hirundinidae* с другими семействами воробьеобразных.

**Семейство Motacillidae.** Из позднего плиоцена Забайкалья и Северной Монголии известны крупная ископаемая трясогузка *Motacilla* sp. (Береговая, Шамар) и *Motacillidae* gen. indet. (Шамар). На присутствие

*Motacilla* sp. уже указывалось ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В данной работе дополнены материалы по этому виду, приведено подробное морфологическое сравнение с другими родами *Motacillidae*, а также сравнение трясогузковых с другими семействами воробьеобразных. Тибиотарсус *Motacillidae* gen. indet. из Шамара имеет схожую морфологию с таковым коньков (*Anthus*) и может относиться к представителю этого рода, однако для надежного установления точной родовой принадлежности требуются более диагностичные костные остатки.

**Семейство *Turdidae*.** В местонахождениях Береговая и Шамар установлено присутствие предполагаемого современного дрозда *Turdus iliacus/obscurus*. Ранее тарсометатарсус этого дрозда был отнесен к семейству *Sturnidae* (Zelenkov, Kurochkin, 2012), однако проведенная ревизия показала, что в действительности тарсометатарсус следует относить к семейству *Turdidae*. *T. iliacus/obscurus* из Береговой и Шамара – древнейшая находка этой современной линии в палеонтологической летописи. Кроме этого, из Береговой известен *Turdus* sp. (Zelenkov, Kurochkin, 2012), который, вероятно, представляет собой ископаемого дрозда. Для подтверждения этого предположения требуются дополнительные материалы по другим элементами скелета.

**Семейство *Muscicapidae*.** В позднем плиоцене Забайкалья (Береговая) установлено присутствие каменки *Oenanthe* sp. Возможно, плечевая кость этой каменки принадлежит *O. pleschanka* или ископаемой каменке, родственной *O. oenanthe*. Из местонаждений Береговая и Шамар известен чекан ? *Saxicola* (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Тарсометатарсусы этого чекана имеют большие абсолютные размеры по сравнению с современными представителями рода *Saxicola*. Возможно, эти тарсометатарсусы принадлежат ископаемому чекану, родственному крупному центральноазиатскому чекану *S. insignis*, или вымершему роду, родственному чеканам *Saxicola*. Кроме этого, в Береговой найдена птица неясного систематического положения *Muscicapidae* gen. indet.

**Семейство *Sylviidae*.** В позднем плиоцене Забайкалья и Северной Монголии обитало два вида славков. *Sylvia* sp., ввиду отличительной морфологии от других современных представителей рода, вероятно, представляет собой ископаемый вид. Для более точного определения требуется больше костных остатков. *Sylvia* sp. 2 отличается от *Sylvia* sp. меньшими абсолютными размерами и представляет собой самостоятельный вид. Поскольку коракоид этой славки имеет плохую сохранность, а тибиотарсус – малодиагностичен, более точное определение невозможно. Кроме этого, из Береговой известна сутора *Cholornis* sp. (Zelenkov, Kurochkin, 2012), которая представляет собой самостоятельный ископаемый вид. *Cholornis* sp. – самая древняя находка рода в палеонтологической летописи.

**Семейство *Locustellidae*.** Из местонахождения Береговая описывается крупный сверчок *Locustella* sp. nov., по размеру сопоставимый с таежным сверчком *L. fasciolata*.

**Семейство Sittidae.** Из позднего плиоцена Забайкалья (Береговая) известен поползень *Sitta* sp. (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Возможно, этот поползень представляет собой самостоятельный ископаемый вид, но для подтверждения этой гипотезы требуются дополнительные материалы. Из всех изученных представителей Sittidae морфологически *Sitta* sp. из Береговой наиболее схож с *S. europaea*.

**Семейство Corvidae.** Врановые в рассматриваемых местонахождениях представлены двумя формами. Corvidae gen. indet. из Шамара, о присутствии которого сообщалось ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012), морфологически наиболее схож с сороками (*Pica*). Другая врановая птица неясного систематического положения Corvidae gen. indet. 2 из Малых Гол по размеру схожа с галкой (*Corvus monedula*).

**Семейство Fringillidae.** В позднем плиоцене Северной Монголии (Шамар) обитал канареечный вьюрок *Serinus* sp., о присутствии которого сообщалось ранее (Zelenkov, Kurochkin, 2012). В настоящей работе материалы по этой птице были дополнены, а также приведены морфологические особенности, характеризующие семейство и род. Возможно, *Serinus* sp. из Шамара представляет собой самостоятельный ископаемый вид или же остатки, отнесенные к *Serinus* sp., могут принадлежать *S. serinus* (сравнение с которым не проводилось). *Serinus* sp. из Шамара – древнейшая находка рода в палеонтологической летописи, указывающая на более широкое распространение рода в позднем плиоцене. Кроме этого, в Береговой найдена вьюрковая птица неясного таксономического статуса Fringillidae gen. indet. Коракоид этой птицы имеет схожую морфологию с таковым представителей *Capodacus* и *Chloris*.

**Семейство Emberizidae.** Из позднего плиоцена Забайкалья (Береговая) и Северной Монголии (Шамар) описана ископаемая овсянка *Emberizashaamara*, которая первоначально была описана как представитель рода *Rhodospiza* в составе семейства Fringillidae (Zelenkov, Kurochkin, 2012). Проведенная ревизия показала, что этот вид следует относить к Emberizidae на основании типичной морфологии, характеризующей это семейство. В этих же местонахождениях была найдена овсянка *Emberiza* sp. Эта птица представляет собой мелкую овсянку, по размерам схожую с современной *E. pusilla*. Кроме этого, в местонахождении Береговая была найдена просянка *E. aff. E. calandra*. Ископаемая просянка, по-видимому, представляет собой самостоятельный вымерший вид, однако остается неназванной, поскольку известна только по тарсометатарсуу.

**Семейство Calcariidae.** Из местонахождений позднего плиоцена (Береговая, Шамар) описан ископаемый подорожник *Calcarius* sp. nov. Первоначально верхние челюсти этого подорожника были отнесены к *Calcarius* sp. (Zelenkov, Kurochkin, 2012), при этом авторы предполагали существование самостоятельного ископаемого вида. В настоящей работе *Calcarius* sp. nov. описан по верхним челюстям, коракоиду и тарсометатарсуу; также приведены морфологические отличия от других представителей рода и семейств.



стематического положения, вьюрковыми (*Serinus*), овсянковыми (*Emberiza*) и подорожниковыми (*Calcarius*). Неворобьиные фауны представлены страусом *Struthio*, ископаемыми фазановыми (*Perdix*, *Coturnicini* gen. indet.), ископаемой пеганкой рода *Tadorna*, дрофиной птицей неясного систематического положения, бекасовыми (*Limosa*, *Gallinago*, *Limnodromus*, *Phalaropus*) и соколиными (*Falco*). При этом куропатки представлены двумя видами – небольшой *Perdix margaritae* и крупной *P. inferna*, обитавшими совместно. Ископаемых форм в чикойском фаунистическом комплексе довольно много (абсолютное большинство найденных таксонов, по видимому, представлены ископаемыми видами); также найден один предполагаемый современный вид дроздов – *Turdus iliacus/obscurus*.

Птицы Береговой и Шамара подтверждают представления о доминировании открытых ландшафтов в окрестностях местонахождений в позднплиоценовое время (Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, Kurochkin, 2012). Характерно присутствие страуса (Курочкин, 1985), перелета и ряда воробьеобразных птиц – обитателей полупустынных и степных стадий. Кроме этого, фауна воробьеобразных птиц включает и отдельные характерные лесные элементы. Из этого можно сделать вывод о мозаичности ландшафтов в окрестностях местонахождений в позднем плиоцене, о чем также свидетельствуют фауны мелких млекопитающих (Erbaeva, Alexeeva, 1997, 2000; Алексеева, 2005).

Для выявления истории становления позднплиоценового разнообразия птиц Центральной Азии и установления возможных эволюционных связей обсуждаемых орнитоккомплексов проведено сравнение фауны Береговой и Шамара с более древними фаунами региона (свита Хиргис-Нур). Авифауна позднмиоценовых местонахождений Хиргис-Нур и Явор кардинальным образом отличается от чикойской по таксономическому составу и имеет с ним только один общий таксон – страус *Struthio*. В то же время скорлупа яиц страуса из местонахождений Хиргис-Нур и Явор может принадлежать ископаемому *Struthio asiaticus* (Mikhailov, Zelenkov, 2020), а костные остатки страуса из чикойского комплекса принадлежат другому вымершему виду (Mikhailov, Zelenkov, 2020). Кроме этого, в фауне Хиргис-Нура найден орлан рода *Haliaeetus*, известный также из Тологоя. Выявленные существенные различия авифаун Хиргис-Нур, Явор и Чикойского комплекса могут объясняться не только разным возрастом, но и различным палеоэкологическим составом ассоциаций: околоводных птиц в фауне Хиргис-Нур, Явор и лесостепных – в Береговой и Шамаре.

Орнитокомплекс раннеплиоценового местонахождения Чоно-Хариах в значительной степени схож с таковым Хиргис-Нура (Курочкин, 1985; Зеленков, 2016), однако в Чоно-Хариахе появляются новые таксоны, общие с Чикойским комплексом (дрофиные *Otididae* gen. indet. и ископаемый веретенник *Limosa*), в чем прослеживается некоторая преемственность между двумя плиоценовыми фаунами. В палеоэкологическом аспекте, за исключением интразональной группы, в фауне раннего плиоцена (как и в фаунах верхов миоцена) найдены виды, приуроченные как к закрытым, так и открытым местообитаниям, так же как и в чикойском комплексе.

Сравнение авифауны чикойского комплекса с позднплиоценовыми фаунами птиц Европы выявило присутствие небольшого числа общих родов (*Sitta*, *Turdus*, *Oenanthe*, *Emberiza*, *Locustella*, *Serinus*, *Otis* и *Struthio*; из 42 неморских таксонов европейских авифаун). Несмотря на отличие по таксономическому составу, общий эволюционный уровень фаун Береговой и Шамара схож с таковым одновозрастных европейских фаун. В палеоэкологическом аспекте фауна Чикойского комплекса включает меньше лесных элементов и больше обитателей открытых ландшафтов, в отличие от одновозрастных позднплиоценовых фаун Европы, в которых многочисленны лесные виды.

Фауны позднего плиоцена Северной Америки отличаются от фауны Береговой и Шамара еще более значительно, чем европейские. Сравнимые орнитокомплексы не имеют общих видов; имеется только три общих рода (сокола *Falco*, ласточки *Hirundo*, дрозды *Turdus*; из 49 таксонов). Множество таксонов, найденных в фаунах Северной Америки, в настоящее время распространены только в Новом Свете. Из этого можно сделать вывод об изолированности авифаун континентальной Азии и Америки относительно друг друга к позднему плиоцену. В палеоэкологическом аспекте птицы из местонахождений Северной Америки, за исключением околородных групп, приурочены к закрытым лесным ландшафтам, тогда как в чикойском комплексе доминируют виды открытых пространств. Как и в случае с природными условиями позднего плиоцена Европы, можно предположить, что в Центральной Азии климат был в целом более засушливым, чем на территории Северной Америки. Еще одна отличительная особенность североамериканских фаун – их архаичность; в орнитокомплексах позднего плиоцена Северной Америки присутствует заметное число ископаемых родов, что резко контрастирует с фаунами птиц Береговой и Шамара.

#### **4.1.2. Авифауна гелазия из местонахождения Малые Голы**

На сегодняшний день птицы из местонахождения Малые Голы представлены в основном околородной группой: утиными (*Mareca* sp. nov., *Spatula/Mareca*, *Mergini* gen. indet.), ископаемой поганкой *Podiceps*, пастушковыми (*Porzana*, *Fulica*), бекасовыми неясного систематического положения, а также фазановыми (*Perdix*, *Phasianidae* gen. et sp. nov.) и врановой птицей неясного систематического положения. Несмотря на небольшой объем по числу таксонов, фауна Малых Гол интересна присутствием нескольких впервые установленных ископаемых видов и одного вымершего рода. Ископаемый свиязь *Mareca* sp. nov. – самая маленькая (меньше современных чирков) утка из представителей своего рода и первый несомненный ископаемый вид *Mareca*. Куропатка *Perdix* sp., вероятно, представляет собой потомка позднплиоценовой *P. margaritae*, что указывает на преемственную связь малогольской фауны с авифаунами позднего плиоцена Центральной Азии. *Phasianidae* gen. et sp. nov. – ископаемый род фазановых, который, несмотря на крупные размеры, морфологически схож с серыми куропатками (*Perdix*) и, по-видимому, родственен им. Также обращает на себя внимание присутствие в фауне

Малых Гол лысухи *Fulica* sp., которая является первой находкой рода в палеонтологической летописи Центральной Азии.

Анализировать авифауну Малых Гол в палеоэкологическом аспекте затруднительно, потому как, за исключением интразональных видов, показательна только находка куропатки *Perdix* sp. (приурочена к открытым ландшафтам). По фауне млекопитающих, рептилий, амфибий, моллюсков, а также споро-пыльцевому анализу в районе местонахождения реконструируются мозаичные ландшафты: открытые пространства чередовались с приречными кустарниками и древесной растительностью на водоразделах (Адаменко, 1975, 1980; Сизов и др., 2017).

Для выявления истории становления раннеплейстоценового разнообразия птиц Центральной Азии следует сравнить фауну Малых Гол с более древними фаунами региона. Из позднего плиоцена Центральной Азии известна только авифауна чикойского комплекса. Фауна Малых Гол не имеет с общих таксонов с чикойской фауной, за исключением куропаток *Perdix*. Эволюционный облик сравниваемых фаун, несмотря на разный возраст, довольно схож. Это говорит о неожиданной архаичности авифауны Малых Гол (можно было бы ожидать ее эволюционной продвинутости, учитывая более молодой возраст сообщества), о чем уже сообщалось ранее (Сизов и др., 2017). Реконструированные ландшафты для Малых Гол и для Береговой и Шамара схожи – это чередование открытых и закрытых пространств. Однако для окрестностей Малых Гол был характерен более влажный климат и большая представленность лесных биотопов (Адаменко, 1975, 1980). Таким образом, на таксономический состав малогольской авифауны могли оказать влияние лесные элементы сибирского фаунистического комплекса, эволюционная история которых пока остается совершенно неизученной.

Неворобьиные птицы Малых Гол как по таксономическому составу, так и по эволюционному уровню наиболее схожи с таковыми орнитокомплексов Центральной и Восточной Европы (рассмотренных в разделе 1.1.), хотя таксономически несколько отличаются от них (имеют только два общих рода – куропаток *Perdix* и погоньшей *Porzana*; из 48 таксонов). Характерно присутствие ископаемого рода, нескольких вымерших видов, при этом современные виды все еще отсутствуют. С палеоэкологической точки зрения фауны Европы и Малых Гол схожи – они представлены обитателями как открытых, так и закрытых местообитаний, что говорит о мозаичности ландшафтов.

Североамериканские фауны раннего плейстоцена отличаются от фауны Малых Гол как таксономически, так и большей архаичностью. Тем не менее, сравниваемые фауны имеют два общих рода (поганок *Podiceps* и погоньшей *Porzana*; из 65 таксонов). В североамериканских фаунах, как и в Малых Голах, доминируют околородные птицы, однако, в целом, они имеют смешанный облик. Следует отметить большую архаичность североамериканских раннеплейстоценовых фаун (они содержат заметное число вымерших видов и родов) по сравнению с европейскими и фауной Малых Гол. Ранее уже отмечалось, что современный облик авифауна Северной Америки приобрела позднее, чем фауна Евразии (Курочкин, 1971).

### 4.1.3. Замечания по исторической биогеографии обсуждаемых фаун

Позднеплиоценовые авифауны востока Южной Сибири (Береговая, Шамар) имеют смешанное происхождение, однако азиатские формы (в том числе, представители аридных ландшафтов) все же доминируют. Кроме азиатских форм, установлено присутствие вероятных вселенцев с запада (ископаемая куропатка *Perdix inferna*, славка *Sylvia* sp.) и из Северной Америки (ископаемый подорожник *Calcarius* sp. nov.). Связь позднеплиоценовых авифаун с более ранними авифаунами Монголии слабая, что может объясняться разными природными условиями (в позднем плиоцене увеличилась аридизация климата). По-видимому, эта перестройка природной среды привела к интенсивному формообразованию.

Авифауна раннего плейстоцена (Малые Голы) также имеет смешанное происхождение, при этом азиатских форм, связанных с аридными ландшафтами, в ней немного. Также в авифауне Малых Гол присутствует один североамериканский род (лысуха *Fulica*). Архаичность малогольской фауны по сравнению с позднеплиоценовыми, а также отсутствие преемственной связи между этими фаунами (за исключением куропатки *Perdix*) указывает на их вероятно различное происхождение. По-видимому, авифауна Малых Гол не автохтонна, но связана с сибирскими лесными фаунами, распространившимися вслед за лесными массивами на территорию востока Южной Сибири в позднехэпловское время. Сведений о сибирских плиоценовых и плейстоценовых авифаун нет, поскольку на сегодняшний день соответствующие местонахождения не известны.

### 4.2. Замечания по эволюции отдельных групп птиц

**Семейство *Alaudidae*.** Ископаемый жаворонок *Eremophila orkhonensis* представляет собой древнейшую находку *Eremophila* в палеонтологической летописи. При этом *E. orkhonensis* морфологически ближе к малым жаворонкам *Calandrella*, чем современные рогатые жаворонки (см. выше; Zelenkov, Kurochkin, 2012) и, таким образом, по-видимому, базален по отношению к современным *Eremophila*. Представители рода *Calandrella*, сестринского к *Eremophila*, в настоящее время населяют как Африку, так и внутреннюю Азию, в результате чего оба этих региона могли быть историческим центром происхождения рода *Eremophila*. Но появление древнейших представителей *Eremophila* в плиоцене северной Монголии позволяет считать именно Внутреннюю Азию центром происхождения рода (см. Zelenkov, Kurochkin, 2012). Ранее к подобному выводу пришла Е.В. Козлова (1975) на основе изучения внешней морфологии.

Экология современных рогатых жаворонков указывает на то, что происхождение этой группы могло быть приурочено к одному из исторических эпизодов нарастания аридности климата. С учетом молекулярных свидетельств можно было бы связывать происхождение этой эволюционной линии с этапом аридизации климата позднего миоцена, однако *Eremophila* пока не найдены в фаунах птиц Центральной Азии, относящихся к этому временному интервалу. Поэтому более вероятно, что

род *Eremophila* имеет горное плиоценовое происхождение, как и ряд других элементов арктической фауны (Deng et al., 2011; Wang et al., 2014).

Происхождение современных *E. alpestris*, как и рода в целом, также несомненно связано с горной/аридной зоной Центральной Азии, откуда этот вид расселялся на запад и впоследствии (в плейстоцене) заселил зону тундры северной Голарктики. Эту гипотезу подтверждают морфологические (Козлова, 1975), биогеографические (Кищинский, 1974) и палеонтологические данные.

**Семейство Turdidae.** Молекулярно-генетические данные предполагают, что род дроздов *Turdus* появился в позднем миоцене в восточной Палеарктике (Nylander et al., 2008; Nagy et al., 2019), а основная диверсификация в пределах рода происходила в течение короткого периода времени в позднем плиоцене (Nylander et al., 2008; Batista et al., 2020). Палеонтологические данные, в целом, согласуются с молекулярно-генетическими. Самая ранняя достоверная находка рода – *Turdus* sp. из позднего миоцена Венгрии (Полгарди 4; Jánossy, 1991). Сведений о плиоценовом и плейстоценовом этапах эволюции *Turdus* накоплено больше: известен ряд находок в Европе и Северной Америке (Mlíkovský et al., 2002; Turgberg, 2008 и др.). Самые ранние достоверные находки современных видов *Turdus* в Европе датируются ранним плейстоценом (Turgberg, 2008).

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

**Семейство Emberizidae.** Древнейшая несомненная ископаемая овсянка – *E. polgardiensis* из верхнего миоцена Венгрии (Kessler, 2013). Достоверные находки овсянок также известны из верхнего миоцена Казахстана (Курочкин, 1985) и европейской части России (Пантелеев, 2005б). Несколько таксонов ископаемых овсянок описано из плиоцена Венгрии (Kessler, 2013). При этом *E. Shaamatica* – первый ископаемый вид овсянок с территории Азии, а также первая достоверная находка рода в плиоценовой летописи этого региона. Также овсянки известны из нижнего плейстоцена различных местонахождений Европы (Mlíkovský, 2002). Таким образом, палеонтологическая летопись свидетельствует о миоценовом происхождении овсянок и широком распространении группы в умеренных широтах Евразии уже в позднем миоцене. Это соответствует молекулярно-генетическим данным, датирующим происхождение *Emberiza* средним миоценом (Päckert et al., 2015; Oliveros et al., 2019) и связывающим основные этапы дивергенции внутри рода с поздним миоценом (Päckert et al., 2015).

Согласно молекулярным данным (Oliveros et al., 2019 и др.), Emberizidae представляют собой часть радиации крупной кледы воробьеобразных птиц Нового Света Emberizoidea и, таким образом, несомненно имеют американское происхождение (см. также Коблик, 2001). Однако дивергенция *Emberiza* происходила уже в Старом Свете (Тибетское нагорье) – после проникновения общего предка в Евразию через Берингию на рубеже среднего и позднего миоцена или уже в позднем миоцене (Cai et al., 2021).

**Семейство *Calcariidae*.** Самое раннее появление подорожников (*Calcarius* s.l.) в палеонтологической летописи датируется ранним плиоценом Канзаса (Emslie, 2007). Молекулярно-генетические данные согласуются с палеонтологическими и оценивают появление рода поздним миоценом (Päckert et al., 2015). По результатам другого исследования (Klicka et al., 2003) дивергенция клад рода *Calcarius* датируется концом позднего миоцена – ранним плиоценом. Подорожники, без сомнений, имеют североамериканское происхождение (где происходила основная радиация), о чем свидетельствуют как палеонтологические, так и молекулярные данные (Emslie, 2007; Klicka et al., 2003). Находка ископаемого *Calcarius* sp. nov. – древнейшая для палеонтологической летописи Центральной Азии и Евразии в целом. Поскольку появление этого подорожника не зафиксировано в Северной Америки, его происхождение может быть связано с азиатским регионом. *Calcarius* sp. nov. имеет схожее строение верхней челюсти с таковой *C./R. mcswainii*, что может отражать либо одинаковую пищевую специализацию, либо близкие родственные связи между видами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения новых и ревизии ранее описанных материалов из позднего плиоцена – раннего плейстоцена востока Южной Сибири установлено присутствие 49 форм птиц, относящихся к 10 отрядам и 20 семействам. Из них 15 описаны как ископаемые виды и один – в качестве ископаемого рода.

Позднеплиоценовая авифауна чикойского комплекса из Забайкалья (Береговая) и Северной Монголии (Шамар) богата воробьеобразными и представлена, по-видимому, преимущественно ископаемыми видами, а также включает один предполагаемый современный вид дрозда – *Turdus iliacus/obscurus*. Авифауна чикойского комплекса состоит из видов, предпочитающих открытые местообитания, однако в авифауне найдены и лесные элементы, что свидетельствует о мозаичности представленных в регионе ландшафтов. Авифауна Береговой и Шамара имеет смешанное географическое происхождение, однако азиатские формы (в том числе, обитатели аридных ландшафтов) все же доминируют. Преемственная связь позднеплиоценовых авифаун с более ранними авифаунами Монголии слабая, что свидетельствует о существенной реорганизации птичьих сообществ региона на рубеже раннего и позднего плиоцена. Сходство чикойской авифауны с одновозрастными авифаунами Северного

полушария также слабое, что указывает на высокий уровень эндемизма позднеплиоценовых авифаун региона.

Авифауна раннего плейстоцена местонахождения Малые Голы в Прибайкалье состоит в основном из околородных птиц и представлена ископаемыми видами. Эта авифауна по эволюционному уровню схожа с таковой более древнего позднеплиоценового чикойского комплекса. Архаичность малогольской фауны наряду с отсутствием преемственной связи между ней и позднеплиоценовыми фаунами региона (за исключением куропатки *Perdix*) указывает на их вероятно различное географическое происхождение. По-видимому, происхождение авифауны Малых Гол связано с сибирскими лесными фаунами, распространившимися вслед за лесными массивами на территорию востока Южной Сибири в позднехрупровское время. Отсутствие явного сходства между малогольской авифауной и одновозрастными авифаунами Северного полушария свидетельствует об эндемичном характере авифаун по меньшей мере востока Южной Сибири (а, возможно, и Сибири в целом) в гелазии.

## **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

### **Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК**

1. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемый вид *Eremophila* и другие жаворонки (*Aves*, *Alaudidae*) из верхнего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 94–110.

2. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемая овсянка *Emberiza shaamatica* (*Aves*, *Emberizidae*) из верхнего плиоцена Центральной Азии // Палеонтол. журн. 2020. № 6. С. 96–104.

### **Иные публикации**

3. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Морфологические особенности посткраниального скелета жаворонков (*Passeriformes*, *Alaudidae*) // Русский орнитологический журнал (Экспресс-выпуск 1736). 2019. Т. 28. С. 863–870.

### **Тезисы докладов**

4. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Ископаемые жаворонки (*Aves*, *Passeriformes*) из позднего плиоцена Центральной Азии. Современная палеонтология: классические и новейшие методы. 15 Всероссийская науч. Школа молодых ученых-палеонтологов: тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2018. С. 29–30.

5. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Разнообразие жаворонковых (*Alaudidae*) из позднеплиоценовых местонахождений Центральной Азии // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Мат-лы Всерос. конф., посв. 120-лет. со дня рожд. проф. Г.П. Деметьева: тезисы докладов. М.: КМК, 2018. С. 298–299.

6. *Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.* Овсянки и жаворонки из позднего плиоцена долины реки Селенга (Центральная Азия) // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Мат-лы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН. Спб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2019. С. 256–257.

7. *Паластрова Е.С.* О разнообразии ископаемых овсянок (*Passeriformes*, *Emberizidae*). Современная палеонтология: классические и новейшие методы.

16 Всероссийская науч. Школа молодых ученых-палеонтологов: тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2019. С. 20–21.

8. **Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.** Ископаемая овсянка *Emberizashaamarica* (Aves, Passeriformes) из позднего плиоцена Центральной Азии // Биogeография и эволюционные процессы. Мат-лы LXVI сессии Палеонтологического общества при РАН. Спб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020. С. 265–266.

9. **Паластрова Е.С., Зеленков Н.В.** Фауна Passeriformes позднего плиоцена Центральной Азии // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии. Тезисы XV Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Минск: Беларуская навука. 2020. С. 362–363.

10. **Паластрова Е.С., Волкова Н.В., Зеленков Н.В.** Авифауна раннеплейстоценового местонахождения Малые Голы (Прибайкалье) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Мат-лы LXVII сессии Палеонтологического общества при РАН. Спб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 123.

Подписано в печать 23 декабря 2021 г. Формат 60x84/16  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123